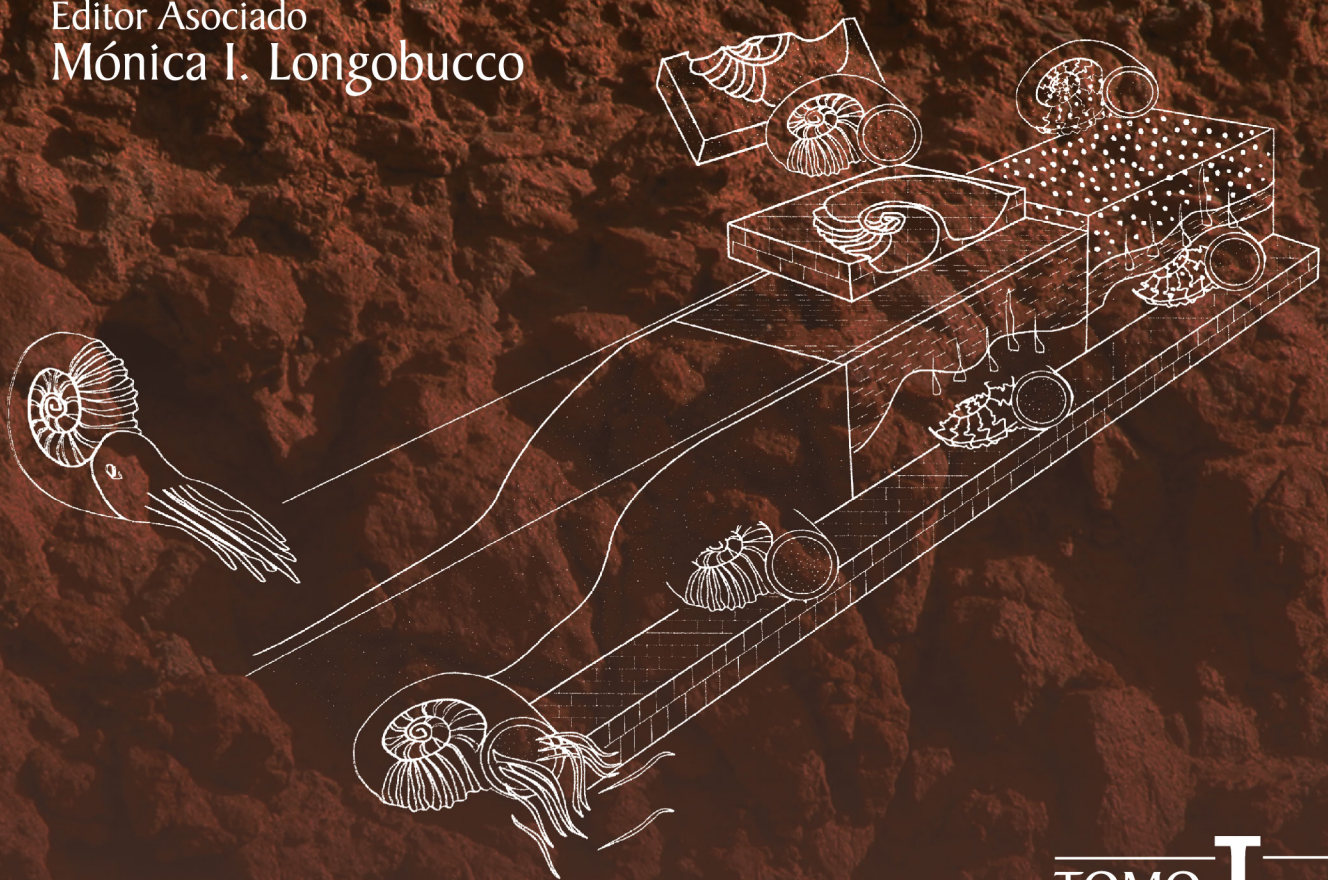
LOS INVERTEBRADOS FÓSILES

Editor Responsable
Horacio H. Camacho

Editor Asociado
Mónica I. Longobucco



TOMO I

FHN
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

VAZQUEZ MAZZINI EDITORES

LOS INVERTEBRADOS FÓSILES

TOMO I

LOS INVERTEBRADOS FÓSILES

TOMO I

Editor Responsable

Horacio H. Camacho*

Editor Asociado

Mónica I. Longobucco*

*Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia»
División Paleontología de Invertebrados

Buenos Aires

FHN
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

VAZQUEZ MAZZINI EDITORES

Diseño gráfico y diagramación: Mariano Masariche

Primera edición en Español, 2008

FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL FÉLIX DE AZARA
Departamento de Ciencias Naturales y Antropología
CEBBAD - Instituto Superior de Investigaciones
Valentín Virasoro 732 (C1405BDB)
Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.
Teléfono: 011-4905-1100 (int. 1228).
www.fundacionazara.org.ar

VAZQUEZ MAZZINI EDITORES
Tinogasta 3171, of. 1 (1417) Buenos Aires, Argentina
Tel / Fax: (54-11) 4502-7931
info@vmeditores.com.ar
www.vmeditores.com.ar

Reservados los derechos para todos los países. Ninguna parte de esta publicación, incluído el diseño de la cubierta, puede ser reproducida, almacenada o transmitida de ninguna forma, ni por ningún medio, sea éste electrónico, químico, mecánico, electro-óptico, grabación, fotocopia, CD Rom, internet, o cualquier otra, sin la previa autorización escrita de la Editorial. Este trabajo refleja exclusivamente las opiniones profesionales y científicas de los autores. No es responsabilidad de la Editorial el contenido de la presente obra.

Impreso en Argentina

Los Invertebrados fósiles / Horacio Camacho ... [et al.] ; dirigido por Horacio Camacho. - 1a ed. - Buenos Aires : Fundación de Historia Natural Félix de Azara : Universidad Maimónides, 2007. 800 p. ; 29x21 cm.

ISBN 978-987-22121-7-9

1. Invertebrados Fósiles. I. Camacho, Horacio II. Camacho, Horacio, dir. CDD 562

Fecha de catalogación: 24/04/2007

CONTENIDOS

TOMO I

Nómina de autores ..... **III**
Prefacio ..... **V**

1 **Paleontología** **1**
M. di Pasquo, C.R. Amenábar , C.L. Azcuy y H.H. Camacho
La paleontología y el conocimiento de las biotas más antiguas **12**
M. di Pasquo

2 **Los fósiles y los procesos de fosilización** **25**
S. Adamonis y A. Concheyro

3 **El Reino Animal** **47**
A.M. Báez y C. Marsicano

4 **Foraminiferida** **65**
C. Nañez y N. Malumián

5 **Radiolaria** **101**
D. Boltovskoy e I. Pujana

6 **Protistas autótrofos y heterótrofos: Silicoflagelados, Ebridianos y Tintínidos** **133**
S. Adamonis, A. Concheyro y V. Alder

7 **Porifera** **147**
M. G. Carreras

8 **Cnidaria** **171**
M.O. Zamponi
Conuláridos. Organismos de posición sistemática incierta **196**
N. Sabattini

9 **Bryozoa** **221**
J. López Gappa y N. Sabattini

10 **Brachiopoda** **243**
M.O. Manceñido y S.E. Damborenea

11 **Mollusca** **293**
H.H. Camacho

12 **Gastropoda** **323**
H.H. Camacho y C.J. del Río

13 **Rostroconchia** **377**
T.M. Sánchez

14 **Bivalvia** **387**
H.H. Camacho, S. E. Damborenea y C.J. del Río

Glosario
Índice de términos
Índice sistemático

CONTENIDOS

TOMO II

Nómina de autores ..... **III**

15 **Cephalopoda** **441**
B. Aguirre-Urreta y M. Cichowolski

16 **Problemáticos y Mollusca *incertae sedis*** **477**
H.H. Camacho
Hyolíthidos **494**
N. Sabatini

17 **Annelida** **503**
D.G. Lazo, E.G. Ottone y B. Aguirre-Urreta

18 **Arthropoda** **515**
D. Roccatagliata y A.O. Bachmann

19 **Trilobita** **535**
M.F. Tortello, B.G. Waisfeld y N.E. Vaccari

20 **Crustacea** **563**
D. Roccatagliata, B. Aguirre-Urreta y O.F. Gallego

21 **Ostracoda** **599**
C. Laprida y S. Ballent

22 **Chelicerata** **625**
C. Scioscia

23 **Hexapoda** **655**
A. O. Bachmann
Insectos fósiles sudamericanos **673**
R.G. Martins-Neto.

24 **Echinodermata** **681**
S.G. Parma

25 **Graptolithina** **727**
E.D. Brussa

26 **Cordados invertebrados (Phylum Chordata)** **745**
A.M. Báez y C. Marsicano

27 **Trazas fósiles de invertebrados** **751**
L.A. Buatois y M.G. Mángano

Glosario
Índice de términos
Índice sistemático

NÓMINA DE AUTORES

ADAMONIS, SUSANA. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: suad@gl.fcen.uba.ar*

AGUIRRE-URRETA, BEATRIZ. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: aguirre@gl.fcen.uba.ar*

ALDER, VIVIANA. Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: viviana@ege.fcen.uba.ar*

AMENÁBAR, CECILIA R. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: amenabar@gl.fcen.uba.ar*

AZCUY, CARLOS L. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: azcuy@ciudad.com.ar*

BACHMANN, AXEL O. Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: bachmann@bg.fcen.uba.ar*

BÁEZ, ANA M. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: baez@gl.fcen.uba.ar*

BALLENT, SARA. Departamento de Paleontología de Invertebrados. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata. *E-mail: sballent@fcnym.unlp.edu.ar*

BOLTOVSKOY, DEMETRIO. Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: demetrio@ege.fcen.uba.ar*

BRUSSA, EDSEL D. Cátedra de Paleontología I. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa. *Uruguay 151, 6300 Santa Rosa, La Pampa. E-mail: ebrussa@exactas.unlpam.edu.ar*

BUATOIS, LUIS A. Department of Geological Sciences, University of Saskatchewan, *114* Science Place, Saskatoon, SK S7N 5E2, Canadá. *E-mail: luis.buatois@usask.ca*

CAMACHO, HORACIO H. División Paleontología de Invertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia». Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires. *E-mail: hcamacho@macn.gov.ar*

CARRERA, MARCELO G. Centro de Investigaciones Paleobiológicas, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Av. Velez Sarsfield 299 X5000JJC Córdoba. *E-mail: mcarrera@com.uncor.edu*

CICHOWOLSKI, MARCELA. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: mcicho@gl.fcen.uba.ar*

CONCHEYRO, ANDREA. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: andrea@gl.fcen.uba.ar*

DAMBORENEA, SUSANA E. Departamento Paleontología Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata. *E-mail*: *sdambor@fcnym.unlp.edu.ar*

DEL RIO, CLAUDIA J. División Paleontología de Invertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia». Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires. *E-mail: cdelrio@macn.gov.ar*

DI PASCUO, MERCEDES. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: medipa@gl.fcen.uba.ar*

GALLEGO, OSCAR F. Departamento de Biología (Cátedra de Paleontología), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste. Av. Libertad 5470, W3404AAS Corrientes. *E-mail: ofgallego@hotmail.com*

LAPRIDA, CECILIA. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: chechu@gl.fcen.uba.ar*

LAZO, DARÍO G. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail:* dlazo@gl.fcen.uba.ar

NÓMINA DE AUTORES

LÓPEZ GAPPA, JUAN. División Invertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia». Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires. *E-mail: lgappa@mail.retina.ar*

MALUMIÁN, NORBERTO. Servicio Geológico Minero Argentino. Benjamín Lavaissé 1194, C1107BJD Buenos Aires. *E-mail: malumian@mpgeo1.gov.ar*

MANCEÑIDO, MIGUEL O. Departamento Paleontología Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata. *E-mail*: *mmanceni@fcnym.unlp.edu.ar*

MÁNGANO, M. GABRIELA. Department of Geological Sciences, University of Saskatchewan. 114 Science Place, Saskatoon, SK S7N 5E2, Canadá. *E-mail: gabriela.mangano@usask.ca*

MARSICANO, CLAUDIA. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: claumar@gl.fcen.uba.ar*

MARTINS-NETO, RAFAEL G. Universidade Federal de Juiz de Fora UFJF. Campus Universitario - Martelos 36.036-330 - Juiz de Fora, MG, Brasil. *E-mail: mtnsneto@icb.ufjf.br*

NÁÑEZ, CAROLINA. Servicio Geológico Minero Argentino. Benjamín Lavaissé 1194, C1107BJD Buenos Aires. *E-mail: cnaniez@mpgeo1.gov.ar*

OTTONE, EDUARDO G. Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: ottone@gl.fcen.uba.ar*

PARMA, SARA G. Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia». Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires. *E-mail: sgparma@yahoo.com*

PUJANA, IGNACIO. Geosciences Department, University of Texas at Dallas, P.O. Box 830688, Richardson, Texas 75083-068, USA. *E-mail: pujana@utdallas.edu*

ROCCATAGLIATA, DANIEL. Departamento de Biodiversidad y Biología Experimenta, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, C1428EHA Buenos Aires. *E-mail: rocca@bg.fcen.uba.ar*

SABATTINI, NORA. Departamento Paleontología Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata. *E-mail*: *nsabatti@fcnym.unlp.edu.ar*

SANCHEZ, TERESA M. Centro de Investigaciones Paleobiológicas, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Av. Velez Sarsfield 299, X5000JJC Córdoba. *E-mail: tsanchez@com.uncor.edu*

SCIOSCIA, CRISTINA. División Aracnología, Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia». Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires. *E-mail: scioscia@macn.gov.ar*

TORTELLO, M. FRANCO. Departamento Paleontología Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata. *E-mail*: *tortello@museo.fcnym.unlp.edu.ar*

VACCARI, NORBERTO E. Centro de Investigaciones Paleobiológicas, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Av. Velez Sarsfield 299, X5000JJC Córdoba. *E-mail: evaccari@efn.uncor.edu*

WAISFELD, BEATRIZ G. Centro de Investigaciones Paleobiológicas, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Av. Velez Sarsfield 299, X5000JJC Córdoba. *E-mail: bwaisfeld@com.uncor.edu*

ZAMPONI, MAURICIO O. Departamento de Ciencias Marinas (Laboratorio de Biología de Cnidarios), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. Funes 3250, B7602AYL Mar del Plata. *E-mail: mzamponi@mdp.edu.ar*

PREFACIO

Los Invertebrados Fósiles es un manual escrito para los estudiantes de los niveles terciario y universitario, interesados en introducirse en el conocimiento de los organismos invertebrados que existieron en el pasado geológico.

El incremento de las investigaciones paleontológicas en América del Sur y la escasez de textos en idioma castellano, dedicados a estimular el estudio de los fósiles, justificó el haber llevado a cabo el esfuerzo que culminó con la publicación de esta obra.

La temática abarcada por *Los Invertebrados Fósiles* pretende cubrir desde el momento en que un organismos enfrenta la posibilidad de generar a un fósil hasta el tratamiento de los principales grupos de invertebrados representados en el registro paleontológico, incluyendo sus características morfológicas, particularidades paleoecológicas, distribución en el tiempo y el espacio, origen y evolución.

El lector notará que esta obra contiene temas que usualmente son tratados con menor extensión en otras similares, pero la importancia que los mismos han alcanzado en la bibliografía moderna, motivó que se le adjudicara un mayor espacio. Tal es el caso de las trazas fósiles, los crustáceos y los cordados invertebrados, entre otros. También se agregó un glosario con términos biológicos y geológicos que se espera facilite la mejor comprensión del texto general.

Es justo destacar que *Los Invertebrados Fósiles* no hubiera podido llevarse a cabo, sin la participación de los prestigiosos colegas que, espontáneamente y con gran entusiasmo, accedieron a contribuir con sus experiencias y conocimientos, a la redacción de los capítulos de sus respectivas especialidades. Sin duda alguna, esta participación ha jerarquizado la obra, la que también contó con la contribución de muchas otras personas, instituciones y editoriales, a las que expresamos nuestro más sincero agradecimiento. Entre ellas mencionaremos las siguientes:

- Instituciones que contribuyeron con su personal e infraestructura:

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, Argentina); Department of Geological Sciences, University of Sackatchewan (Canadá); Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste; Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata; Geosciences Department, University of Texas at Dallas (U.S.A.); Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires; Servicio Geológico Minero Argentino (Buenos Aires); Universidade Federal de Juiz de Fora (Brasil).

- Editoriales cuyas obras proporcionaron especialmente, ilustraciones que fueron reproducidas en forma total o parcial:

Academic Press, London; American Association for the Advancement of Science, Washington D.C.; Asociación Paleontológica Argentina; Blackwell Scientific Publications, London; Cambridge University Press; Columbia University Press; Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires; Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid; Editorial Universitaria de Buenos Aires (EUDEBA); Elsevier, Ámsterdam; Field Museum Natural History; Harvard University Press; John Wiley and Sons, Inc.; Masson et Cie.; Mc Graw Hill Book Company; Museum für Naturkunde, Berlín; National Academy of Sciences (U.S.A.); Nature Publishing Group, London; Oxford University Press; Royal Society of London; San Diego Society of Natural History; Springer Verlang (New York); Taylor and Francis (U.S.A.); The Natural History Museum London;

The Palaeontological Association (U.K.); Universidad Complutense, Madrid; Universidad Nacional de Salta; Universidad Nacional de Tucumán; Universidad Nacional del Comahue; University College London; University of Edinburgh (U.K.); University of Kansas Press and Geological Society of America (U.S.A.); University of Manchester (U.K.).

- Colaboradores que, personal y desinteresadamente, aportaron valiosa información científica y material ilustrativo, en muchos casos también expresando críticas y comentarios sobre algunos de los textos:

Sra. Noelia Carmona; Dr. E. Clarkson; Dr. José Corronca; Dra. Gabriela Cusminsky; Srta. Marta Del Priore; Sr. Hernán Dinápoli; Dr. Jason Dunlop; Sra. Silvina Enrietti; Lic. Luciana Flores; Dr. Jorge Genise; Dr. Miguel Griffin; Sr. Cristian Grismado; Sr. Marcos Jiménez; Sra Mariza López Cabrera; Lic. Ana Mercado; Dr. Eduardo Olivero; Dra. María Alejandra Pagani; Dr. Aldo R. Prieto; Arq. Daniel Ruiz Holgado; Dr. Paul Selden; Sra. Graciela Testa; Sr. Carlos R. Tremouilles; Srta. Ana Zamorano.

Los Editores

Buenos Aires, abril de 2008

1 PALEONTOLOGÍA

Mercedes **di Pasquo**
Cecilia R. **Amenábar**
Carlos L. **Azcuy**
Horacio H. **Camacho**

INTRODUCCIÓN

La corteza terrestre es un inmenso archivo natural y sus rocas representan las páginas en las que ha quedado documentada la mayoría de los acontecimientos ocurridos en el pasado geológico. Estas rocas guardan gran cantidad de información sobre la historia de la Tierra, cuya edad se estima en unos 4600 millones de años (4600 m.a.) y que los geólogos tienen por misión descubrir e interpretar.

Los acontecimientos que integran la historia terrestre se diferencian en físicos y biológicos. Entre los primeros se hallan las transformaciones geográficas y ambientales debidas a las derivas continentales y las modificaciones morfológicas y climáticas conexas, cuyo estudio pertenece a la Geología. Los segundos se relacionan con la vida que tuvo lugar en la Tierra durante la mayor parte de su historia, dado que las evidencias más antiguas de la existencia de procesos biológicos en nuestro planeta datan aproximadamente, de hace 3500 m.a. Dichas evidencias o testimonios de la vida ocurrida en el pasado geológico se denominan **fósiles**; los **paleontólogos** son los científicos encargados de su estudio y la **Paleontología** es la ciencia que se fundamenta en el conocimiento de los fósiles.

GEOLOGÍA , BIOLOGÍA Y PALEONTOLOGÍA

La Paleontología utiliza conocimientos y metodologías de la Biología y la Geología.

La relación entre la Paleontología y la Biología se torna evidente, no solo cuando se trata de describir y clasificar a un fósil, considerándolo representante de un organismo que una vez se halló vivo, sino además al estudiar el proceso evolutivo experimentado por los seres a lo largo del tiempo geológico. La principal diferencia radica en que la Biología investiga procesos actuales que afectan a entidades vivas, por lo que sus experimentos pueden repetirse, ya que se dispone por lo general, de suficiente cantidad de ejemplares en todo momento. Por su parte, la Paleontología trabaja con piezas fosilizadas, comúnmente muy limitadas en número, cuando no únicas, y cuya situación original, ocurrida en nuestro remoto pasado, resulta imposible de repetir o a lo sumo, la misma puede ser inferida mediante la interpretación del material disponible y la comparación con organismos actuales.

Para la Geología, la Paleontología es uno de los pilares de la **Estratigrafía**, como se denomina a la rama de la Geología que estudia las características físicas de los estratos terrestres y su sucesión cronológica utilizando, entre otros métodos, el conocimiento de los fósiles que contienen.

La Paleontología, al efectuar la descripción y clasificación de los fósiles, establecer su distribución en el tiempo y el espacio, a los efectos de determinar sus vinculaciones filogenéticas, y reconstruir las modificaciones morfológicas y adaptativas experimentadas por los seres a lo largo del tiempo geológico, persigue una finalidad predominantemente práctica.

Diferente es el enfoque teórico de la **Paleobiología** al indagar las reglas generales que gobiernan a los procesos biológicos responsables de los estilos de vida de los organismos y de la apariencia y orden de la Biósfera. En esta tarea, los datos empíricos de la Paleontología son utilizados para testear hipótesis relativas a las leyes de la evolución orgánica.

Las relaciones de la Paleontología con la Estratigrafía se hallan establecidas a través de la **Bioestratigrafía**, antiguamente conocida como **Paleontología Estratigráfica**, que se ocupa del reconocimiento de unidades de rocas sobre la base de su contenido fosilífero. Los límites entre dichas unidades son coincidentes con cambios evolutivos en los organismos que las caracterizan. La unidad básica bioestratigráfica es la **biozona** o **zona** y los elementos útiles para

su individualización son los **fósiles guía**, es decir, fósiles propios o característicos de determinados estratos, y que pueden corresponder a una especie o cualquier otro taxón. Algunos fósiles muestran poca variación morfológica en una secuencia de estratos de distintas edades, mientras que otros evidencian una rápida evolución, tienen amplia distribución geográfica y están restringidos a cortos períodos de tiempo. Todas estas características transforman a dichos fósiles en los elementos guía más importantes en los estudios bioestratigráficos.

DISTINTAS ÁREAS DE LA PALEONTOLOGÍA

Desde casi sus comienzos como ciencia, la Paleontología ha abarcado tres grandes áreas: **Paleontología de Invertebrados**, **Paleontología de Vertebrados** y **Paleobotánica**, considerando sus elementos básicos de estudio, invertebrados, vertebrados y vegetales fósiles, respectivamente.

Con el advenimiento del microscopio se desarrolló una nueva e importante disciplina, la **Micropaleontología**, que estudia pequeños organismos de conchilla mineralizada (foraminíferos, radiolarios, ostrácodos), así como placas, espinas o fragmentos mineralizados de otros organismos (nanofósiles calcáreos, espículas de esponjas, pequeños dientes de peces, etc.). El rico y diverso mundo microscópico vegetal es objeto de estudio de la **Palinología**, interesada principalmente en organismos quitinosos, insolubles en ácidos inorgánicos, denominados **palinomorfos**. Entre los más importantes se hallan el polen y las esporas fósiles, cutículas, semillas, algas unicelulares (dinoflagelados) y otros pequeños seres de posición sistemática incierta.

La prospección de hidrocarburos facilitó el notable desarrollo de la Micropaleontología y la Palinología.

La **Paleontología Molecular** se ocupa de las moléculas orgánicas que, durante millones de años, se conservaron inalteradas en los sedimentos. Las mismas provienen de los restos degradados de animales, plantas y microorganismos que habitaron en el pasado geológico, y son constituyentes abundantes en las rocas sedimentarias, conchillas y esqueletos fosilizados, como también en los petróleos. Se las denomina **fósiles químicos**, **marcadores biológicos**, **quimiofósiles** o **biomarcadores** y para su identificación se requiere del empleo de sofisticadas técnicas. Entre los más reconocidos se hallan los aminoácidos, residuos orgánicos insolubles, péptidos solubles, fitanos, firestanos, esteroides, alcanos, isoprenoides (Runnegar, 1986).

En los últimos años la Paleontología Molecular ha logrado una particular importancia en el estudio del **ADN fósil** y su aplicación en la reconstrucción de genomas de grupos de organismos extinguidos hace millones de años. Sin embargo, esta disciplina, que a veces ha llegado a exitar la imaginación de los especialistas y generado grandes expectativas en la sociedad, se encuentra en su fase preliminar de desarrollo, por lo que los resultados obtenidos, sobre todo en muestras que superan el millón de años, suelen incluir un considerable margen de error. Según Thomas Lindhal (en Lanteri y Confalonieri, 2001), los cálculos teóricos referidos a la estructura química del ADN sugieren que esta molécula no podría sobrevivir más de 100000 años y aún, de manera muy fragmentada. Pero, los especialistas opinan que, con el perfeccionamiento de las técnicas, en el futuro estas investigaciones podrán aplicarse en la resolución de problemas taxonómicos y filogenéticos, geocronológicos, sobre el origen de los petróleos y reconstrucción ambiental.

Las complejas relaciones entre los organismos del pasado y sus ambientes son el objeto de la **Paleoecología**, la que se puede considerar un equivalente de la Ecología. Entre sus objetivos se hallan determinar los motivos que influyeron en la evolución de los organismos y cuáles fueron las presiones del ambiente que intervinieron en la misma, además de establecer sus relaciones ecológicas, reconstruir su medio y las posibles causas de su extinción. Para ello, se basa en el estudio de los estratos que contienen a los fósiles y en las condiciones de vida de formas actuales afines.

A pesar de las similitudes entre Paleoecología y Ecología, existen diferencias importantes entre ellas, determinadas por la propia naturaleza de los fósiles (desconocimiento del organismo original, imposibilidad de observar directamente los ecosistemas antiguos, consecuencias de la fosilización).

La **Paleobiogeografía** o **Biogeografía Histórica** estudia la distribución espacial de los organismos del pasado, incluyendo el análisis de los factores ecológicos e históricos que gobernaron su distribución. Así como existe superposición entre los campos de la Paleoecología y Ecología, también hay entre ciertos aspectos de la Paleobiogeografía y la Biogeografía.

Generalmente, la Paleobiogeografía incluye dos aspectos con objetivos diferentes. La Paleobiogeografía aplicada, que comprende a la mayoría de los trabajos paleobiogeográficos, busca usar

la distribución de los fósiles como medio para resolver problemos paleogeográficos, paleoclimáticos o tectónicos. La Paleobiogeografía en sentido estricto trata de conocer el por qué y cómo de la distribución de los organismos del pasado, incluyendo a los controles ambientales, biológicos e históricos sobre las áreas habitables (Newton, 1990).

El conocimiento de la distribución de los organismos del pasado proporciona datos claves sobre la posición latitudinal de los continentes. La historia evolutiva de estos grupos puede ayudar a identificar los momentos en los cuales los continentes se hallaron unidos, conectados parcialmente o aislados unos de otros.

Los **icnofósiles** o trazas fósiles son estructuras sedimentarias producidas biológicamente, que incluyen a huellas, pisadas, rastros, orificios, perforaciones, bolitas fecales (***pellets***) y otras evidencias de la actividad de los seres vivos. Así, están más relacionados con el comportamiento que con el cuerpo de los organismos y su estudio es el objetivo de la **Paleoicnología**. Se trata de un enfoque interdisciplinario, en el que intervienen otras ciencias, principalmente la Sedimentología.

A partir del año 1950, las investigaciones de Seilacher (1977, 1978), renovaron la importancia de estos conocimientos al lograr integrarlos en un marco conceptual o **Modelo de Icnofacies**, en el que las trazas fósiles resultan herramientas útiles para predecir y explicar aspectos paleoecológicos y paleoambientales (Mángano y Buatois, 2001) (ver Capítulo **27**).

La **Paleopatología** se refiere a las anormalidades experimentadas en los animales del pasado, debidas a enfermedades sufridas por los mismos.

La aplicación de los conceptos estadísticos al conocimiento de las poblaciones fósiles se denomina **Paleontología Cuantitativa**. En Biología se la conoce como Biometría.

INICIACIÓN DE LA PALEONTOLOGÍA EN AMÉRICA DEL SUR

La Paleontología sudamericana se inicia con las colecciones fósiles hechas por el explorador prusiano Alexander von Humboldt (1769-1839), en su viaje por América. Éste zarpó de La Coruña en el año 1799, llegando a Venezuela; luego de recorrer los Llanos del Orinoco y otros lugares, se trasladó a La Habana a fines de 1800, desde donde pasó a Bogotá, Quito, norte del Perú, para llegar a México, en 1803. Un año más tarde retornó a La Habana y finalmente, a Burdeos en 1804. Como resultado de su viaje, Humboldt escribió «*Voyage aux régions équinoxiales du Nouveaux Continent, fait en 1799-1804*», pero los invertebrados fósiles fueron descriptos por Leopold von Buch en «*Pétrifications recueillies en Amérique par M. A. de Humboldt et par Charles Degenhardt*» (1839), trabajo que tuvo gran influencia en los investigadores posteriores.

Otro explorador contemporáneo de Humboldt fue Aimé Bonpland (1773-1858), quien acompañó al primero en su larga expedición por América del Sur y Central, entre los años 1799 y 1804. Bonpland era un médico francés, aunque dedicado a la botánica sistemática y aplicada. Junto a Humboldt mejoró sus conocimientos en las Ciencias de la Tierra particularmente en la Paleontología. Ambos constituían un modelo de naturalista-explorador: observaban a la Naturaleza como una unidad, recolectaban todo tipo de muestras, desde rocas y minerales hasta plantas para los herbarios y luego, las llevaban a Europa. En 1818, Bonpland trató de instalarse en Buenos Aires pero, problemas políticos motivaron que en 1820 fuera expulsado de dicha ciudad, por lo que se afincó en una granja cerca de San Ignacio (provincia de Misiones), donde vivió 10 años. En 1831 Bonpland se dirigió a Rio Grande do Sul (Brasil), permaneciendo allí hasta su muerte. Durante su estadía en la Cuenca del Plata mencionó la presencia de bancos de coquina cerca de Buenos Aires, recolectó huesos de vertebrados en el río Salado, edentados y mastodontes cerca de San Nicolás (provincia de Buenos Aires) y de vertebrados en la provincia de Santa Fé. Su colección de invertebrados consistió principalmente de bivalvos, pero igualmente incluyó equinodermos de Entre Ríos, provincia en la que además, recolectó madera petrificada de angiospermas. En Brasil y Uruguay halló invertebrados, vertebrados y madera fósil. Parte de su colección paleontológica fue donada al Museo de Historia Natural de París (Francia), pero lamentablemente, sus descubrimientos nunca fueron publicados (Ottone, 2002).

Los primeros restos fósiles descubiertos en la Argentina corresponden a *Megatherium americanum*, un mamífero de gran tamaño descubierto a orillas del río Luján, en la provincia de Buenos Aires, entre los años 1785 y 1787, aunque existen versiones controvertidas sobre la exacta fecha de dicho hallazgo (Fariña y Vizcaino, 1995; Ottone, 2002). En 1789 estos restos fueron enviados a España y posteriormente, estudiados formalmente por Cuvier, en 1796 (Tonni y Pasquali, 1998).

Entre los años 1781 y 1801, por motivos ya más políticos, el militar y naturalista español Félix de Azara (1746-1821) viajó por Paraguay, sur del Brasil, la Mesopotamia y la región bonaerense de la Argentina, con la misión de contribuir a la demarcación de las posesiones españolas, entonces en litigio con Portugal. Durante sus viajes realizó numerosas observaciones geográficas, geológicas, botánicas, zoológicas y etnográficas que dio a conocer en distintas publicaciones. En una de ellas menciona la presencia de troncos y huesos en las costas de los ríos Paraná y Uruguay (Ottone, 2001).

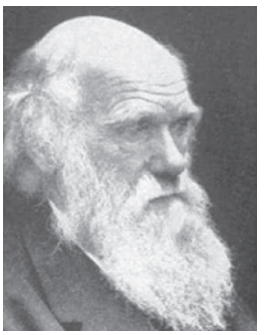
Hacia 1826, el Museo de Historia Natural de París envió a América del Sur, a Alcide Dessalines d'Orbigny (1802-1857) como naturalista viajero, con el objeto de realizar investigaciones y muestreos que enriquecieran las colecciones de dicha institución. D'Orbigny era un especialista en invertebrados y foraminíferos actuales y fósiles; no obstante, poseía una formación integral en Ciencias Naturales. En América del Sur se encargó de recorrer Argentina, Brasil, Uruguay, Chile, Bolivia y Perú. Entre los años 1827 y 1828 viajó desde Buenos Aires a Corrientes por el río Paraná, regresando por la misma vía. En las barrancas de ese río (provincia de Entre Ríos), en los niveles marinos de edad terciaria, d'Orbigny recolectó invertebrados, vertebrados y madera fósil (Ottone, 2001) y los resultados de sus observaciones los publicó en «*Voyage dans l'Amérique Méridionale*» (1835-1847), obra compuesta de nueve volúmenes, uno de ellos dedicado a la Paleontología.


Alcide Dessalines d'Orbigny

El 27 de diciembre de 1831 partió de Inglaterra, en un viaje por diversas regiones del mundo, que incluyó América del Sur, el navío H. M. S. Beagle comandado por el capitán Fitz Roy. Integrando su tripulación se hallaba Charles Robert Darwin (1809-1882) .

El barco hizo escalas en Brasil, Uruguay, Argentina, Chile, Perú y algunas islas de los océanos Atlántico y Pacífico sur.

En la Argentina, en los años 1833 y parte de 1834, recorrió la costa atlántica hasta las lejanas islas de Tierra del Fuego y Malvinas, hallando en la última, fósiles devónicos, luego descriptos por Morris y Sharpe (1846). En Buenos Aires, hizo observaciones precisas en Tandilia y Ventania, reconociendo la naturaleza y similitud de sus rocas con las de Uruguay.


Charles Robert Darwin

En el sur chileno, Darwin encontró fósiles cretácicos en el Monte Tarn (península Brunswick) y recorrió la costa hasta Valparaíso. Desde allí, entre el 13 de marzo y el 10 de abril de 1835, cruzó los Andes hasta Mendoza (Argentina), regresando a Chile por el Paso de Uspallata. Durante las travesías fue trazando la geología apoyado en las muestras petrográficas y los fósiles colectado. En su regreso descubrió el bosque fósil triásico de Uspallata.

Con los resultados de su viaje, Darwin publicó además de su trascendental «*El origen de las especies*», otros libros, entre ellos: «*Viaje de un naturalista alrededor del mundo*» (1839) y «*Observaciones geológicas sobre las islas volcánicas y parte de América del Sur, visitadas durante el viaje del H. M. S. Beagle*» (1º edición, 1844; 2º edición 1876), con la descripción de los invertebrados terciarios por G. B. Sowerby y de los mesozoicos por E. Forbes; los mamíferos fueron estudiados por el destacado paleontólogo y especialista en anatomía comparada, Richard Owen (1840). Las colecciones de fósiles recolectadas por Darwin se conservan en el Museo Británico de Historia Natural, de Londres.

Cabe destacar la importante contribución de Francisco J. Muñiz (1793-1871), médico y primer naturalista argentino, a las investigaciones de Darwin, al trasmitirle datos propios acerca de la «vaca ñata» que vivía en la región mesopotámica argentina. Muñiz es considerado el primer paleontólogo argentino, pues inició la colección de fósiles en las orillas del río Luján en lugares que décadas más tarde recorrería Florentino Ameghino. También Muñiz fue el primero en describir el fabuloso carnívoro tigre dientes de sable sobre restos hallados en Luján (Tonni y Pasquali, 1998).

Posteriormente, otros distinguidos naturalistas extranjeros se sumaron a los nombrados arriba, acrecentando con sus investigaciones y colecciones, el patrimonio científico de América del Sur. Entre ellos, se puede citar al naturalista italiano Antonio Raimondi (1826-1890), por sus años de trabajos en la geografía y topografía del Perú, haciendo observaciones geológicas y paleontológicas y enviando los fósi-


Ignacio Domeyko

les recogidos a W. Gabb, quien los describió en 1877, y a Ignacio Domeyko (1802-1889), de origen polaco, contratado por el gobierno de Chile, quien recorrió la cordillera andina recolectando fósiles que fueron descriptos por Bayle y Coquand (1850-1851) y otros.

En la historia de la Paleontología chilena constituyeron capítulos destacados las contribuciones de los naturalistas Rodolfo Amando Philippi (1808-1904), alemán, y Claudio Gay (1800-1873), francés. El primero escribió «*Fósiles Terciarios y Cuartarios de Chile*» (1887) y «*Los Fósiles Secundarios de Chile*» (1899); el segundo fundó el Museo Nacional de Historia Natural de Chile y fue autor de «*Historia Física y Política de Chile*» (1844-1871).


Rodolfo Amando Philippi

En Uruguay, se destacó el naturalistas Dámaso Larrañaga (1771-1878).


Dámaso A. Larrañaga

En Brasil, el Padre Manuel Ayres de Cazal, en su «*Geografía Brasílica*» (1817), hizo referencia a colecciones de mamíferos pleistocenos de ese país, y entre 1832-1880, el naturalista dinamarqués Peter Wilhem Lund realizó viajes por diversas regiones brasileñas, coleccionando gran cantidad de mamíferos de esa misma edad geológica, por lo que es considerado el padre de la Paleontología brasileña.

Durante este período inicial de la Paleontología del Brasil, merecen mencionarse los viajes del botánico inglés George Gardner, quien recorrió la provincia de Ceará en los años 1838-1839 recolectando peces fósiles, y el de Francisco de la Porte, Conde de Castelnau, naturalista francés que, entre 1843-1847, cruzó desde Brasil a Perú hallando restos fósiles de mamíferos que fueron estudiados por Paul Gervais. En 1863, Silvia Coutinho descubrió el Paleozoico fosilífero del río Tapajóz.

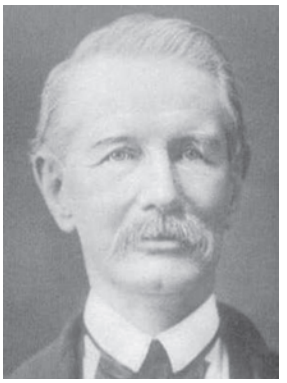
Una etapa fundamental en la Geología y Paleontología del Brasil se inició en 1865, con la expedición del naturalista suizo Luis Juan Rodolfo Agassiz (1807-1873), llevando como geólogo a Carlos Federico Hartt (1840-1877), quien dos años más tarde, efectuó otro viaje tras el cual publicó su «*Geología y geografía física del Brasil*» (1870).

Hartt dirigió la Expedición Morgan (1870-1871), en la que participó Orville A. Derby, y ambos tuvieron actuación decisiva en el desarrollo posterior de la Geología del Brasil. Hartt y Derby comenzaron por visitar el valle del Amazonas, donde reconocieron sedimentos devónicos y carboníferos, hallando en regiones cercanas otras rocas de edad más reciente. Más tarde integraron la Comisión Geológica del Imperio, junto con Richard Rathbun. A pesar de la vida efímera de la Comisión (1874-1877), sus integrantes realizaron reconocimientos de importantes áreas del país y recolectaron gran cantidad de fósiles de diversas edades.

A la muerte de Hartt, las exploraciones fueron continuadas por Derby y como resultado de ellas surgieron las monografías paleontológicas de Charles A. White (1887), R. Rathbun (1878), E.D. Cope (1883) y de John M. Clarke (1885-1913), sobre los fósiles paleozoicos y terciarios del Amazonas inferior.

Hacia 1853 el mundo transitaba por la «revolución industrial» donde los avances de la ciencia y la tecnología, si bien abarataban costos y hacían eficiente la productividad, daban lugar a la desocupación y la marginalidad en los pueblos de Europa. El General Justo José de Urquiza, Presidente de la Argentina en ese momento, aspiraba a que nuestro país se insertara en ese marco mundial. Para ello acudió al asesoramiento de expertos que habrían de presentar los esquemas más apropiados para impulsar el desarrollo nacional. Así fueron convocados el médico y naturalista francés Martin de Moussy (1810-1869), el belga Alfredo Du Gratty (1823-1891), y el geólogo francés Augusto Bravard (1803-1861).

A Bravard, ingeniero que en su tierra se había dedicado a la explotación de minas de plomo, se le encomendó, en 1857, la organización del Museo Nacional en Paraná, Argentina. Para ese entonces, Bravard ya había realizado trabajos de investigación en las adyacencias de la boca del Riachuelo y en la Recoleta, en cuyo transcurso recolectó fósiles. Hizo también estudios en los alrededores de Bahía Blanca (provincia de Buenos Aires), produciendo el primer mapa geológico-topográfico publicado en el país.


Germán Burmeister

Muy importantes para el progreso de la Geología y la Paleontología de Argentina fueron los aportes de Germán Burmeister (1807-1892). Gracias a sus gestiones, en el ambiente científico se generó gran interés por mejorar la organización de las instituciones existentes y la creación de otras nuevas. Burmeister, después de realizar varios viajes a América del Sur durante 1857 y 1859, se radicó en Buenos Aires y en 1862, fue designado Director del Museo de Historia Natural de Buenos Aires, fundado en 1812 por Bernardino Rivadavia. El Museo cambió completamente con la intervención de Burmeister, adquiriendo orden y enriqueciéndose sus colecciones con las donaciones de Bravard, Muñiz y el mismo Burmeister. En 1868, Burmeister sugirió al Presidente Domingo F. Sarmiento la creación de una Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, y al año siguiente, fue autorizado para gestionar la contratación de profesores extranjeros que debían actuar en la Universidad de Córdoba. En 1873 se creó, bajo su impulso, la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba, institución que lo contó como primer Director científico.

Entre los investigadores alemanes que acudieron para trabajar en Córdoba, se encontró Alfredo G. Stelzner (1840-1895), en el área de la Geología, quien en 1871 llegó al país y permaneció aquí solo tres años, pero su labor fue extraordinariamente eficaz, al punto de ser considerado el fundador de la Ciencia Geológica argentina. Este geólogo realizó viajes por las provincias de Tucumán, La Rioja, Catamarca, San Juan, Mendoza y pasó a Chile donde recorrió Valparaíso y Santiago. Descubrió en 1873 el Jurásico fosilífero del Paso del Espinacito (San Juan), si bien la existencia de fósiles liásicos en esa provincia era conocida desde 1869 por referencias de Strobel, y realizó numerosas observaciones y colecciones sobre cuya base publicó «*Beiträge zur Geologie und Palaeontologie der Argentinischen Republik*» (1885). Creó el concepto de Sierras Pampeanas y de Anticordilleras interior y exterior que posteriormente se llamarían Precordillera. Las cuidadosas colecciones de Stelzner fueron enviadas a Europa, donde I. E. Kayser (1876) se ocupó de estudiar la fauna paleozoica, C. Gottsche (1878) la jurásica y H. B. Geinitz (1876) las plantas triásicas. Las exploraciones de Stelzner fueron continuadas por Luis Brackebusch (1849-1906) y Guillermo Bodenbender (1857-1941). Este último amplió considerablemente el conocimiento de los sedimentos jurásicos y cretácicos andinos, siendo estudiadas sus colecciones paleontológicas en Europa por O. Behrendsen (1891-1892), A. Tornquist (1898), A. Steuer (1897) y otros. Posteriormente estos trabajos resultaron consolidados por los estudios de Carlos Burckhardt (1869-1935), quien además se ocupó de faunas mesozoicas de Perú y México.

Correspondió a Federico Kurtz (1854-1920) iniciar las investigaciones paleobotánicas en la Argentina. Nacido en Berlín, llegó a nuestro país en 1883 y desde 1884 hasta 1915 se desempeñó como Profesor de Botánica en la Universidad Nacional de Córdoba. Sus exploraciones científicas abarcaron las provincias de Córdoba, San Luis, Mendoza, San Juan, La Rioja y Neuquén, obteniendo abundante material de plantas actuales y fósiles, entre estas últimas muchas con vinculaciones gondwánicas que ilustró en su obra póstuma «*Atlas de plantas fósiles de la República Argentina*» (1921).


Federico Kurtz

En 1865, la Universidad de Buenos Aires contrató a Pellegrino Strobel (1821-1895) para la enseñanza de las Ciencias Naturales. Strobel llegó de Italia a principios de ese año y según el contrato firmado como Profesor de Historia Natural, debía enseñar las Ciencias Naturales en general, y especialmente la Geología incluyendo la Mineralogía, la explotación de los metales y la clasificación de los terrenos. Por razones familiares, en abril de 1866 renunció y regresó a Italia pero, no obstante el breve tiempo que permaneció en Buenos Aires, realizó importantes viajes de estudio y recolectó fósiles, rocas, plantas e insectos, muchos de los cuales fueron estudiados en su país, reservándose para sí las partes geológica, geográfica y paleontológica. Además, donó una suma de dinero para crear un premio en favor del estudiante más meritorio en Ciencias Naturales.

Hacia 1875 comienza a realizar sus primeros trabajos paleontológicos y antropológicos Florentino Ameghino (1854-1911), el ilustre introductor de las ideas evolucionistas en la ciencia argentina, cuyas investigaciones tuvieron gran


Florentino Ameghino

trascendencia sobre la Geología y Paleontología argentinas. La obra de Ameghino es verdaderamente monumental, no solo por su amplitud sino también por su aporte al conocimiento de las faunas de mamíferos terciarios y cuaternarios, lo cual es reconocido mundialmente. La genialidad de este sabio argentino está demostrada por el hecho de que, a pesar del tiempo transcurrido y de los progresos realizados, gran parte de su obra sigue teniendo vigencia y constituye el fundamento de la estratigrafía de la región austral del país. Todas sus obras fueron de una gran importancia, pero entre ellas se pueden mencionar especialmente «*Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la Republica Argentina*» (1889), y «*L'Age des formations sédimentaires de Patagonie*» (1900). Un destacado colaborador de Florentino fue su hermano Carlos Ameghino (1865-1936) quien, durante 16 años recorrió la Patagonia descubriendo faunas fósiles y realizando numerosas e importantes observaciones estratigráficas relacionadas con las mismas, que constituyeron el fundamento sobre el que Florentino estableció gran parte de sus teorías paleontológicas.


Carlos Ameghino

En lo que respecta al conocimiento de los invertebrados cenozoicos, las investigaciones de Ameghino fueron notablemente secundadas por los trabajos de Hermann von Ihering (1850-1930), zoólogo alemán, quien se ocupó también del origen y de las relaciones paleogeográficas de las faunas de moluscos fósiles y vivientes del Brasil y la Argentina. Para ello, von Ihering utilizó material fósil que había recolectado Carlos Ameghino en las provincias de Chubut y Santa Cruz en terrenos cretácicos y terciarios, y sobre esas y otras colecciones que tuvo a su disposición, trazó un cuadro para las formaciones marinas de esa edad que complementaron los esquemas de los hermanos Ameghino. Su obra fundamental «*Les Mollusques du Crétacique supérieur et du Tertiaire de l'Argentine*» (1907) no ha sido superada hasta el presente.


Hermann von Ihering

En 1884, Francisco P. Moreno (1852-1919) fundó el Museo de la Plata, ocupando la Dirección del mismo. Fue el encargado de planificar y en parte realizar expediciones científicas que sirvieron para establecer y demarcar el límite en la Cordillera de los Andes. Entre los geólogos convocados por Moreno para efectuar el relevamiento de largos tramos cordilleranos, se pueden citar a Rodolfo Hauthal (1854-1928), oriundo de Alemania, quien se sumó a la investigación geológica y paleontológica, y Santiago Roth (1850-1924), procedente de Suiza. El primero realizó investigaciones en Tandilia y Ventania, en la región occidental y meridional de Mendoza, y fue autor de importantes contribuciones sobre vulcanismo cordillerano y distribución de depósitos glaciares de la Patagonia. Su colega, S. Roth, realizó las primeras descripciones de los terrenos terciarios en varios sectores de la Patagonia y halló importantes localidades fosilíferas. En 1897, al Museo de la Plata, se incorporaron los geólogos suizos Carl Burckhardt (1869-1935) y Leo Werhli quienes cruzaron la cordillera en cuatro oportunidades, junto a Hauthal. Burckhardt, en la cordillera neuquina, realizó un perfil entre Las Lajas y Curacautín, dando lugar sus estudios a varios trabajos clásicos relativos a las faunas de amonites jurásicos y cretácicos del ámbito andino. Apoyado en el levantamiento detallado de perfiles y el estudio del contenido paleontológico, Burckhardt fijó bases firmes para una estratigrafía jurásico-cretácica.

La Paleontología sudamericana recibió un gran aporte a través de los viajes efectuados por Gustavo Steinmann (1856-1929) en los años 1882-1884, 1903-1904 y 1908, a través de Chile, Bolivia, Perú y Argentina, los que motivaron la obra «*Beiträge zur Geologie und Paleontologie von Südamerika*» (1893-1925), donde también colaboraron otros especialistas, y que constituye una valiosa fuente de informaciones geológicas y paleontológicas. Su otra publicación de importancia para el continente fue «*Geología del Perú*»


Gustavo Steinmann

(1930). En Argentina, Steinmann realizó investigaciones en el extremo suroeste del país que contribuyeron a esclarecer la estratigrafía de las secuencias cretácicas y terciarias las que, según él, se superponían en discordancia. Las observaciones de Steinmann fueron luego completadas por los trabajos de Hauthal al sur del lago Argentino en los años 1898-1900. Las faunas recogidas por ambos investigadores dieron lugar a publicaciones de Paulcke (1907, cefalópodos), Wilckens (1907, demás moluscos) y otros paleontólogos. Al final del siglo XIX, las exploraciones se extendieron a la Patagonia austral y Tierra del Fuego. La Patagonia fue visitada por el explorador sueco Otto Gustavo Nordenskjöld (1869-1928) quien entre los años 1895 y 1897, recorrió el Estrecho de Magallanes y especialmente contribuyó al conocimiento de la región antártica, efectuando un histórico viaje entre los años 1901 y 1903, en el que descubrió los yacimientos fosilíferos del Cretácico Superior y Terciario de las islas Snow Hill y Seymour y la flora jurásica de Bahía Esperanza. El material paleontológico recolectado fue estudiado por C. Wiman, P. Dusén, A. Smith Woodward, y otros.

A su vez, la Universidad de Princeton (Estados Unidos de América), impulsada por las investigaciones de Ameghino, en los años 1896-1899, envió una expedición a la Patagonia, en la que participó el geólogo John B. Hatcher (1861-1904) con la misión de efectuar observaciones geológicas y paleontológicas en toda esa región. El material recolectado por este investigador fue descripto por T. W. Stanton (invertebrados mesozoicos), A. E. Ortmann (invertebrados terciarios), W. J. Sinclair (mamíferos), y otros.

En los años 1907-1909, una expedición sueca bajo la dirección de C. Skottsberg, contó con la participación del paleontólogo T. G. Halle, quien dio a conocer el Devónico de las islas Malvinas, y el geólogo P. D. Quensel, que aportó conocimientos de la Cordillera Patagónica.

Igualmente importante fue el trabajo que Charles E. Weaver (1880-1958), de la Universidad de Washington (Seattle, U.S.A), realizó en la Patagonia occidental, entre los años 1922 y 1925. Este investigador, durante 7 años estudió el Mesozoico sudamericano y, en particular, el Jurásico-Cretácico de Argentina (provincias de Mendoza y Neuquén), dando a conocer sus conclusiones en una extensa monografía, en el año 1931.

LA PALEONTOLOGÍA SUDAMERICANA EN EL SIGLO XX

En el siglo XX se incrementaron notablemente las actividades paleontológicas en América del Sur, debido al surgimiento de una generación de científicos oriundos del continente y que, con sus trabajos fueron iniciando una Paleontología con características nacionales propias. Al principio, dichas investigaciones se concentraron principalmente, en centros capitalinos (Buenos Aires, Río de Janeiro, Santiago), pero pronto se extendieron a otros lugares de los respectivos países.

En Brasil se debe destacar la influencia que tuvieron Matías Gonçalves de Oliveira Roxo y Euzébio Paulo Erickson de Oliveira en despertar las primeras vocaciones paleontológicas brasileñas, entre las que se pueden mencionar Carlos de Paula Couto (Paleomastozoología), Federico W. Lange (Micropaleontología), Llewelling I. Price (reptiles fósiles), Josué Camargo Mendes e Irajá Damiani Pinto (invertebrados fósiles), continuados más recientemente por un conjunto numeroso de jóvenes cultores de diversas ramas paleontológicas (Camargo Mendes, 1974).

Otras personalidades destacadas de la Paleontología sudamericana, en especial dedicadas a los estudios de invertebrados fueron, en Bolivia, Leonardo Branisa (1911- 1999); en Chile, Juan Tavera (1917-1991), José Corvalán (1929-1996) y Vladimir Covacevich Castex (1944-1997); en Uruguay, Rodolfo Mendez Alzola (1907-1981) y Alfredo Figueiras (1915-1991).


Vladimir Covacevich Castex

La intensificación de estas actividades en todo el continente condujo a la creación de asociaciones y la aparición de publicaciones periódicas especializadas en los diferentes campos de la Paleontología.

En la Argentina, estas investigaciones cobraron gran impulso a través de las actuaciones pioneras de un número importante de científicos nacionales


Alfredo Figueiras

y extranjeros, entre los que se destacaron G. Bonarelli, E. Feruglio, J. Frenguelli, G. G. Simpson, C. Rusconi, A. Castellanos y L. Kraglievich.

Guido Bonarelli (1871-1951) llegó desde Italia a Buenos Aires en 1911 y durante unos 10 años desarrolló una fructífera actividad geológica, que incluyó el estudio de gastrópodos terciarios de agua dulce del noroeste argentino y moluscos del Cretácico patagónico.

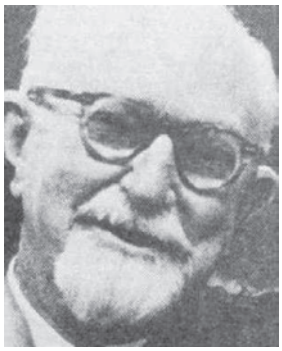
Egidio Feruglio (1897-1954), italiano, trabajó en Yacimientos Petrolíferos Fiscales entre 1927-1941, cuando se incorporó al Instituto del Petróleo de la Universidad Nacional de Cuyo, retornando a Italia en 1948. Fue autor de valiosos trabajos relacionados con la Estratigrafía y Paleontología del Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico. En «*Palaeontographia Patagonica*» (1936) trató la Geología y Paleontología del lago Argentino (Patagonia austral) y en «*Descripción Geológica de la Patagonia*» (1939-1940), en tres volúmenes, ofreció una detallada síntesis del conocimiento geológico-paleontológico de la región, de extraordinaria utilidad para los investigadores posteriores.


Egidio Feruglio

Joaquín Frenguelli (1883-1958) llegó de Italia en 1911 y ejerció como médico en Santa Fé hasta que en 1920 comenzó a interesarse en la Estratigrafía y Paleontología del país. Entre 1923 y 1955 estudió diatomeas, flagelados, etc. fósiles y vivientes, convirtiéndose en una autoridad mundial; a partir del año 1941 inició importantes contribuciones referidas a la Serie de Paganzo y la flora del Gondwana Superior, produciendo una revitalización, en el campo paleobotánico, de la senda abierta por Federico Kurtz a partir de su obra «*Contribuciones a la Paleofitología argentina*» (1894) (Goodspeed, 1943). Frenguelli fue Director del Museo de La Plata y Profesor de Paleontología de Invertebrados y de Paleobotánica en la Universidad Nacional de La Plata. Publicó más de 274 trabajos sobre una amplia variedad temática, que muestra su gran erudición (Teruggi, 1981).


Joaquín Frenguelli

George Gaylord Simpson (1902-1984) arribó por primera vez a Buenos Aires en 1930, al frente de la Expedición Scarritt, del American Museum of Natural History, de Nueva York. Dicha expedición trabajó en el país durante los años 1930-1931 y 1933-1934, visitando localidades clásicas, confeccionando perfiles estratigráficos, colectando faunas, revisando colecciones existentes en los museos, particularmente las efectuadas por Carlos Ameghino y Rodolfo Hauthal. Introdujo el uso de la clasificación estratigráfica moderna en nuestro país, descubrió importantes faunas de mamíferos del Terciario antiguo patagónico, actualizó la posición estratigráfica y sistemática de otros y dio a conocer sus conclusiones a través de numerosas publicaciones, entre las que se destaca «*The Beginning of the Age of Mammals in South America*» (1948).


George Gaylord Simpson

Carlos Rusconi (1898-1969), a partir de 1930 y durante 25 años publicó sobre mamíferos cuaternarios argentinos.

Alfredo Castellanos (1893-1975), desde 1916 y hasta por lo menos 1952, realizó estudios estratigráficos, paleoclimáticos y paleontológicos del Cuaternario.

Lucas Kraglievich (1886-1932) se ocupó de las faunas cenozoicas de vertebrados (edentados, grandes cánidos, zorros, osos, roedores, notoungulados, ciervos, aves gigantes). Además, durante 1930-1931 realizó un detallado análisis de las faunas de mamíferos fósiles del país, discutiendo su composición, ordenamiento estratigráfico y edad.

Un lugar destacado en la investigación de los vertebrados fósiles correspondió a Osvaldo Alfredo Reig (1929-1992), biólogo evolutivo dedicado al estudio de roedores, marsupiales y batracios fósiles. Su inquietud por los aspectos sistemáticos lo fue derivando progresivamente hacia la problemática del proceso evolutivo, ocupándose de los factores involucrados en la especiación relacionados con la genética, aunque sin alejarse de la Paleontología (Báez, 1992).

Las investigaciones paleobotánicas de Frenguelli y de Kurtz alentaron a jóvenes argenti-

nos para que se interesaran en esta disciplina y entre ellos se halló Carlos Alberto Menéndez (1921-1976), quien en 1947 ingresó al Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, donde impulsó la División Paleobotánica y organizó una valiosa colección de megafósiles y una importante palinoteca (Archangelsky, 1975; Volkheimer, 1977). En sus tareas de investigación, se destacó especialmente por ser el primero en publicar trabajos sobre Paleopalinología en Argentina e introducir el análisis cuticular de los restos vegetales.

El conocimiento de los foraminíferos y ostrácodos fósiles del Cretácico Superior y Cenozoico de la Argentina y regiones vecinas contaron con los valiosos aportes de Alvine Bertels (1930-2001). Profesora de Micropaleontología en el Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de Buenos Aires, su actividad incluyó la dirección de numerosos becarios y jóvenes investigadores tanto en Argentina como Brasil.

En el área de la Paleontología de Invertebrados se destacó Horacio J. Harrington (1910-1973) quien, con sus hallazgos de la Fauna de *Eurydesma* y la Flora de *Glossopteris* en las Sierras Australes bonaerenses, apoyó las teorías sobre la conexión de los terrenos gondwánicos situados en ambas márgenes del océano Atlántico sur. Su trabajo «*Sobre las faunas del Ordovícico inferior del norte argentino*» publicado en la Revista del Museo de La Plata (1938), muestra la envergadura del talento de Harrington, quien en sus consideraciones estratigráficas y paleogeográficas dejó formuladas cuestiones que todavía, a la luz de nuevas concepciones geotectónicas, adquieren notable actualidad (Amos, 1974).



Horacio J. Harrington



Armando F. Leanza

Harrington también se distinguió en la investigación de las faunas de trilobites del norte argentino y, en colaboración con Armando F. Leanza (1919-1975), publicaron una obra magistral, con repercusión internacional, titulada «*Ordovician Trilobites of Argentina*» (1957).

Leanza se destacó en los campos de la Paleontología y Bioestratigrafía, especialmente en el estudio de los trilobites, braquiópodos y moluscos. Entre los últimos dedicó preferente atención a los amonites y el problema bioestratigráfico del límite Jurásico-Cretácico en el ambiente andino. Su trabajo «*Amonites del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior de la Sierra Azul en la parte meridional de la Provincia de Mendoza*» (1945) constituye una brillante solución al problema de dicho límite (Cuerda, 1975).

Una excelente colaboradora de Harrington y Leanza, especialmente en las investigaciones de los trilobites, fue Hildebranda Angela Castellaro (1913-1995). Sus trabajos versan sobre braquiópodos y trilobites del Paleozoico argentino, siendo autora de los volúmenes Cámbrico-Ordovícico y Silúrico-Devónico, de la «*Guía Paleontológica Argentina*» (1963).

Discípulo de Harrington fue Arturo Jorge Amos (1927-1999), interesado especialmente en la geología y las faunas del Paleozoico Superior sudamericano. Sus publicaciones incluyeron braquiópodos silúricos hasta pérmicos de la Precordillera y el Chubut extrandino, además de otros países sudamericanos. Contribuyó significativamente al conocimiento estratigráfico y regional de diversas áreas del país y sentó bases sólidas para la biozonación del Neopaleozoico marino de Argentina y las relaciones paleobiogeográficas de sus faunas en el contexto gondwánico. A pesar de su gran afición por los braquiópodos paleozoicos, sus intereses fueron muy variados, abarcando desde el Precámbrico hasta la actualidad y desde los trilobites a los estromatolitos, sin omitir los icnofósiles. Su temática incluyó la geología estructural, regional y aplicada, microtectónica, rocas glacígenas, paleoclimas, paleogeografía y evolución ambiental cuaternaria, formando en ellas a muchos jóvenes investigadores.

Juan C. M. Turner (1918-1979) inició las investigaciones sobre graptolitos en nuestro país, con su trabajo «*Faunas graptolíticas de América del Sur*» (1960). Su actividad se desarrolló principalmente en los campos de la Geología Regional y Estratigrafía, principalmente del noroeste argentino (Puna, Cordillera Oriental y Sierras Subandinas).

La madurez lograda en el conocimiento paleontológico y bioestratigráfico, durante el siglo XX, justificó la creación de la Asociación Paleontológica Argentina, en el año 1955, y la publicación del primer número de Ameghiniana, en 1957.

EL EMPLEO DE NUEVAS TECNOLOGÍAS

Al promediar el siglo XX, el progreso tecnológico abrió un nuevo camino al estudio de los fósiles, con el empleo de los rayos X y las técnicas de identificación, datación y cuantificación de elementos raros e isótopos. Actualmente, las determinaciones de isótopos inestables en conchillas, caparazones y huesos son utilizadas con fines radimétricos, mientras que los isótopos estables resultan útiles como indicadores paleoclimáticos. Otros elementos traza permiten detectar anomalías patógenas y alteraciones ambientales, tanto de origen terrestre como extraterrestre. En este último caso, la detección de un exceso de iridio en niveles inmediatos al límite Cretácico-Paleógeno, originó la idea de una causa extraterrestre para explicar las grandes extinciones de aquella época.

Frente a los tradicionales métodos de reconstrucción evolutiva basados exclusivamente en los datos de la morfología y el registro fósil, la Biología Molecular y la Citogenética, alentadas por los espectaculares hallazgos en la Paleontología Humana, dieron lugar a modelos alternativos y mejor fundamentados de filogenias y evolución. Son bien conocidas las dificultades para establecer las relaciones evolutivas entre animales distantemente emparentados, como ocurre cuando se intenta reconstruir un árbol filogenético de los Metazoa, por ejemplo. Hasta ahora, el empleo de datos de la Anatomía, Embriología y Paleontología, solo ha dado a este problema, soluciones altamente especulativas y discutibles. En cambio, resultados más alentadores están surgiendo del estudio del ARN 18 ribosomal, con relación a la datación de la divergencia entre phyla de animales y la determinación del grado de vinculación entre los mismos (Field *et al*., 1988; Wray, Levinton y Shapiro, 1996).

A mediados del siglo XX comenzó la utilización del microscopio electrónico de barrido (MEB), produciéndose un importante avance en el conocimiento de las estructuras microscópicas de composición orgánica e inorgánica. De esta forma, los estudios de las microestructuras inorgánicas de conchillas, principalmente de invertebrados, han ampliado los conocimientos sobre filogenia, condiciones paleoambientales y procesos tafonómicos (Rodriguez, 1989). En cuanto a las estructuras orgánicas, la Paleobotánica y la Palinología se han desarrollado intensamente con la aplicación del MEB sumado a la microscopía electrónica de transmisión (TEM), para el análisis de las ultraestructuras (cutículas, granos de polen y esporas) aportando nueva información principalmente sobre filogenia y morfología funcional.

La Bioestratigrafía de alta resolución busca, a partir de la conjunción de datos provenientes de diferentes líneas de investigación (Estratigrafía Secuencial, Geología Isotópica, taxones de rangos breves y distribución geográfica amplia, aspectos tafonómicos), afinar la calibración cronológica del relleno de una cuenca y mejorar la resolución temporal en las correlaciones intercuencales. Hoy día se han construido escalas bioestratigráficas de notable precisión.

La **Tafonomía** es una disciplina conocida desde 1940 y, junto con la Paleoicnología, constituyen una herramienta imprescindible para todo trabajo paleoecológico. Mediante técnicas de microscopía electrónica, rayos X, análisis químicos y programas (*softwares*) ayudan a reconstruir la historia de los procesos fisicoquímicos involucrados en la fosilización.

La **Paleoclimatología** también se ha desarrollado con éxito en los últimos años a partir de la información provista por diversos *proxy data* («datos aproximados»), ya que los registros del clima provenientes de satélites y de mediciones manuales (por medio de termómetros, pluviómetros, etc.) cubren, por lo general, los últimos 150 años. Estos registros son demasiado cortos para examinar el rango completo de la variabilidad climática. Por ello, es crítico examinar el cambio climático extendiéndose centenares y miles de años en el pasado usando registros paleoclimáticos provenientes de árboles (**Dendrocronología**), indicadores paleontológicos como corales, microorganismos silíceos o calcáreos, vertebrados, paleofloras, rocas termosensibles (evaporitas, carbonatos, carbones, tillitas), entre otros. La distribución de estos indicadores y rocas a través del tiempo permite interpretar cambios climáticos globales y cómo los continentes han viajado a través de cinturones climáticos. Se sabe hoy que el clima de la Tierra alterna entre períodos fríos o «Casa de Hielo» y períodos cálidos o «Casa Cálida». Estas variaciones pueden establecerse en distintas escalas de tiempo, como por ejemplo, se dice que el Mesozoico se caracterizó por ser cálido en general, y el Paleozoico Superior correspondió a un momento frío de la Tierra. Pero esta misma observación puede realizarse a escalas de tiempo mucho más acotadas tanto como los datos lo permitan.

Desde mitad de siglo pasado se consideran informaciones válidas sobre fluctuaciones del clima, las curvas paleotérmicas referidas a aguas oceánicas trazadas según las variaciones en el contenido relativo de isótopos esta-

bles, en conchillas de microorganismos ($^{18}O/^{16}O$; $^{13}C/^{12}C$; $^{87}S/^{86}S$; $^{15}N/^{14}N$; Cd/Ca), y testigos de hielo del Cuaternario. Se ha obtenido así una escala de alta resolución. Otros ciclos paleoclimáticos basados en diagramas polínicos se pueden también considerar vigentes como términos de referencia ya que son concordantes con las curvas obtenidas de isótopos (Parrish, 1998). Los esfuerzos para entender el clima del pasado tienen un objetivo claro y es predecir o al menos, alertar sobre los cambios climáticos futuros que afectarán tanto al ser humano como al resto de la Biósfera. Por ello, numerosos proyectos se concentran en esta tarea actualmente y en particular, el «*World Data Center for Paleoclimatology*» se ocupa de archivar toda la información producida por los científicos, y provee de herramientas para que sea reutilizada con diversos fines.

Hacia 1967 se definieron las bases conceptuales y metodológicas de la Paleobiogeografía. Las distribuciones de los animales y vegetales, complementadas con otras informaciones, como las paleomagnéticas, permiten reconstruir la posición de los mares y continentes en épocas geológicas remotas, a la vez que proporcionan sólidos argumentos para la concepción, reafirmación y modificación de teorías como la «deriva continental» y la «tectónica de placas».

COMPUTACIÓN

Desde los primeros días de la Paleontología, los investigadores han tratado de conservar a través de diferentes métodos los datos que producían. Algunos paleontólogos llevaban libros de notas con fotografías de fósiles categorizados por áreas geográficas, otros usaban un sistema de fichas organizadas alfabéticamente o por características morfológicas. Con el mayor número de investigaciones, los datos se incrementaron notablemente. Por diversas causas (falta de espacio, deficiente cuidado de la información) mucho conocimiento paleontológico no publicado, ha sido perdido para la ciencia.

El uso de computadoras personales modificó sustancialmente la forma de procesar la información, permitiendo así profundizar los alcances de la investigación y su aplicación a diferentes campos del conocimiento, aún más allá de cuestiones estrictamente paleontológicas.

Las **bases de datos** cumplen y probablemente cumplirán un papel vital en el futuro de la Paleontología. La información paleontológica registrada en una base de datos es válida para diversas áreas del conocimiento como educación, industria o investigación. Existen distintos tipos de bases de datos, dependiendo de la información que se quiera guardar. Así, por ejemplo, se pueden mencionar:

a. Base de Datos de Caracteres: almacena el valor del estado del carácter para un conjunto de taxones o individuos y puede ser usada, como una llave taxonómica, para identificar nuevo material o hacer análisis cladístico.

b. Base de Datos Taxonómica: es la reproducción en formato electrónico del trabajo taxonómico clásico, es decir nombre del taxón, diagnosis, lista de sinonimias, e imágenes o esquemas del taxón.

c. Base de Datos Distribucional: repositorio de datos bioestratigráficos o paleobiogeográficos usados en la industria del petróleo, en Micropaleontología y Paleooceanografía.

d. Base de Datos de Colecciones: inventario de materiales biológicos y paleontológicos, especialmente utilizado en museos y jardines botánicos.

e. Base de Datos Bibliográfica: dos tipos de bases se encuentran disponibles en el ámbito científico. Una consistente en listas detalladas de trabajos publicados y otra que permite obtener los trabajos completos a través de la web.

f. Base de Datos Nomenclaturales: información sobre las relaciones formales entre nombres taxonómicos.

Sin embargo, el uso de computadoras y de la tecnología de comunicaciones digitales constituye un esfuerzo para el investigador que va en desmedro de su tarea específica. Por ello, dentro de la Informática se ha promocionado la capacitación en una sub-disciplina (**Bioinformática**), para aprovechar la información digital disponible. En la Paleontología es crucial la incorporación de un soporte similar (**Paleoinformática)**.

LA PALEONTOLOGÍA Y EL CONOCIMIENTO DE LAS BIOTAS MÁS ANTIGUAS

Mercedes **di Pasquo**

Hasta hace pocas décadas, el conocimiento paleontológico se hallaba casi totalmente basado en la investigación de las biotas fósiles

del Fanerozoico, lapso de la historia terrestre que comprende a los últimos 545 m.a. de la misma.

Considerando que la antigüedad del planeta Tierra oscila en los 4600 m.a., quedaba pues un tiempo equivalente a casi 8 veces la extensión del Fanerozoico, desprovisto prácticamente de toda información paleontológica.

Fue costumbre designar a dicho lapso de «oscuridad paleontológica» con el nombre de Precámbrico, aludiendo a su ubicación en la escala geocronológica, inmediatamente anterior al

Cuadro 1. 1. Medición y división del tiempo geológico

El tiempo es una variable íntimamente asociada a todos los eventos geológicos y el conocimiento de la historia de la Tierra requiere que previamente, se ubiquen en orden cronológico los sucesos físicos y biológicos que la caracterizaron. Esta tarea se puede realizar mediante la elaboración de una escala de **edades relativas** o **absolutas**. En la primera, los sucesos se disponen en una secuencia que solo permite determinar si un hecho aconteció antes, durante o después que otro; mientras que la segunda fija la ocurrencia de los acontecimientos en término de años, haciendo posible conocer la cantidad de éstos transcurridos entre dos hechos consecutivos. Así, entre dos acontecimientos ocurridos hace 500 y 400 millones de años, respectivamente, mediaron 100 millones de años. La medición y división del tiempo geológico y la determinación de la secuencia temporal de los sucesos en la historia terrestre, es el objeto de la **Geocronología**. Dado el carácter inmaterial del tiempo, su división en **unidades geocronológicas** solo puede realizarse teniendo en cuenta la observación de los acontecimientos naturales registrados en las sucesiones rocosas originadas en esos lapsos. Así, dichos cuerpos de rocas pueden dividirse en **unidades cronoestratigráficas**, equivalentes a las geocronológicas. Ambas unidades son paratemporales pues sus límites resultan isócronos y en la práctica, los mismos se han hecho coincidir con extinciones o modificaciones importantes en la composición de las biotas fósiles. Jerárquicamente y en orden decreciente, se disponen como sigue:

Unidades geocronológicas	**Unidades cronoestratigráficas**
Eon Fanerozoico	Eonotema Fanerozoico
Era Paleozoica	Eratema Paleozoico
Período Silúrico	Sistema Silúrico
Epoca Ludlow (Ludlowiana)	Serie Ludlow (Ludlowiana)
Edad Ludfordiana	Piso Ludfordiano
Crono Brunhes	Cronozona Brunhes

Una era representa el tiempo durante el cual fue depositado el eratema correspondiente. Las denominaciones de las únicas eras/eratemas fanerozoicas reconocidas oficialmente (Paleozoico, Mesozoico, Cenozoico), aluden al grado evolutivo alcanzado por la vida en cada una de estas grandes etapas (Cuadro **1**. 2). El conjunto de las mismas constituye el eón/eonotema Fanerozoico, que abarca a los últimos 545 millones de años de la historia terrestre. Si se considera que nuestro planeta tiene una edad cercana a los 4600 millones de años, resta un lapso equivalente a casi 8 veces la duración del Fanerozoico sin denominación reconocida. Durante mucho tiempo a tan extenso lapso se lo denominó Precámbrico pero, últimamente, se prefiere reemplazarlo por el de los eones/eonotemas Arqueozoico (el más antiguo) y Proterozoico, quedando Precámbrico como un término informal aunque útil en muchas ocasiones.

Las eras/eratemas se dividen en períodos/sistemas, cuyas denominaciones generalmente finalizan en —ico (Cámbrico, Jurásico, etc.), excepto Terciario y Cuaternario. Las épocas/series son divisiones de los períodos/sistemas y se designan sobre la base de un nombre geográfico solo (Ludlow) o agregándole la terminación —ana o —iana (Ludlowiana). También se expresan las épocas mediante los adjetivos escritos con mayúscula Temprano, Medio, Tardío a continuación del período correspondiente (Ordovícico Temprano) o Inferior, Medio, Superior a continuación del sistema correspondiente (Ordovícico Inferior), en el caso de las series.

Los nombres de las épocas/series Paleoceno, Eoceno, Oligoceno, Mioceno, Plioceno, Pleistoceno, Holoceno, se refieren al orden de antigüedad de los mismos.

Las unidades edad/piso son divisiones menores denominadas según el nombre de una localidad geográfica o agregando al mismo la terminación —iano (Piso Ludfordiano). A veces se hace referencia a las partes inferior, media o superior de un piso/serie, y en este caso se escribirán con minúscula (Piso Sinemuriano superior).

El crono/cronozona representa el lapso o cuerpo de rocas correspondiente al **rango** o **biocrón** (lapso en que una especie o grupo de especies ha existido) de un taxón fósil o de una polaridad o magnetopolaridad definida. Sus nombres pueden basarse en el del taxón que caracteriza a una biozona (cronozona de *Rhabdinopora flabelliformis*), en un tipo de polaridad (cronozona normal) o en una zona de magnetopolaridad (cronozona Brunhes).

Una aplicación importante de las mencionadas unidades se halla en la **Tabla Estratigráfica Internacional** (Cuadro **1.** 2), que sintetiza los resultados estratigráficos aportados por innumerables investigaciones geológicas y paleontológicas. La actualización de la misma es realizada periódicamente por la Comisión Internacional de Estratigrafía, asesorada por la meticulosa tarea de subcomisiones de especialistas, encargados de establecer, con la mayor precisión posible, la ubicación de los límites y subdivisiones de las unidades. Esta tarea ha recibido el significativo aporte de la **Geología Isotópica** o **Radimetría** con el cálculo de edades absolutas basado en la desintegración y transmutación de ciertos elementos radiactivos presentes en los estratos (K/Ar, Rb/Sr, ^{14}C, etc.), y la integración de dichas edades a la cronología relativa de la historia terrestre.

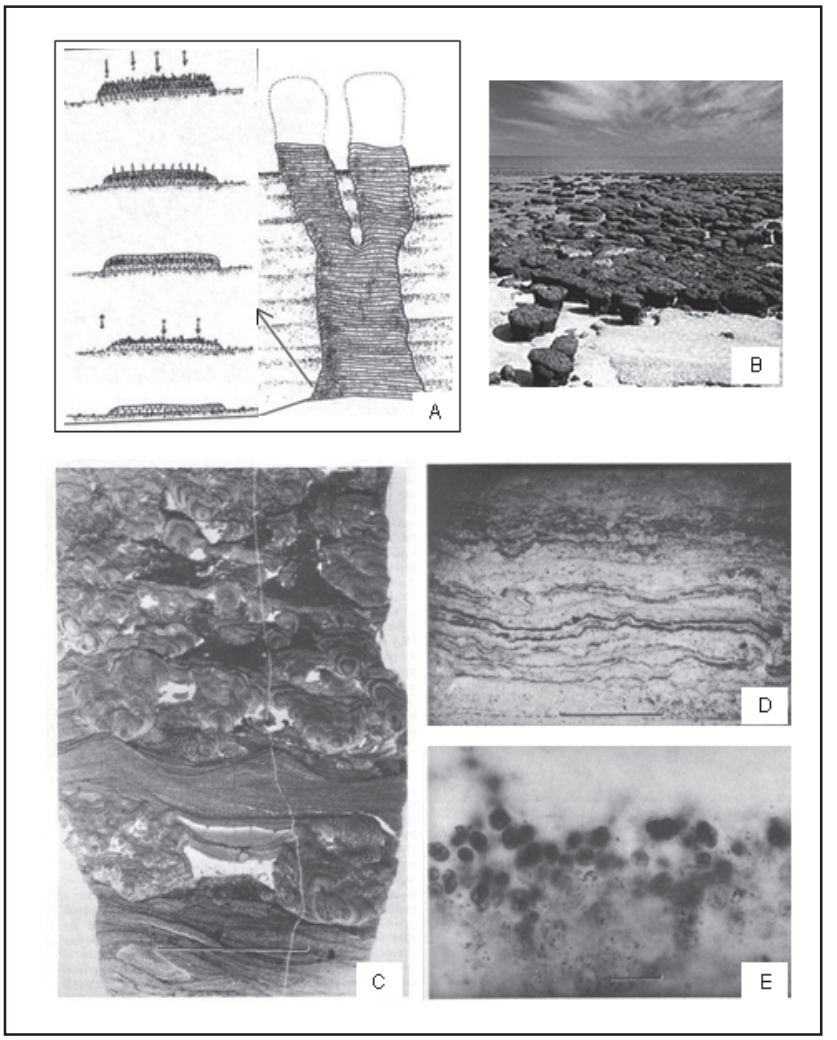


Figura 1. 1. Estromatolitos: su formación y características principales. A. proceso de formación de un estromatolito; B. estromatolitos dómicos a columnares en formación, bahía Shark, oeste de Australia; C. *Alcheringa narrina* sobre ondulitas, Grupo Fortescue, Australia; D. estromatolito estratiforme, Grupo Mc Arthur (escala 1 mm); E. corte delgado de un lente de *chert* negro del estromatolito en D, mostrando un agrupamiento de la cianoficea *Eoentophysalis balcherensis* (escala 20 µm) (A. de Willis y Mc Elwain, 2002; B-E. de Glaessner y Walter, 1981).

Cámbrico o primer período (sistema) del eón Fanerozoico (Cuadros **1**. 1 y 2), pero más recientemente, los estudios geológicos de estos terrenos tan antiguos, han permitido dividir al tiempo precámbrico en los eones Arqueozoico (4600-2500 m.a.) y Proterozoico (2500-545 m.a.).

En esta sección se aludirá a las principales biotas reconocidas en los mencionados eones, su posición estratigráfica y principales integrantes, dejando para el Capítulo **3** «El Reino Animal» destacar la trascendencia de las mismas en la evolución de la vida. La información proporcionada por la investigación de estas biotas tan antiguas es fundamental para la interpretación de los procesos evolutivos que condujeron a la aparición de la fauna cámbrica, en la cual los invertebrados representan el conjunto más numeroso y mejor representado.

Las principales causas que demoraron el conocimiento paleontológico del Precámbrico fueron el tamaño y la naturaleza de los fósiles de estos terrenos. En gran parte, dichos restos tienen dimensiones que apenas superan unos pocos micrones y carecen de estructuras esqueletales.

Muchos microfósiles precámbricos son restos celulares a veces agrupados de tal manera que resultan comparables con estadios reproductivos de algas. Otras, se trata de quimiofósiles o fósiles químicos, para cuya identificación se requieren técnicas especiales. Entre ellos por ejemplo, los alcanos, esteranos y las porfirinas están estrechamente vinculados con el proceso de la fotosíntesis, por lo que su presencia en los sedimentos es indicadora de la existencia de organismos que desarrollaban dicha actividad. Sin embargo, no todos los especialistas están convencidos de que tales compuestos puedan mantenerse estables durante un tiempo tan prolongado.

Otro tipo de fosilización está representado por los depósitos carbonosos cuyo origen or-

gánico o inorgánico puede ser verificado mediante la relación $^{12}C/^{13}C$. Donde no opera la fotosíntesis, dicha relación es algo menor al 90%, mientras que durante la misma, la reducción del CO_2 tiende a concentrar selectivamente el isótopo más liviano (^{12}C) con respecto al más pesado (^{13}C) y la relación supera el valor anterior.

Una de las fuentes más importantes de documentación paleontológica precámbrica son los **estromatolitos**, estructuras biosedimentarias cuyo origen se debe a la actividad de algas cianofíceas (cianobacterias) y bacterias fotosintetizadoras (Figura **1**. 1 A-C), que integraron las primeras comunidades procariotas marinas vivientes en la interfase agua-sedimento, dentro de la zona fótica. Estas estructuras tienen forma de montículos similares a los arrecifes actuales y consisten internamente, en la superposición de láminas claras y oscuras, de micrones a milímetros de espesor. En general, las láminas se producen por la alternancia entre la acumulación de sedimentos pelíticos sobre el fondo (láminas claras), la precipitación de minerales, por ejemplo CO_3Ca (inducida por la liberación de O_2 por las algas y el CO_2 disuelto en el agua) y la acreción de partículas finas micríticas de CO_3Ca en la masa gelatinosa (mucílago) que mantiene unidos a los microorganismos (lámina oscura de materia orgánica y sulfuros de hierro). También suele haber presencia de sílice amorfa a criptocristalina, generalmente asociada a aguas termales. Estas matas algales pueden crecer, en un año, entre 2 mm y 10 mm, dependiendo de la tasa de erosión (van Gemerden, 1993) o alcanzar hasta 1 m de altura en las formas columnares (Figura **1**. 1).

Generalmente, los estromatolitos son calcáreos o dolomíticos (excepcionalmente silíceos) y de morfología variada, diferenciándose en estratiformes, nodulares y columnares. Se discute si estos rasgos se deben a características ambientales o están controlados genéticamente. Siempre comienzan a desarrollarse sobre un sustrato estabilizado y muestran heliotropismo, por lo que el crecimiento se realiza en la dirección del Sol.

Los estromatolitos más antiguos conocidos se hallan en Australia occidental (Serie Warrawoona, 3465 m.a.) y Sudáfrica (Supergrupo Swaziland, 3300 m.a) (Cuadro **1**. 3 A), pero también se los encuentra en rocas más jóvenes y actualmente están restringidos a regiones poco habitadas por otros organismos, con condiciones algo extremas de salinidad o temperatura, en Bahamas, Bermudas y Australia. En ambientes continentales, como en el Parque Yellowstone (U.S.A.) o en Nueva Zelanda, se asocian a áreas de volcanismo (*hot springs*, Walter, 1976). Hasta ahora, solo los columnares parecerían importantes para establecer correlaciones estratigráficas, siendo empleados en biozonaciones del Proterozoico en Australia, Rusia, Siberia, China y América del Norte. En el Arqueozoico, los estromatolitos son raros y suelen carecer de evidencias bacteriales, por lo que algunos autores les atribuyen un origen inorgánico. Su mejor desarrollo ocurrió durante el Meso- y Neoproterozoico y casi desaparecieron al culminar estos últimos tiempos.

El Supergrupo Swaziland del Transvaal oriental sudafricano y el Grupo Warrawoona de Australia occidental contienen microfósiles procariotas en estructuras estromatolíticas (Lemoigne, 1988; Knoll, 1996) aunque la verdadera naturaleza orgánica de los australianos ha sido cuestionada (Brasier *et al*. 2002). En la parte inferior del Supergrupo Swaziland se halla el Grupo Onverwacht con sedimentos marinos piroclásticos, arcillitas carbonosas y ftanitas conteniendo *Archaeosphaeroides barbertonensis* y quimiofósiles. El Grupo Fig Tree suprayacente proporcionó a los procariota *Eobacterium isolatum* y *A. barbertonensis*, el primero con afinidades eubacterianas y el segundo, similar a Chroococcales (cianoficeas coccoideas modernas) (Knoll y Barghoorn 1977, en Knoll, 1996). Las relaciones $^{12}C/^{13}C$ del querógeno (Knoll y Canfield, 1998) avalarían la existencia de la fotosíntesis en esos tiempos.

Algo más jóvenes que los fósiles arriba mencionados son los estromatolitos del Sistema Bulawayánico (+ 2700 m.a.) de Rhodesia y de la Formación Soudan Iron (2800 m.a.) de Minnesota (U.S.A.) en los que se hallan posibles bacterias sidero-oxidantes comparables a *Metallognium personatum*, actualmente habitante de fondos lacustres.

La Formación Tumbiana del Grupo Fortescue, en Australia, y el Supergrupo Ventersdorp de Sudáfrica, ambos de unos 2700 m.a. de antigüedad (Figura **1**. 3 A y Cuadro **1**. 3 A), representarían los registros más antiguos de estromatolitos de ambientes lacustres hipersalinos con restos orgánicos (Buick, 1992 en Buick, 2001).

Con el inicio del Proterozoico (2500 m.a.) (Cuadro **1**. 2), la actividad biológica se incrementó notablemente y gran parte de la diversidad actual de cianofitas y bacterias ya debió existir, como se deduce de las microbiotas halladas en Sudáfrica (Supergrupos Witwatersrand y Transvaal), Groenlandia (Grupo Vallen), Australia (Formación Duck Creek) y Canadá (Formación Gunflint y Supergrupo Belcher Inferior). De todas ellas, las canadienses son las

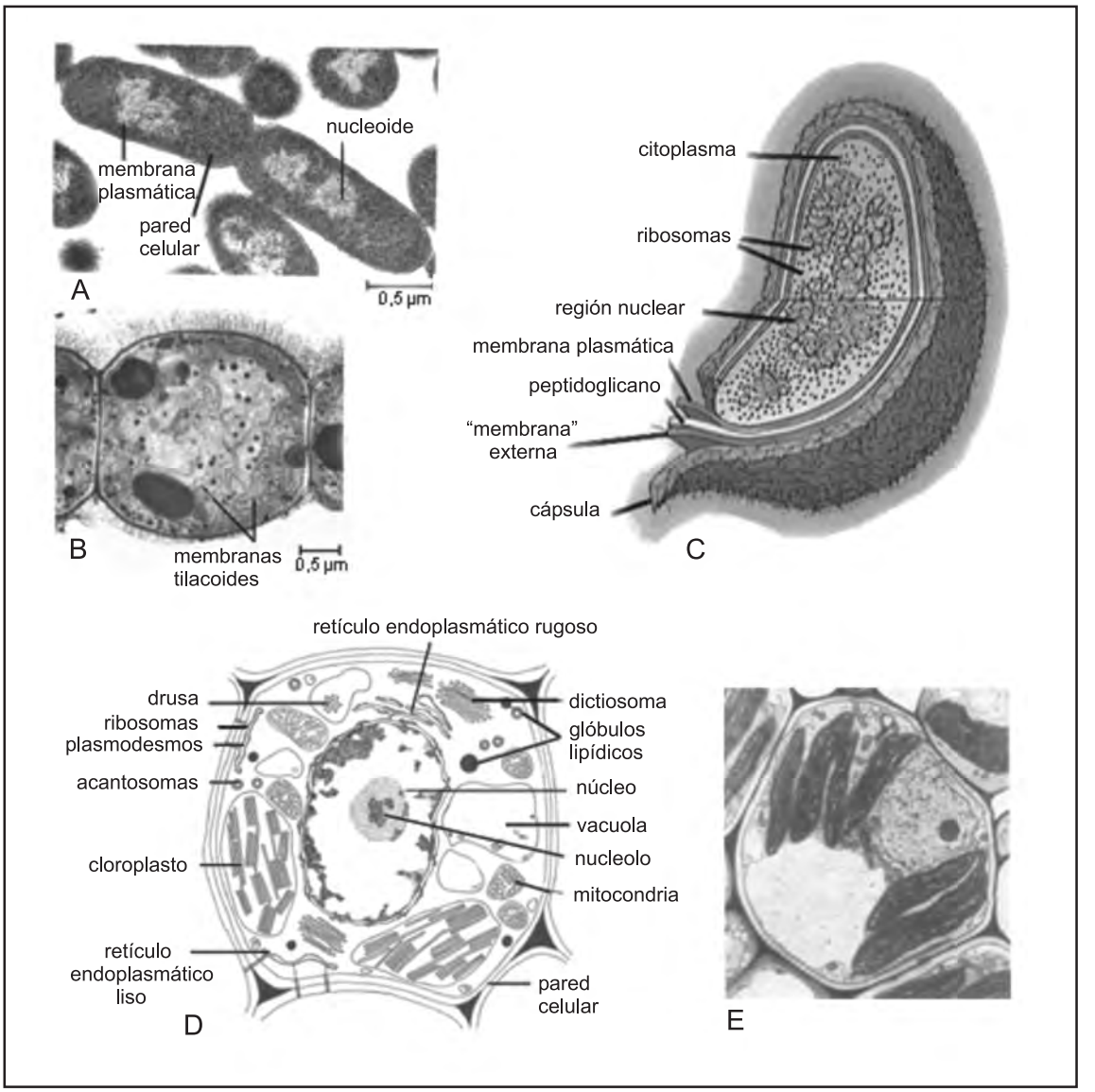


Figura 1. 2. A-C. Procariotas. A. bacterias; B. cianobacteria; C. esquema de una célula procariota; D. esquema de una célula eucariota vegetal; E. electromicrografía de célula eucariota vegetal (imágenes tomadas de Raven *et al*., 1992).

más interesantes y mejor conocidas, hallándose asociadas a estromatolitos laminares. Los microorganismos, preservados en una condición tridimensional, están muy poco alterados.

La Formación Gunflint (2000 m.a.) (Cuadro **1**. 3 B), extendida al norte del lago Superior (Ontario, Canadá) contiene procariotas y restos de los posiblemente primeros eucariotas (Figura **1**. 2 D, E), abundando las formas esferoidales-elipsoidales y los filamentos septados. Entre las primeras, *Huroniospora* fue una probable cianoficea (Chroococcales) o Rhodophycea, mientras que los segundos constituyen un grupo heterogéneo, con algunos representantes relacionados con bacterias filamentosas, pero la mayoría tiene afinidades cianoficeanas (*Gunflintia*, Nostocaceae, Figura **1**. 3 A, B, C). Los filamentos mayores son comparables a algas oscillatoriaceas y *Eoastrion* se relacionaría con ciertas ferrobacterias modernas (Knoll, 1996).

En el Mesoproterozoico (Cuadro **1**. 2) se encuentran impresiones más complejas, que muestran la primera tendencia hacia el tamaño macroscópico, como los grypánidos espiralados y helicoidales que, en rocas de América del Norte, China e India entre 2100 m.a. y 1400 m.a. (Cuadro **1**. 3 B), caracterizan a la Zona de *Grypania* (Figura **1**. 3 K). Se trata de un megafósil posiblemente fotosintetizador, tubiforme, de 1 mm a 2 mm de diámetro y hasta 80 mm de longitud. En la Formación Huntington (1200-700 m.a.), Canadá, hay algas eucariotas con una preservación excepcio-

nal, afines a algas rojas bangiofitas (Cuadro **1**. 3 B) (Butterfield *et al*., 1990, en Willis y Mc Elwain, 2002).

A partir del Neoproterozoico otras microbiotas marinas procedentes de las plataformas de Siberia, India, U.S.A., Canadá, Groenlandia, etc., muestran una creciente complejidad estructural que revela la iniciación de una importante radiación evolutiva que culminó con la aparición de los eucariotas multicelulares (metazoos) (Cuadro **1**. 3 B).

La macrobiota de la Formación Bitter Springs, Australia, de unos 900 m.a. (Cuadro **1**. 3 B), está integrada por bacterias filamentosas, algas azul-verdosas y verdes, posibles algas rojas, dinofíceas, hongos y otros organismos de afinidades poco conocidas (Schopf, 1968). Las formas dominantes son las algas filamentosas y coccoideas azul-verdosas, habiéndose referido los taxones filamentosos a las Oscillatoriaceae, Nostocaceae y Rivulariaceae. La mayoría de las algas azul-verdosas corresponderían a familias modernas y muchas son comparables, a nivel genérico o específico, con algas vivientes. *Caryosphaeroides*, *Glenobotrydium* y *Eumycetopsis robusta*, probablemente afín a Phycomicetes, serían eucariotas con reproducción mitósica, como está clara-

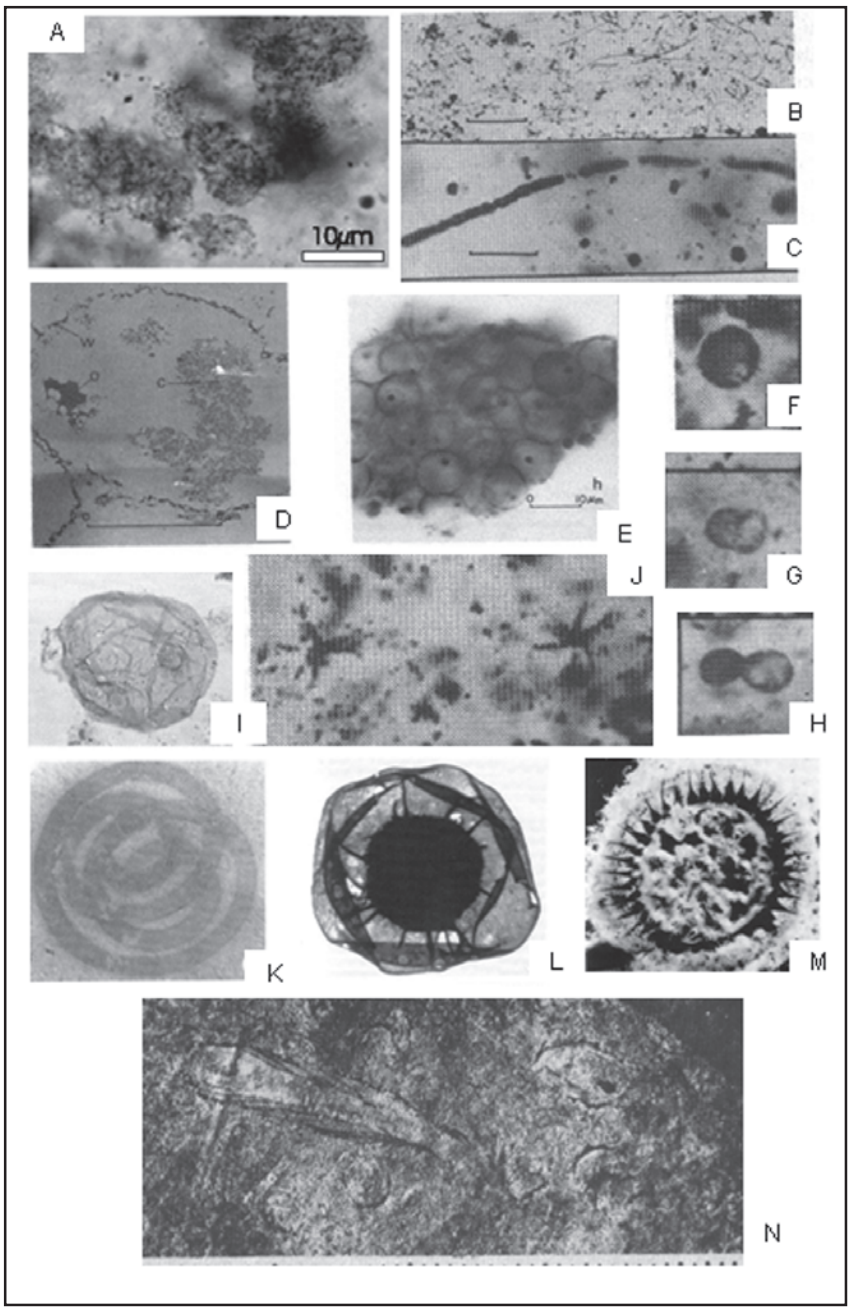


Figura 1. 3. Ejemplos de procariotas (A-C, F-L) y eucariotas (D-E, M-N). A. colonia de cianofíceas coccoides, Supergrupo Ventersdorp, Sudáfrica; B-C. *Gunflintia minuta* en estromatolitos de la Formación Frere, Australia (escala en B = 100 µm, en C = 10 µm); D-E. *Glenobotrydium aenigmatis* en un *chert* negro de la Formación Bitter Springs (en D se identifican la pared celular(w), la organela (o), y residuo citoplasmático (c); escala en D = 5 µm, en E = 10 µm); F-H. *Huroniospora* sp., Formación Frere, Australia (aproximadamente 10 µm); I. *Leiosphaeridia tenuissima*, Grupo Roper, Australia (aproximadamente 80 µm); J. *Eoastrion simplex*, Formación Frere, Australia (aproximadamente 20 µm); K. *Grypania spiralis*, Formación Gaoyuzhuang, China (aproximadamente 80 µm); L. *Trachyhystrichosphaera polaris*, Grupo Akademikerbreen, Svalbardia? (aproximadamente 240 µm); M. Acritarca, Formación Doushantuo, China (aproximadamente 280 µm); N. *Cloudina hartmannae*, Grupo Nama, sudoeste de África (escala 1 cm). (A. de Altermann, 2001; B-H, J. de Glaessner y Walter, 1981; I, K-M. de Knoll, 1996; N. de Ericksson y Mac Gregor, 1981).

mente mostrado por la excepcional preservación de una secuencia mitósica en *Glenobotrydium aenigmatis* (Figura **1**. 3 D, E), mientras otros cuerpos esferoidales con marcas triletes y disposición tetraédrica, recordarían a ciertos estadios de meiosis, aunque se ha demostrado experimentalmente que situaciones similares pueden originarse en el transcurso de la degradación parcial de ciertas algas.

El período Ediacárico (= Véndico, 650-545 m.a.) (Cuadro **1**. 2) se caracterizó por el incremento en la diversidad de las algas, la aparición de trazas fósiles y de impresiones de cuerpos de organismos multicelulares (metazoos) con o sin conchilla. Se denomina **biota de Ediacara** a las asociaciones cosmopolitas registradas en este período y conocidas en Australia (Ediacara), África occidental, Noruega, Europa oriental, norte de Rusia, Siberia, U.S.A., Canadá, Terranova, India y China (Selden y Nudds, 2004).

La aparición de la biota de Ediacara típica siguió a la finalización de la Glaciación Varangeriana, hace unos 650 a 600 m.a., y fue precedida por la depositación de la Formación Doushantuo (635-550 m.a.) (Cuadro **1**. 3 B), en el sur de China, que contiene preservaciones excepcionales en tres dimensiones de acritarcas, procariotas, algas multicelulares y animales, entre los que se destaca un embrión en sus primeros estadios de desarrollo (Xiao *et al*., 1998). En Namibia se hallan los primeros fósiles con conchilla, de forma tubular, como *Cloudina* (Figura **1**. 3 N), datados en 549 m.a. (Erwin, 2001). Otras formas se conocen en Brasil, lo que ha permitido diferenciar a la Zona de *Corumbella-Cloudina* (Erdmann, 2004).

Organismos mayores de 200 μm son los chuáridos (*Chuaria*, *Tawnia*, *Beltanelliformis*), de afinidades biológicas muy discutidas. Son improntas orgánicas esferoidales y discoidales que habrían aparecido al final del Paleoproterozoico (Cuadro **1**. 2), aunque con certeza lo hacen en el Neoproterozoico y en diversas regiones del mundo alcanzando el Cámbrico (Pöthe de Baldis *et al*., 1983; Knoll, 1996; Steiner, 1997).

Las trazas fósiles halladas en estas asociaciones generalmente son simples y corresponden a formas infaunales que habitaban a escasos centímetros de la interfase, en fondos blandos. Las perforaciones verticales son escasas.

La mayor diversidad se presenta en el Ediacárico Medio de la Plataforma Rusa y Namibia (Bartley *et al*., 1998; Jensen *et al*., 2000), decreciendo hacia arriba para aumentar notablemente al comienzo del Cámbrico, cuando aparecen la traza *Treptichnus* (= *Phycodes*) *pedum* y formas esqueletales mineralizadas como los Sabellidítidos y Anabarítidos (Bartley *et al*., 1998; Droser *et al*., 2002; Erdmann, 2004).

Los organismos multicelulares (metazoos) habrían sido muy escasos en la fauna ediacarana. Todos poseían cuerpo blando y muy bajo potencial de fosilización. El gigantismo de algunos pudo ser una respuesta a la depredación (Selden y Nudds, 2004) o a un mayor grado evolutivo, a pesar de que no llegaron a dejar descendientes en las faunas cámbricas (Sokolov y Fedonkin, 1984).

Al finalizar el Ediacárico se produjo una importante extinción en masa, desapareciendo la casi totalidad de los estromatolitos, de las biotas tipo Ediacara y gran parte del microplancton eucariota (acritarcas) (Seilacher, 1984; Bertley *et al*., 1998). La transición al Fanerozoico significó un cambio importante en la composición biótica y los phyla celomados experimentaron una mayor radiación adaptativa al explotar nuevos nichos, estando dotados algunos de ellos, con partes esqueletales duras.

LAS BIOTAS PRECÁMBRICAS DE AMÉRICA DEL SUR

El conocimiento de las biotas precámbricas sudamericanas es escaso y en general, se presentan en estratos que serían equivalentes al Ediacárico, aunque no se puede descartar que, en algunos casos, su edad alcance el Cámbrico. Muchas de ellas se hallan en Brasil y la mayoría incluye microfósiles atribuidos a cianobacterias y acritarcas.

En el Cratón de São Francisco, el Grupo Paranoá (1170-950 m.a.) es portador de estromatolitos (*Conophyton metula*, *Linella avis*, *Stratifera undata*) con cianobacterias (Fairchild y Subacius, 1986), mientras que en el Supergrupo São Francisco (950-700 m.a.) se resgistran estructuras dómicas y columnares diferentes de aquellas de la unidad inferior, conteniendo microfloras bien preservadas y diversas compuestas por cianobacterias coccoides (*Myxococcoides* sp., *Eoentophysalis*) y filamentosas (*Oscillatoriopsis*, *Palaeolyngbya*), acritarcas tipo *Leiosphaeridia* sp. y distintos tipos de colonias unicelulares (Fairchild *et al*., 1996).

El Grupo Jacadigo, que penetra en Bolivia y contiene a los yacimientos ferríferos de Urucum-Mutum, lleva formas similares a lóricas de tintínidos o de quitinozoarios, cuya edad superaría los 850 m.a., aunque otras formas similares a *Cloudina* y *Bavlinela* indicarían una edad más joven e incluso podrían llegar al

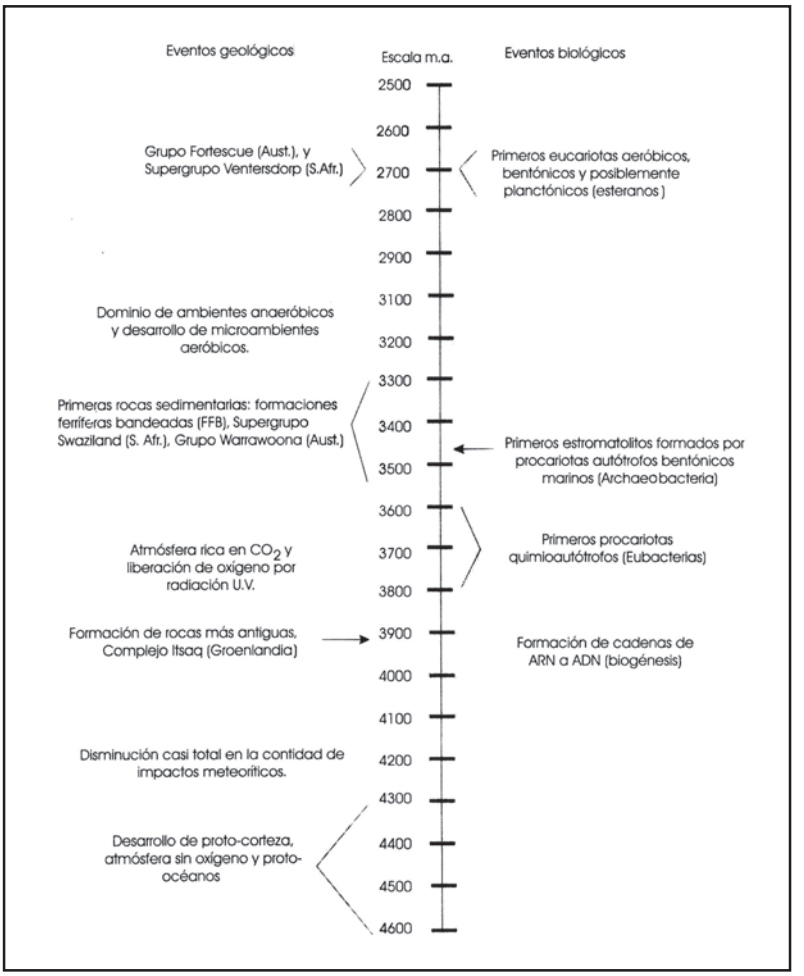
Cuadro 1. 2. Tabla Estratigráfica Internacional (adaptado de *International Stratigraphic Chart*, I.U.G.S., 2000).

Eonotema Eón	Eratema Era	Sistema Período		Serie Epoca	Piso Edad	m.a.
FANEROZOICO	Cenozoico	Cuaternario		Holoceno		0,010
				Pleistoceno		1,81
		Neógeno	Terciario	Plioceno	Gelasiano Piacenziano Zancliano	5
				Mioceno	Messiniano Tortoniano Serravalliano Langhiano Burdigaliano Aquitaniano	23
		Paleógeno		Oligoceno	Chattiano Rupeliano	33
				Eoceno	Priaboniano Bartoniano Luteciano Ypresiano	53
				Paleoceno	Thanesiano Selandiano Daniano	65
	Mesozoico	Cretácico		Superior/Tardío (Senoniano)	Maastrichtiano Campaniano Santoniano Coniaciano Turoniano Cenomaniano	99
				Inferior/Temprano (Neocomiano)	Albiano Aptiano Barremiano Hauteriviano Valanginiano Berriasiano	144
		Jurásico		Superior/Tardío (Malm)	Tithoniano Kimmeridgiano Oxfordiano	154
				Medio (Dogger)	Calloviano Bathoniano Bajociano Aaleniano	175
				Inferior/Temprano (Lías)	Toarciano Pliensbachiano Sinemuriano Hettangiano	203
		Triásico		Superior/Tardío	Rhetiano Noriano Carniano	228
				Medio	Ladiniano Anisiano	240
				Inferior/Temprano	Olenekiano Induano	251
	Paleozoico	Pérmico		Lopingiano	Changhsingiano Wuchiapingiano	260
				Guadalupiano	Capitaniano Wordiano Roadiano	272
				Cisuraliano	Kunguriano Artinskiano Sakmariano Asseliano	298
		Carbonífero		Pennsylvaniano	Gzheliano Kazimoviano Moscoviano Bashkiriano	320
				Mississippiano	Serpukhoviano Viseano Tournaisiano	354
		Devónico		Superior/Tardío	Famenniano Frasniano	
				Medio	Givetiano Eifeliano	
				Inferior/Temprano	Emsiano Pragiano Lochkoviano	416

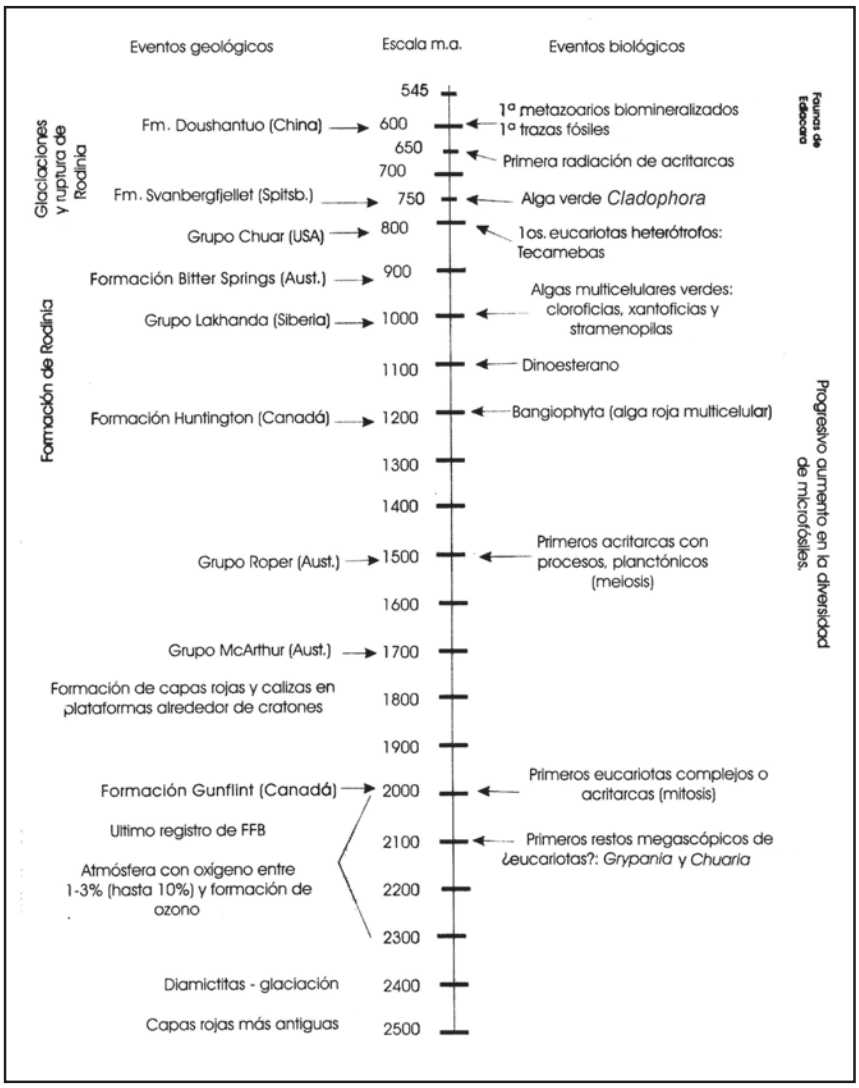
Continua en la página siguiente

Cuadro 1. 2. Continuación

Eonotema Eón		Eratema Era	Sistema Período	Serie Epoca	Piso Edad	m.a.
FANEROZOICO		Paleozoico	Silúrico	Prídoli		
				Ludlow	Ludfordiano Gorstiano	
				Wenlock	Homeriano Sheinwoodiano	
				Llandovery	Telychiano Aeroniano Rhuddaniano	440
			Ordovícico	Superior/Tardío	Ashgilliano Caradociano	
				Medio	Darriwiliano Llanvirniano	
				Inferior/Temprano	Arenigiano Tremadociano	495
			Cámbrico	Superior/Tardío		
				Medio		
				Inferior/Temprano		545
Precámbrico	Proterozoico	Neoproterozoico	Ediacárico (= Véndico)			650
			Cryogénico			850
			Toniánico			1000
		Mesoproterozoico				1600
		Paleoproterozoico				2500
	Arqueozoico	Neoarqueozoico Mesoarqueozoico Paleoarqueozoico Eoarqueozoico				4600



Cuadro 1. 3 A. Grandes eventos geológicos y biológicos ocurridos en el Arqueozoico, inferidos del registro fósil, basados principalmente en Lipps (1993), Knoll (1996), Willis y Mc Elwain (2002).



Cuadro 1. 3 B. Grandes eventos geológicos y biológicos ocurridos en el Proterozoico, inferidos del registro fósil, basados principalmente en Lipps (1993), Knoll (1996), Willis y Mc Elwain (2002).

Fanerozoico (Fairchild *et al*., 1978). El Grupo Corumbá, también extendido por Bolivia y Paraguay, contiene el único metazoario fósil sudamericano, *Corumbella werneri* (Hahn *et al*., 1982). Es una forma tubular, anillada, de simetría tetrarradiada que recuerda a los conuláridos; tiene unos 5 mm de diámetro y se la ubica en el Proterozoico Superior, si bien la presencia de *Tyrasotaenia* podría indicar Cámbrico Inferior.

Los Grupos Jacadigo y Corumbá se correlacionarían con el Grupo Arroyo del Soldado, de Uruguay (Pazos *et al*., 2003), cuya base (Formación Yerbal) proporcionó una asociación con esqueletos mineralizados integrada por *Cloudina riemkeae*, *Titanotheca coimbrae* (foraminífero aglutinado con cristales de rutilo), *Waltheria marbugensis* (conchilla fosfática). *Cloudina* y *Leiosphaeridia bicrura* (del Véndico europeo que alcanzó el Cámbrico Temprano), indicarían una depositación entre 560-545 m.a. En la parte superior, la Formación Cerro Victoria, con estromatolitos e icnofósiles, señalaría Cámbrico Inferior (Gaucher *et al*., 1998, 2003; Gaucher y Sprechman, 1999).

En el sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina), el basamento de Tandilia incluye al Grupo Sierras Bayas con una microbiota del Neoproterozoico Medio de estromatolitos portadores de probables cianofíceas como *Paleorivularia ontarica* (conocida en la Formación Gunflint de Canadá), y acritarcas que corresponderían al Ediacárico, considerando la presencia de *Chuaria* como fósil guía (Pöthe de Baldis *et al*., 1983).

En el noroeste argentino, la Formación Puncoviscana (que se prolongaría en Bolivia) proporcionó impresiones medusoides atribuidas a *Beltanelliformis* y *Sekwia* (Aceñolaza y Durand, 1985).

BIBLIOGRAFÍA

Aceñolaza, F.G. y Durand, F. 1985. Upper Precambrian-Lower Cambrian Biota from the Northwest of Argentina. *Geological Magazine* 123: 367-375.

Altermann, W. 2001. The oldest fossils of Africa - a brief reappraisal of reports from the Archean. *African Earth Sciences*, 33: 427-436.

Amos, A.J. 1974. Necrología de Harrington. *Revista Asociación Geológica Argentina* 29 (3): 379-380.

Archangelsky, S. 1975. Dr. Carlos Alberto Menéndez. *Ameghiniana* XIII (3-4): 335-336.

Báez, A.M. 1992. Necrológica. Dr. Osvaldo Alfredo Reig (1929-1992). *Ameghiniana* 29 (2): 191-192.

Bartley, J.K., Pope, M., Knoll, A.H., Semikhatov, M.A. y Petrov, P.Y., 1998. A Vendian-Cambrian boundary succession from the northwestern margin of the Siberian Platform: stratigraphy, palaeontology, chemostratigraphy and correlation. *Geological Magazine* 135: 473-494.

Brasier, M.D., Green, O.W., Jephcoat, A.P., Kleppe, A.K., Van Kranendonk, M.J., Lindsay, J.F., Steele, A. y Grassineau, N.V. 2002. Questioning the evidence for Earth's oldest fossils. *Nature* 416: 76-81.

Buick, R., 2001. 1.1.3. Life in the Archaean. En: D. E. G Briggs y P. R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*. Blackwell Science Ltd, USA. 583 pp.

Camargo Mendes, J. 1974. Pesquisas Paleontológicas no Brasil. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 46 (3-4): 369-376.

Cuerda, A.J. 1975. Profesor Dr. Armando F. Leanza (1919-1975). *Ameghiniana* XII (2): 190-191.

Droser, M.L., Jensen, S. y Gehling, J.G. 2002. Trace fossils and substrates of the terminal Proterozoic-Cambrian transition: Implications from the record of early bilaterians and sediment mixing. *PNAS*, 99 (20): 12572-12576.

Erdtmann, B. 2004. The infra-Cambrian bioradiation event: a review from the perspective of the Yangtze Plate in South China and correlation with coeval strate in Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7 (2): 223-230.

Eriksson, K.A. y Mac Gregor, I.M. 1981. Precambrian Palaeontology of Southern Africa. En D. R. Hunter (Ed.), *Precambrian of the Southern Hemisphere*. Elsevier. pp. 813-833.

Erwin, D.H. 2001. 1.2.1. Metazoan origins and early evolution. En D. E. G. Briggs y P. R. Crowther (ed.), *Palaeobiology II*. Blackwell Science Ltd., USA. 583 pp.

Fairchild, T.R. y Subacius, S.M., 1986. Microfossils associated with silicified *Stratifera undata* Komar 1966 from the Late Proterozoic Bambuí Group, South-central Brazil. *Precambrian Research* 33: 323-339.

Fairchild, T.R., Barbour, A.P. y Haralyi, N.L. 1978. Microfossils in the «Eopaleozoic» Jacadigo Group at Urucum, Mato Grosso, southwest Brazil. *Instituto de Geociências*, USP, Boletim 9: 74-79.

Fairchild, T.R., Schopf, J.W., Shen-Miller, J., Guimaraês, E.M., Edwards, M.D, Lagstein, A, Li, X., Pabst, M. y Melo-Fihlo, L.S. 1996. Recent discoveries pf Proterozoic microfossils in South-central Brazil. *Precambrian Research* 80: 125-152.

Fariña, R.A. y Vizcaino, S. 1995. *Hace sólo diez mil años*. Fin de Siglo, Colección Prometeo 2. 128 pp.

Field, K.G., Olsen, G.J., Lane, D.J., Giovannoni, S.J., Ghiselin, M.T., Raff, E.C., Pace, N.R. y Raff, R.A. 1988. Molecular Phylogeny of the Animal Kingdon. *Science* 239: 748-753.

Gaucher, C. y Sprechman, P. 1999. Upper Vendian skeletal fauna of the Arroyo del Soldado, Uruguay. *Beringeria* 23: 55-91.

Gaucher, C., Sprechman, P., Montaña, J. y Martínez, S. 1998. Litoestratigrafía, sedimentología y paleogeografía del Grupo Arroyo del Soldado (Vendiano-Cámbrico de Uruguay). *2º Congreso Uruguayo de Geología* (Punta del Este): 24-31.

Gaucher, C., Boggiani, P.C., Sprechmann, P., Nóbrega Sial, A. y Fairchild, T. 2003. Integrated correlation of the Vendian to Cambrian Arroyo del Soldado and Corumbá Groups (Uruguay and Brazil): palaeogeographic, palaeoclimatic and palaeobiologic implications. *Precambrian Research* 120: 241-278.

Glaessner, M.F. y Walter, M.R. 1981. Australian Precambrian Palaeobiology. En D. R. Hunter (Ed.), *Precambrian of the Southern Hemisphere*. Elsevier. pp. 361-396.

Goodspeed, T.H. 1943. *Historia de la Botánica*. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, serie B, nº 20. Buenos Aires.

Hahn, G., Hahn, R.; Leonardos, O.H.; Pflug, H.D. y Walde, D.G.H. 1982. Köperlich erhaltene Scyphozoen- Reste aus dem Jungpräkambrium Brasiliens. *Geologica et Palaeontologica* 16: 1-18.

Jensen, S., Saylor, B.Z., Gehling, J.G. y Germs, G.J. 2000. Complex trace fossils from the terminal Proterozoic of Namibia. *Geology* 28: 143-146.

Knoll, A.H. 1996. Chapter 4. Archean and Proterozoic Paleontology. En J. Jansonius y D. C. Mc Gregor (editores), *Paleopalynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, 1: 51-80.

Knoll, A.H. y Canfield, D.E. 1998. Isotopic inferences on early ecosystems. *Paleontological Society Papers* 4: 212-243.

Lanteri, A.A. y Confalonieri, V.A. 2001. El ADN del pasado. Estudio de material genético de las momias y los fósiles. *Revista Ciencia Hoy* 11 (64): 45-55.

Lemoigne, Y. 1988. La Flore au cours des Temps Géologiques. *Geobios*. *Mémoire special* nº 10: 1-384.

Lipps, J.H. 1993. *Fossil prokariotes and protists*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, Boston. 226 pp.

Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2001. El programa de investigación seilacheriano; la icnología desde la perspectiva de Imre Lakatos. *Asociación Paleontológica Argentina*, *Publicación Especial* nº 8: 177-186.

Morris, J. y Sharpe, D. 1846. Description of eight species of brachiopodous shells from the paleozoic rocks of the Falkland Islands. *Quaterly Journal Geological Society*, London, 2: 274-278.

Newton, C.R. 1990. Palaeobiogeography. En D. E. G. Briggs y P. R. Crowther (editores), *Palaeobiology*. Blackwell Scientific Publication. Londres. pp.452-460.

Ottone, E. 2001. Los primeros hallazgos de plantas fósiles en Argentina. *XI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología.* Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial nº 8: 49-51.

Ottone, E. 2002. The French Botanist Aimé Bonpland and the paleontology at Cuenca del Plata. *Earth Science History* 21 (2): 150-165.

Parrish, J.T. 1998. *2: Marine Biotic Indicators of Paleoclimate. Interpreting Pre-Quaternary Climate from the Geologic Record*. Columbia University Press, New York. 338 pp..

Paulcke, W. 1907. Die Cephalopoden der oberen Kreide Südpatagoniens. *Naturforschunden Gessellschaft Freiburg*, Berichte 15: 167-248.

Pazos, P.J., Sanchez-Bettucci, L. y Tófalo, O.R. 2003. The record of the Varanger glaciation at the Rio de la Plata Craton, Vendian-Cambrian of Uruguay. *Gondwana Research* 6: 65-77.

Pöthe de Baldis, E.D., Baldis, B.A. y Cuomo, J. 1983. Los fósiles precámbricos de la Formación Sierras Bayas (Olavarría) y su importancia intercontinental. *Revista Asociación Geológica Argentina,* 38: 73-83.

Raven, P.H., Evert, R.F. y Eichhorn, S.E. 1992. *Biology of plants*. Worth Publishers. New York. 775 pp.

Rodriguez, S. 1989. Aplicaciones del estudio de las microestructuras de los invertebrados fósiles. En E. Aguirre (editor), *Paleontología* 7. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Raycar, S.A. Madrid.

Runnegar, B. 1986. Molecular palaeontology. *Palaeontology* 29: 1-24.

Schopf, J.W. 1968. Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Precambrian, central Australia. *Journal of Paleontology* 42: 651-688.

Seilacher, A. 1977. Evolution of trace fossil communities. En A. Hallam (editor), *Patterns of Evolution*. Elsevier. pp. 339-376.

Seilacher, A. 1978. Use of trace fossils for recognizing depositional environments. En P. B. Basan (editor), *Trace Fossil Concepts*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. Short Course 5: 167-181.

Seilacher, A. 1984. Late Precambrian and Early Cambrian Metazoa: preservational or real extinctions? En H. D. Holland y A. F Trendall (editores), *Pattern of change in Earth evolution*. Springer-Verlag, Berlín. pp. 159-168.

Selden, P. y Nudds, J. 2004. *Evolution of fossil ecosystems*. Manson Publishing. 160 pp.

Sokolov, B.S. y Fedonkin, M.A. 1984. The Vendian as the terminal system of the Precambrian. *Episodes* 7, 1: 12-19.

Steiner, M. 1997. *Chuaria circularis* Walcott, 1899. «Megasphaeromorph acritarch» or Prokaryotic colony? *Acta Universitatis Carolinae Geologica* 40: 645-665.

Teruggi, M.E. 1981. Joaquín Frenguelli. Vida y obra de un naturalista completo. *Asociación Dante Alighieri*, Buenos Aires. 69 págs

Tonni, E. P. y Pasquali, R. C. 1998. *Mamíferos fósiles, cuando en la pampa vivían los gigantes*. Naturaleza Austral, Fundación de Historia Natural Féliz de Azara. Buenos Aires. 48 pp.

Van Gemerden, H. 1993. Microbial Mats: A joint venture. *Marine Geologie* 113: 3-25.

Volkheimer, W. 1977. Necrolgía. Carlos Alberto Menéndez (1921-1976). *Boletín Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología* 4: 1.

Walter, M.R. 1976. *Stromatolites*. Developments in Sedimentology nº 20. Elsevier, Amsterdam.

Wilckens, O. 1907. Die Lamellibranchiaten, Gastropoden u.s.w. der oberen Kreide Südpatagoniens. *Naturforschunden Gessellschaft Freiburg*, Berichte 15: 97-166.

Willis, K.J. y Mc Elwain, J.C. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, New York. 378 pp.

Wray, G.A., Levinton, J.S. y Shapiro, L.H. 1996. Molecular evidence for deep Precambrian Divergences Amoung Metazoan Phyla. *Science* 274: 568-573.

Xiao, S.; Zhang, Y. y Knoll, A. 1998. Three dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature* 391: 553-558.

2 FOSILIZACIÓN

LOS FÓSILES Y LOS PROCESOS DE FOSILIZACIÓN

Susana **Adamonis**
Andrea **Concheyro**

INTRODUCCIÓN

El conjunto de procesos físicos, químicos y biológicos que permiten la transición de un organismo desde la biósfera a la litósfera se conoce como **fosilización**. El resultado final de ésta es la formación de un **fósil**, como se denomina a todo resto o señal de un organismo que vivió en el pasado geológico y ha quedado conservado en las rocas de la corteza terrestre.

La disciplina subordinada a la Paleontología que se dedica al estudio de la fosilización y formación de los yacimientos fosilíferos es la **Tafonomía**, término de origen griego propuesto por Efremov (1940), que significa «leyes del enterramiento» (*tafoc* = muerte, *nomoc* = leyes).

La Tafonomía incluye la **Bioestratinomía** y la **Fosildiagénesis**. La primera se ocupa de los procesos *post mortem* previos al enterramiento y la segunda, de los posteriores al mismo, por lo que el límite entre las fases bioestratinómica y fosildiagenética está dado por el enterramiento (Figura **2**. 1).

Sin embargo, la muerte del organismo no es siempre condición necesaria para la existencia de un fósil, ya que muchos de ellos resultan de una «producción» biogénica que no implica la muerte del organismo que lo originó, como son las exuvias, los dientes, las esporas, el polen, etc. Tampoco el enterramiento es indispensable para que se produzca la fosilización y no todos los fósiles han experimentado procesos bioestratinómicos, ya que fueron enterrados vivos y murieron dentro del sedimento o son restos o señales producidos por organismos que vivían enterrados.

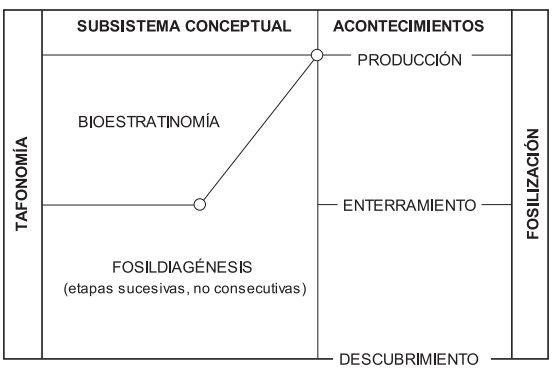


Figura 2. 1. Esquema de los subsistemas conceptuales que abarca la Tafonomía y su relación con el proceso de fosilización (modificado de Fernández López, 2000).

Originalmente se consideraba a la Fosildiagénesis como el estudio de las transformaciones ocurridas después del enterramiento «inicial» de los restos y/o señales. Sin embargo, dado que muchas veces luego de éste y antes del enterramiento final ocurren episodios de desenterramiento, distintos autores han elaborado diferentes modelos de fosilización y del límite entre la Bioestratinomía y la Fosildiagénesis (Figura **2**. 2).

MODELOS DE PROCESOS DE FOSILIZACIÓN

El proceso de fosilización ha sido interpretado según los modelos de modificación paleobiológica y destrucción selectiva, y de modificación tafonómica y retención diferencial.

Modelo de modificación paleobiológica y destrucción selectiva (Figura **2**. 3). Es el más tradicional y considera a la fosilización como un proceso paleobiológico, pues actúa sobre organismos que vivieron en el pasado, transformándolos en fósiles. Esto implica una pérdida o disminución de la información paleobiológica debido a la existencia de factores que, a modo de filtros, van eliminado a las formas menos resistentes. Por lo tanto, los fósiles serían «partes» de organismos transformados por la fosilización y el **registro fósil** estaría integrado por los restos más resistentes de los mismos. Desde este enfoque y considerando a un **yacimiento fósil** como el resultado de la transformación de una asociación viviente (**biocenosis**), se han reconocido distintas asociaciones de fósiles que se suceden durante el proceso de fosilización, a

Fosilización	LYELL, 1833; DÓRBIGNY, 1849
Bioestratinomía	WEIGELT, 1919
Acumulación (concentración) / Fosilización= Petrificación (transporte y sedimentación, mineralización y diagénesis)	EFREMOV, 1940
TAFONOMÍA	
Necrólisis / Fosildiagénesis / Bioestratinomía / Fosildiagénesis	MULLER 1950, 1963, 1979
TAFONOMÍA	
Bioestratinomía / Fosildiagénesis	LAWRENCE, 1968
TAFONOMÍA	
Prefosilización / Bioestratinomía / Fosilización o fosildiagénesis	SEILACHER, 1973
TAFONOMÍA	
Sedimentación I / Diagénesis I / Sedimentación II / Diagénesis II	SEILACHER, 1984
TAFONOMÍA	
Necrología / Bioestratinomía / Diagénesis	BEHRENSMEYER y KIDWELL, 1985
TAFONOMÍA	
Necrólisis / Prefosilización / Bioestratinomía / Fosilización / Meteorización / Fosildiagénesis	SEILACHER, 1992, 1995
TAFONOMÍA	

Figura 2. 2. Sistemas de clasificación para distinguir las disciplinas relacionadas con los procesos de fosilización, según distintos autores (modificado de Fernández López, 2000).

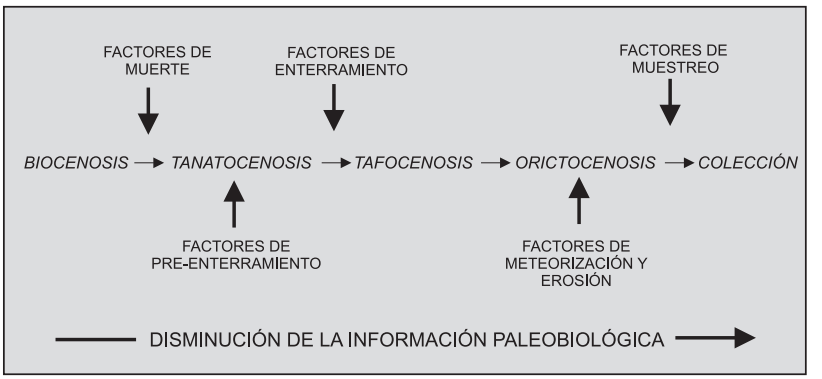


Figura 2. 3. Modelo de modificación paleobiológica y destrucción selectiva (modificado de Fernández López, 2000).

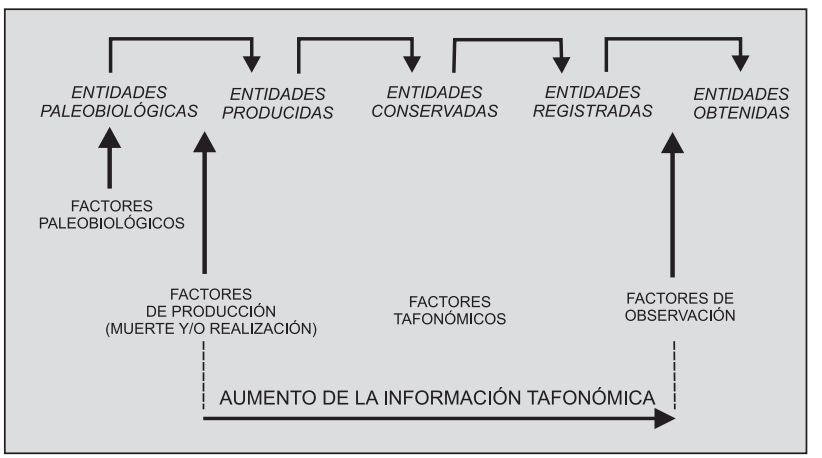


Figura 2. 4. Modelo de modificación tafonómica y retención diferencial (modificado de Fernández López, 2000).

saber: asociaciones de muerte (**tanatocenosis**), asociaciones enterradas (**tafocenosis**) y asociaciones fósiles (**orictocenosis**).

Modelo de modificación tafonómica y retención diferencial (Figura **2**. 4). Considera a la fosilización como un proceso no-paleobiológico ya que no actúa sobre organismos que vivieron en el pasado geológico, sino sobre los restos y/o señales producidos por ellos. Dado que estos restos y/o señales no son afectados por procesos destructivos, la fosilización no necesariamente conduce a una pérdida de la información paleobiológica sino más bien, al incremento de

la información tafonómica. Por lo tanto, según este modelo los fósiles no son «restos de» sino productos generados ya sea por organismos del pasado o por sus restos o señales. En el primer caso se habla de **producción biogénica**, como la que tendría lugar por ejemplo, al morir un organismo y generar un cadáver, o al producir partes renovables o desechables (dientes, exuvias, etc.) o desarrollar alguna actividad (huellas, pistas, perforaciones, etc.).

El segundo caso, denominado **producción tafogénica** correspondería a la producción de nuevos fósiles a partir de otros preexistentes, como en el caso de restos originados por la fracturación de otros restos.

Según este modelo, el registro fósil estaría integrado por fósiles generados ya sea a través de una producción biogénica o una produción tafogénica y no sería el resultado de un proceso destructivo selectivo, sino se trataría de un sistema organizado de origen paleobiológico capaz de generar, mantener, producir información, evolucionar e interactuar con la biósfera y litósfera.

EL REGISTRO FÓSIL

El registro fósil puede ser interpretado como una base de datos ubicada en la litósfera, que abarca no solo los fósiles descubiertos sino también aquellos por descubrir y cuyo estudio permite interpretar la evolución de la vida y sus características a través del tiempo geológico. Su calidad depende de diversas cualidades como ser fidelidad (es decir grado de correspondencia o similitud a nivel espacial, bioquímico, ecológico, etc, entre la asociación fósil y la comunidad original que le dio origen), resolución temporal, perfección morfológica, tendencias estratigráficas, etc. Estas cualidades no han permanecido constantes a lo largo del tiempo, sino que han ido variando como resultado de la evolución biológica y geológica y por lo tanto, son importantes por el grado de información tafonómica y paleobiológica que nos proporcionan.

La información tafonómica permite conocer cuáles fueron las modificaciones experimentadas por los restos y/o señales de organismos que vivieron en el pasado como consecuencia del proceso de fosilización, mientras que la información paleobiológica permite analizar la morfología de los organismos, la composición de las partes duras, los modos de vida, la evidencia de la existencia de otras entidades paleobiológicas, la diversidad taxonómica, etc.

Según el Modelo de modificación paleobiológica y destrucción selectiva, a medida que aumenta la información tafonómica disminuyen las posibilidades de realizar inferencias paleobiológicas, ya que la fosilización es considerada como un proceso destructivo de la información paleobiológica.

Para el Modelo de modificación tafonómica y retención diferencial, el estudio de los procesos tafonómicos involucrados permitirá realizar inferencias de tipo paleobiológicas ya que considera que los aspectos tafonómicos derivan de rasgos paleobiológicos y que la información paleobiológica no se pierde o disminuye sino que es modificada por la fosilización.

CALIDAD DEL REGISTRO FÓSIL

La calidad del registro fósil ha sido medida sobre la base del grado de perfección (estado completo o incompleto) que exhibe. También, con respecto a si es adecuado o no para probar hipótesis geológicas o biológicas. Frecuentemente, los datos registrados no han sido tenidos muy en cuenta debido a que son incompletos, no obstante lo cual el registro fósil puede ofrecer una valiosísima información, aunque parcial, aportada por los componentes preservables de algunos organismos que si bien pertenecen a una gran variedad de taxones del pasado no los representan a todos (Figura **2**. 5). Además, el registro biológico también es incompleto como lo evidencia el hecho de que, apenas el 10% de las especies actuales han sido descriptas y que la totalidad de las especies vivientes solo representa entre 3% y 5% de las que existieron a lo largo de todo el Fanerozoico.

Por lo tanto, ambos registros (biológico y paleontológico) son incompletos y exhiben tendencias en distintas direcciones (sesgos). Actualmente no se discute la parcialidad del registro fósil, la que puede ser estimada teniendo en cuenta distintos criterios, sino cuál es su grado de perfección, o cuán completo debe ser el registro con respecto a datos adecuados y accesibles para lograr un determinado propósito como por ejemplo, reconstrucciones filogenéticas, estudios de morfología funcional, biogeográficos, etc.

El registro fósil está sesgado, es decir puede exhibir distintas características que a su vez determinan diferentes tendencias tafonómicas. Muchas de éstas resultan de la combinación de factores inherentes al organismo (intrínsecos) y otros propios del ambiente (extrínsecos). Dichos sesgos no solo varían de acuerdo al grupo taxonómico considerado, sino también en fun-

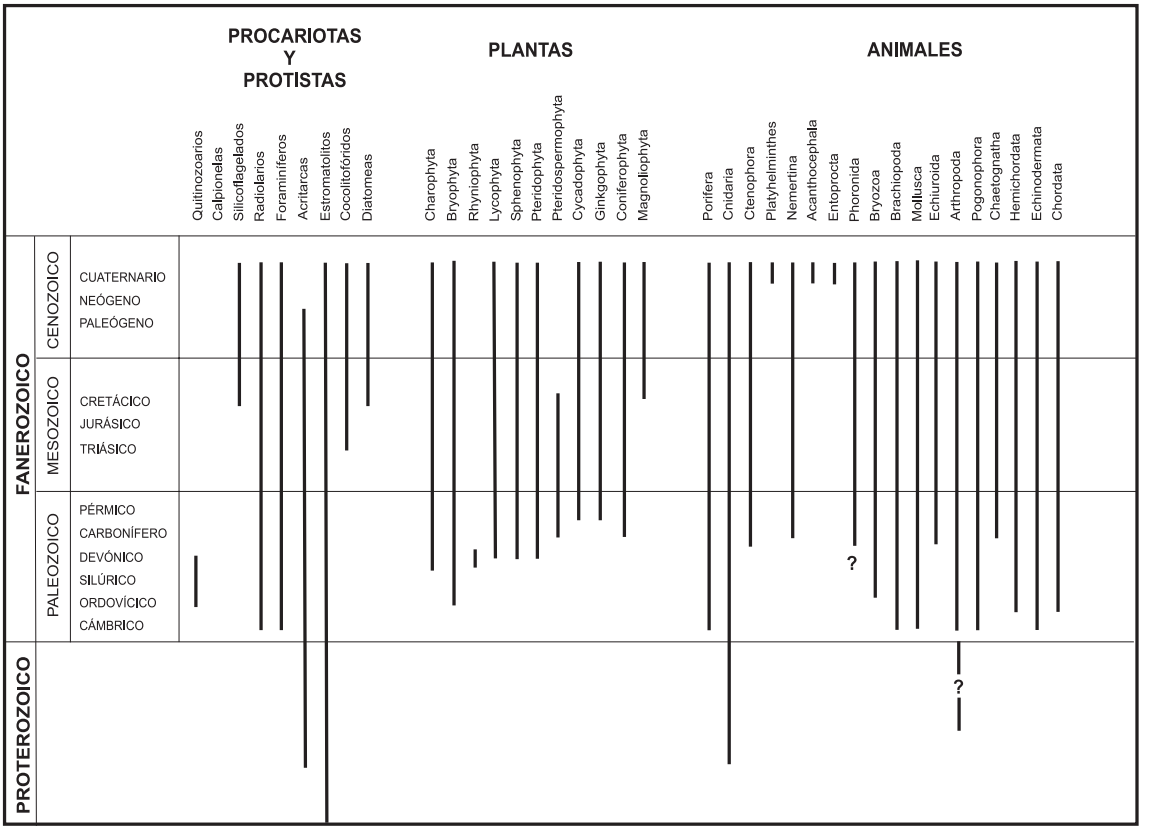


Figura 2. 5. Rangos estratigráficos de los principales grupos de organismos (modificado de López Martínez y Truyols Santonja, 1994).

ción del clima, la latitud y las condiciones tectónicas del área.

Uno de los factores intrínsecos que condiciona el tipo de registro obtenido es por ejemplo, la diferente resistencia que, durante el proceso de fosilización ofrecen los biomateriales que componen los organismos. Este factor determina una tendencia tafonómica que puede observarse al comparar el registro fósil con la biósfera actual. A diferencia de lo que ocurre en ésta, donde los organismos de cuerpo blando representan el mayor porcentaje, en el registro fósil los taxones correspondientes a los animales marinos con esqueleto constituyen el 90 % de la totalidad taxonómica, mientras que es mínima la proporción de taxones de cuerpo blando. Estudios realizados en comunidades del macrobentos, de ambientes marinos someros actuales, muestran que el 100% de las especies que tienen esqueletos calcáreos (moluscos, poliquetos secretores de tubos, equinoideos irregulares, etc.) corresponden a géneros hallados fósiles y lo mismo sucede con el 73% de las especies con esqueleto frágil o formado por varios elementos (artrópodos, ofiuroideos, asteroideos, equinoideos regulares, holoturoideos, esponjas, etc.).

Entre los factores extrínsecos se destacan: 1) las características del ambiente de acumulación a nivel biológico (comunidad de organismos implicados en la descomposición o destrucción de la materia orgánica después de la muerte), geoquímico (composición del agua poral) y de la dinámica de enterramiento/desenterramiento, y 2) la historia posdepositacional de los sedimentos portadores de los restos o señales.

El **potencial de fosilización** es la capacidad de un ambiente particular para conservar evidencias de un grupo taxonómico dado, mientras que el **potencial de preservación** o **potencial de conservación** se refiere a los restos o señales. Los ambientes más favorables para la preservación de estos últimos son los caracterizados por una activa sedimentación. A su vez, los ambientes expuestos a erosión, como por ejemplo los continentales terrestres, presentan un potencial de fosilización menor que los ambientes marinos.

La presencia de fósiles en determinado tiempo y lugar está condicionada por factores paleobiológicos, productivos y tafonómicos, es decir, que hayan existido organismos productores, que ellos a su vez dejaran restos o señales y que éstos se hubieran conservado. En la formación de un yacimiento fosilífero participan factores biológicos y geológicos, tanto positivos como negativos. Los biológicos positivos

condicionan la concentración de organismos vivos y la acumulación de cadáveres. Los negativos serían la existencia de predadores, descomponedores, etc., o la presencia de organismos de partes blandas. Los factores geológicos favorables serían: presencia de una cuenca de acumulación, velocidad de acumulación rápida para evitar la exposición prolongada de los restos a las condiciones atmosféricas y a los agentes biológicos, sedimentos de grano fino, condiciones de pH adecuadas para impedir la disolución de los minerales que componen los restos, etc. Fenómenos como el diastrofismo, el metamorfismo, la tectónica o los procesos diagenéticos contemporáneos a la fosilización serían factores desfavorables.

MECANISMOS DE ALTERACIÓN TAFONÓMICA

Una vez producido, un resto y/o señal es sometido a modificaciones en su composición, estructura y/o ubicación espacio-temporal, que no necesariamente lo llevan a su destrucción sino que lo modifican, aumentando su resistencia frente al medio de forma tal que puede conservarse. Dichas modificaciones se dan a través de mecanismos de alteración tafonómica, algunos de los cuales afectan a los tejidos blandos y otros a los tejidos esqueletales mineralizados o no.

MECANISMOS QUE AFECTAN A LOS TEJIDOS NO MINERALIZADOS

Entre ellos se destacan: a) biodegradación, b) mineralización temprana y c) carbonización.

a. BIODEGRADACIÓN

Es un mecanismo de alteración tafonómica que abarca los procesos de descomposición de las sustancias orgánicas por medio de organismos vivos y que forma parte del denominado **ciclo de la materia**.

La muerte de un organismo no es una condición indispensable para la existencia de un fósil, aunque muchos restos son generados a través de este proceso. Si bien las causas de la muerte afectan de distinto modo al potencial de preservación y podrían haber sido debidas a senilidad, infecciones, parasitosis, predación, cambios en las condiciones biológicas o fisicoquímicas del ambiente, accidentes, etc, no siempre es posible determinar qué fue lo que la provocó.

Composición de los organismos vivos

Los organismos están formados por sustancias orgánicas e inorgánicas que constituyen sus tejidos blandos y partes esqueletales. No obstante existen algunos grupos que carecen de tejidos mineralizados. Los compuestos orgánicos más importantes que forman tanto las

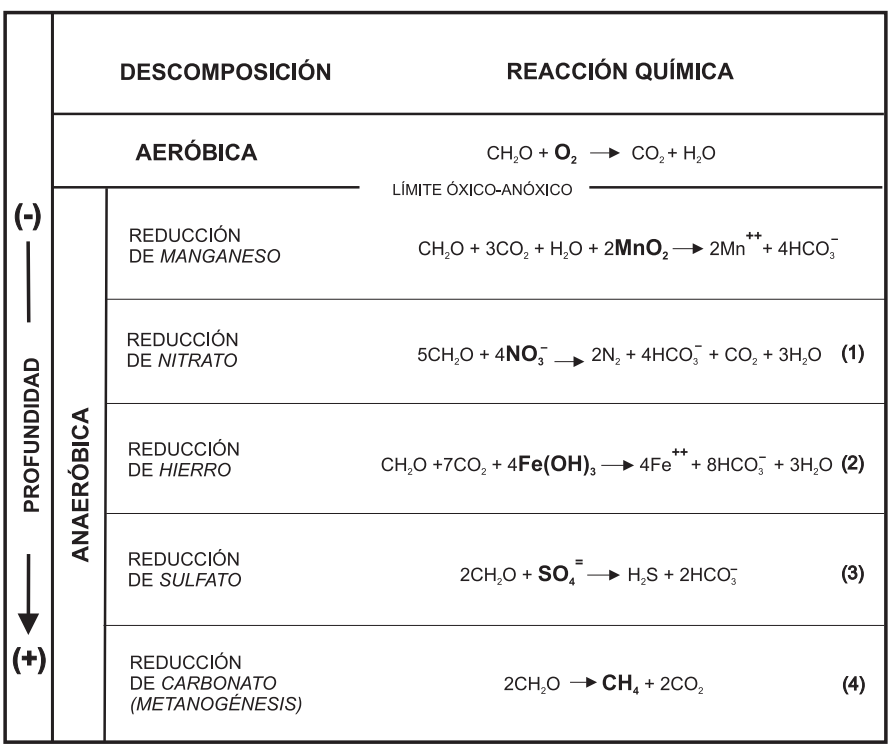


Figura 2. 6. Perfil idealizado de las reacciones de descomposición aeróbica y anaeróbica de la materia orgánica en sedimentos subácueos. (1), (2) y (4) dominantes en ambientes de agua dulce; (3) y (4) dominantes en ambientes marinos (modificado de Allison, 2001).

Cuadro 2. 1. Descomposición aeróbica y anaeróbica

Descomposición aeróbica

La descomposición aeróbica representa un proceso de oxidación casi completo que utiliza como aceptor de los electrones al oxígeno y conduce a la formación de productos más simples que las sustancias originales, como por ejemplo CO_2 y H_2O. Cabe destacar que la demanda de oxígeno para la descomposición aeróbica de la materia orgánica es muy alta (672 cc de oxígeno para 1 gr de materia metabolizable) por lo tanto, si la demanda de oxígeno para la metabolización completa es mayor que el contenido de oxígeno disponible, una vez que éste se ha agotado, la materia orgánica restante continuará su descomposición en forma anaeróbica.

Descomposición anaeróbica

La descomposición anaeróbica se produce a través de aceptores de electrones alternativos distintos del oxígeno como manganeso, nitrato, hierro, sulfato, etc. Estas reacciones son mediadas por comunidades de bacterias que viven a distinta profundidad dentro del sedimento (Figura **2**. 6). Se observa así una estratificación de reacciones de descomposición anaeróbica, las cuales se ordenan en el sedimento según la energía libre liberada, de forma tal que las que presentan mayor energía libre son las que se producen más cerca de la interfase sedimento-agua. El primer oxidante a ser utilizado es el manganeso, una vez que éste se ha agotado, comienzan a ser usados los otros oxidantes (nitrato, hierro, sulfato) en forma sucesiva. Por debajo de la zona de reducción de sulfato, el CO_2 es consumido dando como producto CH_4 (metano). La fermentación, probablemente ocurra a través de todo el perfil aunque con mayor intensidad por debajo de la zona de metanogénesis. Las zonas de reducción de nitrato, hierro y metanogénesis, cobran mayor importancia en ambientes de agua dulce, mientras que en ambientes marinos las más desarrolladas son las de sulfato y metanogénesis. Factores como el aporte de materia orgánica y la permeabilidad del sedimento determinan la profundidad a la cual se producen estas reacciones.

Si se tiene en cuenta que para la descomposición aeróbica de un gramo de materia orgánica se necesita una elevada cantidad de oxígeno, a mayor cantidad de materia, mayor será el requerimiento de iones necesarios para su descomposición anaeróbica. Si la presencia de estos oxidantes en el sedimento depende de su transferencia desde la columna de agua hacia el agua poral, a mayor permeabilidad de éste, mayor disponibilidad para su utilización en esta vía degradativa.

Durante la descomposición anaeróbica, los compuestos metabolizados dan origen, entre otras, a sustancias complejas como alcoholes, ácidos orgánicos y gases como CO_2 (dióxido de carbono), SH_2 (sulfuro de hidrógeno) y NH_3 (amoníaco). Estos a su vez pueden generar ácidos inorgánicos (H_2CO_3, ácido carbónico; H_2SO_4, ácido sulfúrico) o bases (NH_4OH, hidróxido de amonio), que al alterar el pH del medio, podrían comportarse como agentes de alteración sobre otros restos o bien, sobre los organismos vivos. La zona de reducción del sulfato es importante a la hora de determinar el destino de un resto calcáreo, ya que el sulfhídrico formado puede reaccionar con hierro dando pirita o permanecer en solución. En el primer caso, las condiciones alcalinas favorecerían la precipitación de carbonato de calcio, mientras que en el segundo, la acidez del medio propiciaría su disolución.

partes blandas como la materia orgánica asociada a los biominerales, son los ácidos nucleicos, las proteínas, los hidratos de carbono y los lípidos. Después de la muerte de un organismo, los tejidos se ven afectados por la **autolisis**, que es un proceso de autodestrucción en el que participan enzimas hidrolíticas (proteasas, nucleasas, lipasas, glucosidasas) cuya función, durante la vida del organismo, consiste en el reciclado de los componentes celulares. Por lo tanto, la autolisis facilita la acción de los microorganismos descomponedores.

Dinámica de la biodegradación.

Una vez muertos los organismos, de no quedar rápidamente cubiertos por sedimento, son utilizados como recurso alimentario por parte de carroñeros (macroorganismos), descomponedores (bacterias, hongos) y detritívoros, simultáneamente al desarrollo de la autolisis por acción de enzimas liberadas en los tejidos muertos. Esta desintegración, junto a la maceración y las disolución (que afectan a los tejidos mineralizados) posibilitan la desarticulación de los esqueletos.

La velocidad de descomposición de la materia orgánica por acción de los microorganismos está determinada por: el aporte de compuestos oxidantes, la temperatura, el pH y las características del ambiente depositacional, la naturaleza del carbono orgánico (compuestos volátiles o refractarios) y la velocidad de enterramiento.

La descomposición de la materia orgánica, puede ser aeróbica o anaeróbica, dependiendo de si se produce en presencia o ausencia de oxígeno, pudiendo darse ambos tipos en forma consecutiva o simultánea durante el proceso de fosilización. Generalmente la descomposición aeróbica ocurre antes del enterramiento y la anaeróbica, después. No obstante, durante la permanencia de los restos sobre el sedimento, la superficie de éstos se ve sometida a procesos aeróbicos, mientras que en el interior tienen lugar los anaeróbicos (Cuadro **2**. 1 y Figura **2**. 6).

Otros factores que afectan la degradación de la materia orgánica son la profundidad en el sedimento y la temperatura.

A mayor profundidad en el sedimento se observa una disminución de la actividad

microbiana en general, de la bioturbación, del contenido de oxígeno del agua poral y de la porosidad, mientras que se verifica un aumento de la alcalinidad. Una escasa bioturbación facilita la preservación de los restos calcáreos, pero si es abundante se verá favorecida la oxidación de la materia orgánica con la consiguiente formación de ácidos. Esto provocará una disminución del pH y en consecuencia se producirá la disolución de los restos.

Las reacciones químicas de descomposición están influenciadas por enzimas, de modo que al aumentar la temperatura, su velocidad se verá incrementada hasta llegar a un valor considerado óptimo, por encima del cual las reacciones dejarán de ser activas.

Inhibición de la biodegradación.

Los procesos de biodegradación se ven disminuidos o inhibidos frente a la interacción de determinados factores como el enterramiento rápido, la actividad bacteriana u otros factores que impiden o dificultan la acción de los organismos descomponedores y detritívoros.

El enterramiento rápido evita sobre todo el contacto de los restos con organismos carroñeros o bioturbadores y además, genera condiciones de anoxia, aunque ésta por si sola es insuficiente para promover la preservación de las partes blandas a largo plazo.

La velocidad de la actividad microbiana depende no solo del aporte de nutrientes sino también de que los productos de su metabolismo no se acumulen, ya que ésto podría actuar como un factor tóxico que impediría su actividad.

La biodegradación también puede ser inhibida por la presencia de sustancias tóxicas, algunas de ellas liberadas durante el proceso de biodegradación, la existencia de minerales de arcilla capaces de adsorber enzimas biodegradantes o ausencia de oxígeno entre otros factores (Cuadro **2**. 2 y Figura **2**. 7).

Cuadro 2. 2. Composición de la materia orgánica en el registro fósil.

En la composición de la materia orgánica se pueden diferenciar una fracción insoluble en solventes orgánicos y otra soluble. Uno de los componentes más abundantes de la primera es el **querógeno**, que representa el 80 % del total de la materia orgánica existente en el registro fósil. Se trata de una fuente importante de biomoléculas que constituye el ambiente ideal para la preservación de los lípidos. El otro componente de esta fracción es el carbón, menos abundante que el querógeno.

Los compuestos más destacados de la fracción soluble son los **geolípidos**, derivados de la descomposición de lípidos tales como glucolípidos, fosfolípidos, esfingolípidos y ceras, y que constituyen el 5% del total de la materia orgánica. Otras biomoléculas solubles son los ácidos nucleicos, las proteínas y los hidratos de carbono que representan una pequeña proporción del total y se hallan asociados a conchillas y huesos (Figura **2.** 7).

El potencial de preservación de las biomoléculas depende del tipo de molécula, del ambiente depositacional y de la historia diagenética.

En términos generales, se observa que los ácidos nucleicos exhiben el más bajo potencial de preservación, mientras que estudios comparativos han demostrado que las proteínas y los hidratos de carbono se degradan con mayor velocidad que los lípidos o la lignina. Sin embargo, tanto los ácidos nucleicos como los aminoácidos (monómeros de las proteínas) y los monosacáridos (monómeros de los hidratos de carbono) son estabilizados por sustratos inorgánicos como calcita, cuarzo y minerales de arcilla.

Entre las proteínas más estables se hallan el colágeno, la queratina, la espongina, la conquiolina, el fibrinógeno, la osteocalcina, las mucinas y la condrina. El colágeno se presenta en los tejidos conjuntivos, cartilaginosos y óseos; el fibrinógeno es característico de las conchillas de los moluscos; la osteocalcina está involucrada en la regulación del calcio y se caracteriza por su unión a la hidroxiapatita de huesos y dientes; la espongina, se halla en las esponjas.

Entre los lípidos más estables se destacan la cutina y las ceras, ambos componentes importantes de la membrana cuticular que cubre las células epidérmicas de las partes aéreas de las plantas. A pesar que los estudios químicos han mostrado la presencia de cutina en los fósiles, su cutícula está formada mayormente por un conjunto de compuestos denominado **cután**.

Ejemplos de hidratos de carbono notables por su resistencia a la degradación son la celulosa, la tectina y la quitina. La celulosa es uno de los componentes principales de la pared celular de los vegetales, la tectina está presente en los foraminíferos y la quitina si bien es característica del tegumento de insectos y otros artrópodos, además forma parte de los tejidos de algas, hongos, cnidarios, briozoos, graptolitos, etc.

Otros biopolímeros fuertemente resistentes a la biodegradación son la lignina y las resinas. La primera es característica de la madera de las pteridofitas y espermatofitas, mientras que las resinas son componentes exudados por la corteza de algunos árboles, como las coníferas o algunas leguminosas, en respuesta a un daño ocasionado por rotura o ataque de insectos. Con el tiempo, las resinas pueden transformarse en **ámbar**. Durante esta transformación, en la que intervienen la temperatura y la presión, se produce la evaporación de los compuestos volátiles y los procesos de polimerización que conducen a los distintos estadios de maduración de la resina hasta su conversión primero en **copal** y finalmente en ámbar. Si bien la mayor concentración de estas resinas fósiles se encuentra en sedimentos del Cretácico y Terciario, también han sido halladas en el Carbonífero y Cuaternario.

b. MINERALIZACIÓN TEMPRANA

La mineralización temprana es un proceso que permite la réplica de los tejidos o bien la preservación de los contornos del organismo, por el crecimiento de minerales como pirita, carbonato y fosfato. Ésto se ve promovido por la descomposición de las partes blandas.

La formación de pirita autigénica por bacterias reductoras de sulfato se produce en sedimentos marinos de grano fino y puede iniciarse a pocos centímetros por debajo de la interfase sedimento-agua. Si bien su formación está controlada por la concentración de carbono orgánico, sulfato disuelto y minerales de hierro, en ambientes marinos el factor limitante es el aporte de materia orgánica, en ambientes de agua dulce lo es el sulfato y en ambientes euxínicos, ricos en sulfuro de hidrogeno (SH_2), el aporte de minerales de hierro. Uno de los productos de la reacción de reducción del sulfato es el SH_2. Éste se combina con minerales de hierro para dar monosulfuro de hierro (FeS) y también es utilizado por bacterias que liberan azufre (S). La combinación de dicho elemento con el FeS permite la formación de pirita (FeS_2).

La mineralización por carbonato resulta de la liberación de bicarbonato durante la descomposición anaeróbica de la materia orgánica. Este compuesto puede combinarse con calcio (en ambientes marinos) dando aragonita y/o calcita (CO_3Ca) o con hierro (en ambientes dulceacuícolas) produciendo siderita (CO_3Fe).

La mineralización por fosfato si bien es rara, ocurre cuando la concentración de este compuesto es mayor que la del bicarbonato (HCO_3^-). Esto puede ocurrir en sedimentos aeróbicos, si los fosfatos son adsorbidos por hidróxidos férricos y luego liberados en la interfase sedimento-agua por bacterias reductoras de hierro, con lo cual se vería favorecida su precipitación. Si bien esto no sucede frecuentemente suele preservar detalles delicados de los tejidos más volátiles como fibras musculares. Los tejidos blandos y los restos esqueletales de los vertebrados representan la mayor fuente de fosfato, aunque también, las **zonas de surgencia** o la actividad volcánica han sido considerados importantes en este aspecto. Por lo tanto, para que se produzca este tipo de mineralización temprana, el aporte de materia orgánica debe ser elevado como también lenta la velocidad de sedimentación.

c. CARBONIZACIÓN

Se define como carbonización al enriquecimiento en carbono que sufre un resto durante el proceso de fosilización y que conduce a la formación de humus, sapropeles, hidrocarburos (querógeno, petróleo) y carbones (lignito, hulla, antracita) a medida que avanza la diagénesis.

Durante la carbonización se observan no solo cambios en la composición química (aumento del carbono mencionado a expensas del contenido en la materia orgánica original y el de las sustancias formadas durante la biodegradación, pérdida de hidrógeno y oxígeno) sino también cambios estructurales y texturales debidos al aumento de la presión y la temperatura a la cual se ven sometidos los restos. Los índices de alteración térmica de la materia orgánica, obtenidos por reflectancia, fluorescencia a la luz ultravioleta, color de la luz transmitida y

Biomoléculas	*Potencial de peservación*	*Fuente*	*Condiciones que favorecen la preservación*
ADN	Muy Bajo	Todos los organismos	En huesos, asociados a arcillas
ARN	Muy Bajo	Todos los organismos	
Albúmina	Muy Bajo	Animales	En tejidos congelados y huesos
Colágeno	Bajo	Animales	Como inclusiones intracristalinas
Osteocalcina	Elevado	Animales, huesos y dientes	
Queratina	Bajo	Animales	En turba
Glucoproteínas esqueletales	Elevado	Animales, conchillas, huesos, dientes	Como inclusiones intracristalinas
Aminoácidos	Muy Bajo	Todos los organismos	En querógenos?
Almidón	Muy Bajo	Plantas vasculares, algunas algas, bacterias	
Glucógeno	Muy Bajo	Animales	
Celulosa	Bajo	Plantas vasculares, algunos hongos	
Quitina	Elevado	Artrópodos, hongos, algas	
Azúcares simples	Muy Bajo	Todos los organismos	En querógenos?
Glucolípidos	Muy Elevado	Plantas, algas, eubacterias	Asociados a querógenos
Lipopolisacáridos	Muy Elevado	Eubacterias gram-negativas	Asociados a querógenos
Resinas	Muy Elevado	Plantas vasculares	
Ligninas	Muy poco degradado	Plantas vasculares	
Esporopoleninas	Muy poco degradado	Plantas vasculares	
Cután	Muy poco degradado	Plantas vasculares	
Suberanos	Muy poco degradado	Plantas vasculares	

Figura 2. 7. Potencial de preservación de las biomoléculas en el registro fósil (modificado de Logan, Collins y Eglinton, 1991).

métodos de geoquímica orgánica, permiten determinar las temperaturas alcanzadas durante la diagénesis por los sedimentos portadores.

Las diferencias en el comportamiento que ofrecen los compuestos orgánicos frente a la carbonización sirven para establecer una escala de resistencia creciente: quitina, celulosa, lignina, suberina, cutina y esporopolenina.

MECANISMOS QUE AFECTAN A LOS TEJIDOS MINERALIZADOS

Estos mecanismos incluyen, entre otros: a) encostramiento, b) relleno sedimentario, c) mineralización, d) disolución, e) maceración y f) distorsión. Para la comprensión de la importancia de los mismos, resulta necesario previamente, hacer referencia a la mineralogía de los esqueletos y su diagénesis.

Durante los procesos de biodegradación, los esqueletos tienden a desarticularse y los elementos esqueletales resultantes, de distinta composición mineralógica y estructura, son afectados junto con el sedimento circundante, por los procesos diagenéticos, de modo tal que la fosildiagénesis dependerá no solo de la composición mineralógica original del resto sino también, de las características químicas del agua poral.

Los principales compuestos minerales de los esqueletos son el carbonato de calcio ($CaCO_3$), en forma de calcita o aragonita, la sílice (SiO_2) y el fosfato de calcio en la forma de hidroxiapatita ($Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$) (Figura **2**. 8). La estabilidad de estos compuestos minerales y también de la materia orgánica depende del pH y el Eh (Figura **2**. 9).

La calcita se presenta bajo dos formas, con baja proporción de magnesio y con mayor proporción de este elemento. La existencia como constituyente de los esqueletos de una u otra forma depende de la temperatura y de la química del agua. La calcita magnesiana es característica de bajas latitudes y ambientes marinos someros, mientras que en las altas latitudes y en aguas dulces o marinas más profundas, los organismos presentan esqueletos formados por calcita con una baja proporción de magnesio. Otros elementos asociados a los esqueletos calcáreos son el estroncio (Sr) (abundante en conchillas aragoníticas), hierro (Fe), manganeso (Mn), magnesio (Mg), sodio (Na) e isótopos de oxígeno ($\delta^{18}O$) y carbono ($\delta^{13}C$). Durante la diagénesis se observan cambios químicos que llevan a la modificación de la composición original de los restos.

La aragonita, menos estable que la calcita, tiende a convertirse en ésta de dos modos, ya sea por disolución completa de la aragonita y su posterior reemplazo por la precipitación de calcita o bien, por calcitización, lo que no implica la disolución completa de la aragonita, sino que a medida que ésta se disuelve, la calcita va cristalizando, de manera que a veces quedan vestigios de la estructura original. Esta transformación se produce en una delgada capa de pocos micrones de espesor y el carbonato de calcio involucrado deriva de la misma conchilla.

La calcita con alta proporción de magnesio se transforma en calcita más estable con bajo contenido de ese elemento y cuanto mayor es la proporción de magnesio asociado a la calcita, mayor es su solubilidad. Tanto la aragonita como las dos formas de calcita pueden ser totalmente disueltas (en medio ácido) y reemplazadas por sílice, dolomita o pirita.

En términos generales se observa que la solubilidad del carbonato de calcio aumenta con la disminución de la temperatura y el aumento de la presión hidrostática debido al aumento de la profundidad. La **línea** o **nivel de compensación del carbonato de calcio** es la profundidad a la cual la velocidad de aporte del carbonato está en equilibrio con la velocidad de disolución y varía según el océano considerado: en el Atlántico se halla alrededor de los 5000 m, en el Pacífico cerca de los 3500 m y en el Ártico aproximadamente a los 500 m (Figura **2**. 10).

Los esqueletos silíceos están compuestos por ópalo ($SiO_2.H_2O$), el cual durante la diagénesis tiende a transformarse en cuarzo (SiO_2); sin embargo, en sedimentos carbonáticos con poca cantidad de materia orgánica se observa que los esqueletos silíceos son reemplazados por calcita. Esto es promovido por la alcalinidad del agua poral, ya que la solubilidad del cuarzo resulta incrementada por el aumento del pH. En sedimentos fosfáticos y ricos en materia orgánica los esqueletos silíceos se hallan fosfatizados.

Los esqueletos fosfáticos contienen preferentemente hidroxiapatita, la que es característica de los huesos de vertebrados, aunque también se pueden encontrar otros compuestos fosfáticos de composición similar en braquiópodos, artrópodos, conodontes y anélidos.

a. ENCOSTRAMIENTO.

Es el mecanismo por el cual los restos son recubiertos por materiales calcáreos, fosfáticos, ferruginosos o arcillosos, antes de su enterramiento, por lo que éste es un buen indicador del tiempo de exposición en la interfase sedimento-agua. Los materiales mencionados y que

Organismo	Aragonita	Calcita con bajo contenido de Mg	Calcita con alto contenido de Mg	Aragonita y Calcita	Vaterita	Sílice	Fosfato
Corales							
Escleractinia	X						
Rugosa y Tabulata		X	X				
Moluscos							
Bivalvos	X	X		X			
Gastrópodos	X			(X)			
Pterópodos	X						
Cefalópodos	X		(X)				
Foraminíferos							
Bentónicos	(X)		X				
Pelágicos		X					
Algas							
Cocolitofóridos		X			X		
Rhodophyta	X		X				
Chlorophyta	X						
Charophyta		X					
Anélidos	X	X	X			X	X
Artrópodos	X	X	X	(X)		(X)	X
Ostrácodos		X	X				
Diatomeas						X	
Radiolarios						X	
Vertebrados-otolitos	X	X	X		X		X

Figura 2. 8. Composición mineralógica de los principales grupos fósiles. X composición característica. (X) composición menos común (modificado de Tucker, 1991).

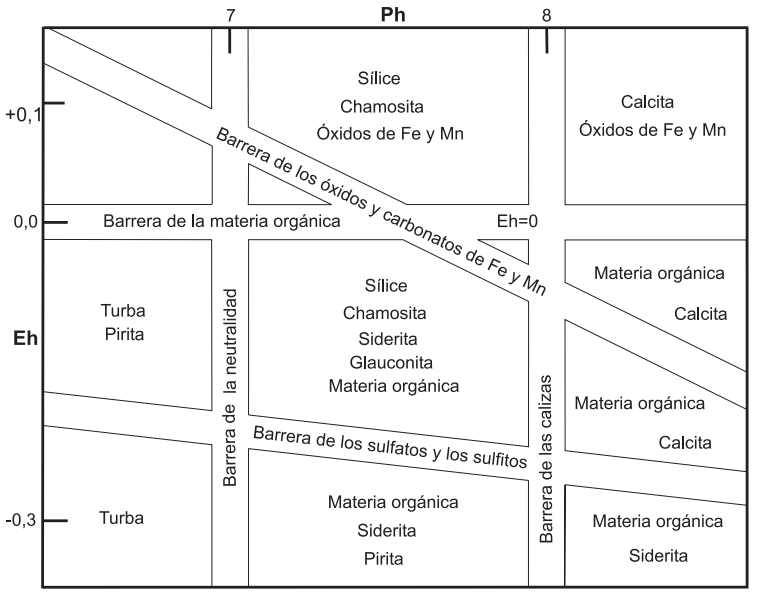


Figura 2. 9. Límites y campos de estabilidad de distintos compuestos minerales y de la materia orgánica según el pH y el Eh (modificado de Towe, 1987).

también llegan a formar inclusiones, pueden ser de origen biogénico (actividad fotosintética de algas, restos de organismos incrustantes, productos de la descomposición de la materia orgánica, etc.) o bien, haber precipitado debido a cambios en las condiciones fisicoquímicas y ocurrido durante la vida del organismo o luego de su muerte.

Entre la formas incrustantes se encuentran briozoos, algas coralinas, foraminíferos, serpúlidos, cirripedios, etc.

b. RELLENO SEDIMENTARIO.

Incluye a las impresiones y moldes, que permiten conservar detalles de estructuras muy delicadas, sobre todo cuando se forman en sedimentos de grano fino y homogéneo (Figura **2**. 11).

Impresiones

Cualquier estructura, al ser presionada sobre un sedimento blando puede producir una impresión o impronta. Los invertebrados dejan

impresiones al desplazarse sobre una superficie, que reciben el nombre de **huellas** o **rastros**. En el caso de vertebrados las marcas dejadas por las pisadas se denominan **icnitas**. Entre los vegetales, son abundantes las **improntas** de sus hojas.

Moldes internos

Las cavidades dejadas por la descomposición de las partes blandas de un organismo pueden ser ocupadas por sedimento de forma tal que éste, al litificarse, reproduce en su superficie y en negativo los caracteres de dicha cavidad. Este relleno recibe el nombre de molde interno y puede producirse ya sea por corrientes hidráulicas aspiradas o bien, por fuerzas gravitatorias o bioturbación.

Moldes externos

Se denomina de este modo al material que reproduce en negativo la superficie externa de un resto.

Moldes compuestos

Durante o después de la disolución de la conchilla, el espacio entre el molde externo y el interno puede desaparecer por compresión quedando finalmente un molde interno en cuya superficie se observan las características en positivo de la superficie externa de la conchilla.

Moldes secundarios o «casts»

El espacio dejado por la disolución de un esqueleto (valva, caparazón, etc.) puede ser rellenado por sedimentos, de forma tal que el molde resultante reproduce en positivo la superficie externa e interna del resto original pero no su microestructura.

Tanto las impresiones como los moldes permiten conservar detalles y estructuras muy delicadas, sobre todo cuando se forman en sedimentos de grano muy fino y homogéneo.

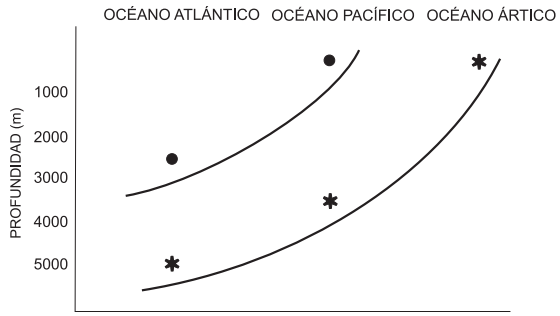


Figura 2. 10. Profundidad de la línea de compensación de la calcita y de la aragonita en distintos océanos actuales (modificado de Fernández López, 2000).

c. MINERALIZACIÓN.

Este término no solo designa la adición de nuevos minerales (cementación) a los que forman el resto, sino también a su sustitución por otros (neomorfismo y reemplazo).

Cementación

Consiste en la adición de nuevos minerales a los que originalmente formaban el resto e incluye a la permineralización, la formación de concreciones y la cementación de cavidades.

La **permineralización** comprende el relleno de los espacios intra- e intercelulares o de tejidos dejados por la descomposición de la materia orgánica, por minerales. Puede ser calcárea (calcítica o dolomítica), silícea, fosfática o ferruginosa. Ejemplos de permineralización calcárea son los restos vegetales calcitizados que se encuentran en el interior de concreciones calcáreas denominadas *coal balls* o bien, la permineralización de huesos de vertebrados. La permineralización silícea (formación de calcedonia a partir de sílice coloidal), es más frecuente en tejidos vegetales que en animales y más común en sedimentos continentales. La permineralización fosfática, característica de sedimentos marinos estaría relacionada con la actividad de bacterias, algas y hongos**.** La permineralización por sulfuro de hierro en forma de pirita o marcasita es relativamente frecuente en sedimentos marinos pelíticos ya que para su formación se necesita carbono orgánico, hierro y sulfato, elementos habitualmente presentes en éstos. En la zona de reducción del sulfato se forma sulfuro de hidrógeno (H_2S), el que se combina con minerales de hierro dando monosulfuro de hierro (SFe) y a su vez éste reacciona con el azufre (S), formado por la actividad bacteriana sobre el sulfuro de hidrógeno, para dar pirita (FeS_2).

A diferencia del proceso anterior, la adición de nuevos minerales a los poros existentes entre las partículas que rodean o rellenan un resto conduce a la formación de una **concreción**. Como ejemplo, podríamos citar a los *coal balls* calcíticos antes mencionados, pero también son frecuentes las concreciones fosfáticas, silíceas y ferruginosas. Las concreciones calcáreas son comunes en sedimentos marinos, las ferruginosas en aguas dulces o salobres asociadas a ambientes fluviales o deltaicos, y las fosfáticas se forman a expensas del fosfato liberado durante la descomposición de la materia orgánica, bajo condiciones oxidantes en la interfase sedimento-agua y en ambientes con una baja tasa de sedimentación.

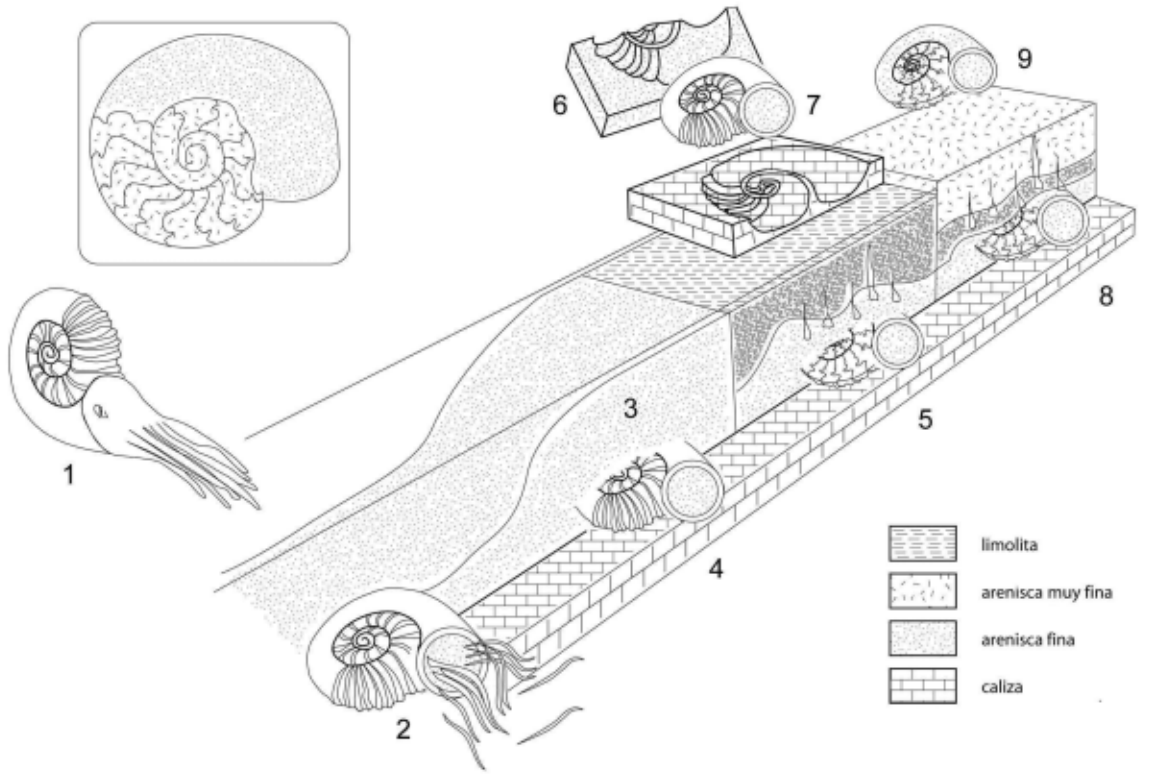


Figura 2. 11. 1. amonite vivo, dentro de su conchilla calcárea; 2. amonite muerto, apoyado sobre el sedimento del fondo. Las partes blandas del organismo inician su descomposición; 3. los sedimentos se acumulan sobre el fósil en proceso de formación. 4. la parte interna de la conchilla se rellena con sedimento, la conchilla y el sedimento comienzan a diagenizarse, se genera un molde interno; 5. la acidez del medio destruye la conchilla disolviéndola y permite observar el molde interno del amonite; 6. formación de un molde externo; 7. conservación de la conchilla calcárea o preservación de partes duras; 8. reemplazo de la conchilla por soluciones inorgánicas de variada composición, ejemplo: yeso, dando lugar a un molde secundario; 9. preservación del molde compuesto.

La **cementación de cavidades** se produce cuando por pérdida de las partes blandas o las esqueletales, se generan cavidades que posteriormente son rellenadas por sustancias coloidales o bien, por la precipitación química de minerales. También se observa que una vez destruido un resto después de su enterramiento, la cavidad puede ser rellenada por distintos minerales cristalinos o amorfos, carbonáticos, silíceos, ferruginosos o fosfáticos, formando lo que se conoce por **seudomorfosis**. Como ejemplo podríamos mencionar a los moldes internos de sulfuro de hierro en forma de pirita o marcasita, característicos de sedimentos marinos de grano fino. Esto se debe a que en dicho tipo de ambientes existe una alta concentración de hierro y sulfatos; sin embargo, la presencia y cantidad de materia orgánica es uno de los factores clave ya que la descomposición anaeróbica de ésta permite la reducción del sulfato. Si bien la presencia de fósiles piritizados es utilizada como indicadora de ambientes reductores y restringidos, se debe tener en cuenta que en ambientes oxigenados con organismos bioturbadores, este proceso podría darse en las cavidades de los restos en los cuales ciertamente existirían las condiciones reductoras necesarias.

Neomorfismo

Es el proceso de sustitución de los componentes minerales por formas de igual composición química y que puede darse a través de recristalización o inversión.

La **recristalización** consiste en un cambio a nivel textural que se manifiesta en la orientación de los cristales o en su tamaño.

La **inversión** estriba en la sustitución de un mineral por un polimorfo (mineral con la misma composición química pero diferente estructura) más estable. Un ejemplo es la sustitución de la aragonita por la calcita. Cabe agregar que la presencia de determinados compuestos orgánicos contenidos en los restos pueden inhibir los procesos de recristalización e inversión.

Reemplazo

A diferencia del neomorfismo, es la sustitución de un mineral por otro totalmente distinto tal que, fósiles calcíticos pueden ser reem-

plazados por sílice o bien, restos de composición silícea son calcitizados.

d. DISOLUCIÓN.

La durabilidad de los materiales que forman los restos frente a la disolución depende de la estabilidad de los componentes minerales, de la relación entre la superficie y el volumen (menor tamaño y/o esfericidad favorece la disolución), de la microestructura, del contenido en materia orgánica y de la permeabilidad.

e. MACERACIÓN.

Recibe el nombre de maceración natural el proceso de disgregación de un resto esquelético en sus componentes microestructurales (placas de equinodermos, valvas de bivalvos, etc).

f. DISTORSIÓN.

Se conoce como distorsión todo cambio experimentado por un fósil en cuanto a su forma, tamaño, textura y/o estructura, debido a un esfuerzo mecánico. Como ejemplo de estos cambios mencionaremos fisuras, fracturas, perforaciones, fragmentación, agrietamiento, descamación, torsión esquelética, etc., cuyos agentes causantes pudieron haber sido la actividad de los organismos necrófagos o carroñeros, variaciones de temperatura, acción del hielo, condiciones ambientales áridas o hipersalinas, acción mecánica del agua o viento, compresión y/o distensión tectónica.

«FOSSIL LAGERSTÄTTEN» (PRESERVACIONES EXCEPCIONALES)

El término *Fossil-Lagerstätten* (Seilacher, 1970) hace referencia a depósitos fosilíferos caracterizados ya sea por la abundancia de especímenes o bien, por el excelente estado de preservación exhibido por el material. Se reconocen así, dos tipos, los *Konzentrat-Lagerstätten*, también llamados depósitos de concentración y los *Konservat-Lagerstätten* o depósitos de conservación (Figura **2**. 12).

DEPÓSITOS DE CONCENTRACIÓN

Se forman durante un lapso de tiempo considerable y se caracterizan por la gran abundancia de especímenes. Como ejemplos se pueden mencionar los *bone beds* (acumulación densa de huesos), asociados a los estadios finales de ciclos regresivos mayores (retirada del mar de la plataforma) o a los inicios de una transgresión (avance del mar sobre la plataforma) y las coquinas de amonites, ostras o crinoideos, que en general se forman en lugares de escaso transporte y baja tasa de sedimentación.

DEPÓSITOS DE CONSERVACIÓN

Se destacan por la exquisita calidad de la preservación. Esqueletos articulados y restos de tejidos blandos son ejemplos de fósiles hallados en este tipo de depósitos. Ello se debe a que los procesos de descomposición y destrucción, a los cuales se ven sometidos habitualmente los restos biológicos, están inhibidos.

Básicamente, existen dos mecanismos que pueden conducir a la formación de *Konservat-Lagerstätten*, la **obrusión** y el **estancamiento**. El primero se produciría a través de un evento catastrófico, una tormenta o una corriente de turbidez, lo que daría por resultado un enterramiento rápido, representaría un lapso de tiempo muy corto y conduciría a la formación de los denominados **depósitos de obrusión** caracterizados por la preservación de esqueletos articulados. El segundo mecanismo, responsable de los **depósitos de estancamiento**, se vería favorecido en ambientes donde las concentraciones de oxígeno disuelto son extremadamente bajas y por lo tanto carroñeros y organismos bioturbadores están ausentes. Esto permitiría, al igual que el mecanismo anterior, la preservación de esqueletos articulados.

Para que los tejidos blandos se preserven son necesarias además, determinadas condiciones geoquímicas y una actividad microbiana que favorezca la conservación del material orgánico original o bien, la formación de una réplica mineral del tejido por la precipitación temprana de carbonato de calcio, fosfato o pirita.

DISTRIBUCIÓN TEMPORAL DE LOS LAGERSTÄTTEN

La distribución temporal de estos depósitos, también denominados **ventanas tafonómicas**, muestra que hubieron momentos como durante el Cámbrico y el Jurásico, en donde las condiciones ambientales globales fueron más favorables para su formación. Se estudió la posible correlación entre la ocurrencia de faunas excepcionales y diferentes factores como latitud, producción de fosfato, evolución de los

distintos tipos de tejidos, evolución de la bioturbación y factores locales y regionales. Con respecto a la latitud no fue posible encontrar una correlación significativa y tampoco evidencias de un control global sobre la fosfatización de los tejidos blandos. En cuanto a la bioturbación, el incremento en la intensidad y la profundidad durante la evolución temprana de los metazoos, podría explicar la aparición de faunas excepcionales durante el Ediacárico y el Cámbrico Temprano y su posterior disminución como consecuencia de la diversificación de organismos bioturbadores profundos.

AMBIENTES DEPOSITACIONALES MÁS FAVORABLES PARA LA PRESERVACIÓN EXCEPCIONAL

La preservación de tejidos no mineralizados ha tenido lugar en diversos ambientes: de aguas profundas, de plataforma externa, deltaicos, lacustres y continentales.

Ambientes de aguas profundas

La preservación excepcional en ambientes de aguas profundas es característica del Paleozoico Inferior. Como ejemplos se pueden mencionar la biota tipo Burgess Shale del Cámbrico Inferior y Medio de la Columbia Británica (Canadá), las capas de trilobites de Beecher (Estado de Nueva York, U.S.A.) del Ordovícico Superior y la fauna de Hunsrück (Alemania) del Devónico Inferior. La biota de Burgess Shale fue depositada en un ambiente de plataforma externa a unos 200 m de profundidad y en las cercanías de un acantilado carbonático de aproximadamente 160 m de altura. Esta biota incluye asociaciones **autóctonas** y **alóctonas** de organismos **pelágicos** y **bentónicos**, las cuales habrían sido transportadas, según algunos autores, por la acción de flujos densos iniciados por la actividad biológica o el alto contenido en materia orgánica de los sedimentos. Los ejemplares de la fauna de Burgess, que incluyen formas con esqueletos mineralizados y organismos de cuerpo blando, han sido preser-

KONSERVAT LAGERSTATTEN	LOCALIDAD	EDAD	AMBIENTE
Chengjiang	Provincia de Yunnan, China	Cámbrico Temprano	Talud
Burgess Shale	Columbia Británica, Canadá	Cámbrico Medio	Talud
Orsten	Sur de Suecia	Cámbrico Tardío	Plataforma externa
Beecher´s Bed	Estado de Nueva York, EEUU	Ordovícico Tardío	Talud
Lesmahagow	Sur de Escocia	Silúrico	Plataforma externa
Rhynie	Este de Escocia	Devónico Temprano	Lacustre
Hunsruck	Oeste de Alemania	Devónico Temprano	*Open shelf basin*
Mazon Creek	Illinois, EEUU	Carbonífero	Deltaico
Odernheim	Oeste de Alemania	Pérmico Temprano	Lacustre
Grès à Voltzia	Noreste de Francia	Triásico Medio	Fluvial a planicie costera deltaica
Culpeper	Virginia, EEUU	Triásico Tardío	Lacustre
Osteno	Norte de Italia	Jurásico Temprano	Plataforma externa
Holzmaden	Oeste de Alemania	Jurásico Temprano	Plataforma externa
Cordillera de Domeyko	Norte de Chile	Jurásico Tardío	Plataforma externa
Solnhofen	Oeste de Alemania	Jurásico Tardío	Plataforma externa
Santana Crato	Noreste de Brasil	Cretácico Temprano	Lacustre
Auca Mahuevo	Argentina	Cretácico Tardío	Planicie de inundación
Saskatchewan Amber	Manitoba, Canadá	Cretácico Tardío	Terrestre
Green River	Wyoming, Utah, Colorado, EEUU	Eoceno Temprano y Medio	Lacustre
Messel	Oeste de Alemania	Eoceno Medio	Lacustre
Baltic Amber	Noroeste de Europa	Eoceno Tardío, Oligoceno Temprano	Terrestre
Florissant	Colorado, EEUU	Oligoceno Temprano	Lacustre
Rancho La Brea	California, EEUU	Pleistoceno	Planicie glacifluvial

Figura 2. 12. *Konservat-Lagerstätten* más importantes del Fanerozoico (modificado de Allison y Briggs, 1991).

vados como una fina lámina carbonosa y en otros casos, el mecanismo involucrado habría sido el reemplazo por aluminosilicatos y en menor medida por pirita (Figura **2**. 13). Los trilobites de Beecher y la fauna de Hunsrück son ejemplos de piritización. Los tres casos citados corresponderían a depósitos de obrusión, algunos originados por corrientes de turbidez y otros por tempestitas.

Ambientes de plataforma externa

Muchos de los depósitos de conservación en ambientes de plataforma externa son consecuencia de la estratificación de las aguas debido a una circulación restringida, del aporte episódico de sedimentos y de la deficiencia de oxígeno en las aguas más profundas. Los depósitos más conocidos corresponden al Jurásico de Alemania y son los Bancos con *Posidonia* de Holzmaden y las calizas litográficas de Solnhofen, ambos considerados depósitos de estancamiento.

En Holzmaden, esto queda evidenciado por la falta de bioturbación, el predominio de formas pelágicas entre los fósiles y la preservación de una gran cantidad de materia orgánica. Si bien hubo cortos eventos de oxigenación que permitieron la colonización del fondo por metazoos (bivalvos, gastrópodos, crustáceos y equinodermos) y formación de trazas fósiles, la presencia de pirita y las concentraciones de manganeso y hierro concuerdan con condiciones anóxicas. Este depósito se caracteriza por una gran cantidad de vertebrados articulados, entre ellos reptiles (ictiosaurios, plesiosaurios, cocodrilos marinos) y peces. En muchos se han conservado tejidos blandos (piel, tracto digestivo, contenidos estomacales, embriones). Los invertebrados están representados por equinodermos (crinoideos), crustáceos decápodos, amonites y belemnites, estos últimos con sus partes blandas preservadas.

Las calizas litográficas de Solnhofen se habrían formado a partir de fangos carbonáticos acumulados en pequeñas cuencas hipersalinas rodeadas por arrecifes y biohermas caracterizadas por aguas de fondo carentes de oxígeno (Figura **2**. 14). La excelente preservación de los ejemplares además también sería consecuencia de la acción de la actividad bacteriana con formación de tapetes microbianos y del mecanismo de obrusión. La pirita, que podría haberse formado dadas las condiciones de anoxia, se halla presente en muy bajas concentraciones. Esto se explicaría por una disponibilidad reducida de Fe. Las calizas de Solnhofen alber-



Figura 2. 13. Reconstrucción de la biota de Burgess Shale: 1. *Anomalocaris*; 2. *Wiwaxia*; 3. *Hallucigenia*; 4. *Dinomischus*; 5. *Aysheaia*; 6. *Opabinia*; 7. *Pikaia*; 8. *Odaraia*; 9. *Olenoides.*



Figura 2. 14. Reconstrucción paleoambiental de las calizas de Solnhofen y su biota asociada: 1. *Compsognathus longipes*; 2. *Archaeopteryx* sp.; 3. Pteridophyta; 4. Ginkgophyta; 5. Cycadophyta.

gan ejemplos espectaculares de preservación de partes blandas: anélidos poliquetos, calamares con sus tentáculos, sacos de tinta, aletas y contorno del cuerpo, insectos con el detalle de la venación alar, medusas, tiburones, rayas y quimeras articulados y con la piel preservada, peces con sus tractos digestivos y tejido muscular fosfatizado, impresiones de la piel de tortugas, plumas del ave más primitiva conocida, *Archaeopteryx*, cangrejos balloneta, etc. La mayor parte de la preservación de las partes blandas se registra en forma de impresiones, no obstante en algunos casos se observan residuos del material original o bien mineralizaciones con fosfato. Muchos de los ejemplares muestran arqueamiento de los esqueletos, lo cual ha sido interpretado como consecuencia de una deshidratación en aguas hipersalinas. Los amonites, los bivalvos y los gastrópodos se preservan en forma de moldes ya que las conchillas compuestas por aragonita han sufrido disolución. Los ápticos de los amonites y el rostro de los belemnites, formados originalmente por calcita con bajo contenido de magnesio se conservan inalterados. La celulosa no se preserva y restos de plantas se encuentran en forma de impresiones.

Otro depósito, cuya fauna fue hallada en diversas localidades, es el de Orsten, del Cámbrico Superior de Suecia. El ambiente de depositación comprende una cuenca amplia, somera, con fondos blandos, limosos y poco oxigenados. Los fósiles se encuentran en nódulos calcáreos dentro de sedimentitas ricas en materia orgánica, preservados en tres dimensiones y fosfatizados. Se distinguen dos grupos, por un lado aquellos organismos que originalmente tenían partes duras fosfáticas (braquiópodos inarticulados, conodontes, etc.) y por otro, pequeños artrópodos con cutículas que fueron reemplazadas por fosfato y/o cubiertas por una capa del mismo material. Los artrópodos más representados son los trilobites, de los cuales el grupo de los agnóstidos es el que se ha preservado fosfatizado. Ello ha permitido conocer las partes blandas y el hábito de vida de estos organismos hoy extintos. Otros fósiles consisten en espículas de esponjas, braquiópodos calcáreos y algunos enigmáticos. Es de destacar que la fauna de Orsten presenta ejemplares taxonómicamente y morfológicamente distintos con respecto a otros *Lagerstätten* cámbricos.

Ambientes continentales deltaicos

Durante el Carbonífero y el Triásico, muchos ambientes deltaicos, caracterizados por una rápida sedimentación y la acumulación de materia orgánica fueron propicios para la formación de depósitos de conservación. Estos ambientes son portadores de fósiles correspondientes a organismos terrestres, dulceacuícolas y también marinos someros. Algunos de los *Lagerstätten* más conocidos son la biota de Mazon Creek del Carbonífero Superior de Illinois, los *Coal Measures* de Inglaterra y los *Grès à Voltzia* del Triásico de Francia.

Mazon Creek representa un complejo deltaico sobreimpuesto a un ambiente de estuario costero. Los fósiles se encuentran en concreciones de siderita (CO_3Fe) y consisten en restos calcáreos, tejidos blandos y cutículas. Los primeros se han preservado en forma de moldes tridimensionales de caolinita, calcita, cuarzo o galena y los tejidos blandos, como restos altamente comprimidos y en muy pocos casos, reemplazados. La formación de siderita se habría visto favorecida por la descomposición de la materia orgánica por metanogénesis. Durante ésta, se origina amonio, que incrementa el pH y bicarbonato, condiciones necesarias para la precipitación de siderita alrededor de los organismos enterrados. La biota hallada comprende dos asociaciones características: plantas y animales (terrestres y dulceacuícolas) e invertebrados marinos de cuerpo blando. Las plantas están representadas por pteridospermófitas (plantas vasculares similares a helechos pero con semillas), licófitas arborescentes y equisetales. La fauna terrestre consiste en insectos, arácnidos, miriápodos, etc. La de agua dulce incluye bivalvos, larvas de insectos, dientes de peces, anfibios, etc. Los organismos marinos someros están representados por larvas de peces, anémonas, cefalópodos, poliquetos, nemertinos, etc.

Ambientes continentales lacustres

Los ambientes lacustres, favorables para la formación de depósitos de conservación, son característicos del Terciario, sin embargo, también se encuentran en otros períodos (Formación Santana del Cretácico, Formación Culpeper del Triásico, Formación Odernheim del Pérmico, *Rhynie Chert* del Devónico, etc). Los grandes lagos exhiben una marcada estratificación de sus aguas de forma tal que en las profundidades, las condiciones son anóxicas y con bajas temperaturas. Esto promueve la preservación de la materia orgánica como tal, o bien la réplica por la formación de minerales durante la diagénesis.

Los sedimentos de la Formación Green River, que afloran en Wyoming, Colorado y Utah, se depositaron desde el Paleoceno Tardío hasta el Eoceno Tardío. Representan ambientes lacustres someros y de playa (sujetos a evaporación) y también ambientes más profundos y estables. Este depósito es portador de una biota muy diversa de organismos dulceacuícolas y terrestres que incluyen, vertebrados, plantas e insectos. Green River es parte de un conjunto de depósitos lacustres asociados al volcanismo terciario que afectó el oeste de América del Norte.

Ambientes continentales asociados a planicies de inundación

Otro yacimiento que merece ser destacado por la preservación de los restos hallados corresponde al de Auca Mahuevo, localizado al norte de la provincia de Neuquén, Argentina. En este yacimiento del Cretácico Superior, fueron encontrados huevos de dinosaurios saurópodos que contenían en su interior embriones con su piel intacta. Los nidos, excavados en el sustrato tienen un diámetro entre 1 y 2 m y contienen alrededor de 15 a 35 unidades cuyos tamaños varían entre 12 y 15 cm. El ambiente en el que fueron hallados corresponde a planicies de inundación de ríos que periódicamente desbordaban y el sedimento fangoso depositado en sus riberas, contribuía en el enterramiento de los huevos.

Ambientes continentales no asociados a cuerpos de agua

Estos ambientes están representados por sistemas abióticos confinados a un rango temporal que se extiende entre el Neógeno y el Cuaternario. Como ejemplo se mencionan los mamíferos congelados en permafrost, desecados o momificados en cuevas, y trampas de conservación como asfalto. El modo más generalizado de preservación en ambientes continentales no asociados a cuerpos de agua es la inclusión de seres en resinas exudadas por plantas, las cuales con el paso del tiempo y por transformaciones químicas se han convertido en ámbar. Entre los organismos preservados de este modo hallamos artrópodos, restos vegetales y en menor medida vertebrados. Este tipo de depósitos es característico de ambientes tropicales y subtropicales y se registran desde el Carbonífero hasta el Pleistoceno. Los más conocidos corresponden al Paleógeno del Báltico y de la República Dominicana y al Cretácico Superior de Manitoba, Canadá.

Otro modo de preservación corresponde a la inclusión de organismos en asfalto. Entre este tipo de depósitos merece destacarse el yacimien-

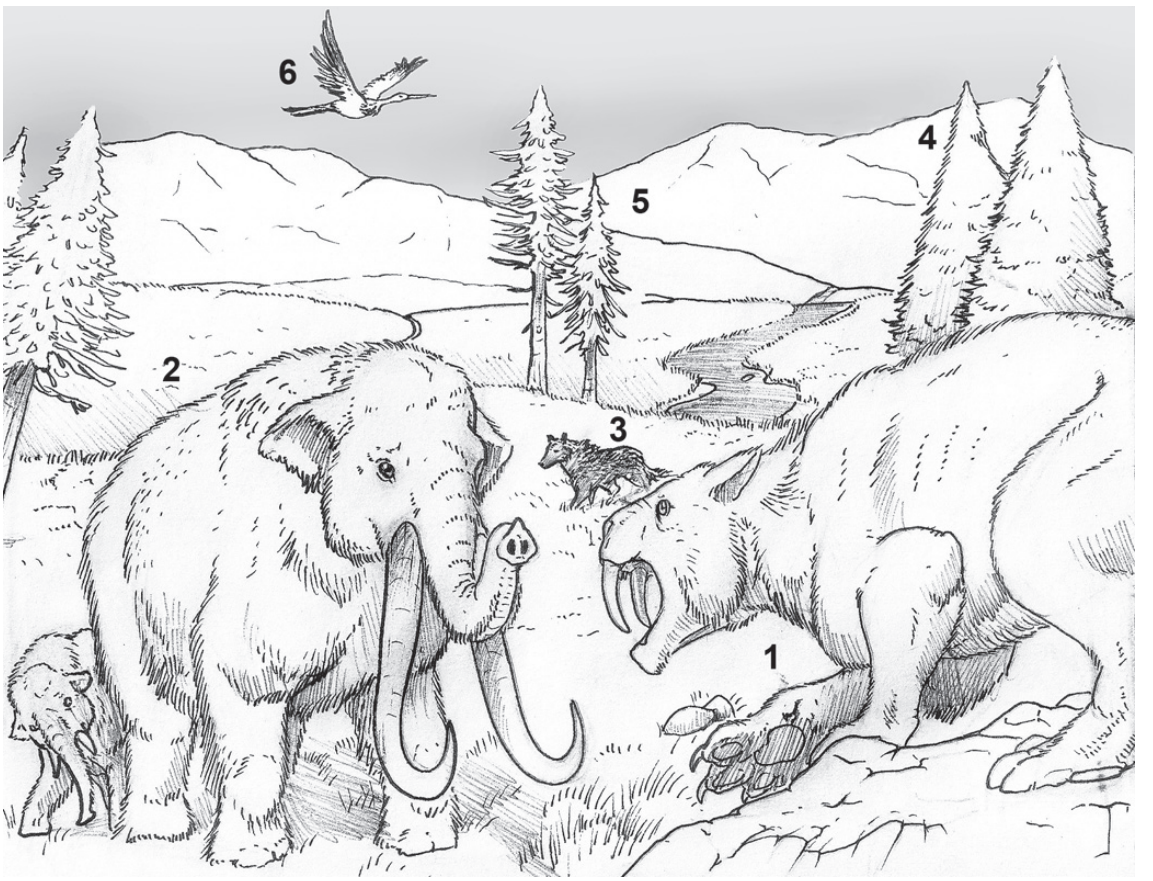


Figura 2.15. Reconstrucción paleoambiental de Rancho La Brea, su flora y fauna asociadas: 1. *Smilodon fatalis*; 2. *Mammut americanum*; 3. *Canis dirus*; 4. *Cupressus* sp.; 5. *Pinus muricata*; 6. Ciconiiformes (cigüeñas).

to de Rancho La Brea (Pleistoceno) localizado en la planicie de Santa Mónica, Los Ángeles, en el sur de California (Figura **2**. 15). Este yacimiento considerado como depósito de una planicie glacifluvial consiste en una secuencia de areniscas, arcillitas, y conglomerados que suprayace pelitas y areniscas marinas entremezcladas con bancos de areniscas petrolíferas, de las cuales deriva el asfalto. Se trata de un depósito de concentración caracterizado por la preservación de las partes esqueletales de una amplia variedad de taxa. Entre ellos se destacan mamíferos (Insectivora, Carnivora, Rodentia, Lagomorpha, Perissodactyla, Artiodactyla, Proboscidea y Xenarthra); aves (Colymbiformes, Ciconiiformes, Anseriformes, Falconiformes, Galliformes, Gruiformes, Charadriiformes, Passeriformes, etc); anfibios, reptiles, invertebrados y plantas.

HALLAZGO, EXTRACCIÓN Y PREPARACIÓN DE FÓSILES

El hallazgo de los fósiles constituye uno de los aspectos más atractivos de la Paleontología y debe considerárselo como el punto de partida para cualquier investigación que se realice en esta disciplina. La mayoría de los hallazgos resultan en general casuales, y a lo largo de la historia de la Paleontología los grandes descubrimientos de sitios fosilíferos se han realizado a partir de referencias indirectas, sea por parte de lugareños, aficionados y también profesionales, no necesariamente paleontólogos, que recorren asiduamente una región y hallan material valioso, reportándolo a museos, centros de estudio o universidades, a fin de proceder con su posterior extracción.

Cuando se desea realizar un trabajo de índole paleontológica con un fin científico, antes de ir a una zona en la búsqueda de los fósiles, el aficionado, estudiante o profesional interesado debe documentarse acerca del área que piensa estudiar, su contenido fosilífero, su paleoambiente sedimentario y si se carece de información, intentar obtenerla a partir de aquellas áreas más próximas.

También puede suceder que se trate de una zona completamente nueva e inexplorada, motivo por el cual el colector deberá poner mayor atención en la búsqueda de fósiles que

puedan ser diagnósticos para caracterizar la edad del conjunto de estratos y/o el paleoambiente en el momento de la depositación de los sedimentos, contemporáneos con la vida de los organismos que allí habitaban.

Una vez que se ha precisado el área de trabajo y se posee la información acerca de los probables fósiles que se puedan hallar, se realiza la expedición paleontológica correspondiente en búsqueda del material.

BÚSQUEDA Y HALLAZGO

La búsqueda y el hallazgo de los fósiles es una tarea laboriosa que requiere paciencia y buena capacidad de observación; generalmente complementa los estudios geológicos llevados a cabo en una región.

Una vez establecida la presencia de un fósil y antes de colectarlo, conviene consignar sus coordenadas mediante GPS, tomar fotografías de la localidad y poner especial interés en documentar la posición del material fósil hallado, mediante fotografías y haciendo un dibujo del mismo en la libreta de campo. Seguidamente, se consignará su situación con respecto al sedimento circundante (si se halla contenido en el mismo, o suelto, por ejemplo), su tipo de fosilización y proceso, grado de conservación (entero, fragmentado, erosionado, etc.), si está o no asociado con otros fósiles y su posición de vida si es posible determinarla. Todo ello deberá ser completado con datos litológicos y estratigráficos de los sedimentos que contienen al fósil.

EXTRACCIÓN

Esta etapa requiere de un conocimiento previo del tipo de fósil a extraer, pues los métodos a aplicar difieren notoriamente en los vertebrados, invertebrados, microfósiles o vegetales. En el caso de los vertebrados, especialmente de gran tamaño, este proceso suele ser complejo y costoso. En general se trata de material fósil de dimensiones considerables y muchas veces su preparación requiere un recubrimiento con telas, vendas y yeso, para luego movilizarlo como una pieza entera o «bochón» hasta algún centro de estudio, donde se preparará el especimen cuidadosamente.

Por lo general y tratándose de invertebrados, cuando los fósiles están contenidos en rocas friables, pueden ser recuperados directamente, aislándolos y removiendo el sedimento con un pincel o pala, pero en aquellas rocas más consolidadas, es necesario recurrir al empleo de cinceles, martillos o mazas, entre otros elementos mecánicos y proceder a fortificar la conchilla o estructura del fósil mediante algún cemento o adhesivo. Si fuera necesario se utilizará la misma técnica de conservación de los vertebrados, recubriendo la superficie del fósil con telas, papeles y yeso.

Extraído el fósil, es muy importante embalarlo convenientemente con papeles, identificarlo con claridad y rotular todos los fragmentos obtenidos de cada pieza. Una vez que se ha tomado nota de la información para cada fósil, podrá ser transportado al laboratorio.

PREPARACIÓN

Con frecuencia, cuando los fósiles llegan al laboratorio aún contienen abundante cantidad de sedimento que oculta sus características, por lo que deben ser limpiados cuidadosamente. Para ello, se emplean tornos mecánicos o eléctricos, ácidos, adhesivos y lacas fortificadoras del material de distinta naturaleza. Completada esta etapa, el fósil se hallará en condiciones de ser estudiado en el laboratorio.

EXTRACCIÓN Y PREPARACIÓN DE MICROFÓSILES

Lo expresado anteriormente es aplicable a los megafósiles en general. Los microfósiles debido a su pequeño tamaño requieren para su extracción y preparación, de procesos laboriosos que dependen en gran medida, de la naturaleza del microfósil y del sedimento que lo contiene. A continuación se detallará el procedimiento para extraer microfósiles calcáreos y silíceos de una roca.

Microfósiles calcáreos (foraminíferos, ostrácodos, etc.)

En primer lugar se procede a la desintegración de la muestra obtenida que puede ser una arcillita, limolita, marga y hasta areniscas de grano muy fino. Dicha desintegración puede efectuarse con los dedos o palma de la mano si el material es friable, de lo contrario deberá ser fragmentado con el martillo en un mortero o, si resulta muy tenaz, con una prensa hidraúlica.

Una vez particionada la muestra de roca se procede a cuartearla, seleccionando uno de los cuatro cuartos obtenidos. El resto del material se dejará intacto, a fin de utilizarlo en otros estudios o si fuese necesario repetir la preparación.

Primeramente se seca la muestra en una plancha secadora o en una cama de arena. Una vez seca completamente y utilizando ese cuarto disponible, la muestra es tratada químicamente para extraer los microfósiles de la roca y dependiendo de la dureza de ésta, se intentará su ataque químico con: peróxido de hidrogeno, nafta o hidróxido de sodio.

Este proceso se puede repetir entre dos y tres veces, hasta que el material se desintegre completamente. Si la muestra resultase muy calcárea se puede utilizar también una solución de ácido clorhídrico para eliminar el carbonato y otros materiales solubles. El residuo obtenido deberá ser lavado cuidadosamente.

Se repite la operación de lavado utilizando diferentes mallas de tamices y el residuo obtenido en cada una de ellas se lo pone a secar. Una vez seca cada una de las fracciones de sedimento portadoras de microfósiles se los tamiza con otra batería de tamices de mallas variables. En el caso de foraminíferos se utilizan tamices de 0,250 mm, 0,100 mm y 0,063 mm. Luego se procede a la extracción mecánica de los microfósiles, ayudándose con un pincel de pelo de marta muy fino, una bandeja con fondo oscuro que contiene el material a estudiar y *slides* o portaforaminíferos para ir colocando los microfósiles en ellos. De esta manera se procederá a efectuar el *picking* o selección de microfósiles, los que serán agrupados por formas iguales y si es necesario, serán fijados al portaforaminíferos mediante algún adhesivo, tipo goma arábiga o una mezcla de goma y gelatina.

Luego cada investigador ajusta el método de preparación correspondiente y también decide si va a realizar el montaje permanente de sus microfósiles. Por lo común se retiene el material lavado para utilizarlo en posteriores estudios.

A continuación se inicia la observación y determinación de las especies más significativas ayudándose con una lupa binocular y también con un microscopio biológico si fuese necesario.

Si la técnica previamente mencionada no resulta eficaz en la extracción de microfósiles, también se puede intentar una flotación con sustancias orgánicas tales como bromoformo o tetracloruro de carbono, método conocido como «extracción con líquidos pesados», que en algunos casos, brinda muy buenos resultados.

Microfósiles silíceos (radiolarios, diatomeas)

Para efectuar la extracción de microfósiles silíceos se procede de igual manera que con los microfósiles calcáreos, en cuanto se refiere a la desintegración del material. La diferencia estriba en que el sedimento desintegrado se lo pone en una solución de ácido clorhídrico por aproximadamente una hora para remover los carbonatos. A continuación se le coloca ácido nítrico. Algunos investigadores prefieren utilizar una mezcla de ácido nítrico y ácido clorhídrico, dejando actuar los ácidos y posteriormente se procede al lavado cuidadoso del sedimento.

A continuación se sumerge el sedimento en una nueva solución de ácido sulfúrico por término de una hora, para remover la materia orgánica y especialmente el material carbonoso. Si se intenta remover radiolarios de un *chert*, se trata la roca previamente fragmentada con una solución al 10% de ácido fluorhídrico.

Finalmente se coloca el sedimento tratado con sucesivos ácidos en un vaso de precipitados, se le agrega abundante agua y se lo lava repetidas veces. Seguidamente se seca el material obtenido, se lo tamiza en las distintas fracciones y se procede al *picking* o extracción de los microfósiles, montaje de los mismos y observación.

Si se trata de estudiar silicoflagelados o ebridianos, se puede preparar una solución acuosa de sedimento y efectuar un frotis, cubriendo el portaobjeto con un cubreobjetos y sellando el preparado con un adhesivo óptico como Norland 61 o Hyrax, cuyos índices de refracción no interfieren con la observación de los ejemplares fósiles. También se puede montar una gota de agua conteniendo los silicoflagelados, ebridianos o diatomeas en un cubreobjeto, se deja secar en una plancha secadora y posteriormente, se monta en un taco para ser observado en el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB).

BIBLIOGRAFÍA

Allison, P.A. 1986. Soft-bodied animals in the fossil record: The role of decay in fragmentation during transport. *Geology* 14: 979-981.

Allison, P.A. 1988. The decay and mineralization of proteinaceous macrofossils. *Paleobiology* 14: 139-154.

Allison, P.A. 1988. Konservat-Lagerstatten: cause and classification. *Paleobiology* 14: 331-344.

Allison, P.A. 2001. Fossilization Processes. Decay. En: D. E. G. Briggs y P. R. Crowther (eds), *Palaeobiology II*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 583 pp.

Allison, P.A. y Briggs, D.E.G. (eds.). 1991. *Taphonomy: Releasing the Data from the Fossil Record*. Plenum Press, New York. 560 pp.

Allison, P.A. y Briggs, D.E.G. 1993. Exceptional fossil record: Distribution of soft-tissue preservation through the Phanerozoic. *Geology* 21: 527-530.

Behrensmeyer, A.K. y Kidwell, S.M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology* 11: 105-119.

Benton, M. y Harper, D. 1997. *Basic Paleontology*. Addison Wesley Longman. London. 342 pp.

Brenchley P.J. y Harper, D.A.T. 1998. *Paleoecology: Ecosystems, environments and evolution*. Chapman and Hall. 402 pp.

Brett, C.E. y Baird, G.C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios* 1 (3): 207-227.

Briggs, D.E.G. y Crowther, P.R. (eds). 1990. *Palaeobiology: a synthesis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 583 pp.

Briggs, D.E.G. y Crowther, P.R. (eds). 2001. *Palaeobiology II*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 583 pp.

Boardman, R.S., Cheetham, A.H. y Rowell, A.J. (eds). 1987. *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 713 pp.

Bottjer, D.J., Etter, W., Hagadorn, J. W. y Tang, C.M. (eds.) 2001. *Exceptional Fossil Preservation: A Unique View on the Evolution of Marine Life*. Columbia University Press, New York. 403 pp.

Camacho, H.H. 1979. *Invertebrados fósiles*. Editorial Universitaria de Buenos Aires. 707 pp.

Camp, C.L. y Dallas Hanna, G. 1937. *Methods in Paleontology*. University of CaliformiaPress. Berkeley, California. pp. 79-132.

Conway Morris, S. 1988. *The Crucible of Creation*. Oxford University Press. 242 pp.

De Renzi, M. 1997. Información tafonómica e información paleobiológica ¿un falso dilema? En: *Cuadernos de Geología Ibérica: Tafonomía y Fosilización*, Nº 23: 183-208. Servicio de Publicaciones. Universidad Complutense, Madrid.

Donovan, S.K. (ed). 1991. *The Processes of Fossilisation*. Belhaven Press, London. 303 pp.

D'Orbigny, A. 1839-1849. *Dictionnaire universel d'histoire naturelle*. Paris, 24 vols.

Doyle, P., 1991. Teuthid Cephalopods from the Upper Jurassic of Antarctica. *Palaeontology* 34: 169-178.

Edwards K. y Rosen, B. 2000. *From the begining*. The Natural History Museum, London. 72 pp.

Efremov, J.A. 1940. Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan-American Geologist* 74: 81-93.

Fernández López, S.R. 1989. La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. En E. Aguirre (Ed.), *Nuevas tendencias: Paleontología*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid. 25-45.

Fernández López, S.R. 1991. Sistemas tafonómicos: Función y Evolución. *Revista Española de Paleontología*, Número Extraordinario: 21-24.

Fernández López, S.R. 2000. *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid. 167 pp.

Goldring, R. 1991. *Fossils in the field: information potential and analysis*. Longman Scientific and Technical, London. 218 pp.

Lawrence, D.R. 1968. Taphonomy and Information losses in fossil Communities. *Geological Society American Bulletin* 79: 1315-1330.

Lipps, J.H. 1991. Appendix: Collection and preparation techniques. En: *Protists and Fossil Procaryotes*. Blackwell Scientific Publications. Londres. pp. 305-310.

Logan, G.A., Collins, M.J., Eglinton, G. 1991. Preservation of Organic Biomolecules. En: P. A. Allison y D. E. G. Briggs (eds.), *Taphonomy: Releasing the data locked in the Fossil Record.* Plenum Press. pp. 1-24.

López Martínez, N. y Truyols Santonja, J. 1994. *Paleontología. Conceptos y Métodos*. Editorial Síntesis. Madrid. 334 pp.

Lyell, Ch. 1830-1833. *Principles of Geology, being an attempt to explain the former changes of earth's surface, by reference to causes now in operation*. 3 vols. Murray. Londres.

Molina, E. 2004. *Micropaleontología.* Colección Textos Docentes. Prensas Universitarias de Zaragoza.

Müller, A.H. 1951. Grundlagen der Biostratonomie. *Abteilungen der Akademie Wissenschaften Berlín* 1950: 1-147

Müller, A.H. 1979. Fossilization (Taphonomy). En R. A. Robinson y C. Teichert (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part. A, Introduction*. University of Kansas Press and Geological Society of America. Boulder. Colorado.

Paul, C.R.C. 1992. How complete does the fossil record have to be? *Revista Española de Paleontología* 7 (2): 127-133.

Seilacher, A. 1970. Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.*, 1970: 34-39.

Seilacher, A. 1973. Biostratinomy: the sedimentology of biologically standardized particles. En R. N. Ginsburg (ed.), *Evolving concepts in Sedimentology*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. pp. 159-177.

Seilacher,A. 1984. Sedimentary structures tentatively attributed to seismic events. *Marine Geology* 55: 1-2.

Seilacher, A. 1995. Black-Shale Models: an observational approach. *Europal* 8: 23-25.

Sepkoski, J.J. 1997. Biodiversity: Past, Present, and Future. *Journal of Paleontology* 71 (4): 533-539.

Stock Ch. 1972. Rancho La Brea: A Record of Pleistocene Life in California. Los Angeles County Museum of Natural History. *Science Series*, Nº 20. *Paleontology*, Nº 11: 81 pp.

Towe, K.N. 1987. Fossil preservation. En: R. Boardman, A. H. Cheetham y A. J. Rowell (eds.), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications. pp. 36-41.

Tucker, M.E. 1991. The diagenesis of fossil. En: S. K. Denovan (Ed.), *The Processes of fossilization*. Belhaven Press. pp. 85-104.

Weigelt, J. 1927. Uber Biostratonomie. *Der Geologe* 42: 1069-1076.

Wilby, P.R., Briggs, D.E.G. y Riou. B. 1996. Mineralization of soft-bodied invertebrates in a Jurassic metalliferous deposit. *Geology* 24 (9): 847-850.

3 EL REINO ANIMAL

Ana María **Báez**
Claudia **Marsicano**

INTRODUCCIÓN

La vida sobre la Tierra ha recorrido un camino largo y complejo, cuyos comienzos se remontan casi a los albores de nuestro planeta, momento en el cual, las condiciones catastróficas e inestables imperantes debieron eliminar muchos de los primeros ensayos. No obstante, esta etapa de la historia terrestre fue testigo de iniciales atisbos de vida, cuando sistemas de moléculas comenzaron a reproducirse y extraer energía de los productos químicos y de la luz del Sol. Durante los últimos 3700 m.a. los seres vivos terrestres se diversificaron y ocuparon casi todos los ambientes imaginables. Esta historia, que el registro fósil nos muestra en parte, no consistió en una simple acumulación gradual de formas biológicas sino que estuvo jalonada episódicamente por innovaciones que permitieron un incremento de la complejidad y una más amplia utilización del ecoespacio. Algunas de tales novedades fueron la célula con un núcleo organizado, o **eucariota**, y la aparición de la **multicelularidad** en distintos linajes de organismos eucariotas. Entre los animales, el registro muestra un drástico incremento de invertebrados con conchilla hace unos 600 m.a., lo que se conoce como la **explosión cámbrica**.

LA DIVERSIDAD ANIMAL Y SU CLASIFICACIÓN

CONCEPTOS Y METODOLOGÍA DE LA CLASIFICACIÓN

Frecuentemente se cree que las **clasificaciones biológicas** son meros catálogos creados para organizar la diversidad del mundo viviente y evitar el caos. Sin embargo, las mismas son teorías acerca del orden natural, pudiendo reflejar las interrelaciones de los organismos.

La noción de una **clasificación jerárquica** de los seres vivos, es decir de grupos dentro de grupos, es tan antigua como Aristóteles y su construcción ha sido el procedimiento usual desde Linneo. Dicha jerarquía constituye un sistema de niveles polarizados desde los más inclusivos a los más exclusivos, es decir entre lo más general y lo más específico. Esa polaridad se origina a partir de la relación entre «lo mismo» y «lo diferente» cuyos valores nunca se determinan en forma absoluta sino relativa.

Una **clasificación** puede definirse como el ordenamiento de las entidades en grupos o conjuntos. La clasificación de los organismos y la designación de los agrupamientos resultantes (**taxones**) es regida por una serie de principios y procedimientos que constituyen el contenido de la **Taxonomía**.

A medida que el hombre fue descubriendo la inmensa diversidad del mundo natural que lo rodeaba, resultó evidente que el patrón de similitudes podía responder a una causa. El ordenamiento de esa diversidad requería apelar a una gama muy amplia de aspectos biológicos para establecer grados de relaciones entre poblaciones, especies o taxones mayores. Esta parte de la Biología que estudia la diversidad de los organismos y sus relaciones se denomina **Sistemática**.

Reino Animalia
Phylum Arthropoda
Subphylum Hexapoda
Clase Insecta
Subclase Pterygota
Orden Hymenoptera
Superfamilia Apoidea
Familia Apidae
Subfamilia Apinae
Género *Apis*
Especie *Apis mellifera* (abeja)

Figura 3. 1. Sistema nomenclatural jerárquico originado en el trabajo de Carl von Linné (Linneo). A cada nivel de la jeraquía se le da un nombre, siendo los enumerados aquí los más ampliamente usados.

Con la aceptación de que la diversidad de la vida es consecuencia de la evolución, se reco-

noció que los organismos son parte de grupos (taxones) por sus vinculaciones genealógicas, es decir que los taxones se hallan unificados debido a su historia evolutiva común. Esas relaciones pueden representarse mediante un arreglo jerárquico y por lo tanto, se continuó empleando el **sistema linneano**, a pesar de haber sido propuesto en el siglo XVIII, o sea antes que Darwin diera a conocer su Teoría de la Selección Natural en 1859 (Darwin, 1859). En la jerarquía linneana a cada nivel se le da un nombre formal (clase, orden, etc.). Linneo utilizó solo cinco, *regnum*, *classis*, *ordo*, *genus* y *species*, pero luego se agregaron otros (Figura **3**. 1). Esos rangos denotan grado de inclusión; de esta forma decir que un grupo constituye una familia implica que contiene géneros y, a su vez, que está comprendido dentro de grupos mayores de rango orden, clase, etc.

En la historia reciente de la práctica taxonómica pueden reconocerse tres enfoques: 1) la **taxonomía evolutiva**, 2) la **taxonomía fenética** y 3) la **taxonomía filogenética**. La primera constituye una disciplina ecléctica y de prácticas flexibles, más que una metodología unida por un único cuerpo de teoría explícita. Una de las características de este enfoque es el peso que se le da a la similitud morfológica, como reflejo del grado de parentesco en la construcción de las clasificaciones, y la aceptación de agrupamientos que incluyen solo parte de los descendientes de un mismo ancestro. A su vez, la taxonomía fenética comprende un conjunto de técnicas numéricas que permiten agrupar a los organismos en taxones según su grado de similitud global, sin que esto necesariamente refleje las relaciones de parentesco. Esta metodología se denominó inicialmente **taxonomía numérica** debido al tipo de técnicas que utiliza, pero dado que las mismas no son hoy en día exclusivas de dicho enfoque esa designación fue desechada. El resultado de la aplicación de esta metodología se representa mediante un diagrama jerárquico denominado **fenograma**.

En los últimos treinta años, se ha generalizado la utilización de la taxonomía filogenética, propuesta por Willi Hennig (1966), usualmente designada como **cladismo**. Su propósito es hallar en un conjunto de organismos el patrón de **grupos monofiléticos anidados** (grupos dentro de grupos). Los dos grupos que comparten un ancestro común más reciente que con ningún otro se denominan **grupos hermanos** (*sister-groups*), por lo que también podríamos decir que el cladismo busca estimar las relaciones de grupos hermanos o los grados de parentesco. Esa ancestralidad común se infiere a través de los caracteres derivados compartidos, o sinapomorfías.

La ancestralidad común es pues, el criterio para agrupar especies en unidades naturales, o sea **grupos monofiléticos** o **taxones**. Como la ancestralidad común no es observable direc-

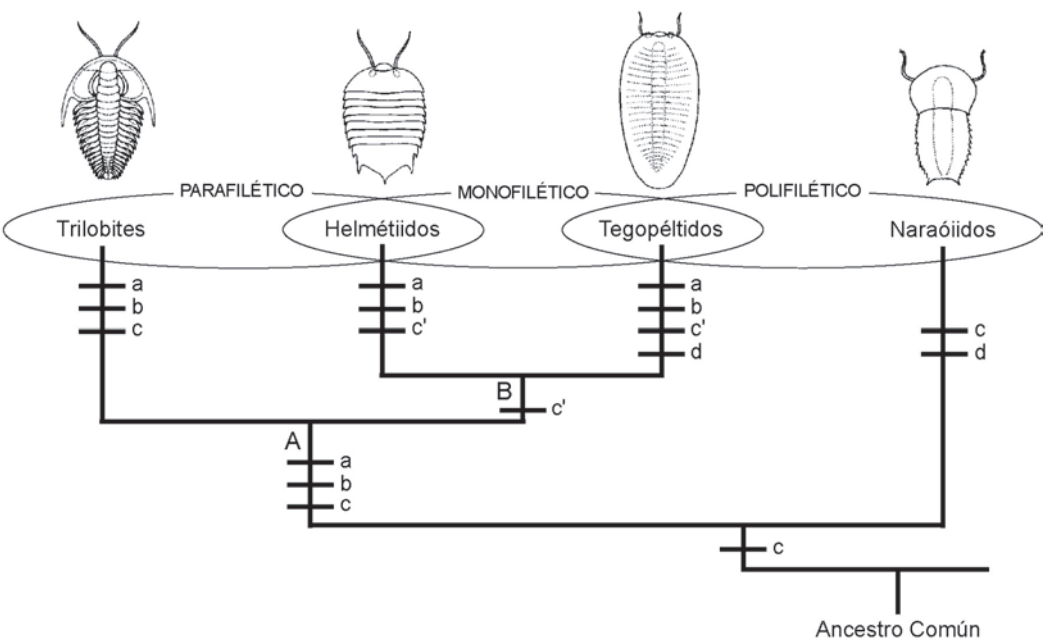


Figura 3. 2. Cladograma teórico ejemplificando algunos conceptos del cladismo. a, b, sinapomorfías que soportan el clado (taxón) A, que constituye el grupo en estudio; c', sinapomorfía que soporta el clado B; c, simplesiomorfía para el clado A. Un agrupamiento de trilobites y helmétidos constituiría un grupo parafilético al no incluir a los tegopéltidos. Un agrupamiento de tegopéltidos y naraoidos sería un grupo polifilético.

tamente, debe ser inferida por medio de las características presentes en los organismos. Sin embargo, hay dos clases de caracteres compartidos: aquéllos que evolucionaron antes del ancestro común del grupo estudiado (**simplesiomorfías**), y por lo tanto sugieren relaciones a niveles filogenéticos más inclusivos, y aquéllos que evolucionaron a partir de ancestros incluidos en el estudio (**sinapomorfías**), que permiten hipotetizar relaciones dentro del grupo. Es decir que cualquier rasgo heredable en un organismo se habrá originado como una novedad evolutiva y servirá para distinguir un grupo monofilético a algún nivel (Figura **3**. 2).

Los grupos sustentados por una o varias sinapomorfías y que incluyen al ancestro común y todos sus descendientes constituyen **grupos monofiléticos**, o **clados**. Estos grupos son los únicos reconocidos como taxones en las clasificaciones basadas en análisis cladísticos. En cambio, son rechazados aquellos agrupamientos que incluyen solo algunos de los descendientes de un mismo ancestro (**grupos parafiléticos**), o aquéllos que incluyen descendientes de diferentes ancestros sin incluir a su ancestro común (**grupos polifiléticos**) (Figura **3**. 2). El concepto de clado se contrapone con el de **grado**, que se refiere al nivel evolutivo o de organización estructural, estimado subjetivamente, alcanzado por una serie de organismos, aunque ello pueda haber ocurrido independientemente en varios linajes. Por ejemplo, miembros de dos grupos de crustáceos cirripedios (Chthamaloidea y Balanoidea) vivientes han alcanzado un grado estructural caracterizado por la reducción del número de placas de la pared a una sola. Sin embargo, esto ha ocurrido en forma paralela en dichos linajes (Palmer, 1982).

LA CLASIFICACIÓN DE LOS METAZOOS

En los últimos años los datos moleculares se han convertido en herramientas valiosas para inferir la filogenia de los organismos. La comparación de las secuencias de bases del mismo gen en diferentes especies puede ser utilizada para estimar el grado de parentesco entre ellas, suponiendo que cuanto más distantemente relacionadas estén, más diferencias habrán acumulado esas secuencias. Sin embargo, no todos los genes evolucionan con la misma velocidad, de modo que la elección del gen apropiado para resolver un determinado problema resulta crucial. Así, ciertas secuencias de ácido desoxirribonucleico (**ADN**) que evolucionan rápidamente son útiles para analizar las relaciones entre especies cercanas, mientras que otras que evolucionan más lentamente lo son para analizar vinculaciones entre grupos más distantes.

El uso creciente de los datos moleculares para estimar las relaciones entre los organismos se debe, entre otras razones, a que: 1) ofrecen muchos más caracteres, y por consiguiente más información, que los datos morfológicos; 2) pueden ser descriptos y codificados con mayor precisión que los morfológicos; 3) permiten comparaciones entre organismos muy disímiles morfológicamente. Aun así, ambos tipos de datos, moleculares y morfológicos, proporcionan evidencias complementarias. Por otra parte, la inclusión de formas fósiles, que principalmente proveen datos morfológicos, confiere dimensión temporal a los eventos evolutivos y permite la calibración del reloj molecular para un gen particular.

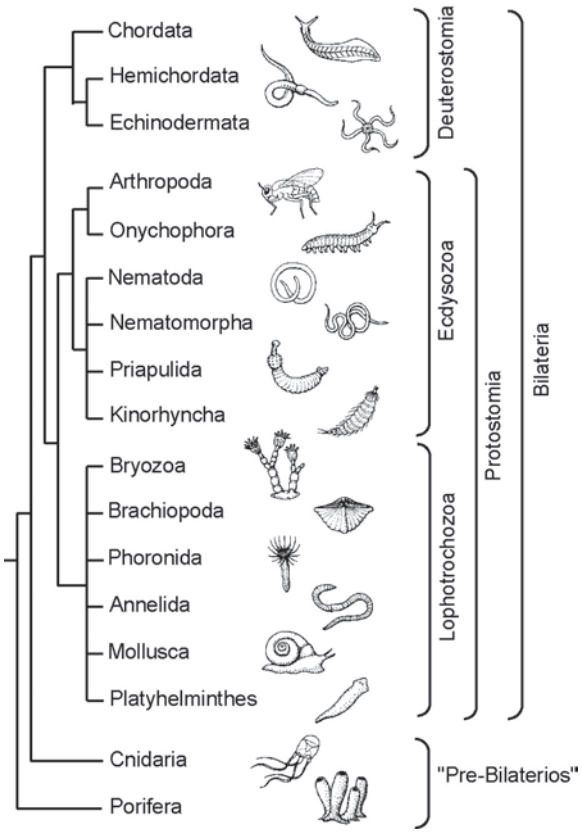


Figura 3. 3. Una hipótesis de relaciones de los Metazoa basada en el análisis de la secuencia del gen 18S ARN ribosomal y apoyada por evidencias embriológicas. Este árbol muestra la posición basal de Porifera entre los metazoos vivientes y de los Cnidaria (diploblásticos) con respecto a bilaterios. Entre estos últimos se destacan varias alianzas: las de los deuterostomios, y entre los protostomios, una relación cercana entre los artrópodos, nematodes y demás animales que presentan muda (Ecdysozoa) (modificado de Erwin y Davidson, 2002).

Hace solo una década atrás, la reconstrucción de las relaciones entre los phyla de animales multicelulares, o **metazoos**, parecía un problema insoluble: 200 años de estudios anatómicos comparados no habían permitido alcanzar un consenso. Sin embargo, recientemente se han logrado importantes avances en la comprensión de las relaciones entre los principales clados animales con la introducción de nuevos datos moleculares, combinados con detallados estudios morfológicos, datos paleontológicos y de la biología del desarrollo a nivel molecular. A ello se suma la aplicación de métodos de análisis filogenético cada vez más rigurosos, los que proveen un marco estandarizado para comparar conjuntos de datos. Si bien la filogenia de los metazoos está lejos de considerarse resuelta (Valentine, 2004), una hipótesis consensuada se muestra en la Figura **3**. 3, mientras que en los Cuadros **3**. 1 y 2 se sintetizan las principales características de los diferentes phyla.

EL REINO ANIMAL EN EL CONTEXTO DE LA EVOLUCIÓN DE LA VIDA

EL NACIMIENTO DE LA TIERRA Y EL ORIGEN DE LA VIDA

Hace aproximadamente 4600 m.a. la Tierra, junto con el resto de nuestro Sistema Solar, se formó a partir de una nube discoidal interestelar de gases y polvo que rotaba en un suburbio de la Vía Láctea. Las fuerzas opuestas de la rotación y la atracción gravitacional mantenían en tensión a dicha nube, aunque el predominio de la segunda condujo a que se concentrara materia en su parte central. Cuando la densidad y la temperatura fueron lo suficientemente altas, la reacción termonuclear, en la que dos átomos de hidrógeno se combinan para dar uno de helio con liberación de energía, encendió el Sol en el centro de la nebulosa, unos 10 mil m.a. después del *Big Bang*.

Nuestro sistema planetario nació como un efecto colateral de la formación del Sol y el enfriamiento paulatino de la nébula original. Pequeñas acumulaciones de polvo y gas interestelar se fueron aglutinando lentamente hasta llegar a constituir **protoplanetas**, ya sea por acreción de más material, o bien de cuerpos menores (**planetesimales**) (Figura **3**. 4). El incremento de tamaño de dichos protoplanetas, por el agregado de más material procedente de la nebulosa, debido a las crecientes atracciones gravitacional y química, condujo al origen de los planetas, incluyendo el nuestro.

Durante esta etapa de acreción, la emisión radiactiva, los impactos de numerosos asteroides y la condensación gravitacional aumentaron la temperatura de la proto-Tierra, cuya ubicación con respecto al Sol y gradiente de temperatura interior determinaron la composición y disposición de sus elementos constitutivos, de la misma manera que aconteció con los restantes planetas del Sistema Solar. Así, el hierro y el níquel derivados de la nébula original se instalaron en el **núcleo** de la Tierra, mientras que la porción rica en silicatos permaneció en su periferia, región conocida como **manto**. Esta estructura en capas, producto de la separación gravitacional de los materiales según sus gravedades específicas a partir de una mezcla originalmente homogénea, se estima que se formó unos 4550 m.a. atrás (Nelson y Mueller, 2004).

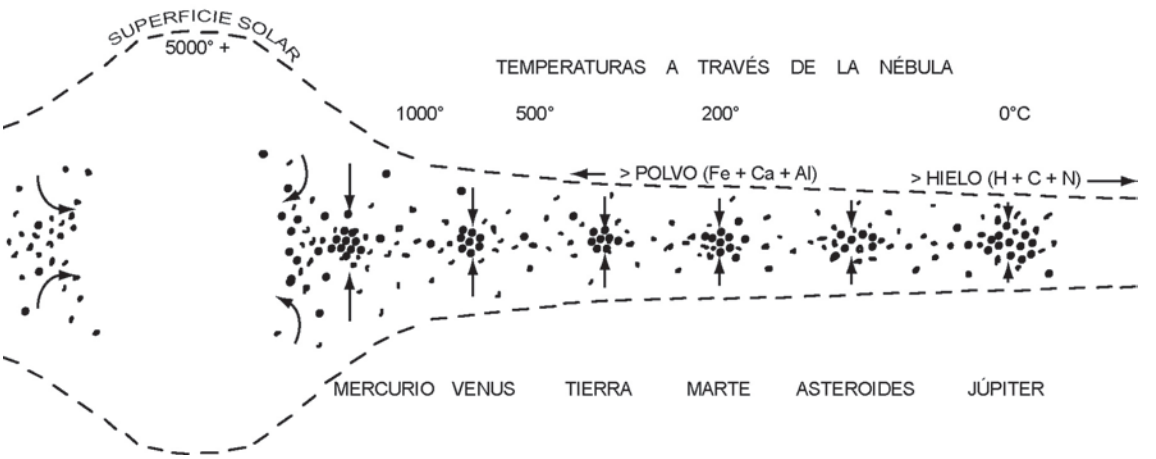


Figura 3. 4. Corte transversal de la nébula en rotación, mostrando la formación de los protoplanetas mediante la acreción de planetesimales. Las temperaturas son las estimadas en la condensación inicial. El dibujo no está a escala.

Hace aproximadamente 4400 m.a. la Tierra ya no era bombardeada constantemente por meteoritos, por lo que su superficie se había enfriado lo suficiente como para permitir la diferenciación química de los materiales de la porción superior del manto, y la formación de las primeras cortezas oceánica y continental estables, aunque los primitivos protocontinentes y protoocéanos eran continuamente remodelados (Wilde *et al*., 2001; Nelson y Mueller, 2004). Pero sin atmósfera no habría vida en la Tierra. A los gases livianos hidrógeno y helio, heredados de la nébula original, se le unieron otros expedidos por el manto, principalmente a través de erupciones volcánicas, para formar la atmósfera anóxica y reductora inicial, rica en CO_2. Cabe señalar, sin embargo, que esta hipótesis es contraria a una propuesta alternativa que considera que, a diferencia de los océanos, la primitiva atmósfera no era reductora (Eriksson *et al*., 2004).

Es en ese escenario inhóspito, en el que no reconoceríamos nuestra Tierra, donde surgió la vida como la conocemos. Cómo, cuándo y dónde se originó es aún materia de debate.

Pero...Qué es la **vida**? Independientemente de una argumentación filosófica, se la podría caracterizar a través de los rasgos que un ente debe tener, real o potencialmente, para ser considerado vivo. Cómo seleccionar esas características? Para la mayoría de los investigadores, la respuesta reside en reconocer como fundamental la posibilidad de evolucionar por selección natural, por lo que las propiedades requeridas serían multiplicación, herencia y variación. Las dos primeras significan la posibilidad de producir dos o más descendientes con características similares al ancestro, y la tercera implica que, aunque similares, esas nuevas entidades no serán idénticas a él (Maynard Smith y Szathmáry, 1999).

El límite entre la materia viva y no viva es sutil cuando consideramos a las criaturas más simples que conocemos tales como los virus, que dependen de las células que infectan para poder multiplicarse. Dicho límite es menos ambiguo cuando alcanzamos el nivel de organización de las bacterias y arqueas. A partir de este nivel resulta claro que la vida en nuestro planeta se basa en la molécula de ADN, responsable de la información heredable. Precisamente, el hecho de que todos los organismos de la Tierra compartan el mismo lenguaje genético basado en el ADN, es la evidencia más fuerte de que la vida terrestre deriva de un ancestro común. Por lo tanto, ineludiblemente, cualquier especulación acerca del origen de la vida en nuestro planeta involucra como punto de partida la formación de esta compleja molécula vital. Sin embargo, uno también puede preguntarse si esta vida basada en el ADN es el único tipo de vida que se originó en la Tierra o si hubieron otras alternativas que no se perpetuaron y de las que posiblemente nunca tendremos evidencias.

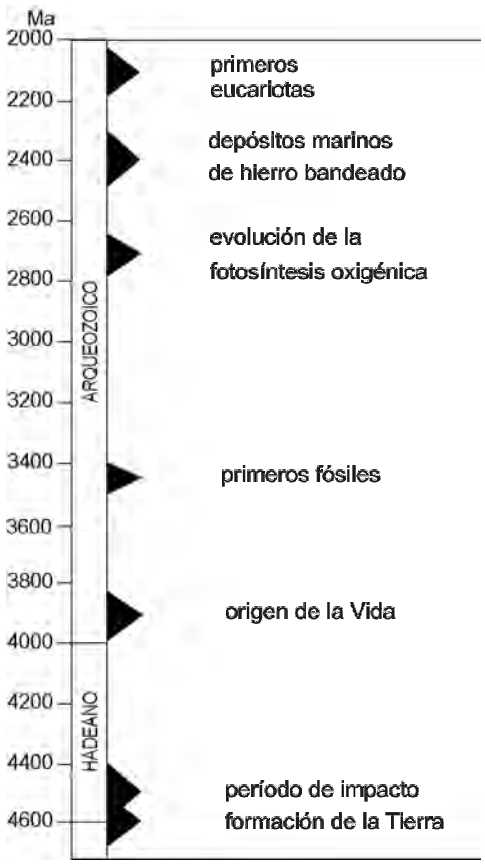


Figura 3. 5. Ubicación cronológica de los eventos más tempranos en la historia de la vida en la Tierra.

El ADN hoy en día se sintetiza solamente con la ayuda de enzimas, que son proteínas, las que, a su vez, solo se sintetizan si la secuencia de bases que las codifica se halla presente en el ADN. Esto hace extremadamente improbable que moléculas complejas, tales como las proteínas y los ácidos nucleicos, se hubieran originado espontáneamente en el mismo momento y lugar. Esta paradoja parecía imposible de resolver hasta que en la década de 1980 se descubrió que otro ácido nucleico, el ácido ribonucleico (**ARN**), podía funcionar como una enzima (Gilbert, 1986). Ésto, junto con otras evidencias, sugirió que el ARN sería ancestral y que el ADN constituiría una molécula derivada para el almacenamiento de la informa-

ción heredable. Sin embargo, no se sabe cómo se originó el ARN, ya sea a partir de la sopa prebiótica o como reemplazo de un sistema genético más primitivo. Aun así, es claro que el desarrollo del ARN condujo a la síntesis de proteínas, la formación del ADN y la emergencia de una célula que se convirtió en el último ancestro común de arqueobacterias, eubacterias y eucariotas.

La vida habría estado presente en la Tierra con anterioridad a los 3800 m.a. bajo las severas condiciones que existían entonces en el primitivo planeta (Figura **3**. 5), aunque no se han hallado fósiles de esa antigüedad (Nisbet y Sleep, 2001). Se trata de evidencias indirectas que consisten en la presencia de acumulaciones de ^{12}C en exceso con relación al ^{13}C, en asociaciones rocosas de 3800 m.a. de la localidad de Isua, en Groenlandia (Mojzsis *et al*., 1996). Hoy en día se halla la misma relación de los isótopos del carbono, como resultado de la preferencia de los sistemas biológicos por los isótopos más livianos.

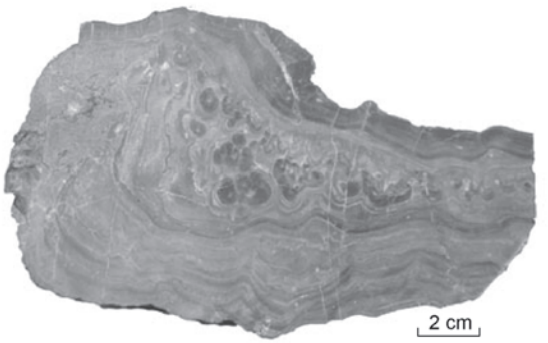


Figura 3. 6. Corte transversal de un estromatolito mostrando la estructura en capas de carbonato de calcio producida por una colonia de cianobacterias. Formación Yacoraite, Cretácico de Salta (Argentina).

Cómo sobrevivieron estos primeros organismos?... El descubrimiento de organismos unicelulares anaeróbicos y carentes de un núcleo organizado (**procariotas**) que pueden vivir bajo las condiciones ambientales más extremas sugirió que la vida temprana pudo sobrevivir, e incluso diversificarse, en tales condiciones. Así, se ha propuesto que ello ocurrió en los fondos oceánicos cerca de chimeneas hidrotermales, o que pudo provenir de fuentes extraterrestres. En este contexto, resulta interesante el hallazgo reciente de microfósiles filamentosos de 3235 m.a. de antigüedad contenidos en rocas originadas en sistemas volcánicos submarinos, testimoniando la probable presencia de procariotas quimiotróficos termofílicos (Rasmussen, 2000).

Hasta ahora, los fósiles más antiguos conocidos provienen de rocas de unos 3465 m.a. (Figura **3**. 5), hallados en el distrito Pilbara de Australia. Son similares a cianobacterias que aún viven en nuestra Tierra (Schopf, 1993; Altermann, 2004); algunas de ellas forman estructuras sinsedimentarias en capas, denominadas **estromatolitos** (Figura **3**. 6), también halladas en África en rocas de edad equivalente a la de Pilbara, lo que confirma indirectamente la existencia de dicho grupo desde tiempos tan remotos. Igualmente resulta interesante que las rocas que contienen algunos de estos hallazgos representan depósitos hidrotermales (Altermann, 2004).

El análisis reciente de secuencias moleculares en organismos vivientes ha provisto un mapa esquemático de la evolución biológica, sugiriendo la existencia de tres dominios, **Archaea**, **Bacteria** y **Eukarya**, como las ramas fundamentales del árbol de la vida que persisten en nuestro planeta (Figura **3**. 7). Los dos primeros dominios incluyen organismos unicelulares **procariotas** (carentes de membrana nuclear y organelas), en contraposición al restante, al que pertenecen formas con núcleo tanto unicelulares (**protistas**) como multicelulares (plantas, animales, hongos). Sin embargo, bacterias y arqueas son tan diferentes entre sí como cada una de ellas lo es de los euca-

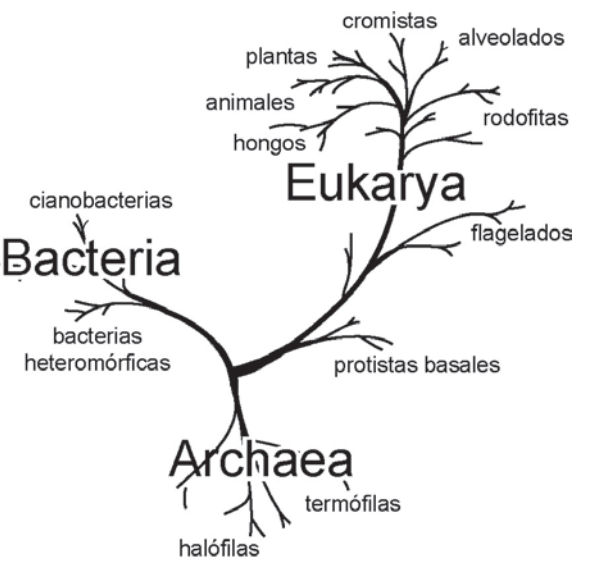


Figura 3. 7. Los tres dominios en que pueden ser organizados los organismos vivos de acuerdo al análisis de la secuencia del gen 16S ARN ribosomal (modificado de Woese *et al*., 1990)

riotas y, a su vez, ninguno es ancestral a los restantes (Woese y Fox, 1977; Woese *et al*., 1990; Delong y Pace, 2001).

Una vez originada (o importada de alguna parte del espacio sideral), la vida sobre la Tierra evolucionó rápidamente, comenzando a explotar nuevas fuentes de alimento, nuevos hábitats, nuevas oportunidades. No obstante, las estrategias para encarar tales desafíos difirieron en cada uno de los dominios. Bacterias y arqueas tendieron a recurrir a la química, inventando una multitud de caminos metabólicos alternativos, mientras que se modificaron muy poco desde el punto de vista morfológico. Los eucariotas, a su vez, alcanzaron una de las más notables transformaciones de la vida al crear un nuevo tipo de célula con núcleo organizado, paso fundamental de un proceso que condujo a la aparición de plantas y animales. Los eucariotas respondieron a los desafíos modificando o creando partes corporales, compartimentalizando sus funciones mediante endosimbiosis, por lo que su estrategia fue más morfológica que química.

LA REVOLUCIÓN DEL OXÍGENO Y EL ORIGEN DE LOS EUCARIOTAS

Los primeros organismos vivían en condiciones reductoras en ambientes carentes de oxígeno libre y por lo tanto eran **anaeróbicos**. Se presume que utilizaban nutrientes externos (ácido sulfhídrico, metano) como fuente de energía. En algún momento aparecieron las bacterias fotosintetizadoras, las que explotaron la luz como una fuente adicional de energía en una **fotosíntesis anoxigénica**. En este tipo de fotosíntesis se utilizan distintos dadores de electrones, incluyendo el H, SH, $SO_4^=$ y varios compuestos orgánicos, que varían en diferentes tipos de bacterias. Posteriormente apareció otro tipo de fotosíntesis, la **oxigénica**, en la que el agua actúa como fuente de electrones liberando oxígeno al medio como desecho tóxico (Nisbet y Sleep, 2001). Estas **bacterias fotosintéticas oxigénicas**, tales como las cianobacterias, aportaron oxígeno al medio en forma significativa. Hacia los 2400 m.a. antes del presente, la acumulación de oxígeno en el agua alcanzó niveles importantes evidenciados por la presencia de extendidos depósitos de hierro oxidado, conocidos como **formaciones de hierro bandeado** en Australia y Sudáfrica (Cloud, 1968). Saturada dicha fuente de captación de oxígeno, el gas pasó a la atmósfera hasta alcanzar una proporción del 1% del contenido de oxígeno actual. Estas condiciones oxidativas, consecuencia irreversible de la actividad biológica, seguramente provocaron la extinción de muchas formas anaeróbicas mientras que otras «inventaron» mecanismos para defenderse de, y eventualmente explotar, el nuevo agente contaminante. Este novedoso camino metabólico proporcionó mucha más energía que cualquiera de los utilizados en condiciones anaeróbicas, posibilitando así la rápida dominancia de los organismos que lo adoptaron. Entre estos últimos, los más eficientes fueron los miembros del dominio Eukarya. Los **eucariotas**, a través de un proceso que comenzó con la endosimbiosis, en la que un organismo vive asociado con otro, adquirieron varias organelas como mitocondrias y plástidos que originariamente pudieron ser procariotas de vida libre (Margulis, 1993).

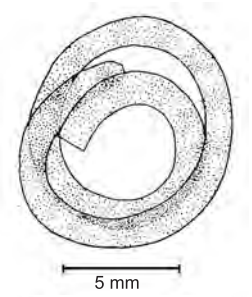


Figura 3. 8. Posible alga verde *Grypania*, el organismo eucariota más antiguo conocido.



Figura 3. 9. Fotografía de un acritarca (*Veryhachium trispinosum*) proveniente de la Formación Los Monos (Argentina), de edad devónica (gentileza Guillermo Ottone).

Los más antiguos fósiles de un organismo que parece haber alcanzado el grado eucariótico de organización se han hallado en depósitos de hierro bandeado de Michigan (U.S.A.) de 2100 m.a. (Han y Runnegar, 1992). Se trata de *Grypania* (Figura **3**. 8), cuyas características, tales como gran tamaño, complejidad morfológica y rigidez estructural, indican que posiblemente sea un alga unicelular gigante semejante a la actual alga verde *Acetabularia* (Runnegar, 1994). En rocas de 1500 m.a., se hace frecuente

la aparición de fósiles microscópicos esféricos con espesa pared orgánica, denominados **acritarcas**, cuyo gran tamaño, comparado con el de los procariotas, sugiere su condición de eucariotas (Figura **3**. 9). Estas estructuras son interpretadas como el estadio quístico de algún grupo de algas, aunque sus afinidades biológicas resultan todavía inciertas.

LA APARICIÓN DE LA MULTICELULARIDAD

El paso de organismos unicelulares a organismos de múltiples células requirió numerosas etapas evolutivas y debió haber ocurrido varias veces y en distintos linajes en la historia de la vida. En efecto, las evidencias disponibles indicarían que los linajes de animales, hongos y plantas (algas verdes y plantas verdes) divergieron antes de alcanzarse la multicelularidad, es decir que los primeros representantes de cada uno de ellos eran organismos unicelulares (Sogin, 1994). También la multicelularidad surgió en otros linajes de eucariotas, como el representado por las algas rojas a las que se asemejan morfológicamente fósiles hallados en rocas de 1200 m.a. en el Ártico canadiense (Butterfield, 2000). En lo que respecta a las plantas, se han registrado algas verdes multicelulares en niveles datados en 800 m.a. en Spitzbergen (Willis y Mc Elwain, 2002).

Los datos moleculares indican que los animales multicelulares, o metazoos, se originaron a partir de un único ancestro, posiblemente colonial, emparentado con los coanoflagelados, y por lo tanto la multicelularidad pudo haber aparecido relativamente temprano en formas diminutas (Sogin, 1994; Dewell, 2000). Sin embargo, hasta ahora no se conocen evidencias más antiguas que las proporcionadas por las enigmáticas biotas de tipo Ediacara, de entre 565 y 545 m.a. aproximadamente (Figura **3**. 10). Las características de estas últimas y su significado en el contexto de la evolución de la vida animal en nuestro planeta se discute a continuación.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN TEMPRANA DE LOS METAZOOS

El lapso temporal que media entre los 750 y 543 m.a., parte terminal del eón Proterozoico, fue un período de gran actividad geológica en la historia de la Tierra, produciéndose rápidos cambios geoquímicos, movimientos tectónicos, y una serie de glaciaciones globales (Figura **3**. 11). En este lapso y contexto comienzan a registrarse las primeras evidencias de los más antiguos animales multicelulares. Notables asociaciones de grandes organismos de cuerpo blando, la **biota de Ediacara**, caracterizan a nivel mundial los estratos marinos del Neoproterozoico Tardío, es decir después de la última de esas glaciaciones hasta el inicio del Cámbrico. Los primeros fósiles de esta biota fueron descubiertos en Terranova (Canadá) y descriptos a fines del siglo XIX (Gehling *et al*., 2000). Sesenta años más tarde se realizó un nuevo hallazgo en Namibia (Narbonne *et al*., 1997), mientras que, posteriormente, el descubrimiento de asociaciones muy bien preservadas en las colinas de Ediacara, en el sur de Australia, les dio el nombre con que se las conoce hoy día (Sprigg, 1947).

Las asociaciones ediacaranas, que caracterizan los últimos 20 m.a. del Proterozoico, incluyen una gran variedad de morfologías, muchas de las cuales resultan extrañas a nuestros ojos (Figura **3**. 10). La totalidad de estos fósiles enigmáticos son formas de muy poco espesor, la mayoría carentes de partes esqueletarias duras, tal vez con la excepción de *Spriggina* (Figura **3**. 10 A). Ninguna especie parece haber poseído una boca claramente definida ni tubo digestivo, excepto *Kimberella* (Figura **3**. 10 B) (Fedonkin y Waggoner, 1997). Cuatro tipos morfológicos principales pueden reconocerse en el conjunto de la biota. El más abundante consiste en impresiones circulares cuyos diámetros varían de unos pocos milímetros a cerca de un metro. Otros fósiles consisten en huellas y túneles principalmente horizontales de pequeño tamaño (1-5 mm de diámetro) producidos, por lo menos en parte, por animales de simetría bilateral y esqueleto hidrostático. El tercer grupo lo constituyen organismos fijos en forma de fronde y, por último, el más numeroso, incluye una serie de formas bentónicas problemáticas.

Las afinidades biológicas de los fósiles corpóreos ediacaranos dieron lugar a una serie de controversias y su inclusión en los phyla vivientes, o aún reinos, ha provocado animadas discusiones. Virtualmente todos los autores concuerdan en que en esta asociación se hallan representados gusanos de grado anélido (*Dickinsonia*), cnidarios (*Cyclomedusa*) (Figura **3**. 10 C, D) y, tal vez, artrópodos primitivos (*Parvancorina*). Sin embargo, las afinidades de otras formas resultan más problemáticas. Entre estas últimas se encuentran organismos bentónicos de superficie tabicada o «acolchados» que para algunos autores constituyen un grupo extinguido de autótrofos (quimio o fotosintetizadores) plasmodiales denominado **Ven-**

dozoa o **Vendobionta** (Seilacher, 1992). De acuerdo a esta hipótesis, dichos organismos estarían más estrechamente relacionados entre sí que con cualquier otro grupo moderno y, por lo tanto, representarían un experimento de multicelularidad del que no quedan sobrevivientes. La opinión generalizada es que, a grandes rasgos, en las asociaciones ediacaranas están representados tanto animales extinguidos de grado diploblástico como grupos basales de bilaterios, incluyendo *Kimberella*, el animal triploblástico más antiguo registrado (Fedonkin y Waggoner, 1997). Esto concuerda con el registro coetáneo de trazas fósiles que sugieren desplazamientos y enterramientos activos, indicando la presencia de animales con un grado de organización más complejo que el de cnidarios o gusanos planos (Martin *et al*., 2000). Pero cualquiera sea la interpretación que se haga de las afinidades taxonómicas de los integrantes de esta biota, no cabe duda de que ella difiere significativamente de las faunas cámbricas suprayacentes conocidas.

Existen evidencias más antiguas de metazoos que las que provee la biota de Ediacara que caracterizó los últimos 20 m.a. del Proterozoico? En la mayoría de los casos tales supuestos hallazgos han sido refutados por un examen más cuidadoso de las evidencias. Tanto filamentos anillados de 700-800 m.a. hallados en China (Sun, 1994), como trazas de alrededor de 1000 m.a. presentes en la India y en Estados Unidos de América, no han sido aceptados unánimemente como de origen metazoo (Erwin, 2001). Pero en rocas de 610 m.a. de los Montes Mackenzie (Canadá), existen impresiones de discos y anillos que podrían constituir el registro de metazoos que precedieron las típicas asociaciones taxonómicamente diversas de Ediacara, posteriores a la edad de hielo Varanger-Marinoana (Figura **3**. 11). Esta asociación de formas simples ha sido caracterizada como **Asociación Ediacarana I** o **Ediacara I**. El hallazgo de numerosas localidades con faunas más jóvenes de tipo Ediacara y un conocimiento cada vez mayor de su distribución estratigráfica ha permitido reconocer otras dos asociaciones sucesivas de estos organismos denominadas **Asociaciones Ediacaranas II** y **III** (Figura **3**. 11), las que indican una diversidad taxonómica creciente.

Recientemente, en fosforitas de aproximadamente entre 600 y 555 m.a. de la Formación Doushantuo, en el sur de China, se han hallado embriones en estadios tempranos de clivaje preservados exquisitamente en forma tridimensional (Xiao *et al*., 1998). Ciertas características de las tetradas fueron interpretadas

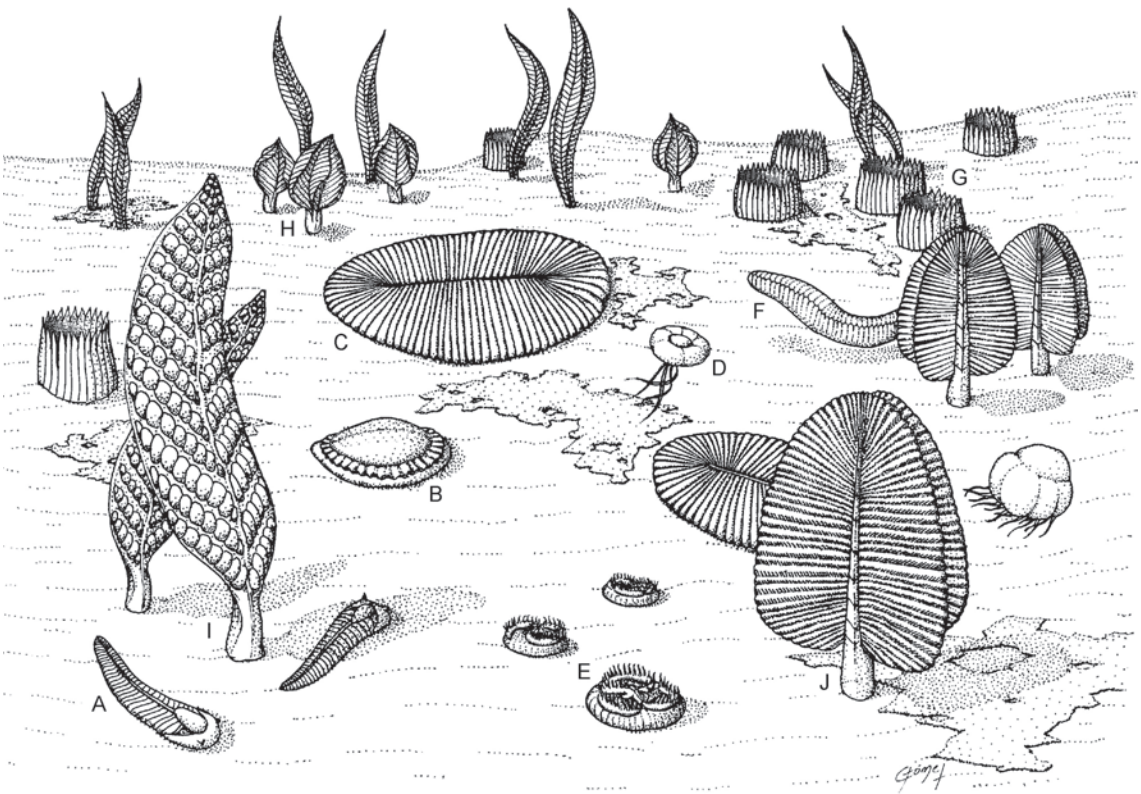


Figura 3. 10. Reconstrucción de la biota de Ediacara. A. *Spriggina* sp ; B. *Kimberella quadrata* ; C. *Dickinsonia costata*; D. *Cyclomedusa* sp.; E. *Tribrachydium heraldicum*; F. *Phyllozoon hanseni*; G. *Ernietta* sp; H. *Rangea longa*; I. *Charnia masoni*; J. *Swartpunctia germsi.*

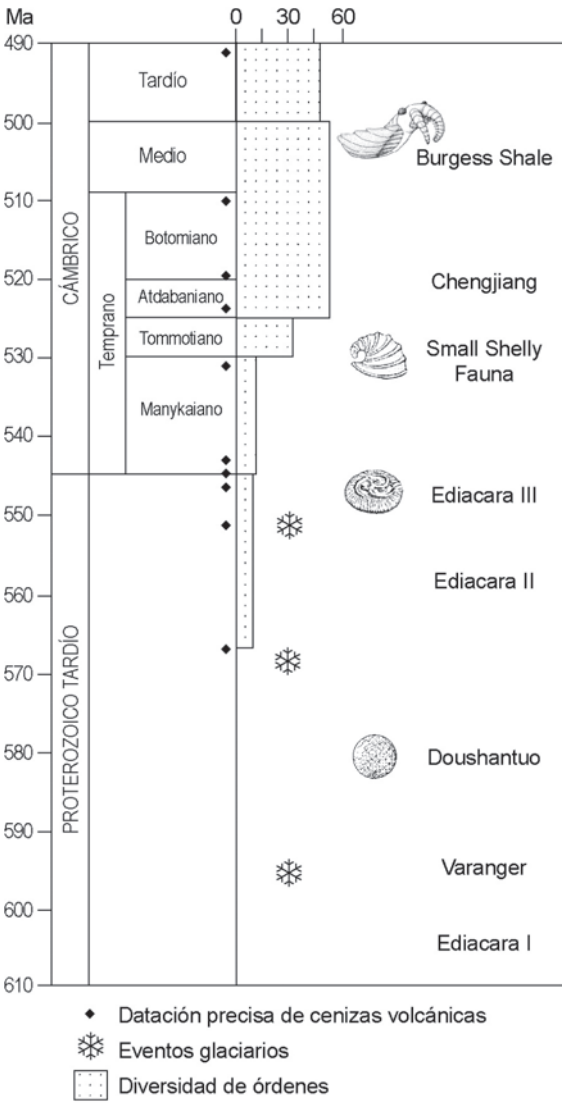


Figura 3. 11. Eventos geológicos y biológicos del Neoproterozoico Tardío y Cámbrico (modificado de Erwin, 2001).

como similares a las de animales bilaterios, semejantes a las de algunos artrópodos crustáceos vivientes, aunque otros estudios han puesto en duda estas conclusiones (Xiao *et al*., 2000; 2002). Dicho registro indicaría la presencia de metazoos que antecedieron unos 5 m.a. a la radiación ediacarana de animales macroscópicos.

Por largo tiempo se creyó que los organismos de tipo Ediacara estaban restringidos al Ediacárico (Véndico) y se especulaba que una extinción masiva había eliminado completamente esta fauna. Sin embargo, en los últimos años se ha ido acumulando una serie de hallazgos de fósiles discoidales y en forma de frondes, similares a los del Ediacárico, en rocas del Cámbrico basal. Esto sugiere la persistencia de algunas formas más allá del límite Precámbrico-Cámbrico (Erwin, 2001).

También recientemente han comenzado a surgir evidencias paleontológicas que indican una mayor diversidad taxonómica hacia el final del Proterozoico, por la presencia de metazoos capaces de formar un esqueleto sólido debido a la biomineralización. En rocas que corresponden a ambientes carbonáticos de plataforma en diversas localidades del mundo, el enigmático y pequeño animal *Cloudina*, con un esqueleto débilmente mineralizado de calcita, está asociado con otros que formaban esqueletos preservables, como esponjas, animales de grado cnidario y bilaterios (Grant, 1990; Conway Morris, 2001). Pero, tal como ocurre con los contemporáneos fósiles ediacaranos, estos tienen una pobre similitud con los que se preservan abundantemente en rocas más jóvenes.

LA EXPLOSIÓN CÁMBRICA Y LA DIVERSIFICACIÓN DE LOS INVERTEBRADOS

La aparición súbita, geológicamente hablando, de fósiles que representan diversos linajes animales en rocas cámbricas se conoce desde hace mucho tiempo y su explicación ha dado origen a variadas hipótesis. Estas evidencias paleontológicas, conjuntamente con una visión renovada de las relaciones de los grandes grupos de metazoos provista por datos moleculares (Figura **3**. 3), morfológicos y ontogenéticos, están contribuyendo a develar los eventos relacionados con el origen e historia temprana de los animales. Veamos en primer lugar cuáles son esas evidencias que nos brinda la Paleontología, para examinar en la sección siguiente las hipótesis propuestas por una amplia gama de disciplinas.

En rocas que representan la base del Cámbrico comienza la aparición generalizada de diversos fósiles con conchillas. Durante los primeros 15 m.a. del Cámbrico el registro solo consiste en pequeñas conchillas y placas. Algunas de éstas son identificables como pertenecientes a grupos modernos de animales (esponjas y moluscos), pero otras son partes esqueletales que no pueden ser adjudicadas confiablemente a ningún grupo conocido. Entre estas últimas se incluyen, por ejemplo, los escleritos fosfáticos de los tommótidos (Landing, 1984). Estas asociaciones de microfósiles son conocidas como *small shelly faunas* (Figura **3**. 12), pero resulta evidente que la radiación que representan es aún modesta comparada con la explosiva diversificación de los animales con esqueleto en la parte final del Cámbrico Temprano, fenómeno conocido como la explosión cámbrica.

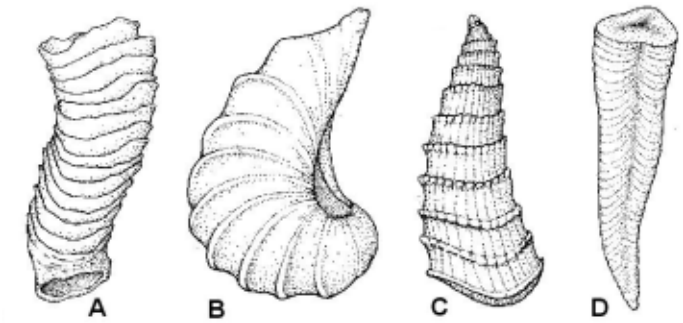


Figura 3. 12. Formas representativas de las *small shelly faunas*. A. *Cloudina* sp.; B. *Archaeospira ornata*; C. *Lapworthella fasciculata*; D. *Anabarites* sp.

En 1909 el geólogo norteamericano C. D. Walcott descubrió en la Columbia Británica, Canadá, una fauna del Cámbrico Medio (Figuras **3**. 12 y 13) que se convertiría en un ícono entre las asociaciones fósiles. Se trata de miles de ejemplares, muchos de ellos carentes de conchillas, que muestran una preservación excepcional y representan más de 140 especies (Conway Morris 1979, 1989, 1993, 1998; Gould, 1989). La lutita portadora de la fauna, denominada Burgess Shale, se depositó en aguas relativamente profundas como producto de una corriente de turbidez que enterró a los organismos rápidamente y con poco transporte. El mayor porcentaje de la biota preservada está constituído por artrópodos, entre ellos trilobites con y sin esqueleto mineralizado, así como también por varios tipos de crustáceos primitivos. El más común de los artrópodos es tal vez *Marrella* (Figura **3**. 13 A) cuyas afinidades con otros miembros del grupo son inciertas. Otro componente significativo de esta fauna lo constituyen varias formas que usualmente se vinculan con diversos grupos de lobópodos. Así, a *Aysheaia* y *Hallucigenia* (Figura **3**. 13 B, C) se las relaciona con los onicóforos,

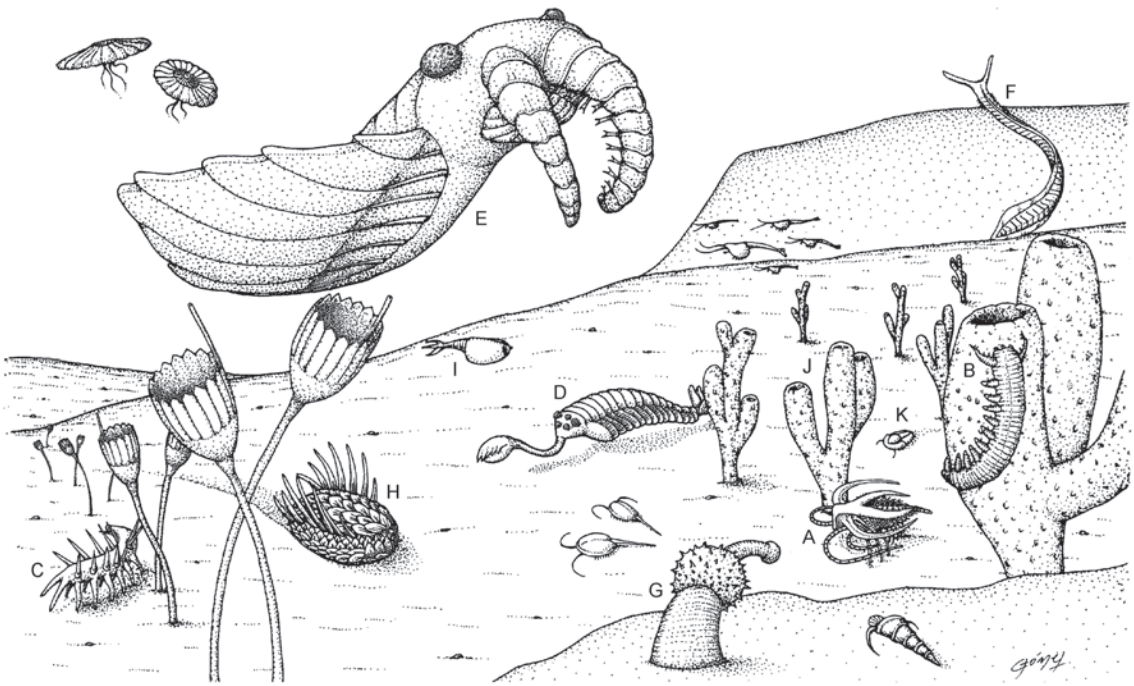


Figura 3. 13. Reconstrucción de la biota de Burgess Shale. A. *Marrella splendens*; B. *Aysheaia pedunculata*; C. *Hallucigenia sparsa*; D. *Opabinia regalis*; E. *Anomalocaris canadensis*; F. *Pikaia gracilens*; G. *Ottoia prolifica*; H. *Wixaxia corrugata*; I. *Leancholia superlata*; J. *Vauxia gracilis; K. Naraoia compacta*.

y a *Opabinia* y *Anomalocaris* (Figura **3**. 13 D, E), con lobópodos en sentido amplio. También en esta asociación están representados los lofoforados (incluyendo braquiópodos inarticulados), equinodermos (crinoideos, holoturoideos y edrioasteroideos), anélidos y un primitivo cordado (Figura **3**. 13 F).

Originalmente, la fauna de Burgess Shale del Cámbrico Medio de Canadá era la única que se conocía de esa antigüedad, sin embargo recientes descubrimientos han mostrado que muchos de los taxones allí representados ya se encontraban en niveles más antiguos. Así, se han descripto faunas que incluyen tanto formas de cuerpo blando como otras con conchilla en el Cámbrico Inferior de China (Chengjiang) y Groenlandia (Sirius Passet). La biota de Chengjiang (Sun, 1994) constituye una asociación taxonómicamente diversa, pero unos 13 m.a. más antigua que la de Burgess Shale (Figura **3**. 11*)*. Esta fauna, de la que se han coleccionado miles de ejemplares, incluye esponjas, cnidarios, braquiópodos, anélidos, priapúlidos, onicóforos, trilobites y una gran variedad de artrópodos, así como varias formas de afinidades inciertas. Si bien extremadamente raros, en esta fauna de China se ha registrado la presencia de vertebrados basales (Shu *et al*., 2001). La fauna recientemente descubierta en el norte de Groenlandia (Conway Morris y Peel, 1990) incluye igualmente muchas esponjas, artrópodos, poliquetos y priapúlidos como los de Burgess Shale. Además, se halló un animal completo (*Halkieria*), de aproximadamente 3 cm, portando escleritos en forma de espículas conjuntamente con una valva prominente en cada extremo del cuerpo que permite comprender los primeros pasos en la diversificación de los moluscos (Conway Morris y Peel, 1995). Lo interesante de este hallazgo es que dichos escleritos aislados forman parte de las *small shelly faunas*, lo que sugiere que este grupo estaba ya presente en el Cámbrico Inferior (ver Capítulo **11**).

EL SIGNIFICADO DE LA EXPLOSIÓN CÁMBRICA

Es la explosión del Cámbrico un evento evolutivo real? o, por el contrario, se trata de una ruptura de los umbrales tafonómicos que terminó con una etapa críptica de la evolución animal? Responder a esta disyuntiva no es sencillo y constituye tema de controversias.

Es importante recordar que la presencia de biomineralización incrementa notablemente el potencial de fosilización de los organismos. Como vimos, los esqueletos fósiles están casi enteramente ausentes en rocas más antiguas de 550 m.a., por lo menos en lo que respecta a conchillas, caparazones y escleritos. Los primeros registros de esqueletos animales mineralizados son aquéllos de edad ediacarana (Figura **3**. 11), tales como *Cloudina* (Figura **3**. 12 A). Hacia comienzos del Cámbrico hay un incremento en la diversidad morfológica y la composición de los esqueletos, aunque en el contexto filogenético aceptado de los Metazoa (Figura **3**. 3) la biomineralización parece haberse originado independientemente en diversos linajes de animales. Hacia fines del Cámbrico Medio ya habían aparecido prácticamente todas las variaciones de tipos esqueletarios presentes en la actualidad; hasta ahora solo no se han registrado estructuras tales como dientes o huesos de vertebrados.

Es evidente que el gran desarrollo de los animales con esqueleto tuvo lugar hacia finales del Cámbrico Temprano. Sin embargo, un énfasis en la presencia de partes duras tiende a ignorar el incremento de diversidad y complejidad evidenciado por las trazas fósiles y las excepcionales asociaciones con metazoos sin esqueleto, raramente preservados, como las de Ediacara. A través del límite Neoproterozoico-Cámbrico hay un aumento de la diversidad y complejidad de las trazas. Las trazas del Neoproterozoico son típicamente surcos horizontales, no ramificados y hechos muy cercanos a la superficie del sedimento. En cambio, en el Cámbrico son más profundos y complejos, con un aumento en la gama de tamaños. Complementando la información de los fósiles corpóreos, las trazas fósiles proveen un importante testimonio de los planes corporales presentes. Así, por ejemplo, los primeros fósiles corpóreos de artrópodos aparecen en la base del Atdabaniano (Figura **3**. 11), pero la presencia de trazas fósiles atribuidas a artrópodos en Australia y Mongolia implica que en el Manykiano (piso basal del Cámbrico) ya habían aparecido miembros de los Ecdysozoa con apéndices (Narbonne *et al*., 1987; Khomentovsky y Karlova, 1993). Las evidencias que están emergiendo sugieren un origen de los linajes animales más antiguo que lo supuesto de acuerdo a la lectura del registro de los fósiles corpóreos. En cambio, ello está más en consonancia con las estimaciones basadas en evidencias moleculares, si bien estas últimas proponen tiempos de divergencia entre protostomios y deuterostomios significativamente mayores (Bromham y Hendy, 2000; Fortey *et al*, 2003; Bromham, 2003). Pero el reloj molecular estima la divergencia de linajes, mientras que los

grupos reconocidos en virtud de sus rasgos morfológicos pueden detectarse recién cuando esos rasgos han aparecido (Fortey *et al*., 1996).

El registro fósil provee incontrastables puntos de referencia temporal a la estimación de la secuencia y tasa de los cambios evolutivos al proporcionar edades mínimas para dichos cambios. De esta forma, el tiempo real de aparición de los grupos animales portadores de esos cambios puede ser considerablemente mayor que el documentado por los fósiles (Lieberman, 2003). Así, el origen de los grandes grupos de invertebrados pudo preceder en mucho la explosión cámbrica, de acuerdo a algunos autores. Si el registro fósil se examina a luz de la filogenia de los metazoos, tal como se la comprende actualmente (Figura **3**. 3), es posible sostener que en el intervalo entre el Proterozoico Tardío y el comienzo del Cámbrico Medio ya habían divergido todos los grandes grupos de invertebrados que conocemos, así como algunas formas enigmáticas asignables a linajes extinguidos. Cabe preguntarse, entonces, por qué existe un desfasaje entre el origen evolutivo y la manifestación paleontológica. Es ello un defecto intrínseco del registro fósil o puede atribuirse a razones más significativas? Esta supuestamente explosiva fase evolutiva podría reflejar un aumento de la probabilidad de preservación debido a un incremento en la abundancia de los individuos, aumento del tamaño y/o el desarrollo de partes duras. Igualmente esta discrepancia podría estar relacionada con la dinámica de la diversidad, un juego entre las tasas de especiación y de extinción, debiéndose alcanzar un nivel de diversidad mínimo para «emerger» en el registro fósil (Lieberman, 2003). Este escenario unido a la posibilidad de que el rango de innovación morfológica entonces posible no estuviera limitado por la estructuración de los sistemas reguladores genómicos podría explicar la supuesta singularidad de este segmento de la historia de la vida.

Cuadro 3. 1. Phyla de metazoos pre-bilaterios vivientes, con sus caracteres principales y registro fósil conocido.

Pre-Bilaterios	Phylum	Caracteres
Celulares	Porifera	Nivel de organización celular. Con un sistema de poros, canales y coanocitos (células flageladas). Simetría radiada o sin simetría. Endoesqueleto de colágeno proteico y espículas calcáreas o silíceas de variada complejidad. Reproducción sexual y asexual. Larvas ciliadas de vida libre. Ambiente acuático, principalmente marino. Adultos sésiles, fijos al sustrato. Filtradores. Proterozoico-Holoceno.
Diploblásticos	Placozoa	Diploblásticos. Ausencia de sistemas de órganos. Cuerpo laminar ciliado, carecen de simetría. Transparentes, chatos. Hasta 3 mm de diámetro. Holoceno.
	Ctenophora	Diploblásticos. Mesoglea con células aisladas y fibras musculares. Simetría birradial. Ocho hileras de cilios fusionados formando placas ciliares (ctenes) de distribución radial a lo largo de los lados del animal. Cavidad del cuerpo, celenterón, que deriva en una boca y dos poros anales (homólogo al ano de bilateralia?). Sistema nervioso constituido por un plexo subepidérmico concentrado alrededor de la boca y debajo de las paletas natatorias. Reproducción sexual. Monoicos. Larva cidipoide de vida libre. Ambientes marinos, planctónicos. Predadores activos. Cámbrico-Holoceno.
	Cnidaria	Diploblásticos. Mesoglea con células y, en algunos, tejido conectivo. Simetría radial o birradial. Presencia de nematocistos (células con cápsulas urticantes). Exoesqueleto o endoesqueleto de componentes quitinosos, calcáreos o proteínicos. Cavidad del cuerpo, celenterón, que deriva en una única abertura: la boca. Plexo nervioso con sinapsis simétrica y asimétrica. Sistema muscular (tipo epiteliomuscular). Ciclo de vida metagénico: alternancia de fase medusa, de reproducción sexual y fase pólipo, de reproducción asexual. Larva: plánula ciliada. Acuáticos, preferentemente marinos. Predadores activos. Proterozoico-Holoceno.

Cuadro 3. 2. Phyla de metazoos bilaterios triploblásticos vivientes, con sus caracteres principales y registro fósil conocido. **2 a.** Lophotrochozoa (protostomios sin muda); **2 b.** Ecdysozoa (protostomios con muda); **2 c.** Deuterostomia.

Cuadro 3.2 a

Phylum	Caracteres
Annelida	Cuerpo segmentado; segmentos limitados por septos y quetas. Exoesqueleto cuticular. Eucelomados. Sistema digestivo completo y sin distribución metamérica; sistema nervioso incluye ganglio cerebral, conectado con el cordón nervioso ventral (generalmente par) por el conectivo circunfaríngeo. Sistema muscular con una capa circular y una longitudinal. Sistema circulatorio variable (desde cerrado hasta ausente). Respiración a través del tegumento, branquias o podios. Sistema excretor típicamente con un par de nefridios metaméricos. Monoicos o dioicos. Marinos y continentales. Cámbrico-Holoceno.
Sipuncula	Cuerpo no segmentado. Esquizocelomados. Sistema digestivo completo; boca rodeada de tentáculos. Ganglio cerebral dorsal, anillo nervioso periesofágico y un cordón nervioso ventral no segmentado. Pared del cuerpo muscularizada. Sistema excretor compuesto por un par de grandes nefridios. Dioicos. Reproducción sexual y asexual. Fecundación externa. Marinos, bentónicos. Detritívoros. ?Devónico-Holoceno.
Mollusca	Cuerpo no segmentado, con cabeza definida (excepto Bivalvia). Con pie muscular; manto que limita la cavidad del manto y secreta la conchilla. Con rádula (excepto en Bivalvia). Esquizocelomados. Sistema digestivo complejo; cefalización. Respiración por branquias, pulmones, manto o la superficie del cuerpo. Con pigmentos respiratorios. Sistema circulatorio abierto (excepto Cephalopoda). Sistema excretor compuesto por uno o dos metanefridios (riñones). Dioicos. Larvas de vida libre trocóforas o velígeras. Cámbrico-Holoceno.
Nemertea (=Rhynchocoela)	Cuerpo desnudo no segmentado. Con gran proboscis conectada con una cavidad del cuerpo, rincocele. Celoma modificado como un sistema de vesículas. Sistema digestivo completo; sistema nervioso: cerebro y cordones nerviosos longitudinales. Sistema muscular con capa circular externa, longitudinal interna e intermedia de fibras diagonales. Sistema circulatorio con dos o tres vasos longitudinales. Sistema excretor: dos canales enrollados con células flamígeras. Mayormente monoicos. Reproducción sexual o asexual. Fecundación externa. Generalmente larva pilidio. Marinos continentales y parásitos. Carbonífero-Holoceno.
Bryozoa	Generalmente coloniales con especializaciones funcionales. Organismos interconectados. Exoesqueleto rígido de $CaCO_3$ que alberga los zooides. Lofoforados. Celomados , pero no estrictamente esquizo o enterocelomados. Sistema digestivo completo en forma de U; ganglio nervioso central pequeño. Reproducción sexual y asexual. Generalmente monoicos, pero con ciclos sexuales alternados; generalmente fecundación interna o en ovicelos. Larva de vida libre. Acuáticos (marinos y de agua dulce), sésiles. Filtradores. Ordovícico-Holoceno.
Entoprocta	Cuerpo consistente en un cáliz, con corona de tentáculos ciliados alrededor del cuerpo sobre el lado ventral y un tallo de fijación del lado dorsal. Cutícula, excepto en tentáculos y parte del cáliz, dentro del círculo de tentáculos. Sin clara cavidad corporal en el adulto. Boca y ano yacen en la elipse de tentáculos, tubo digestivo describiendo una U dentro del cáliz. Ganglio ventral (con respecto al estómago) del que salen pares de nervios. Clivaje espiralado; larva ciliada similar a una trocófora. Marinos, solitarios o coloniales, de pequeño tamaño. Jurásico-Holoceno.
Phoronida	Gusanos con dos regiones celómicas claras: el tronco, que contiene las vísceras, y el lofóforo, con función alimentaria y posiblemente respiratoria. Probablemente esquizocelomados. Boca dentro del círculo de tentáculos, tubo digestivo en U y ano dorsal a la boca. Sistema circulatorio cerrado. Sistema excretor con un par de nefridios. Ganglio con fibras nerviosas longitudinales; anillo nervioso lofoforal. Clivaje birradial; larva planctónica actinotroca. Marinos, tubícolas; segregan una sustancia quitinosa que forma el tubo-habitáculo, al que se adhieren granos de arena. Cámbrico - Holoceno.
Brachiopoda	Bivalvos inequivalvos. Pedicelo en algún estadio de desarrollo y manto. Lofoforados. Esquizocelomados (inarticulados) y enterocelomados (articulados). Sistema digestivo completo en forma de U; anillo nervioso con un ganglio dorsal pequeño y otro ventral mayor. Músculos aductores y diductores. Sistema circulatorio abierto, con un corazón contráctil. Respiración a través de la superficie del manto y el lofóforo. Sistema excretor con uno o dos pares de nefridios que se abren al celoma. Dioicos. Fecundación generalmente externa. Larva de vida libre. Marinos, sésiles, bentónicos. Filtradores. Cámbrico-Holoceno.
Platyhelminthes	Gusanos planos no segmentados. Acelomados. El estómago es la única cavidad interna con una única abertura externa. Sistema nervioso consistente en un ganglio cerebral y cordones nerviosos longitudinales interconectados. Ausencia de sistema respiratorio, circulatorio o esquelético desarrollado. Sistema excretor, en su mayoría, con dos canales laterales con ramas que llevan células flamígeras (protonefridios). Reproducción sexual y asexual. Monoicos. Desarrollo directo o indirecto a través de una larva de vida libre. Marinos y continentales. Parásitos. Mioceno-Holoceno.

Continua en la página siguiente

Cuadro 3.2 a *(continuación)*

Phylum	Caracteres
Echiura	Cuerpo cilíndrico-vermiforme con cutícula blanda; proboscis muscular extensible y ciliada. Esquizocelomados. Boca en base de proboscis y ano terminal. Sistema circulatorio cerrado con vasos dorsal y ventral y seno a lo largo del intestino. Anillo nervioso en base de proboscis y cuerda nerviosa ventral. Respiración a través del tegumento. Clivaje espiralado; larva trocófora. Marinos, cavan tubos en forma de U; la mayoría detritívoros. ?Neoproterozoico-Holoceno.
Chaetognatha	Organismos translúcidos cubiertos de cutícula; cuerpo no metamerizado, con cabeza, tronco y cola diferenciados. Heterocelomados. Con cerdas falciformes a ambos lados de la boca, de una o dos hileras de dientes, y "aletas" horizontales y caudales. Sistema digestivo completo; sistema nervioso con un anillo formado por dos grandes ganglios y varios ganglios laterales. Monoicos. Fertilización interna. Marinos, en su mayoría planctónicos. Predadores activos. Cámbrico-Holoceno.
Rotifera	Organismos translúcidos cubiertos de cutícula. Segmentación exclusivamente externa. Cabeza, tronco y pie diferenciados. Con "mandíbulas" (trofi) y una corona de cilios alrededor de la boca. Seudocelomados. Sistema digestivo bien desarrollado en hembras y poco desarrollado o ausente en machos; sistema nervioso con un ganglio cerebral, dos cordones nerviosos ventrales y un ganglio posterior. Sistema excretor que consta de un par de túbulos protonefridiales. Dioicos. Reproducción sexual y partenogénica. Filtradores. Acuáticos, principalmente de agua dulce. Eoceno-Holoceno.
Gastrotricha	Organismos cubiertos por cutícula. Acelomados. Sistema digestivo completo. Sistema nervioso con un ganglio cerebral pequeño y un par de cordones nerviosos longitudinales. Musculatura circular poco desarrollada (en muchos casos músculo liso), longitudinal bien desarrollada. Ausencia de sistemas respiratorio y circulatorio. Sistema excretor con protonefridios con cirtocitos. Monoicos. Reproducción sexual o partenogénica. Fecundación externa y de desarrollo directo Acuáticos, marinos y de agua dulce, de vida libre. Filtradores. Holoceno.
Pogonophora	Cuerpo alargado, entre 5 y 150 cm de largo y 0.01 a 4 cm de ancho; con tres divisiones externas: lóbulo cefálico con tentáculos, tronco con papilas glandulares y bandas ciliadas ventrales, y opistosoma con setas. Tubo-habitáculo quitinoso. Sistema digestivo rudimentario. Sistema circulatorio cerrado; corazón y vasos longitudinales. Anillo nervioso en lóbulo cefálico y cuerda nerviosa ventral. Larva similar a trocófora, sin metatroco o telotroco. Marinos, de profundidad. ?Silúrico-Holoceno.

Cuadro 3.2 b

Phylum	Caracteres
Nematoda	Presencia de cutícula acelular. Seudoceloma originado directamente de la cavidad de la blástula. Sistema digestivo completo; sistema nervioso simple: anillo nervioso periesofágico y nervios longitudinales dorsal y ventral. Capa muscular exclusivamente longitudinal. Ausencia de cilios o flagelos. Reproducción sexual. Fecundación interna. Desarrollo directo. Descomponedores, parásitos y predadores. Terrestres y marinos. Carbonífero-Holoceno.
Nematomorpha	Presencia de cutícula acelular. Seudoceloma originado directamente de la cavidad de la blástula. Tubo digestivo vestigial; sistema nervioso simple: anillo nervioso periesofágico y un cordón nervioso medio-ventral. Capa muscular exclusivamente longitudinal. Reproducción sexual. Fecundación interna. Larvas de hábitos parásitos. Adultos de vida acuática libre. Terrestres y marinos. Eoceno-Holoceno.
Priapulida	Presencia de prosoma (proboscis). Seudocelomados. Sistema digestivo completo; sistema nervioso asociado a la epidermis. Un anillo anterior da lugar a un cordón nervioso medio-ventral. Capa muscular exclusivamente longitudinal. Dioicos. Larva de vida libre. Marinos. Hábitos semibentónicos. Generalmente de aguas frías. Carnívoros. Cámbrico-Holoceno.
Kinorhyncha	Cuerpo con 13 segmentos y exoesqueleto quitinoso. Segmento cefálico con espinas sensoriales y segundo segmento con placas (plácidos) que cierran la cabeza cuando ésta se retrae. Los restantes segmentos espinosos. Tubo digestivo completo con faringe muscular. Sin sistema vascular sanguíneo; cerebro circunfaringeo de 10 lóbulos y cuerdas nerviosas longitudinales dorsales, ventrales, y laterales con ganglios en cada segmento. Reproducción sexual. Desarrollo directo. Diminutos, de vida intersticial. Holoceno.
Onychophora	Cuerpo sin segmentación externa, con excepción de los pares de apéndices. Apéndices no articulados. Cuerpo cubierto por una cutícula flexible, constituida por proteínas y quitina. Celomados. Sistema digestivo completo; sistema nervioso con un par de ganglios cerebrales y un par de cordones nerviosos con comisuras conectivas transversales. Sistema muscular que incluye una capa circular y una longitudinal. Sistema traqueal para la respiración. Sistema circulatorio abierto con hemocele. Sistema excretor con nefridios metaméricos que convergen en un conducto y nefridioporo. Dioicos. Dimorfismo sexual. Reproducción sexual. Fecundación interna o externa. Desarrollo directo. Formas vivientes exclusivamente terrestres. Fósiles marinos. Carnívoros. Cámbrico-Holoceno.
Tardigrada	Cuerpo no segmentado, cubierto por cutícula no quitinosa. Cabeza no distinguible y cuatro pares de apéndices no articulados. Esquizocelomados. Sistema digestivo completo; sistema nervioso con un cerebro, un par de cordones nerviosos longitudinales ventrales y cuatro ganglios ventrales. Sistema muscular exclusivamente longitudinal. Sistema excretor: tubos de Malpighi. Dioicos. Reproducción sexual y partenogénesis. Presencia de criptobiosis. Acuáticos y semiacuáticos, la mayoría continentales. Cámbrico-Holoceno.
Arthropoda	Cuerpo segmentado. Tagmosis (fusión de segmentos para formar unidades: cabeza, tórax, etc.). Apéndices articulados. Esquizocelomados. Exoesqueleto quitinoso, reforzado o no con $CaCO_3$. Aparato digestivo completo; sistema nervioso con un ganglio cerebral y un anillo periesofágico que conecta el cerebro con los cordones nerviosos longitudinales. Ojos compuestos y simples (pueden estar reducidos o ausentes). Sistema muscular complejo: músculo liso y estriado. Respiración a través de la superficie del cuerpo, branquias o pulmones laminares. Sistema circulatorio abierto con hemocele. Sistema excretor; glándulas excretoras metaméricas o tubos de Malpighi. Reproducción sexual. Generalmente sexos separados, fecundación interna y desarrollo a través de estadio larvario. Proterozoico-Holoceno.

Cuadro 3.2 c

Phylum	Características
Echinodermata	Simetria pentámera en adultos y bilateral en las larvas. Sistema vascular acuífero. Enterocelomados. Endoesqueleto compuesto por placas calcíticas. Sistema digestivo generalmente completo; sistema nervioso pobremente desarrollado, ausencia de cefalización. Respiración por branquias dérmicas, pies ambulacrales, árboles respiratorios o bursas. Sistema sanguíneo (sistema hemal) muy reducido. Dioicos, en su mayoría. Reproducción sexual. Fecundación en general externa. Larva de simetría bilateral y vida libre. Marinos. Cámbrico-Holoceno.
Hemichordata	Cuerpo dividido en proboscis, collar y tronco. Faringotremia. Estomocorda. Enterocelomados. Sistema digestivo completo; sistema nervioso con cordones nerviosos dorsal y ventral. Respiración en general por hendiduras branquiales. Sistema circulatorio con vasos dorsal y ventral y un corazón dorsal. Sin nefridios, un glomérulo único conectado con vasos sanguíneos puede tener funciones excretoras. Dioicos o monoicos. Fecundación sexual o asexual por gemación. Fecundación externa con larva tornaria en algunos grupos. Marinos. Bentónicos. Filtradores. Cámbrico-Holoceno.
Chordata	Faringotremia en algún estadio del desarrollo. Notocorda en algún estadio de desarrollo, dorsal al sistema digestivo y ventral al sistema nervioso. Cola posanal, en algún estadio del desarrollo. Enterocelomados, excepto urocordados que carecen de celoma. Sistema digestivo completo; sistema nervioso con un ganglio cerebral anterior y un cordón nervioso dorsal y hueco. Presencia de músculos segmentados (miótomos) en un tronco no segmentado. Sistema respiratorio desarrollado. Sistema circulatorio cerrado, corazón y vasos sanguíneos ventrales. Cámbrico-Holoceno.

BIBLIOGRAFÍA

Altermann, W. 2004. Evolution of life and Precambrian bio-geology. En: P. G. Eriksson, W. Altermann, D. Nelson, W. Mueller y O. Catuneau (eds.), *The Precambrian Earth: tempos and events*. Developments in Precambrian Geology vol. 12, Elsevier, pp. 513-591.

Bromham, L. 2003. What can DNA tell us about the Cambrian explosion? *Integrative Comparative Biology* 43: 148-156.

Bromham, L. y Hendy, M.D. 2000. Can fast early rates reconcile molecular dates to the Cambrian explosion? *Proceedings of the Royal Society of London* B 267: 1041-1047.

Butterfield, N.J. 2000. *Bangiomorpha pubescens* n gen, n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity and the Mesoproterozoic/ Neoproterozoic radiation of eukaryotes. *Paleobiology*, 26: 386-404.

Cloud, P. 1968. Atmospheric and hydrospheric evolution on the primitive Earth. *Science* 160: 729-736.

Collins, A.G. y Valentine, J.W. 2001. Defining phyla: evolutionary pathways to metazoan body plans. *Evolution and Development* 3: 432-442.

Conway Morris, S. 1979. The Burgess Shale (Middle Cambrian) fauna. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 327-349.

Conway Morris, S. 1989. Burgess Shale faunas and the Cambrian explosion. *Science* 246: 339-346.

Conway Morris, S. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature* 361: 219-225.

Conway Morris, S. 1998. Early metazoan evolution : reconciling poaleontology and molecular biology. *American Zoologist* 38: 867-877.

Conway Morris, S. 2001. Significance of early shells. En: D. Briggs y P. Crowther (eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science, pp. 31-40.

Conway Morris, S. y Peel, J.S. 1990. Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland. *Nature* 345: 802-805.

Conway Morris, S. y Peel, J.S. 1995. Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and their role in early protostome evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B, 347: 305-358.

Darwin, Ch. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. J. Murray, London.

Delong, E.F. y Pace, N. 2001. Environmental diversity of Bacteria and Archaea. *Systematic Biology* 50: 470-478.

Dewell, S. 2000. Colonial origin for Eumetazoa: major morphological transitions and the origin of bilaterian complexity. *Journal of Morphology* 243: 35-74

Eriksson, P.G., Catuneau, O., Nelson, D., Mueller, W. y Altermann, W. 2004. Towards a synthesis. En: P. G. Eriksson, W. Altermann, D. Nelson, W. Mueller y O. Catuneau (eds.), *The Precambrian Earth: tempos and events*. Developments in Precambrian Geology vol. 12, Elsevier, pp. 739- 762.

Erwin, D. 2001. Metazoan origins and early evolution. En: D. Briggs y P. Crowther (eds.), *Palaeobiology II*. Blackwell Science, pp. 25-31.

Erwin, D. y Davidson, E. 2002. The last common bilaterian ancestor. *Development* 129: 3021-3032.

Fedonkin, M. y Waggoner, B. 1997. The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism. *Nature* 388: 868-871.

Fortey, R., Briggs, D.E.G. y Wills, M.A. 1996. The Cambrian evolutionary «explosion»: Decoupling cladogenesis from morphological disparity. *Biological Journal of the Linnean Society* 57: 13-33.

Fortey, R., Jackson, J. y Strugnell, J. 2003. Phylogenetic fuses and evolutionary «explosions»: conflicting evidence and critical tests. En: P. Donoghue y M. Paul Smith (eds), *Telling the Evolutionary Time: Molecular Clocks and the Fossil Record*, Special Volume Systematics Association 66, 296 pp.

Gehling, J.G., Narbonne, G.M. y Anderson, M. 2000. The first named Ediacara body fossil, *Aspidella terranovica*. *Palaeontology* 43 (3): 427-456.

Gilbert, W. 1986. The RNA world. *Nature* 319: 618.

Gould, S.J. 1989. *Wonderful Life*. Norton, New York.

Grant, S.W.F. 1990. Shell structure and distribution of *Cloudina*, a potential index fossil for the terminal Proterozoic. *American Journal of Science* 290: 261-294.

Han, T. y Runnegar, B. 1992. Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old Negaunee Iron-Formation, Michigan. *Science* 257: 232-235.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois, Urbana.

Khomentovsky, V.V. y Karlova, G.A. 1993. Biostratigraphy of the Vendian-Cambrian beds and the lower Cambrian boundary in Siberia. *Geological Magazine* 138: 387-396.

Landing, E. 1984. Skeleton of lapworthellids and the suprageneric classification of tommotiids (Early and Middle Cambrian phosphatic problematica). *Journal of Paleontology* 58: 1380-1398.

Lieberman, B.S. 2003. Taking the pulse of the Cambrian radiation. *Integrative Comparative Biology* 43: 229-237.

Margulis, L. 1993. *Symbiosis in cell evolution*. Segunda edición. Freeman W. H., San Francisco.

Martin, M., Grazhdankin, D., Bowring, S., Evans D., Fedonkin, M. y Kirschvink, J. 2000. Age Neoproterozoic bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: implications for metazoan evolution. *Science* 288: 841-845.

Maynard Smith, J. y Szathmáry, E. 1999. *The origins of life. From the birth of life to the origin of language*. Oxford University Press, 180 pp.

Mojzsis, S., Arrhenius, G., McKeegan, K., Harrison, T., Nutman, A. y Friend, C. 1996. Evidence for life on Earth before 3800 years ago. *Nature* 384: 55-59.

Narbonne, G., Myrow, P., Landing, E. y Anderson, M.A. 1987. A candidate stratotype for the Precambrian-Cambrian boundary, Fortune Head, Buring Peninsula, south eastern Newfoundland Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 24: 1277-1293.

Narbonne, G., Saylor, B., y Grotzinger, J. 1997. The youngest ediacaran fossils from southern Africa. *Jounal of Paleontology* 71 (6): 953-967.

Nelson, D.R. y Mueller, W.U. 2004. Generation of continental crust. En: P. G. Eriksson, W. Altermann, D. Nelson, W. Mueller y O. Catuneau (eds.), *The Precambrian Earth: tempos and events*. Developments in Precambrian Geology vol. 12, Elsevier, pp. 65-160.

Nisbet, E. y Sleep, N. 2001. The habitat and nature of early life. *Nature* 409: 1083-1091.

Palmer, A.R. 1982. Predation and parallel evolution: recurrent parietal plate reduction in balanomorph barnacles. *Paleobiology* 8: 31-44.

Rasmussen, B. 2000. Filamentous microfossils in a 3,235-millon-year-old volcanogenic massive sulphide deposit. *Nature* 405: 676-679.

Runnegar, B. 1994. Proterozoic eukaryotes: evidence from biology and geology. En: S. Bengtson (ed.), *Early Life on Earth*. Nobel Symposium 84, Columbia University Press, pp. 287-297.

Schopf, J.W. 1993. Microfossils of the early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life. *Science* 260: 640-646.

Seilacher, A. 1992. Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution. *Journal of the Geological Society*, London 149: 607-613.

Shu, D., Conway Morris, S., Han, J., Chen, L., Zhang, Z., Zhang, H., Liu, H., Li, Y. y Liu, J., 2001. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian, China). *Nature* 414: 419-424.

Sogin, M. 1994. The origin of eukaryotes and evolution into major kingdoms. En: S. Bengtson (ed.), *Early Life on Earth*. Nobel Symposium 84, Columbia University Press, pp. 181-192.

Sprigg, R.C. 1947. Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 71:212-234.

Sun Weiguo, 1994. Early multicellular fossils. En: S. Bengtson (ed.), *Early Life on Earth*. Nobel Symposium 84, Columbia University Press, pp. 358-369.

Valentine, J. 2004. *On the origin of Phyla*. The University of Chicago Press, 614 pp.

Wilde, S., Valley, J., Peck, W. y Graham, C. 2001. Evidence from detrital zircons for the existence of continental crust and oceans on the Earth 4.4 Gyr ago. *Nature* 409: 175-178.

Willis, K.J. y McElwain, J.C. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, 378 pp.

Woese, C.R. Kandler, O. y Wheelis, G.E. 1990. Towards a natural system of organisms: proposals for the domains Achaea, Bacteria and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 87: 4576-4579.

Woese, C.R. y Fox, G.E. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 74: 5088-5090.

Xiao, S., Yuan, X. y Knoll, A. 2000. Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, U.S.A. 97: 13684-13689.

Xiao, S., Yuan, X., Steiner, M., y Knoll, A.H. 2002. Microscopic carbonaceous compressions in a terminal Proterozoic shale: a systematic reassessment of the Miaohe biota, south China. *Journal of Paleontology* 76 (2): 347-376.

Xiao, S., Zhang, Y. y Knoll, A. 1998. Three-dimensional preservation of algas and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature* 391: 553-558.

4 FORAMINIFERIDA

Carolina **Náñez**
Norberto **Malumián**

INTRODUCCIÓN

Los foraminíferos son protistas con conchilla de variada composición y morfología. Muy diversos y abundantes en los ambientes marinos actuales, tienen un extraordinario registro geológico que se remonta al Cámbrico. Habitan desde la zona intertidal a los fondos oceánicos, desde los polos hasta el Ecuador. La mayoría son bentónicos y de vida libre, y los hay epifaunales e infaunales. Se estiman unas 5000 especies vivientes, aunque los estudios moleculares sugieren un número mucho mayor. Las especies planctónicas recientes son solo alrededor de 40, pero constituyen una parte importante del zooplancton. Si bien se trata de seres unicelulares y la mayoría con conchillas del orden de centenas de micrones de diámetro, algunas especies de foraminíferos alcanzan tamaños de más de 10 cm. Llegan a ser tan abundantes que pueden constituir la mayor parte de los sedimentos, tanto en áreas someras como en profundidad.

Dada su abundancia y extensión en el registro fósil y su gran aplicación en los análisis bioestratigráficos y paleoambientales, los foraminíferos han sido y son utilizados por paleontólogos industriales y académicos en la resolución de problemas geológicos. Su pequeño tamaño es una de las razones de su intensivo uso en la exploración de subsuelo, dado que puede haber miles de ejemplares en los pequeños fragmentos de roca que se obtienen cuando se perfora un pozo. A esto se suma el carácter de fósiles guía de muchas especies, especialmente las planctónicas, y la utilidad de los foraminíferos en las interpretaciones paleoambientales. Su aplicación en la exploración petrolera dio gran impulso al estudio de estos protistas. Asimismo, han sido y son de gran aplicación en el estudio de perforaciones de fondos oceánicos de proyectos como *Deep Sea Drilling Project* y *Ocean Drilling Project.*

Otra de las ventajas de los foraminíferos es que su abundancia facilita recuentos confiables y aplicaciones estadísticas, y por otro lado, son microfósiles suficientemente grandes como para ser manipulados y aplicar diversas técnicas de estudio, como cortes, moldes internos y tinción.

BIOLOGÍA

Los foraminíferos se caracterizan fundamentalmente por la posesión de una **conchilla** y de **granuloreticulopodios**. Estos son extensiones citoplasmáticas en forma de **seudópodos** delicados, filamentosos, que se anastomosan formando una red o retículo que puede extenderse entre 2 y 10 veces el diámetro de la conchilla (Figura **4**. 1). El citoplasma se diferencia en endoplasma o citoplasma cameral, en el cual se da el metabolismo general y contiene uno o más núcleos y organelas, y el ectoplasma o citoplasma seudopodial. Los seudópodos tienen un eje relativamente firme, y una capa externa más fluida de textura granular y con flujo bidireccional. La red emerge por una o más aberturas de la conchilla, forma a veces un tronco seudopodial desde donde radian numerosos seudópodos finos que pueden anastomosarse, o bien se proyectan desde una capa citoplasmática que rodea la conchilla. La red continuamente cambia de forma y transporta una variedad de gránulos, mediante el flujo bidireccional. Los gránulos corresponden a mitocondrias, cuerpos densos, vacuolas con material capturado para ingestión y vacuolas de defecación, entre otros. Gran parte de la red es capaz de retraerse dentro de la conchilla ante perturbaciones. Los seudópodos pueden penetrar en el sustrato hasta una profundidad de 2 a 3 mm, ser usados para pender de las rocas y algas o contener burbujas de gas y formar un aglomerado espumoso que ayuda a la flotación de las conchillas planctónicas. Los seudópodos son también usados en la locomoción, captura, ingestión y digestión de alimentos o quistes de alimentación y en la construcción de la conchilla.

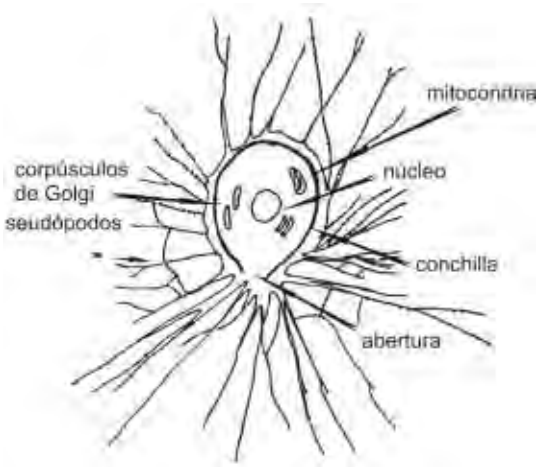


Figura 4.1. Esquema de un Allogromiida.

Los foraminíferos se caracterizan por la **alternancia de generaciones**: una generación haploide uninucleada producida asexualmente (gamonte) alterna con otra, diploide multinucleada (agamonte), producida sexualmente. Las dos generaciones pueden ser morfológicamente distintas: la gamonte comúnmente tiene una primera cámara o **prolóculo** relativamente grande y se denomina **megaloesférica**, y la agamonte, un prolóculo mucho menor, pero una mayor y morfológicamente más diferenciada conchilla adulta que se denomina **microesférica** (Figura **4**. 9 A). Las conchillas adultas de las dos generaciones también pueden ser indistinguibles. El dimorfismo es más pronunciado en los taxa más avanzados. Existen modificaciones sobre este patrón clásico de alternancia de generaciones. En algunas especies, hay ciclos asexuales sucesivos, que incluyen una segunda generación asexual denominada **esquizonte** y que a su vez, puede dar sucesivas generaciones asexuales. En otras, solo se conocen generaciones asexuales sucesivas. La reproducción asexual en algunos taxa puede incluir una simple fisión y fragmentación de la conchilla o brotes.

En los foraminíferos planctónicos solo se conoce la reproducción sexual. Para la reproducción, las especies planctónicas que viven cerca de la superficie del mar descienden en la columna de agua, pierden las espinas por disolución y se recalcifica la superficie. Aquellas que viven a mayor profundidad, se acercan a la superficie para reproducirse.

Las gametas son típicamente pequeñas, biflageladas y muy abundantes, pero en algunos taxa son triflageladas o ameboideas. La mayoría de los foraminíferos expulsan las gametas al agua de mar circundante, donde se produce la fertilización (gametogamia). En otros casos, los gamontes se aparean o agrupan (gamontogamia). Incluso dos gamontes pueden unirse por el borde umbilical (plastogamia), liberando las gametas en el espacio que queda entre las dos conchillas, acompañado por disolución de las caras aperturales. En la autogamia, las gametas son retenidas en la conchilla parental, donde se produce la fertilización.

Aunque los foraminíferos son considerados organismos esencialmente marinos, también estarían ampliamente representados en ambientes de agua dulce actuales, según estudios moleculares (Holzmann *et al*., 2003). Por ejemplo, el protista de agua dulce *Reticulomyxa*, carente de conchilla, es considerado un foraminífero dada su red seudopodial y características moleculares (Orokos *et al*., 1997; Pawlowski *et al*., 1999).

La mayoría de los foraminíferos son bentónicos y habitan todas las profundidades marinas. Algunos son epifaunales, viven sobre la superficie del sustrato, conchillas, rocas o sobre algas u otras plantas sumergidas (epífitos); en general, se considera también como epifaunales a los que viven en los primeros milímetros de sedimento. Otros son infaunales y llegan a encontrarse vivos hasta los 10 cm dentro del sustrato. La mayoría de los bentónicos son formas libres, con capacidad de trasladarse. Se han medido velocidades entre 9 y 500 μm/min en taxa epibentónicos (Kitazato, 1981, 1988; Severin y Lipps, 1989). También hay formas fijas (sésiles), por cementación o bien adheridas por sus seudópodos. Las especies planctónicas viven en la columna de agua, la mayoría entre los 10 y 50 m por debajo de la superficie del mar.

La densidad de los foraminíferos bentónicos vivientes llega a ser superior a $10^6/m^2$, con una biomasa estimada entre 0,02 y más de $10g/m^2$. La diversidad, en ambientes tropicales, puede exceder las 70 especies en una muestra de 300 individuos (Culver, 1993).

El alimento de los foraminíferos incluye algas y otros protistas, especialmente diatomeas, flagelados, ciliados, radiolarios y otros foraminíferos, como también bacterias, pequeños crustáceos y nematodos. Por sus mecanismos de alimentación los hay «pastadores», suspensívoros, depositívoros, carnívoros y parásitos; también se alimentan por la absorción de carbono orgánico disuelto y por simbiosis. Las algas endosimbióticas, comunes en el citoplasma de las formas planctónicas y en las bentónicas de gran tamaño, aportan carbono orgánico y promueven la calcificación. Algunos fo-

raminíferos secuestran cloroplastos, que pueden retener su capacidad de fotosíntesis.

El crecimiento de la conchilla está dado por el aumento de tamaño de la cámara en las formas uniloculares, y por la adición de una nueva cámara en las multiloculares. Esta adición ha sido estudiada en algunas especies. En *Ammonia tepida,* una especie hialina perforada, multilocular, el organismo construye un quiste protector sobre la región donde se formará la nueva cámara. Una masa citoplasmática ocupa el lugar de la futura cámara, y sobre ella se deposita una membrana orgánica. Posteriormente, el citoplasma sale al exterior y cubre toda la conchilla como una funda; se produce la calcificación sobre la superficie de la nueva cámara y sobre toda la conchilla (Goldstein, 1999). Algunas especies de foraminíferos toman los iones de calcio y de carbonato del agua de mar, mientras otras tienen estos iones en el citoplasma. En los miliólidos, las agujas de calcita que constituyen la pared son formadas originalmente en el citoplasma y transportadas en vesículas hasta el lugar de calcificación, quedando dispuestas al azar dentro de una matriz orgánica. Por otro lado, muchos foraminíferos son capaces de reparar sus conchillas.

El ciclo de vida varía entre días a algunos años. Particularmente, los foraminíferos grandes tropicales parecen ser longevos. Por ejemplo, *Marginopora* puede vivir 2 o 3 años, y aun hasta 5 años (Ross, 1979). Aquellos individuos que llegan a la madurez sexual, generalmente mueren al reproducirse.

MORFOLOGÍA DE LA CONCHILLA

La conchilla puede ser de composición orgánica, estar formada por partículas extrañas, o bien, originada por secreción de carbonato de calcio, o raramente, de sílice.

La conchilla está integrada por una única **cámara** (**unilocular,** Figura **4**. 8 C y E) o por varias cámaras (**multilocular**), delimitadas entre sí por tabiques internos o **septos**. Las conchillas uniloculares tienen forma globular, tubular (Figura **4**. 2), irregular o de botella, mientras que las multiloculares son de variadas formas, entre otras globular (Figura **4**. 12 C), lenticular (Figura **4**. 8 A), plano-convexa, biconvexa, elongada.

En las multiloculares, la línea formada por el contacto entre dos cámaras sobre la superficie externa de la conchilla se denomina **sutura**. La primera cámara o **prolóculo** es seguida por otras que pueden disponerse según diversos patrones de enroscamiento: en series uniseriales rectilíneas (Figuras **4**. 3 D y 11 D) o arqueadas, biseriales (Figuras **4**. 11 B y 15 A), triseriales, enrolladas planoespirales, trocoespirales, estreptoespirales, o cíclicas (anulares). En las conchillas **planoespirales**, las cámaras se disponen espiralmente en un plano, siendo la conchilla simétrica a ambos lados del plano. Pueden ser **planoespirales evolutas** si las últimas cámaras no cubren a las anteriores, de modo que todas las vueltas y cámaras son visibles (Figura **4**. 3 A), o parcial a totalmente **involutas** si hay cubrimiento y solo se exponen las cámaras de la última vuelta (Figuras **4**. 3 E; 8 A y 13 A). Un caso particular es el **planoespiral fusiforme**, en el que las cámaras son alargadas en la dirección del eje de enroscamiento, resultando una conchilla con forma de huso (Figura **4**. 5). Las **trocoespirales** disponen las cámaras en una espira helicoidal, resultando en la mayoría de los casos un lado de la conchilla evoluto, denominado **espiral**, donde se exponen el prolóculo y todas las cámaras siguientes, y el lado opuesto, involuto, denominado **umbilical**, donde se ven solo las cámaras de la última vuelta (Figuras **4**. 12 D y 14 A). El enroscamiento trocoespiral puede ser bajo o alto, según la altura de la espira. Los enroscamientos biserial y triserial pueden ser considerados casos particulares del trocoespiral alto, con 2 y 3 cámaras por vuelta, respectivamente. La unión de las cámaras en ambos lados de las conchillas planoespirales o sobre el lado umbilical de las trocoespirales conforma un área subcentral generalmente deprimida, denominada **ombligo**, que ocasionalmente puede estar relleno con material calcáreo (**umbón**). En las conchillas **estreptoespirales (**Figuras **4**. 3 B y 12 C), el enrollamiento es irregular, en varios planos. Las conchillas **anulares** disponen sus cámaras en anillos concéntricos y frecuentemente están subdivididas en camaritas (Figura **4**. 6 C); en su parte inicial, generalmente existe un estadio planoespiral evoluto, con cámaras sucesivas que se extienden hasta hacerse anulares. En el **enroscamiento orbitoídido,** similar al anterior, se agregan espesamientos laterales con camaritas.



Figura 4. 2. Orden Astrorhizida. *Bathysiphon* sp. Cretácico Superior, Fm. Guanaco, Patagonia (de Malumián y Náñez, 1990).

En el **enroscamiento miliolínido**, las cámaras se disponen cada cierta cantidad de grados alrededor de un eje. En los miliólidos biloculínidos (Figura **4**. 6 B), cada 180°, englobando las anteriores, de modo que externamente se exponen 2 cámaras, la última y anteúltima. En los triloculínidos, cada 120°, visualizándose 3 cámaras externamente. En los quinqueloculínidos, cada 144°, con 5 cámaras visibles (Figura **4**. 6 A).

El **enroscamiento polimorfínido**, es similar al miliolínido, pero con desplazamiento a lo largo del eje, por lo que se visualizan todas las cámaras de la conchilla.

Es común la combinación de diferentes tipos de enroscamiento en una conchilla. Entre otras, la conchilla puede ser inicialmente planoespiral y luego biserial (Figura **4**. 4 A); plano o trocoespiral y luego uniserial (Figura **4**. 3 F); triserial, luego biserial y uniserial (Figura **4**. 4 C).

La conchilla posee generalmente una o más **aberturas**, por donde se proyecta el protoplasma. La abertura primaria es la principal, puede ser un orificio simple (Figura **4**. 4 F) o múltiple (Figura **4**. 10 C) en la pared, de diversas formas y posiciones, que tiene importancia sistemática. Puede ser circular, en forma de ranura, de coma o lazo (típica de los Buliminida, Figura **4**. 10 A), radiada (típica de los Lagenida, Figura **4**. 9 B), arqueada, cruciforme, dendrítica. Por su posición puede ser terminal (Figura **4**. 9 B), subterminal, areal (sobre la cara apertural, Figura **4**. 10 C), interiomarginal (en la base de la última cámara, en distintas posiciones: de umbilical a ecuatorial, Figura **4**. 13 A). A veces está acompañada por diversas estructuras, como un **diente** (Figura **4**. 6 B), un labio, un tubo interno entosoleniano (Figura **4**. 8 E), o una placa dental interna (Figura **4**. 10 B). Además de la abertura primaria pueden existir **aberturas secundarias**: suplementarias y accesorias. Las **suplementarias** comunican directamente con la cavidad cameral, pueden relacionarse con las suturas o la carena periférica o presentarse en la cara apertural; las **accesorias** comunican con cavidades formadas por distintas modificaciones aperturales como la tegilla (Figura **4**. 15 B y C) o la bulla, y se describen habitualmente para especies planctónicas. El lado de la última cámara donde se encuentra la abertura principal se denomina **cara apertural**. Cuando se agrega una nueva cámara, la cara apertural pasa a ser interna y se convierte en un septo; la vieja abertura, ahora interna, permanece abierta, aunque puede modificar su forma, y se denomina **foramen**. De esta manera, las cámaras comunicadas interiormente entre sí por medio de los forámenes, permiten el pasaje del citoplasma.

NATURALEZA DE LA PARED

La composición y estructura de la pared de la conchilla es de importancia en la sistemática. Se diferencian tres tipos básicos: orgánica, aglutinada y mineralizada.

La **pared orgánica** está formada por un mucopolisacárido proteico y las conchillas que la poseen son mayormente uniloculares, delgadas, flexibles, y capaces de aglutinar algunas partículas sobre dicha pared. Fosilizan solo bajo condiciones excepcionales, por lo que su registro fósil es pobre y discontinuo. Se agrupan en el orden Allogromiida.

La **pared aglutinada** está constituida por partículas extrañas al organismo, tomadas del medio circundante. Algunas especies seleccionan fragmentos de una composición particular, como granos de cuarzo, espículas de esponjas o fragmentos de conchilla, mientras que otras atienden a un limitado rango de tamaño. Las partículas pueden estar distintivamente orientadas, como el alineamiento de las espículas de esponjas o el emplazamiento de minerales pesados sobre las suturas. Otras especies no son selectivas y emplean una amplia variedad de materiales, de diferente naturaleza y tamaño, según la disponibilidad.

Un tipo particular de estructura de algunos géneros de foraminíferos aglutinados es la denominada **laberíntica**, caracterizada por el desarrollo de proyecciones de la pared hacia el interior de la cámara, reduciendo su cavidad o lumen. Los espacios que quedan entre las proyecciones de la pared pueden ramificarse hacia la superficie de la conchilla, aunque sin llegar al exterior.

La pared aglutinada es propia de los órdenes Astrorhizida, Lituolida, Trochamminida y Textulariida.

La **pared mineralizada** se debe a la depositación de minerales por parte del organismo, generalmente carbonato de calcio y más raramente sílice. Se reconocen tres tipos principales de paredes calcáreas: microgranular, porcelanácea y hialina o vítrea.

La **pared microgranular** está construida por gránulos de calcita equidimensionales sin cementación. Puede ser compuesta, con una capa externa de gránulos dispuestos desordenadamente, y otra interna con gránulos alineados perpendicularmente a la superficie, de apariencia fibrosa en corte delgado. En los taxa

más avanzados pueden distinguirse más capas. Es propia del orden paleozoico Fusulinida.

La **pared porcelanácea** está formada por cristalitos de calcita magnesiana, sin orientación. Esta pared es típicamente imperforada y característica del orden Miliolida. Puede poseer una capa externa con cristalitos orientados paralelos a la superficie. En raros casos, aglutina externamente partículas de sedimento, asemejándose a los foraminíferos aglutinados.

La **pared vítrea** o **hialina** es de calcita de bajo contenido de magnesio, más raramente de aragonita. Tiene pequeñas perforaciones, entre menos de 1 µm a 15 µm. Los cristalitos de calcita pueden disponerse perpendicularmente a la superficie de la conchilla o desordenadamente. En cortes delgados de la conchilla, bajo microscopio con nicoles cruzados, estas disposiciones producen diferentes patrones, denominados de **pared radial** y de **pared granular**, respectivamente; existen tipos intermedios y compuestos. Aunque esta distinción entre pared radial y granular fue ampliamente utilizada en la sistemática de los foraminíferos, no sería un criterio infalible para la diferenciación taxonómica por encima del nivel de especie (Hansen, 1999).

Las conchillas de pared hialina son mayormente **lamelares**: cuando se agrega una nueva cámara, simultáneamente se deposita una capa de calcita (**lamela**) sobre algunas o todas las cámaras previamente formadas. Si la pared de

Cuadro 4.1. Sistemática de la Clase Foraminiferida.

Reino Protoctista
Phylum Granuloreticulosa
Clase Foraminiferida

A- Foraminíferos de pared orgánica
Orden Allogromiida

B-Foraminíferos aglutinados o arenáceos
Orden Astrorhizida
Superfamilia Astrorhizacea
Superfamilia Komokiacea
Superfamilia Hippocrepinacea

Orden Lituolida
Superfamilia Ammodiscacea
Superfamilia Rzehakinacea
Superfamilia Hormosinacea
Superfamilia Lituolacea
Superfamilia Haplophragmiacea
SuperfamiliaCoscinophragmatacea
Superfamilia Loftusiacea
Superfamilia Spiroplectamminacea
Superfamilia Verneuilinacea
Superfamilia Ataxophragmiacea
Superfamilia Pavonitinacea
Superfamilia Biokovinacea
Superfamilia Cyclolinacea
Superfamilia Orbitolinacea

Orden Trochamminida
Superfamilia Trochamminacea
Superfamilia Remaneicacea

Orden Textulariida
Superfamilia Textulariacea

C- Foraminíferos de carbonato de calcio
Orden Fusulinida
Superfamilia Parathuramminacea
Superfamilia Earlandiacea
Superfamilia Archaediscacea
Superfamilia Moravamminacea
Superfamilia Nodosinellacea
Superfamilia Geinitzinacea
Superfamilia Colaniellacea
Superfamilia Ptychocladiacea
Superfamilia Palaeotextulariacea
Superfamilia Tournayellacea
Superfamilia Endothyracea
Superfamilia Tetrataxacea
Superfamilia Fusulinacea

Orden Miliolida
Superfamilia Squamulinacea
SuperfamiliaCornuspiracea
Superfamilia Hemigordiopsacea
Superfamilia Nubeculariacea
Superfamilia Discospirinacea
Superfamilia Miliolacea
Superfamilia Alveolinacea
Superfamilia Soritacea

Orden Carterinida

Orden Spirillinida

Orden Lagenida
Superfamilia Robuloidacea
Superfamilia Nodosariacea
Superfamilia Polymorphinacea

Orden Buliminida
Superfamilia Bolivinacea
Superfamilia Loxostomatacea
Superfamilia Bolivinitacea
Superfamilia Cassidulinacea
Superfamilia Eouvigerinacea
Superfamilia Turrilinacea
Superfamilia Buliminacea
Superfamilia Fursenkoinacea
Superfamilia Delosinacea
Superfamilia Pleurostomellacea
Superfamilia Stilostomellacea
Superfamilia Annulopatellinacea

Orden Rotaliida
Superfamilia Discorbacea
Superfamilia Glabratellacea
Superfamilia Siphoninacea
Superfamilia Discorninellacea
Superfamilia Planorbulinacea
Superfamilia Acervulinacea
Superfamilia Asterigerinacea
Superfamilia Nonionacea
Superfamilia Chilostomellacea
Superfamilia Orbitoidacea
Superfamilia Rotaliacea
Superfamilia Nummulitacea

Orden Globigerinida
Superfamilia Heterohelicacea
Superfamilia Planomalinacea
Superfamilia Rotaliporacea
Superfamilia Globotruncanacea
Superfamilia Globorotaliacea
Superfamilia Hantkeninacea
Superfamilia Globigerinacea

Orden Involutinida

Orden Robertinida
Superfamilia Duostominacea
Superfamilia Ceratobulimininacea
Superfamilia Conorboidacea
Superfamilia Robertinacea

D- Foraminíferos de sílice
Orden Silicoloculinida

la última cámara formada está constituida por una sola capa de calcita es **monolamelar,** característica del orden Lagenida. En la mayoría de los foraminíferos hialinos (órdenes Buliminida, Rotaliida y Globigerinida), la pared es bilamelar: la pared de la nueva cámara está formada primariamente por dos capas de calcita, separadas por una membrana orgánica. La capa interna puede extenderse sobre la cara apertural de la cámara anterior, formando una **lámina septal** (ver Hansen, 1999).

Las paredes de aragonita caracterizan los órdenes Involutinida y Robertinida, y también a algunos géneros primitivos de foraminíferos planctónicos.

En el orden Carterinida, la pared consiste en espículas de calcita inmersas en una masa de espículas menores y cemento orgánico. Las espículas serían secretadas por el foraminífero (Deutsch y Lipps, 1976; Hansen y Grønlund, 1977). En el orden Spirillinida, la pared de calcita actúa ópticamente como un solo cristal, escasos cristales o un mosaico de cristales.

En el orden Silicoloculinida, la pared es similar a la porcelanácea en estructura, pero la composición es silícea, y al igual que en los miliólidos, imperforada.

Varios grupos de foraminíferos bentónicos, especialmente los denominados «foraminíferos grandes», son estructuralmente muy complejos, con numerosas cámaras, subdivididas en camaritas, con pilares, tabiques, canales ramificados dentro de la pared, y su estudio requiere de cortes en diferentes secciones (Figura **4**. 5).

Muchos foraminíferos poseen la superficie externa de sus conchillas lisa, pero es frecuente algún tipo de ornamentación, consistente en espesamientos que forman espinas (Figura **4**. 11 D), tubérculos (Figura **4**. 14 A), costillas (Figura **4**. 15 A), carenas (Figuras **4**. 8 A y 15 C) y menos frecuentemente reticulados.

SISTEMÁTICA

La sistemática de los protistas y la situación de los foraminíferos dentro del árbol de los eucariotas es aún tema de debate. Varios investigadores consideran que los foraminíferos constituyen un phylum, incluso bajo diferentes reinos, pero la mayoría de los micropaleontólogos los mantiene como una clase. Entre los micropaleontólogos, es generalmente aceptada la inclusión de los foraminíferos en el **reino Protoctista**, que comprende a todos los organismos eucariotas unicelulares, y en el phylum **Granuloreticulosa**, protoctistas heterótrofos caracterizados por reticulopodios granulares con flujo bidireccional y ciclos sexuales complejos (ver Sen Gupta, 1999).

REINO PROTOCTISTA

PHYLUM GRANULORETICULOSA

CLASE FORAMINIFERIDA

La clase se caracteriza por sus seudópodos granuloreticulados, flexibles, una cubierta externa, usualmente una conchilla, y alternancia de generaciones haploide y diploide.

Entre las sistemáticas propuestas en las décadas más recientes ha sido de amplio uso la de Loeblich y Tappan (1964), que reconoce cinco subórdenes dentro del orden Foraminifera, con 1192 géneros. Otras sistemáticas posteriores son las de Haynes (1981) y de Loeblich y Tappan (1987), esta última con 2455 géneros reconocidos. Unos 900 géneros son vivientes, de los cuales aproximadamente la mitad están restringidos al Holoceno (Sen Gupta, 1999). En este capítulo se sigue en líneas generales la sistemática propuesta por Sen Gupta (1999), que presenta algunas modificaciones respecto a la de Loeblich y Tappan (1992) y reconoce 16 órdenes dentro de la clase Foraminiferida (Cuadros **4**. 1 y 2). Los principales criterios para las categorías de mayor rango son la estructura, composición y mineralogía de la pared conchular (Cuadro **4**. 2). Para las categorías infraordinales, se utilizan diversos caracteres morfológicos, como los aperturales, conchilla fija o libre, tipos de enroscamiento, estructuras internas. Finalmente, debe mencionarse que desde la última década, los estudios moleculares están brindando información sobre las relaciones filogenéticas, macroevolución y sistemática de los foraminíferos.

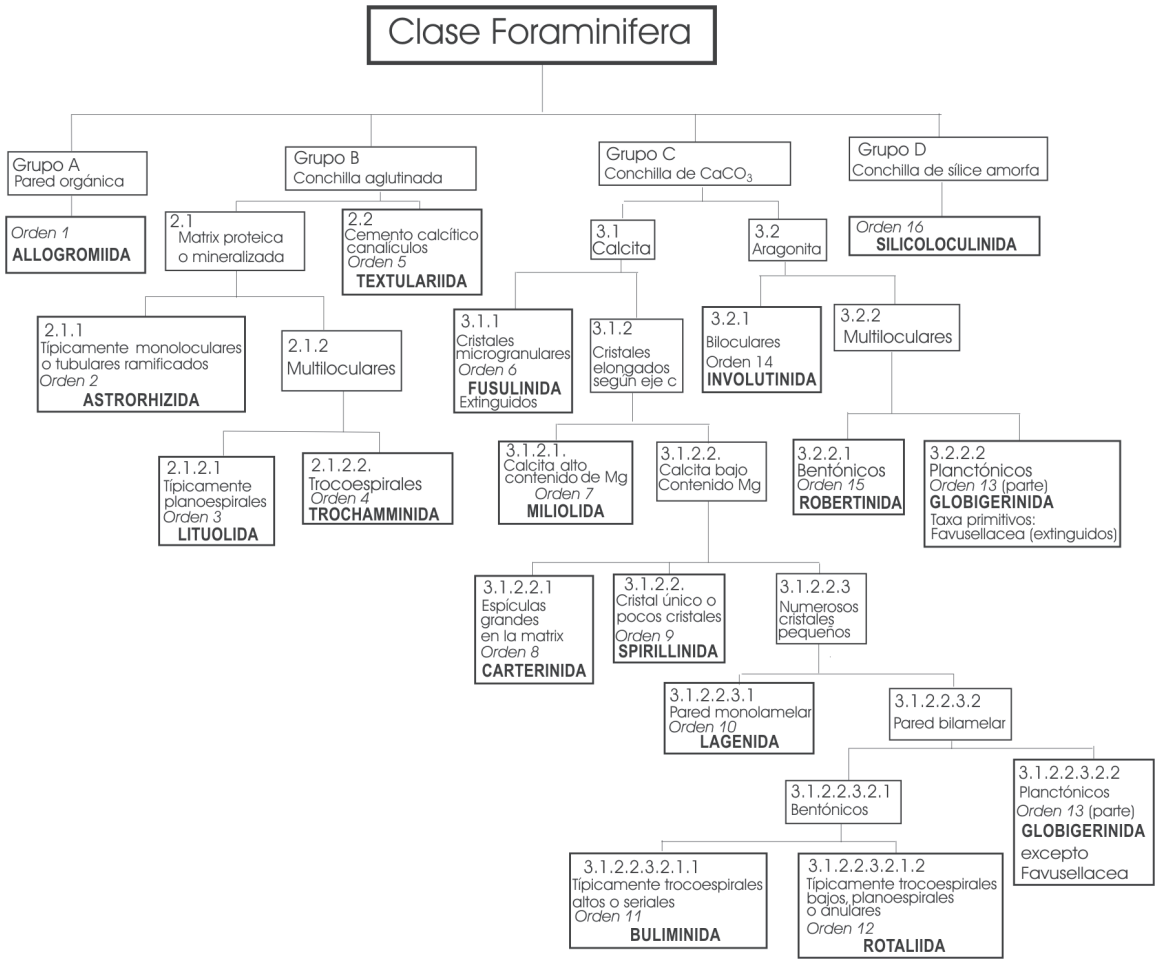
Para cada grupo sistemático se indican las principales características, basado fundamentalmente en Loeblich y Tappan (1984, 1987), Tappan y Loeblich (1982) y Sen Gupta (1999), y se mencionan los géneros más comunes o ilustrativos de América del Sur.

A- FORAMINÍFEROS DE PARED ORGÁNICA

Orden Allogromiida

Conchilla flexible o firme, globular, piriforme o cilíndrica; pared orgánica de un mucopolisacárido proteínico, con apariencia hialina, alveolar o laminada. A veces, con algunas partículas aglutinadas. Incluye a formas de agua

Cuadro 4. 2. Clave morfológica simplificada para los órdenes de foraminíferos (de Sen Gupta, 1999).



dulce. Escaso potencial de fosilización. *Allogromia.* Cámbrico-Holoceno.

La separación entre los órdenes Allogromiida y Astrorhizida puede ser artificial. Consideraciones morfológicas, citológicas y de comportamiento (Bowser *et al*., 1995) y semejanza molecular indican una estrecha relación filogenética (Pawlowski *et al*., 2003).

B- FORAMINÍFEROS AGLUTINADOS O ARENÁCEOS

Conchilla construida por partículas extrañas al organismo, aglutinadas mediante un cemento orgánico o mineralizado (calcáreo, calcáreo canaliculado y calcáreo microgranular).

Sobre unas 150 especies aglutinadas recientes estudiadas por Bender (1995), el 79% tiene cemento orgánico, sin poros, y el 21% restante cemento calcáreo biogénico con sistemas de poros. Estos últimos, también denominados seudoporos o canalículos, tienen un revestimiento interno orgánico, pueden ser ramificados o anastomosados y se cierran justo debajo de la superficie exterior de la conchilla. Las estructuras alveolares o laberínticas constituyen proyecciones de la pared cameral hacia el interior de la cámara, y no son homólogas a estos canalículos. Todas las especies estudiadas tienen una capa orgánica, adherida al interior de la pared. En varias especies se observó que esta capa se forma una vez que se terminó de construir la cámara. Las especies con cemento orgánico y multiloculares poseen además una capa orgánica externa (Bender, 1995).

Entre los foraminíferos, las formas aglutinadas son las de mayor distribución geográfica y de hábitats. Los taxa actuales con cemento orgánico no mineralizado se conocen de todos los ambientes marinos. Conforman las asociaciones de foraminíferos de baja diversidad características de ambientes marinos marginales hiposalinos, como marjales y algunas

albuferas. En el otro extremo batimétrico, caracterizan las asociaciones de foraminíferos de los fondos oceánicos por debajo de la línea de compensación de carbonato de calcio, dado que por su composición no calcárea son insolubles. Los taxa aglutinados de cemento calcáreo actuales se conocen de ambientes marinos normales de plataforma, y en menor medida batiales, y de ambientes hipersalinos (Murray, 1991).

Los foraminíferos aglutinados tienen particularidades tafonómicas. Por una parte, los aglutinados de composición no calcárea, son los únicos foraminíferos que pueden fosilizar por debajo de la línea de compensación de carbonato de calcio. Por otro lado, muchos aglutinados, y grupos como los komokiaceos, no fosilizan debido a su débil conchilla. En el Mar del Scotia y la cuenca Argentina, del océano Atlántico, solo una asociación muy pobre de especies y ejemplares, representados mayormente por un par de especies, tiene potencial para fosilizar (Harloff y Mackensen, 1997). De manera que si bien muchos aglutinados son resistentes a la disolución, también son propensos a la destrucción por acción mecánica. Así, por un lado las asociaciones fósiles pueden tener un enriquecimiento relativo en aglutinados por fenómentos de disolución *postmortem* de las formas calcáreas, pero también pérdida de sus componentes aglutinados.

Un caso singular son las denominadas faunas de *Rhabdammina* o faunas tipo *flysch* que están compuestas de foraminíferos aglutinados uniloculares y multiloculares uniseriales de cemento no calcáreo. Estas faunas se conocen en las típicas secuencias de *flysch* europeo, en los intervalos pelágicos de las secuencias turbidíticas y no son más antiguas que el Cretácico. En América del Sur recién se reconocen desde el Aptiano, sugiriendo una colonización tardía de los ambientes turbidíticos por parte de los foraminíferos.

La interpretación de estas microfaunas es particularmente intrigante, ya que muchos de sus componentes no tienen ni siquiera contrapartes vivientes, y se encuentran en una variedad de ambientes geológicos que incluyen márgenes activos, donde la circulación restringida reduce la concentración de oxígeno en o por debajo de la superficie del sustrato (Gradstein y Berggren, 1981). Los bajos valores de oxígeno favorecerían la preservación de los foraminíferos aglutinados no calcáreos. Las faunas modernas de composición similar se encuentran por debajo de la línea de compensación de la calcita, donde la secreción del carbonato está inhibida.

Por otra parte, si bien frecuentemente se ha mencionado que los foraminíferos aglutinados soportarían condiciones de bajo contenido de oxígeno, no se conocen asociaciones diversas de aglutinados de ambientes disaeróbicos modernos, por lo que es improbable que las asociaciones fósiles correspondan a tales condiciones (Murray, 1991).

Loeblich y Tappan (1992) reconocieron tres órdenes de foraminíferos aglutinados con cemento orgánico. El orden Astrorhizida incluye a los géneros uniloculares y tubulares con dos cámaras, que pueden presentar constricciones mínimas en la pared como resultado del crecimiento intermitente. El orden Lituolida comprende mayormente a los géneros multiloculares planoespirales, y también trocoespirales altos y estreptoespirales, y el orden Trochamminida a los de enroscamiento trocoespiral bajo. El orden Textulariida contiene los géneros con cemento calcáreo y canalículos.

En sistemáticas más modernas, se da menor importancia a la naturaleza del cemento, y se valora la morfología de la conchilla y la estructura de la pared. Por ejemplo, Kaminski (2004), en su nuevo orden Loftusiida, incluye formas con cemento orgánico, microgranular o calcítico. Este autor reconoce 747 géneros válidos de aglutinados.

Orden Astrorhizida

Conchilla aglutinada, con cemento orgánico, unilocular, tubular ramificada, o irregularmente multilocular con septos incompletos. Cámbrico-Holoceno.

Superfamilia Astrorhizacea

Conchilla de formas variadas, sin septos, o con el interior solo parcialmente dividido. *Rhabdammina, Bathysiphon* (Figura **4**.2), *Psammosphaera*. Cámbrico-Holoceno.

Superfamilia Komokiacea

Conchilla formada por tubos múltiples ramificados, delgados, de diámetro uniforme. Sin aberturas reconocibles, excepto perforaciones en la pared. Acumulan desechos fecales en su interior. Son formas de gran profundidad (abisal y hadal) y de muy bajo potencial de fosilización. Holoceno.

Superfamilia Hippocrepinacea

Conchilla tubular con un extremo cerrado, o de dos cámaras con una cámara inicial subesférica o irregular y una segunda cámara tubular o expandida. Ordovícico-Holoceno.

Orden Lituolida

Conchilla de numerosas cámaras, en los géneros más grandes pueden subdividirse por particiones horizontales, verticales o pilares. Cámaras dispuestas en un arreglo rectilíneo, espiralado, principalmente planoespiral, puede desenroscarse hacia la parte terminal de la conchilla, u otros arreglos multiseriales, rara vez ramificadas. Pared conchular simple o laberíntica. Cámbrico-Holoceno.

Superfamilia Ammodiscacea

Conchilla con prolóculo globular y una segunda cámara tubular que puede estar enrollada, en un plano (*Ammodiscus,* Figura **4**. 3 A), o en forma irregular a estreptoespiral (*Glomospira*, Figura **4**. 3 B). Abertura terminal.

Cosmopolitas, viven hasta en profundidades abisales. Cámbrico-Holoceno.

Superfamilia Rzehakinacea

Conchilla consistente de un prolóculo seguido por cámaras tubulares enrolladas, comúnmente 2 por vuelta que se agregan en uno o en varios planos, menos frecuentemente con 3 cámaras por vuelta. Los Rzehakinacea se asemejan a los miliólidos porcelanáceos en el enroscamiento, pero la pared de la conchilla es finamente aglutinada o silícea, e insoluble en ácido. Sin embargo, molecularmente *Miliammina* es afín a los miliólidos (Fahrni *et al*., 1997). Abertura en el extremo final de la cámara, redonda o con un diente. Pueden vivir en fondos pobremente oxigenados y regiones de gran turbidez, donde los foraminíferos calcáreos están ausentes. *Rzehakina* (Figura **4**. 3 C), *Spirosigmoilinella, Miliammina*. Cretácico-Holoceno.

Superfamilia Hormosinacea

Conchilla uniserial; las cámaras se agregan rectilíneamente o forman un arco leve, rara vez se ramifican. *Reophax* (Figura **4**. 3 D). Ordovícico-Holoceno.

Superfamilia Lituolacea

Conchilla multilocular planoespiral, involuta o evoluta. El comienzo planoespiral puede estar seguido por un estadio biserial y luego

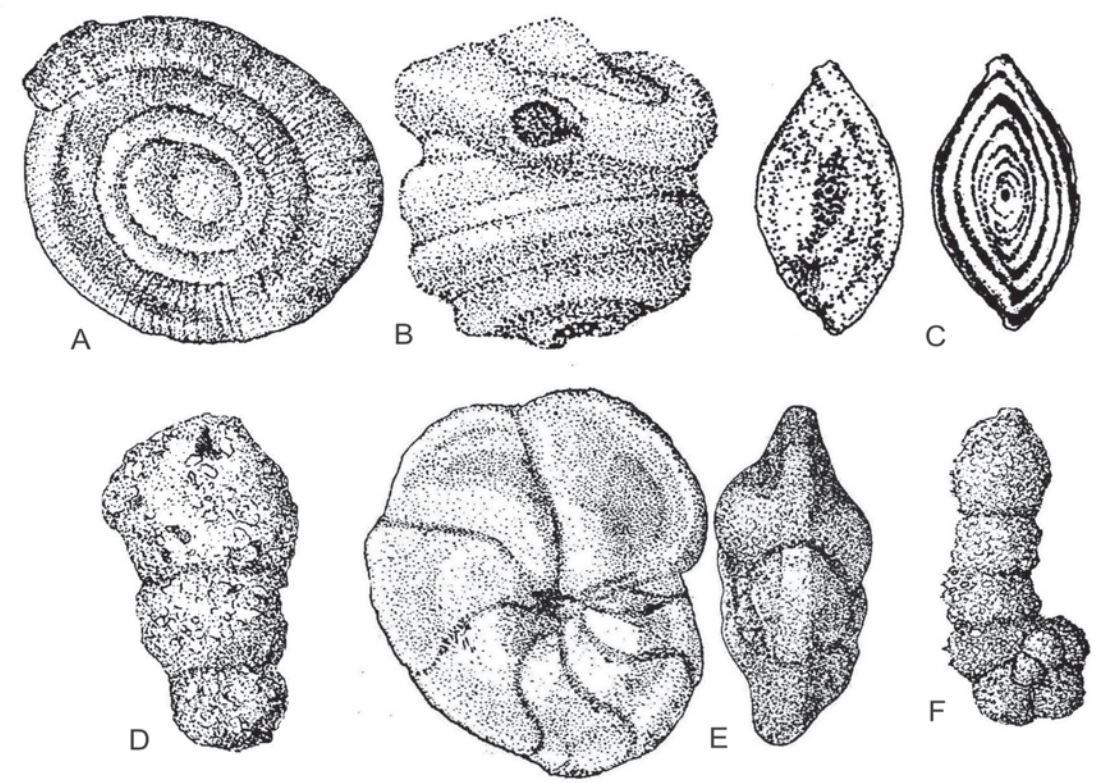


Figura 4. 3. Orden Lituolida. A. *Ammodiscus cretaceous*. Cretácico Superior, Fm. Guanaco, Patagonia; B. *Glomospira corona*. Cretácico Superior, Fm. Cabeza de León, Tierra del Fuego; C. *Rzehakina minima*, vistas lateral externa y por transparencia, Maastrichtiano, Fm. Cabeza de León, subsuelo Plataforma Continental Argentina; D. *Reophax cf. troyeri*. Cretácico Superior, Fm. Guanaco, Patagonia; E. *Haplophragmoides gigas minor*, vistas lateral y periférica apertural, forma aglutinada comprimida por su plasticidad, Cretácico Superior, Fm. Guanaco, Patagonia; F. *Ammobaculites* sp. Cretácico Superior, Fm. Cabeza de León, Tierra del Fuego (A, D, E. de Malumián y Náñez, 1990; B, F. de Malumián y Masiuk, 1976 a; C. de Caramés y Malumián, 2006).

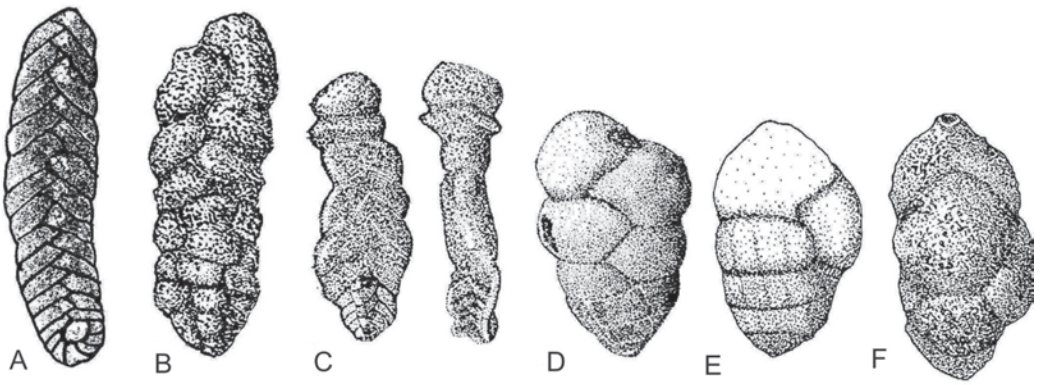


Figura 4. 4. Orden Lituolida. A. *Spiroplectammina spectabilis*. Paleoceno Superior-Eoceno Inferior, Fm. Agua Fresca, Chile; B. *Gaudryinopsis* ex gr. *taylleuri*. Cretácico Superior, Fm. Guanaco, Patagonia; C. *Pseudospiroplectinata ona*, vistas laterales. Cretácico Superior, Fm. Cabeza de León, Tierra del Fuego; D. *Dorothia bulleta*. Cretácico Superior, Fm. Cabeza de León, Tierra del Fuego; E. *Remesella varians*. Maastrichtiano, cuenca Austral, Patagonia; F. *Uvigerinammina jankoi*. Cretácico Superior, Fm. Guanaco, Patagonia (A. dibujado de Todd y Kniker, 1952; B, F. de Malumián y Náñez, 1990; C, D. de Malumián y Masiuk, 1976 a; E. de Malumián y Náñez, 2002).

uniserial, o tender al desenroscamiento. Abertura variada, interiomarginal simple, ecuatorial o próxima al ombligo, consistente en grandes poros, con dientes, una ranura terminal en las formas desenroscadas, simple o cribada. *Haplophragmoides* (Figura **4**. 3 E), *Ammobaculites* (Figura **4**. 3 F). Devónico-Holoceno.

Superfamilia Haplophragmiacea

Conchilla total o parcialmente estreptoespiral, abertura interiomarginal o areal. *Recurvoides*. Jurásico-Holoceno.

Superfamilia Coscinophragmatacea

Conchilla adherida, uniserial o ramificada, pero la parte inicial puede ser espiralada, gruesamente perforada. Triásico–Holoceno.

Superfamilia Loftusiacea

Conchilla similar a Lituolacea pero con interiores complejos. Pared con una capa externa imperforada y otra interna alveolar. Conchilla planoespiral, puede desenroscarse en el estadio terminal o hacerse peneropliforme a cíclica; también enroscamiento estreptoespiral y más raramente trocoespiral. Abertura, un arco interiomarginal, subareal, o múltiples orificios en la cara apertural. *Cyclammina, Alveolophragmium, Spirocyclina, Loftusia*. Triásico-Holoceno.

Superfamilia Spiroplectamminacea

Conchilla de enroscamiento variable: planoespiral o estreptoespiral en la parte inicial, pasando a biserial o uniserial; biserial a uniserial; o trocoespiral alto. Pared aglutinada, no canaliculada. *Spiroplectammina* (Figura **4**. 4 A). Carbonífero-Holoceno.

Superfamilia Verneuilinacea

Conchilla trocoespiral, triserial o biserial; la última parte puede ser uniserial; pared no canaliculada. *Dorothia* (Figura **4**. 4 D), *Gaudryinopsis* (Figura **4**. 4 B), *Karrerulina, Pseudospiroplectinata* (Figura **4**. 4 C), *Tritaxia, Uvigerinammina* (Figura **4**. 4 F). Carbonífero-Holoceno.

Superfamilia Ataxophragmiacea

Conchilla trocoespiral, puede reducirse a triserial, biserial o uniserial en la parte final; el interior de las cámaras puede estar subdividido por particiones secundarias. *Arenobulimina, Remesella* (Figura **4**. 4 E), *Textulariella*. Triásico-Holoceno.

Superfamilia Pavonitinacea

Conchilla grande, inicialmente enroscada, triserial o biserial, luego puede pasar a biserial o uniserial, cámaras anchas y bajas, interior parcialmente dividido por particiones; pared no canaliculada. Cretácico Tardío, Oligoceno a Plioceno.

Superfamilia Biokovinacea

Conchilla inicialmente planoespiral, luego puede desenrollarse; pared con capa externa imperforada y capa interna en el estadio tardío gruesamente perforada o canaliculada; septos homogéneos y masivos; abertura basal a areal, única o múltiple. Jurásico-Cretácico Tardío.

Superfamilia Cyclolinacea

Conchilla discoidal, puede ser enrollada en el estadio inicial en formas microesféricas, luego peneropliforme o con cámaras cíclicas o anu-

lares en una única capa; las cámaras pueden estar divididas por particiones. Jurásico-Cretácico Tardío.

Superfamilia Orbitolinacea

Conchilla cónica baja, cámaras numerosas, parcialmente subdivididas por particiones o con pilares. *Orbitolina.* Jurásico Medio–Oligoceno.

Orden Trochamminida

Conchilla de pared aglutinada, con partículas adheridas a una matriz proteica o mineralizada, no canaliculada. Básicamente trocoespirales o desenrollados en el estadio terminal. Carbonífero-Holoceno.

Superfamilia Trochamminacea

Conchilla trocoespiral, que puede desenrollarse en la parte terminal. *Trochammina*, *Jadammina*. Carbonífero-Holoceno.

Superfamilia Remaneicacea

Conchilla trocoespiral baja, cámaras subdivididas por particiones secundarias. *Remaneica*. Holoceno.

Orden Textulariida

Conchilla aglutinada, con partículas cementadas por calcita de bajo contenido de magnesio; pared canaliculada. Jurásico Medio-Holoceno.

Superfamilia Textulariacea

Conchilla totalmente trocoespiral, triserial o biserial, o bien biserial o uniserial en el último estadio; pared canaliculada. *Clavulina, Martinottiella, Textularia*. Jurásico Medio-Holoceno.

C – FORAMINÍFEROS DE CARBONATO DE CALCIO

Orden Fusulinida

Conchilla con pared calcítica, microgranular, de cristales subangulares equidimensionales, de escasos micrones de diámetro, fuertemente empaquetados. Formas avanzadas con pared diferenciada en dos o más capas. Confinados al Silúrico–Pérmico, constituyen uno de los grupos de foraminíferos más grandes y diversos.

En el orden, se destacan especialmente los Fusulinacea, muy abundantes en los mares epicontinentales someros y de aguas cálidas del Paleozoico Tardío, importantes constituyentes de calizas, y excelentes indicadores bioestratigráficos. La mayor parte de los Fusulinacea se encuentran en sedimentitas carbonáticas de ambientes someros y oxigenados, asociados frecuentemente a corales y algas (Ross, 1982). Muchos taxa alcanzaron gran tamaño, de 1 cm de longitud y aun hasta 14 cm (Douglass, 1977). Habrían tenido una ecología similar a la de los actuales foraminíferos grandes, que están confinados a aguas someras tropicales y subtropicales, principalmente hasta los 80 m de profundidad, con adaptaciones a un modo de vida simbiótico (Haynes, 1981). La aparente amplia distribución de los fusulináceos desde el extremo norte de Canadá hasta Nueva Zelanda, y el Archipiélago Madre de Dios del sur de Chile (Thompson, 1964), se debería a la aloctonía de algunos terrenos que provienen de regiones tropicales y subtropicales.

El enroscamiento planoespiral es el dominante en el orden, tanto en las formas grandes como en las pequeñas. El planoespiral fusiforme se encuentra en casi la mitad de los géneros y es típico de las fusulinas. La forma de huso es también conocida en las alveolinas, porcelanáceos simbióticos. Las formas trocoespirales son raras, y es posible que hayan vivido adheridas a algas y corales. Las conchillas planoespirales desenrolladas y las biseriales o uniseriales, podrían haber sido infaunales (Haynes, 1981).

La distribución de especies y géneros llevó a la diferenciación de diversos reinos o provincias microfaunísticas, con variable grado de desarrollo durante el Paleozoico Tardío.

Loeblich y Tappan (1964) reconocieron 3 superfamilias dentro del suborden Fusulinina: Parathuramminacea, Endothyracea y Fusulinacea. La primera incluye a formas uniloculares, de pared simple, microgranular. La segunda, formas mayormente multiloculares, con variados enroscamientos, y pared comúnmente con dos capas. La superfamilia Fusulinacea, exclusiva del Paleozoico Tardío y la más importante desde el punto de vista bioestratigráfico, está constituida mayormente por formas robustas, con conchillas generalmente planoespirales, fusiformes, esféricas o discoidales, y con una compleja estructura interna y pared de una o varias capas. En 1987, Loeblich y Tappan reconocieron 13 superfamilias, que surgen mayormente de la elevación de rango de varias familias incluidas anteriormente en los endothyráceos y en los parathuramináceos.

Superfamilia Parathuramminacea

Conchilla unilocular, globular a elongada o irregular, o agrupamiento de tales cámaras. Silúrico-Pérmico.

Superfamilia Earlandiacea
Conchilla con prolóculo globular y una segunda cámara no dividida, recta o enrollada. Silúrico Tardío-Pérmico.

Superfamilia Archaediscacea
Prolóculo seguido por una segunda cámara enrollada en forma planoespiral, trocoespiral o estreptoespiral; la pared puede tener más de una capa y engrosamiento axial secundario en uno o ambos lados. Carbonífero.

Superfamilia Moravamminacea
Prolóculo seguido por una segunda cámara tubular enrollada o rectilínea; puede tener septos parciales o incipientes. Silúrico Tardío-Carbonífero Temprano.

Superfamilia Nodosinellacea
Conchilla de una o más cámaras; la pared puede tener una capa externa microgranular y otra interna fibrosa. Silúrico Tardío-Pérmico.

Superfamilia Geinitzinacea
Conchilla uniserial; pared con una capa interna microgranular oscura y una externa fibrosa radial, formas avanzadas con engrosamiento lateral secundario. Devónico Tardío-Pérmico.

Superfamilia Colaniellacea
Conchilla uniserial, cámaras fuertemente compenetradas, internamente subdivididas por particiones verticales radiales; pared con una capa externa vítrea y otra interna finamente granular; abertura redondeada a radiada. Incluye solo 4 géneros. Devónico Tardío-Pérmico.

Superfamilia Ptychocladiacea
Conchilla adherida, ramificada o expandida, uniserial; pared calcárea microgranular, bandeada, posiblemente con túbulos transversales; sin abertura conspicua. Incluye solo 2 géneros. Devónico Tardío-Carbonífero.

Superfamilia Palaeotextulariacea
Conchilla biserial o biserial enrollada, puede hacerse uniserial; pared microgranular calcárea y puede tener una delgada cubierta adventicia; abertura simple o múltiple en estadios tardíos. *Palaeotextularia*. Devónico Medio-Pérmico.

Superfamilia Tournayellacea
Prolóculo seguido por una segunda cámara tubular enrollada planoespiral o estreptoespiralmente; puede tener septos incipientes; abertura única o cribada. Devónico Tardío-Carbonífero.

Superfamilia Endothyracea
Conchilla planoespiral a estreptoespiral en el estadio inicial, luego puede ser desenrollada y rectilínea; pared calcárea microgranular, puede tener 2 o 3 capas; abertura única, basal o areal. Devónico Tardío-Pérmico Temprano.

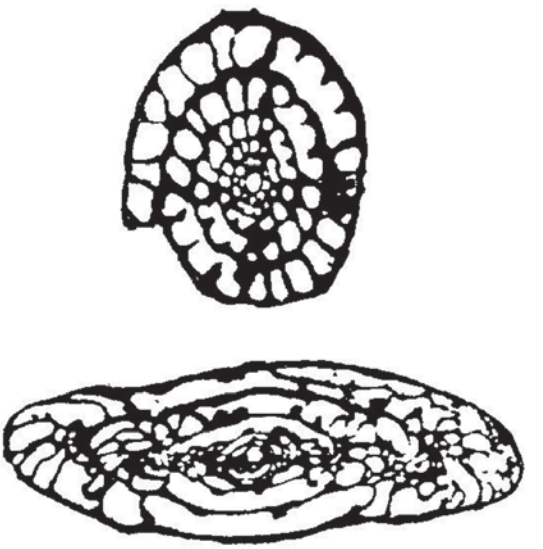


Figura 4. 5. Orden Fusulinida. *Triticites chilensis*, vistas de cortes ecuatorial y axial. Pérmico, Archipiélago Madre de Dios, Chile (levemente esquematizado de Douglass y Nestell, 1976).

Superfamilia Tetrataxacea
Conchilla cónica, trocoespiral, cámaras que pueden estar subdivididas en camaritas; pared de 1 o 2 capas; abertura umbilical. Carbonífero-Pérmico.

Superfamilia Fusulinacea
Conchilla esférica, discoidal, o fusiforme, enrollada o más raramente desenrollada en la última parte, muchas cámaras por vuelta; pared calcárea microgranular, con 1 a 4 capas; puede presentar túneles o forámenes y depósitos secundarios denominados comata, paracomata, tectoria y rellenos axiales. *Ozawainella, Fusulina, Parafusulina, Schwagerina, Triticites* (Figura **4**. 5), *Staffella, Verbeekina, Neoschwagerina*. Devónico Medio-Pérmico.

Esta superfamilia, con cerca de 170 géneros (Loeblich y Tappan, 1987), incluye conchillas típicamente grandes, planoespirales fusiformes, con numerosas cámaras bajas, frecuentemente subdivididas en camaritas. Con escaso detalle externo, para su identificación son necesarias secciones orientadas. Los caracteres

más importantes en la clasificación son la estructura de la pared, la forma de los septos, la conexión entre las cámaras y los depósitos calcáreos secundarios. La recristalización dificulta el estudio de este grupo, como del resto de los Fusulinida (Haynes, 1981).

Pueden diferenciarse dos tipos básicos de pared, la primitiva, tipo **fusulinellida**, y la avanzada, tipo **schwagerinida** o alveolar. En el primero hay 3 capas, una externa o tecto, oscura, con materia orgánica, otra de calcita clara o diafanoteca, y otra interna, tectorio o epiteca, de calcita gris. En la pared tipo schwagerinida, el tectorio se pierde y la diafanoteca se hace alveolar y se denomina **keriotheca**.

La pared externa y su continuación hacia el interior de la conchilla constituye la **espiroteca**, y la cara apertural de la última cámara es la **anteteca**. Los septos pueden ser planos, curvos o corrugados. Cuando el corrugado o plegamiento del septo es muy marcado, puede determinar la subdivisión de la cámara en camaritas. Las cámaras también pueden subdividirse por la inserción de séptulos internos paralelos y transversales al eje de enroscamiento. La comunicación entre las cámaras se da por forámenes o túneles, que pueden tener asociados depósitos secundarios de calcita (comata y paracomata).

Orden Miliolida

Conchilla con pared de calcita magnesiana, de aspecto porcelanáceo, típicamente imperforada. Puede haber un pasaje espiral o flexostilo entre el prolóculo y las cámaras siguientes. Comúnmente planoespirales o con cámaras de media vuelta dispuestas en planos a 72º o 120º (Miliolacea), o formas de estructura compleja, dadas por la subdivisión en camaritas de cámaras expandidas o anulares (Soritacea), o bien de cámaras anchas y bajas enrolladas (Alveolinacea). Mayormente las paredes son imperforadas; pueden existir seudoporos en la parte exterior que son ciegos. Poros verdaderos hay en la protoconcha de algunos sorítidos y alveolínidos. La pared consiste en cristales aciculares orientados aleatoriamente, de 1,5-2 µm de largo y 0,25 µm de diámetro. La orientación de los cristales causa la refracción en todas las direcciones de la luz reflejada, resultando en una opacidad lechosa o de aspecto porcelanáceo. Exteriormente a la capa de distribución aleatoria puede existir una capa superficial orgánica, una de cristales de calcita dispuestos en forma de parquet de piso, subparalela o irregularmente, y material adventicio. Carbonífero-Holoceno.

Los Miliolida son comunes en aguas someras y cálidas, aunque con clásicas excepciones, como *Pyrgo* y *Biloculinella*, habitantes de las profundidades abisales y aguas antárticas.

En general, las formas grandes están restringidas a las aguas someras, claras y cálidas de los trópicos, de salinidad normal o ligeramente hipersalinas, principalmente dentro de las isotermas de 25ºC; son comunes las asociaciones de miliólidos y algas calcáreas. Por su asociación con simbiontes, los miliólidos grandes están restringidos a la zona fótica, generalmente a menos de 80 m de profundidad. Comunes en arrecifes tropicales, las *Marginopora* recientes pueden constituir hasta el 60% de los granos de la superficie del sustrato en la Gran Barrera de Australia, y pueden alojar entre 4 y 16 simbiontes por camarita, con el mayor número del lado de la conchilla mejor iluminado (Tappan y Loeblich, 1982). Si bien los porcelanáceos pequeños tienen una mayor distribución geográfica que las formas grandes, alcanzan su mayor diversidad y son dominantes en los ambientes carbonáticos tropicales.

Los géneros de conchillas grandes frecuentemente son de corto rango geológico, si bien solo los alveolínidos logran zonaciones que alcanzan la resolución de los fusulínidos (Haynes, 1981). En general, los géneros de conchillas pequeñas tienen prolongados rangos y la aplicación en estratigrafía es a nivel de especies.

Superfamilia Squamulinacea

Conchilla unilocular, imperforada. Cretácico Tardío-Holoceno.

Superfamilia Cornuspiracea

Conchilla imperforada, de 2 cámaras. Cámara inicial globular, segunda cámara tubular, enroscada en forma planoespiral, estreptoespiral o irregular, o desenrollada en la última parte. *Cornuspira, Meandrospira*. Carbonífero-Holoceno.

Superfamilia Hemigordiopsacea

Conchilla con 2 cámaras, la inicial redondeada, la segunda completamente estreptoespiral o planoespiral en la parte final. Carbonífero-Holoceno.

Superfamilia Nubeculariacea

Conchilla multilocular, planoespiral, estreptoespiral, trocoespiral o enroscada irregularmente. *Fischerina, Nubecularia*. Triásico-Holoceno.

Superfamilia Discospirinacea

Conchilla multilocular, planoespiral, discoidal; primera cámara redondeada, la segunda

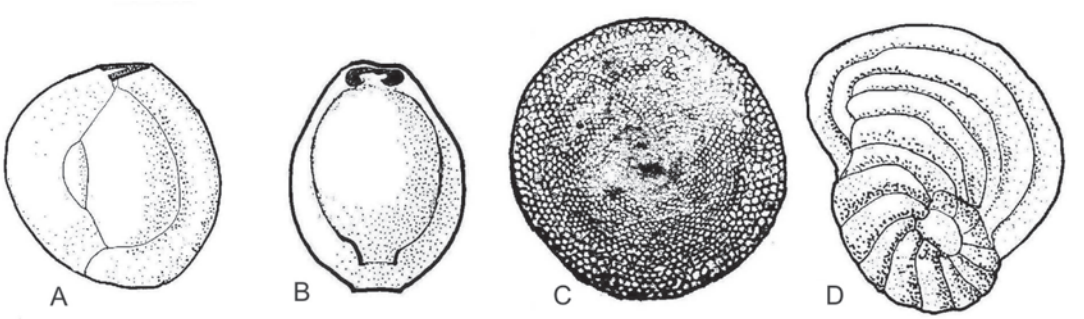


Figura 4. 6. Orden Miliolida. A. *Quinqueloculina* sp. Eoceno Medio, Tierra del Fuego; B. *Pyrgo* sp. Mioceno Inferior, Tierra del Fuego; C. *Sorites marginalis*. Holoceno, Isla de Pascua; D. *Peneroplis proteus*. Holoceno, Isla de Pascua (A. de Malumián, 1989; C, D. esquematizado de Zapata y Olivares, 2000).

tubular enroscada, últimas cámaras ocupando media vuelta o anular. Mioceno-Holoceno.

Superfamilia Miliolacea

Conchilla multilocular, enrollada y comúnmente con dos cámaras por vuelta. Puede ser planoespiral (*Spiroloculina*) o tener cámaras en varios planos según un eje longitudinal, con cámaras separadas cada 144º, en arreglo quinqueloculinoide (*Quinqueloculina*, Figura **4**. 6 A), al menos en un primer estadio. El estadio posterior es a veces planoespiral; sigmoideo, con cámaras alternando en planos que gradualmente se incrementan acercándose a 180º (*Sigmoilinita*); triloculínido (*Triloculina*), o biloculínido (*Pyrgo,* Figura **4**. 6 B). Las cámaras son generalmente simples, pero algunas se subdividen en camaritas.

La pared puede tener algunas partículas aglutinadas, o que formen una capa superficial. La abertura es terminal al final de la cámara, de manera que sucesivas cámaras del tipo quinqueloculino tienen la abertura en polos opuestos de la conchilla; puede ser simple, redondeada o en forma de ranura, con diente recto o bífido, cruciforme o cribada. Triásico Tardío-Holoceno.

Superfamilia Alveolinacea

Conchilla imperforada, pared engrosada, con pasajes y pilares, enroscamiento planoespiral, estreptoespiral o en varios planos; abertura múltiple. Típicamente incluye formas con estructura interna compleja, con conchilla casi esférica (*Borelis*) a fusiforme (*Alveolinella*), de hasta 10 cm de largo, con cámaras muy anchas y bajas, enrolladas planoespiralmente, divididas en camaritas por particiones paralelas a la dirección de enroscamiento. Cretácico-Holoceno.

Superfamilia Soritacea

Conchilla adulta con cámaras imperforadas, excepto en unos pocos géneros fósiles; las cámaras iniciales pueden ser perforadas. Comúnmente de enroscamiento planoespiral a cíclico-anular o desenroscado, a veces subdivididas en camaritas. Abertura generalmente múltiple. La conchilla relativamente grande (*Marginopora* llega hasta 30 mm de diámetro) puede ser lenticular, discoidal, flabeliforme o globular. Interior de las cámaras simple (*Peneroplis,* Figura **4**. 6 D) o subdividido por pilares interseptales (*Archaias*) u otro sistema de particiones. *Sorites* (Figura **4**. 6 C), *Meandropsina*. Pérmico Tardío-Holoceno.

Orden Carterinida

Pared segregada de grandes espículas de calcita con bajo contenido de magnesio, inmersas en una masa de pequeñas espículas y matriz orgánica. Este orden incluye un solo género, *Carterina*, multilocular y de enroscamiento trocoespiral bajo. Las últimas cámaras pueden estar subdivididas por septos secundarios. Las espículas tienen estructura concéntrica y representan un único cristal. En la actualidad, *Carterina* se encuentra en aguas tropicales y so-

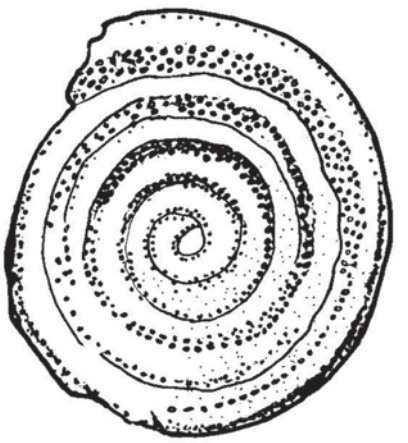


Figura 4. 7. Orden Spirillinida. *Spirillina decorata*. Holoceno, Isla de Pascua (esquematizado de Zapata y Olivares, 2000).

meras, a 20-30 m de profundidad. Probablemente libre en el estadio inicial, luego la conchilla se adhiere al sustrato (Tappan y Loeblich, 1982). Tiene un pobre registro fósil. Cretácico, ? Eoceno-Holoceno.

Orden Spirillinida

Conchilla con pared de calcita de bajo contenido de magnesio, que actúa ópticamente como un solo cristal, unos pocos cristales o un mosaico de cristales. La pared es formada por acreción lateral, y no por calcificación de una membrana orgánica producida por los seudópodos. Puede tener seudoporos o poros cerrados internamente por placas perforadas. Conchilla discoidal y enroscamiento planoespiral, o conchilla trocoespiral baja o alta y cónica. Triásico Tardío-Holoceno.

La familia Spirillinidae posee una conchilla con el área prolocular ovoide seguida por una porción tubular enrollada; sin septos.

La conchilla de la familia Patellinidae tiene su estadio inicial como en *Spirillina* (Figura **4**. 7), pero luego las cámaras son biseriales semicirculares, y pueden subdividirse por particiones radiales.

Mayormente de aguas someras, en los ambientes actuales *Patellina* y *Spirillina* son géneros epifaunales, que habitan sustratos duros, en profundidades de 0 a 100 m (Murray, 1991).

Orden Lagenida

Conchilla de calcita de bajo contenido de magnesio, hialina, óptica y estructuralmente radial, con los cristales orientados con su eje *c* perpendicular a la superficie, libre o raramente adherida, unilocular o multilocular, con enroscamiento comúnmente serial o planoespiral. Pared monolamelar, perforada. Los taxones ancestrales pueden carecer de laminación secundaria, con poros ausentes o esparcidos y de menos de 1 µm de diámetro, pero formas más avanzadas son secundariamente lamelares y finamente perforadas, con poros de 1-5 µm de diámetro.

Abertura terminal o sobre el ángulo periférico en las conchillas enroscadas, típicamente radiada (Figura **4**. 9 B), con una serie de estrías o ranuras conducentes a una abertura central, o con ranuras que no se encuentran centralmente; otros taxa pueden tener una sola ranura o un orificio redondeado con un tubo entosoleniano o una camarita apertural (Tappan y Loeblich, 1982).

Los Lagenida son generalmente cosmopolitas y habitan medios someros a batiales. En la actualidad, en regiones tropicales se encuentran entre 100 y 1000 m de profundidad, mientras que en el Jurásico alcanzaron su máxima diversidad en la parte interna de la platafor-

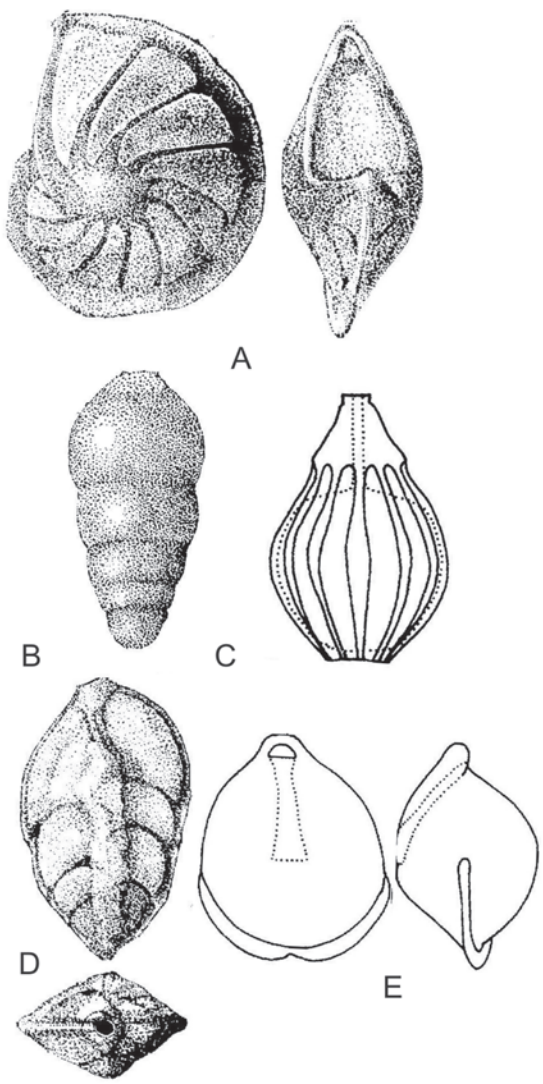


Figura 4. 8. Orden Lagenida. A. *Lenticulina praegaultina*, vistas lateral y periférica. Hauteriviano-Valanginiano, Fm. Pampa Rincón, Tierra del Fuego; B. *Pseudonodosaria* ex gr. *humilis*. Hauteriviano-Valanginiano, Fm. Pampa Rincón, Tierra del Fuego; C. *Conolagena acuticosta*, vista lateral, por transparencia se ve una estructura oral cónica desarrollada, atravesada por un delgado conducto que comunica la abertura con el lumen de la cámara, Eoceno Medio, Tierra del Fuego; D. *Pseudopolymorphina martinezi*, vistas lateral y apertural. Hauteriviano-Valanginiano, Fm. Pampa Rincón, Tierra del Fuego; E. *Parafissurina basicarinata*, vistas laterales a 90º, por transparencia se reconoce un tubo (entosoleniano) que desde la abertura se dirige hacia la parte media aboral, señalado por punteado. Cenozoico, Tierra del Fuego (A, B, D. de Malumián y Masiuk, 1975; C, E. de Malumián y Caramés, 1989).

ma. La dominancia de polimorfínidos sugiere condiciones anormales, ya sea de bajo contenido de oxígeno como baja salinidad, representados por niveles de abundancia casi exclusiva en la cuenca Neuquina.

Superfamilia Robuloidacea

Conchilla de pared sin laminación secundaria, o únicamente una ligera tendencia en los taxones más modernos. Carbonífero-Cretácico Temprano.

Superfamilia Nodosariacea

Conchilla uni- o multilocular, con enroscamiento serial o espiral; abertura terminal; secundariamente lamelar. Triásico Tardío-Holoceno.

En la familia Nodosariidae la conchilla es generalmente multilocular y uniserial, raramente biserial. Puede ser uniserial rectilínea y con sección subglobular (*Nodosaria*), o triangular (*Tristix*); comprimida, ancha, baja y en forma de *chevron* (*Frondicularia*); las cámaras pueden ser biseriales o biseriales a uniseriales (*Plectofrondicularia*) o estar fuertemente sobrepuestas (*Pseudonodosaria*, Figura **4**. 8 B).

En la familia Vaginulinidae la conchilla es comúnmente planoespiral (*Lenticulina,* Figura **4**. 8 A), pudiendo desenroscarse en la parte terminal (*Marginulina*). Las cámaras llegan a extenderse hasta su comienzo en la parte interna (*Astacolus,* Figura **4**. 9 A y B), ser triangulares en sección (*Saracenaria*), o tener forma de *chevron* (*Palmula*), o un estadio uniserial en la parte terminal (*Amphicoryna*).

En la familia Lagenidae la conchilla es unilocular, con abertura redondeada o radiada (*Conolagena,* Figura **4**. 8 C).

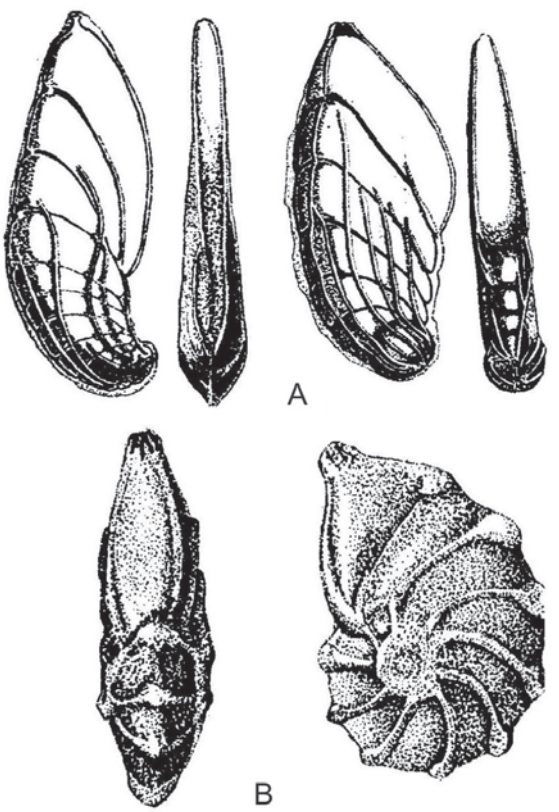


Figura 4. 9. Orden Lagenida. A. *Astacolus* sp., vistas lateral y periférica de un ejemplar microesférico (izquierda) y otro megaloesférico (derecha). Daniano, Patagonia; B. *Astacolus gibber*, vistas periférica y lateral. Hauteriviano-Valanginiano, Fm. Pampa Rincón, Tierra del Fuego (A. de Maihle *et al*., 1967; B. de Malumián y Masiuk, 1975).

Superfamilia Polymorphinacea

Cámaras generalmente dispuestas en una alta espiral en torno a un eje longitudinal, en planos cada 120º (*Pyrulina*) o 144º (*Globulina*, *Guttulina*), o biseriales (*Polymorphina*), o biseriales y sigmoidales con una conchilla comprimida (*Sigmomorphina*).

Los taxa pueden ser quinqueloculinoides (cámaras en planos cada 72º) en el estadio inicial, y luego biseriales (*Pseudopolymorphina,* Figura **4**. 8 D), o tener cámaras subglobulares ampliamente separadas por estolones (*Ramulina*). Pueden tener crecimientos fistulosos en los últimos estadios de muchos géneros (*Globulina*, *Guttulina*, *Pyrulina*), que representarían una cámara reproductiva, pero no han sido vistas en cultivos (Tappan y Loeblich, 1982). Se incluyen géneros con tubo entosoleniano, ya sean uniloculares (*Oolina, Parafissurina,* Figura **4**. 8 E) o multiloculares. Triásico Tardío-Holoceno.

Orden Buliminida

Pared bilamelar, perforada, de calcita de bajo contenido de magnesio, multilocular, trocoespiral alta, triserial, biserial o uniserial, abertura en formas avanzadas con una placa dental interna. Jurásico-Holoceno.

Los Buliminida son conspicuos constituyentes de las asociaciones de foraminíferos de ambientes de bajo contenido de oxígeno, tipificado en América del Sur por géneros como *Sporobulimina*. Las uvigerinas costuladas tienden a ser de ambientes profundos.

Superfamilia Bolivinacea

Conchilla totalmente biserial, o uniserial en la parte terminal, abertura elongada, con placa dental, pared ópticamente radial. *Bolivina.* Cretácico Tardío-Holoceno.

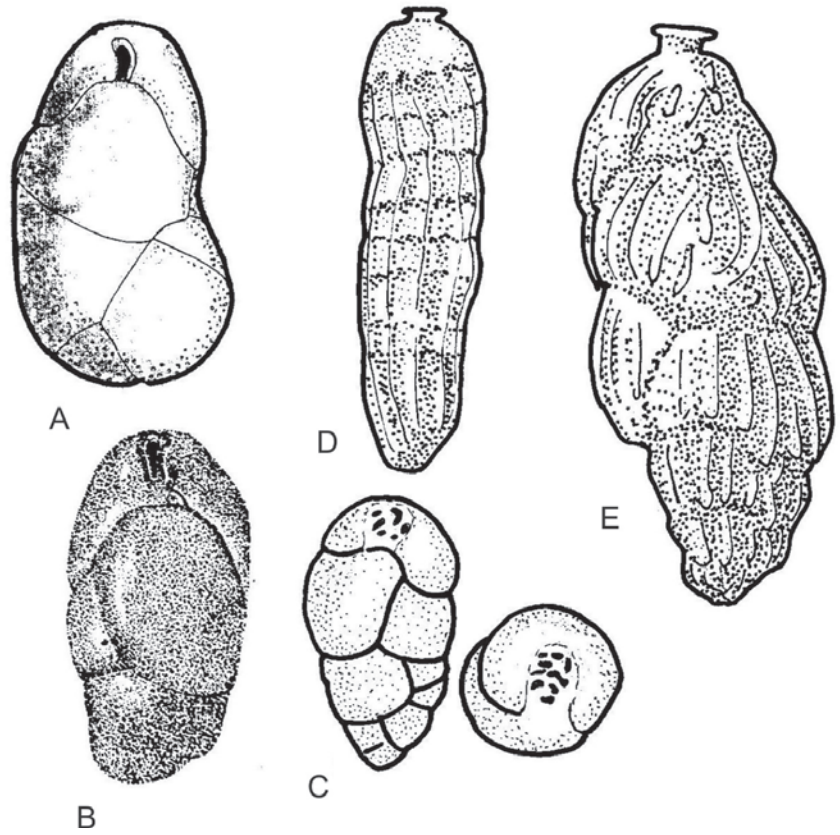


Figura 4. 10. Orden Buliminida. A. *Evolvocassidulina parkeriana*. Holoceno, cuenca del Colorado costa afuera; B. *Praebulimina kickapooensis*. Cretácico Superior, Fm. Cabeza de León, Tierra del Fuego; C. *Sporobulimina perforata*, vistas lateral y apertural. Cretácico Superior, Perú; D. *Transversigerina tenua*. Mioceno Inferior, Fm. Chenque, cuenca del Golfo San Jorge, Patagonia; E. *Uvigerina* sp. Eoceno Medio, Fm. Man Aike, Patagonia (A. dibujado de Caramés y Malumián, 2000; B. de Malumián y Masiuk, 1976 a; C. esquematizado de Loeblich y Tappan, 1964; D. dibujado de Malumián y Náñez, 1998; E. dibujado de Malumián, 1990 b).

Superfamilia Loxostomatacea

Conchilla con abertura interiomarginal o terminal, sin placa dental, pared ópticamente radial o granular. *Loxostomun*. Cretácico Tardío-Holoceno.

Superfamilia Bolivinitacea

Conchilla biserial, abertura interiomarginal, redondeada, con placa dental, pared ópticamente radial. *Bolivinita*. Mioceno-Holoceno.

Superfamilia Cassidulinacea

Conchilla biserial, enroscada planoespiral o trocoespiralmente, abertura interiomarginal o terminal, con o sin placa dental, pared ópticamente radial o granular. *Evolvocassidulina* (Figura **4**. 10 A), *Ehrenbergina*. Paleoceno-Holoceno.

Superfamilia Eouvigerinacea

Conchilla comúnmente biserial o uniserial, puede tener un inicio planoespiral, pared ópticamente radial, abertura con una placa dental interna hemicilíndrica. *Spirobolivina*, *Eouvigerina*. Cretácico-Eoceno, Plioceno.

Superfamilia Turrilinacea

Conchilla trocoespiral alta, triserial, o biserial, o tendiendo a biserial o a uniserial en la parte final, con o sin placa dental interna, pared ópticamente radial o granular. *Neobulimina, Praebulimina* (Figura **4**. 10 B), *Pyramidina, Sporobulimina* (Figura **4**. 10 C). Jurásico Medio-Holoceno.

Superfamilia Buliminacea

Conchilla trocoespiral alta, o modificada a biserial o uniserial en la última parte. Abertura interiomarginal, en forma de lazo, con placa dental interna. Pared ópticamente radial. *Siphogenerinoides* (Figura **4**. 11 A), *Loxostomina, Bulimina, Buliminella, Transversigerina* (Figura **4**. 10 D), *Trifarina, Uvigerina* (Figura **4**. 10 E). Cretácico Tardío-Holoceno.

Superfamilia Fursenkoinacea

Conchilla biserial, plana o torsionada, o triserial, abertura en forma de lazo, con placa dental interna, pared ópticamente granular. *Fursenkoina, Coryphostoma* (Figura **4**. 11 B). Cretácico Tardío-Holoceno.

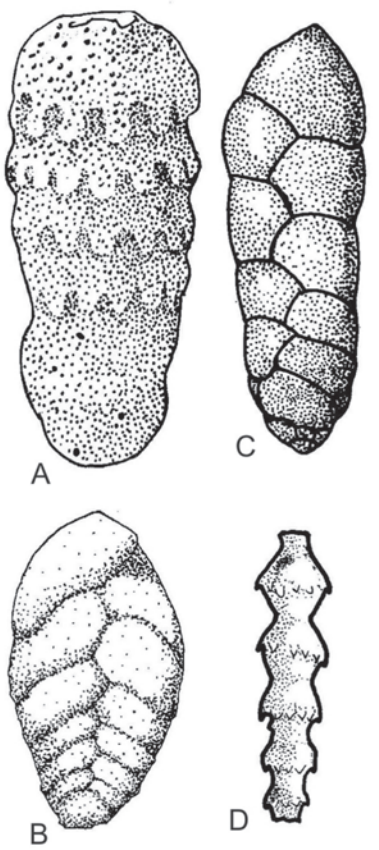


Figura 4. 11. Orden Buliminida. A. *Siphogenerinoides bermudezi*. Campaniano superior-Maastrichtiano inferior, valle superior del Magdalena, Colombia; B. *Coryphostoma incrassata gigantea*. Maastrichtiano, Fm. Monte Chico, Patagonia; C. *Caucasina selknamia*. Eoceno Medio, Tierra del Fuego; D. *Stilostomella* sp. Mioceno Inferior, Fm. La Desdémona, Tierra del Fuego (A. dibujado de González R. y Martínez R., 1997; B. de Malumián y Náñez, 2002; C. de Malumián, 1994).

Superfamilia Delosinacea

Conchilla trocoespiral o triserial, puede ser biserial en la última parte, o tender a uniserial. Abertura areal, elongada o en forma de poros suturales, pared ópticamente granular. *Baggatella, Caucasina* (Figura **4**. 11 C). Cretácico-Holoceno.

Superfamilia Pleurostomellacea

Conchilla triserial o biserial, cambiando a uniserial, o toda uniserial; abertura areal, en forma de ranura, o cribada; abertura y forámenes conectados por un sifón interno, pared ópticamente granular. *Pleurostomella*. Cretácico-Holoceno.

Superfamilia Stilostomellacea

Conchilla uniserial, abertura terminal, con labio fialino y pequeño diente. *Stilostomella* (Figura **4**. 11 D). Cretácico Tardío-Holoceno.

Superfamilia Annulopatellinacea

Conchilla cónica baja, enroscamiento principalmente uniserial, con cámaras dispuestas en anillo del lado convexo, pero sobrepuestas sobre el lado cóncavo, y subdivididas por pequeños túbulos. Sin abertura pero con poros conspicuos. Monogenérica: *Annulopatellina*. Mioceno-Holoceno.

Orden Rotaliida

Conchilla de calcita de bajo contenido de magnesio, bilamelar, perforada, multilocular. Enroscamiento trocoespiral bajo, raramente alto, o planoespiral, anular o irregular. Jurásico-Holoceno.

Los Rotaliida pequeños ocupan desde la plataforma a la planicie abisal, pero son especialmente característicos de la plataforma somera (Haynes, 1981). El hábito epifaunal es típico para las conchillas trocoespirales bajas, así como para los foraminíferos grandes. Las formas planoespirales pequeñas, como los nonionáceos son endobentónicos. La gran mayoría son géneros libres; escasos géneros sésiles, como *Karreria*.

Superfamilia Discorbacea

Conchilla trocoespiral baja, abertura umbilical, interiomarginal, con o sin aberturas suplementarias, pared ópticamente radial. *Cancris*, *Eponides, Rosalina, Sphaeroidina* (Figura **4**. 12 C), *Notoconorbina* (Figura **4**. 12 A). Jurásico-Holoceno.

Superfamilia Glabratellacea

Conchilla con abertura umbilical, interiomarginal, ombligo deprimido rodeado por suturas u ornamentaciones radiales, pared ópticamente radial. *Glabratella, Heronallenia, Nummodiscorbis* (Figura **4**. 12 B). Eoceno-Holoceno.

Superfamilia Siphoninacea

Enroscamiento trocoespiral bajo, en toda la conchilla o en la parte inicial, abertura interiomarginal o areal, con un labio, usualmente sobre un cuello corto, pared ópticamente radial o granular. *Pulsiphonina* (Figura **4**. 12 D). Cretácico Tardío-Holoceno.

Superfamilia Discorbinellacea

Conchilla trocoespiral baja o casi planoespiral, abertura total o parcialmente interiomarginal, en forma de arco o ranura, pared ópticamente radial. *Cibicidoides*, *Epistominella*, *Laticarinina*, *Discorbinella*. Paleoceno-Holoceno.

Superfamilia Planorbulinacea

Conchilla trocoespiral baja al menos en la

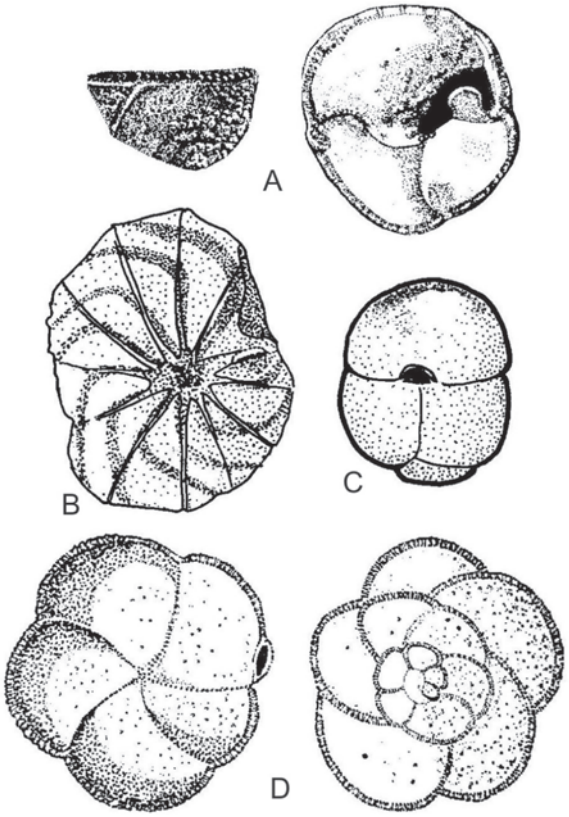


Figura 4. 12. Orden Rotaliida. A. *Notoconorbina leanzai*, vistas lateral y apertural. Cretácico, Tierra del Fuego; B. *Nummodiscorbis novozealandicus*, vista umbilical con estrías radiales características de los Glabratellacea, el punteado corresponde a las suturas. Eoceno Medio, Tierra del Fuego; C. *Sphaeroidina bulloides*, vista apertural. Mioceno Inferior, Fm. La Desdémona, Tierra del Fuego; D. *Pulsiphonina prima*, vistas umbilical y espiral. Daniano, Patagonia (A. de Malumián y Masiuk, 1976 b; B. de Malumián, 1994; D. de Maihle *et al*., 1967).

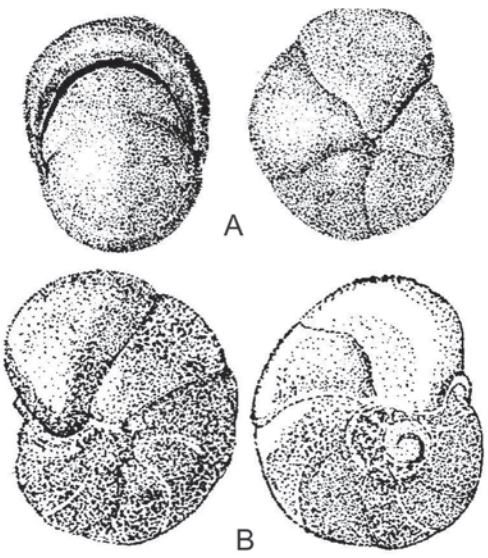


Figura 4. 13. Orden Rotaliida. A. *Pullenia cretacea*, vistas apertural y lateral. Cretácico Superior, Tierra del Fuego; B. *Gavelinella eriksdalensis*, vistas laterales de ambos lados de la conchilla. Cretácico Superior, Fm. Cabeza de León, Tierra del Fuego (A, B. de Malumián y Masiuk, 1976 a).

parte inicial, con parte final planoespiral, uniserial, biserial o irregular, gruesamente perforada, abertura primaria interiomarginal en formas espiraladas, con o sin aberturas secundarias; pared ópticamente radial o intermedia. *Planulina, Cibicides, Planorbulina*. Cretácico-Holoceno.

Superfamilia Acervulinacea

Conchilla con las primeras cámaras enroscadas, luego irregularmente dispuestas y numerosas, produciendo diversas formas de conchilla, abertura presente solo como poros murales, pared gruesamente perforada, ópticamente radial. *Acervulina*. Incluye formas sésiles. Paleoceno-Holoceno.

Superfamilia Asterigerinacea

Conchilla trocoespiral a casi planoespiral, cámaras total a parcialmente subdivididas por particiones internas, abertura primaria interiomarginal o areal, aberturas secundarias suturales o areales, ópticamente radial. *Asterigerina, Boltovskoyella, Amphistegina, Lepidocyclina*. Cretácico Tardío-Holoceno.

Superfamilia Nonionacea

Conchilla totalmente o casi planoespiral, abertura simple o en forma de serie de poros, pared ópticamente radial o granular. *Astrononion, Melonis, Nonion, Nonionella, Pullenia* (Figura **4**. 13 A). Cretácico Tardío-Holoceno.

Superfamilia Chilostomellacea

Conchilla totalmente trocoespiral o planoespiral, o solo en la parte inicial, con la final no espiralada. Abertura interiomarginal en formas espiraladas, terminal en las no espiraladas, pared ópticamente granular. *Alabamina, Allomorphina, Anomalinoides, Buccella, Gavelinella* (Figura **4**. 13 B), *Gyroidinoides, Karreria, Notoplanulina, Oridorsalis, Osangularia, Quadrimorphina*. Cretácico-Holoceno.

Superfamilia Orbitoidacea

Conchilla discoidal a lenticular; dimorfismo marcado, estadio inicial seguido por cámaras periembrionales, cámaras ecuatoriales y laterales diferenciadas o indistinguibles, cámaras de la capa media pueden subdividirse en camaritas secundarias; pared perforada,

hialina, de calcita ópticamente radial; aberturas presentes entre las cámaras en formas primitivas, estolones en formas avanzadas, sin sistema de canal. Incluye géneros de gran tamaño. *Lepidorbitoides, Orbitoides, Pseudosiderolites*. Cretácico Tardío-Eoceno Tardío.

Superfamilia Rotaliacea

Conchilla típicamente trocoespiral baja o planoespiral, con numerosas cámaras, septos intercamerales dobles por la adición de una lámina durante la formación de una nueva cámara, usualmente con varios pasajes internos, abertura interiomarginal o areal, simple o múltiple, pared ópticamente radial, con pocas excepciones granulares. *Ammonia, Cribrorotalia* (Figura **4**. 14 A), *Elphidiella, Elphidium* (Figura **4**. 14 B), *Notorotalia, Pararotalia*. Cretácico Tardío-Holoceno.

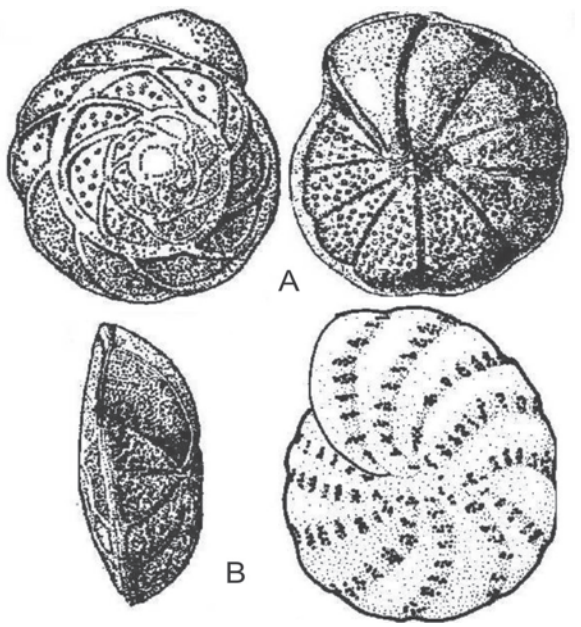


Figura 4. 14. Orden Rotaliida. A. *Cribrorotalia hornibrooki*, forma planoconvexa, vistas espiral, umbilical y periférica. Mioceno Inferior, Patagonia; B. *Elphidium lauritaense*, con procesos retrales y fosetas (punteado grueso), típicos del género. Eoceno, Fm. Agua Fresca, Chile (A. de Malumián y Masiuk, 1971; B. dibujado de Todd y Kniker, 1952).

Superfamilia Nummulitacea

Conchilla con enroscamiento planoespiral o anular, cámaras numerosas, con o sin camaritas, canales espirales o interseptales. Alcanzan gran tamaño. *Cycloclypeus, Heterostegina, Nummulites*. Paleoceno-Holoceno.

Orden Globigerinida

Es el único orden planctónico de los foraminíferos. Conchilla de calcita de bajo contenido de Mg en la mayoría de los taxa, pero aragonítica en las formas más primitivas del Jurásico y Cretácico Temprano; pared bilamelar, perforada, ópticamente radial; enroscamiento trocoespiral, planoespiral o serial. Jurásico Medio-Holoceno.

Los foraminíferos planctónicos son pelágicos, estenohalinos y requieren condiciones de mar abierto. Constituyen un 10% del zooplancton, aunque pueden llegar al 60% en algunas áreas. Cuando mueren, sus conchillas sedimentan y en ambientes profundos, por encima de la línea de compensación de carbonato de calcio, tapizan el fondo marino formando el **fango de *Globigerina***. Contribuyen con aproximadamente el 20% de la producción de carbonato global (Langer, 1997, *fide* Hallock, 1999).

Los foraminíferos planctónicos viven en la columna de agua, la mayoría entre los 10 y 50 m por debajo de la superficie del mar (Bé, 1977). Las aguas superficiales se caracterizan por el dominio de ejemplares pequeños, de formas globulosas y de paredes delgadas y espinosas. La mayor parte de las formas espinosas tienen simbiontes fotosintetizadores, por lo que deben vivir en la zona fótica. Individuos más grandes, de paredes gruesas y carenadas se encuentran a mayor profundidad, pero en mucho menor número. Ejemplares vivos se habrían encontrado hasta los 3000 m, y la especie *Globigerinella digitata* viviría enteramente por debajo de los 1000 m (Bé, 1977).

Esta distribución estratificada en la columna de agua se daba también en océanos del pasado. Por ejemplo, en el Cretácico Tardío, las aguas superficiales estaban dominadas por formas de morfología simple, pequeñas, globulosas, como *Heterohelix*, *Globigerinelloides* y *Hedbergella*, y las aguas más profundas ocupadas por las formas más grandes y carenadas como *Globotruncana*.

En la actualidad, hay una distribución latitudinal de los foraminíferos planctónicos, reconociéndose 5 provincias: polar, subpolar, transicional, subtropical y tropical (Bé, 1977). La última contiene la mayor diversidad y los géneros de mayor tamaño y morfológicamente más complejos; hacia los polos disminuye la diversidad, aumenta la dominancia y predominan las formas pequeñas y de morfologías más simples. Esta distribución latitudinal se dio también en el pasado, en algunos períodos en forma más acentuada que en otros, dependiendo del gradiente térmico entre el Ecuador y los polos.

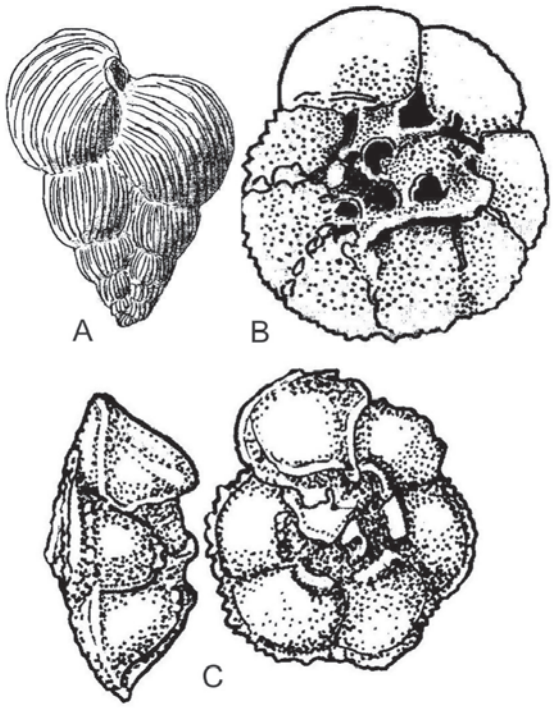


Figura 4. 15. Orden Globigerinida. A. *Heterohelix globulosa*. Maastrichtiano, Fm. Jagüel, Patagonia; B. *Globotruncana dupeublei*, vista umbilical. Cretácico Superior, Colombia; C. *Globotruncana insignis*, vistas periférica y ventral. Cretácico Superior, Colombia (A. dibujado de Náñez y Concheyro, 1997; B, C. esquematizado de Robaszynski *et al.*, 1984).

Básicamente, se dan dos morfologías de conchillas, globosas o aplanadas. Pared perforada, excepto en áreas como carenas, tubuloespinas y costillas. La abertura principal es comúnmente interiomarginal y puede estar acompañada por labios, dientes, o tapada por láminas calcáreas como la **tegilla** (Figura **4**. 15 B y C).

Los foraminíferos planctónicos se dividen en dos grupos: espinosos y no espinosos. Las espinas son estructuras elongadas formadas por un único cristal de calcita, implantadas en la pared como estructuras secundarias y están rodeadas por un característico collar. Son descartadas o absorbidas durante la gametogénesis. En contraste, las costillas que forman el diseño cancelado de los planctónicos cenozoicos y las pústulas no son removibles. Entre los géneros no espinosos, se encuentran *Globorotalia* y *Morozovella*, así como los denominados microperforados, que tienen poros muy pequeños (<1µm de diámetro) y pústulas. Ejemplos de espinosos, son *Globigerinoides*, *Globigerina* y *Orbulina*. El uso de espinas apareció en el Paleoceno Temprano, como una estrategia adaptativa para ayudar en la captura de partículas de alimento de gran tamaño. Durante el Jurásico y el Cretácico, todas las especies de foraminíferos planctónicos parecen haber sido no espinosas (Hemleben *et al*., 1991).

A veces se forma una corteza de calcita en un estadio ontogenético tardío, que puede desdibujar la textura superficial original. Esta corteza refleja en la mayoría de los casos, la migración hacia aguas más frías, principalmente hábitats más profundos para la reproducción.

Los datos moleculares confirman la distinción basada en la morfología de las 3 mayores familias de foraminíferos planctónicos vivientes: Globigerinidae, Globorotaliidae y Candeinidae, aunque podrían tener un origen independiente. Por otra parte, revelan la existencia de especies crípticas en todas las morfoespecies de planctónicos espinosos estudiados, como en el caso de *Orbulina universa*, claramente correlativas con provincias hidrogeográficas (De Vargas *et al*., 1997, 1999).

Superfamilia Heterohelicacea

Conchilla biserial o triserial, al menos en el estadio inicial, puede reducirse a uniserial, o más comúnmente presentar proliferación de cámaras en el estadio final, abertura interiomarginal en forma de arco o terminal. *Chiloguembelina, Guembelitria, Heterohelix* (Figura **4**. 15 A). Cretácico-Holoceno.

Superfamilia Planomalinacea

Conchilla planoespiral, puede tender a trocoespiral, abertura interiomarginal, ecuatorial, a veces con aberturas relícticas. *Globigerinelloides, Planomalina*. Cretácico.

Superfamilia Rotaliporacea

Conchilla trocoespiral, abertura extraumbilical-umbilical; taxa avanzados con aberturas secundarias suturales del lado umbilical. *Rotalipora, Hedbergella*. Jurásico Medio-Cretácico Tardío.

Superfamilia Globotruncanacea

Conchilla trocoespiral, cámaras globulares a angulosas, abertura umbilical, con tegilla; puede tener una banda carenada imperforada sobre la periferia y aberturas accesorias intralaminares e infralaminares. *Abathomphalus, Gansserina, Globotruncana* (Figura **4**. 15 B y C), *Globotruncanella, Marginotruncana, Plummerita, Rugoglobigerina*. Cretácico Tardío.

Superfamilia Globorotaliacea

Conchilla troco- o estreptoespiral, superficie no espinosa, abertura primaria interiomarginal. *Globorotalia, Morozovella, Neogloboquadrina, Turborotalia, Pulleniatina, Candeina, Tenuitella*. Paleoceno-Holoceno.

Superfamilia Hantkeninacea

Conchilla usualmente planoespiral, cámaras globosas a elongadas, abertura primaria ecuatorial simple o múltiple, puede tener secundarias areales o relícticas. *Globanomalina, Hantkenina, Hastigerinella.* Paleoceno-Mioceno.

Superfamilia Globigerinacea

Conchilla trocoespiral a planoespiral, las últimas cámaras pueden ser embrazantes, superficie característicamente espinosa, abertura primaria usualmente interiomarginal, puede tener grandes aberturas secundarias suturales. *Globigerina, Globigerinoides, Orbulina, Sphaeroidinella, Hastigerina*. Eoceno-Holoceno.

Orden Involutinida

Conchilla aragonítica, bicameral, una cámara inicial encerrada por el enroscamiento de otra segunda cámara tubular. Presenta engrosamientos lamelares o pilares en la región umbilical. *Involutina, Trocholina* (Figura **4.** 16). Pérmico-Holoceno.

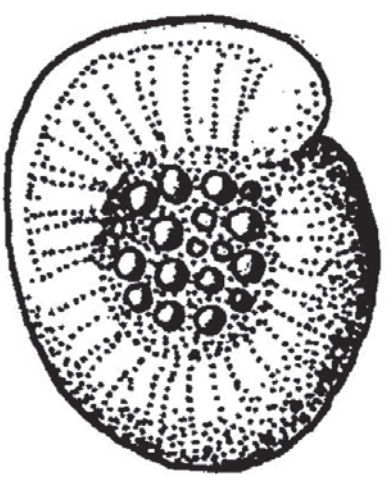


Figura 4. 16. Orden Involutinida. *Trocholina cf. aptiensis*, vista umbilical. Cretácico Inferior, Fm. Agrio, Patagonia (de Simeoni, 1985).

Orden Robertinida

Conchilla de aragonita, en prismas hexagonales con el eje *c* normal a su superficie, ópticamente radial, finamente perforada, multilocular. Enroscamiento básicamente trocoespiral, cámaras con particiones internas que se fijan cerca del foramen y pueden formar camaritas secundarias. Triásico Medio-Holoceno.

Los Robertinida recientes muestran preferencia por aguas profundas, con máxima abundancia en plataforma externa y talud (Haynes, 1981). *Epistomina* y otros géneros aragoníticos son abundantes en los ambientes deficitarios en oxígeno del Jurásico y Cretácico (ver Malumián y Náñez, 1983).

Superfamilia Duostominacea

Conchilla planoespiral a trocoespiral alta, pared de aspecto granular, que puede aglutinar partículas; posiblemente en su origen aragonítica, pero pobremente preservada, no lamelar; abertura interiomarginal, simple o doble. *Duostomina, Diplotremina, Oberhauserella*. Triásico Medio-Jurásico Temprano.

Superfamilia Ceratobuliminacea

Conchilla trocoespiral, cámaras subdivididas por particiones internas, pared aragonítica, abertura areal o interiomarginal, foramen formado por reabsorción. En la familia Epistominidae, abertura en forma de ranura sobre el margen periférico, cerrado por material calcáreo en las cámaras previas. *Lamarckina, Ceratobulimina, Epistomina, Hoeglundina*. Jurásico-Holoceno.

Superfamilia Conorboidacea

Conchilla trocoespiral, con reducción de cámaras en las últimas vueltas, pudiendo llegar a uniserial. Abertura interiomarginal, o terminal en el estadio uniserial, con una placa dental interna hemicilíndrica. *Conorboides*. Cretácico (Aptiano–Maastrichtiano).

Superfamilia Robertinacea

Conchilla trocoespiral alta (*Robertina*) o trocoespiral baja (*Ungulatelloides*) hasta casi planoespiral e involuta (*Cushmanella*); predominantemente dextrorsa. Interior de las cámaras dividido por una partición transversal doble resultante del replegamiento de la pared produciendo pequeñas cámaras suplementarias; abertura interiomarginal o en forma de lazo, puede tener aberturas suplementarias areales o suturales. Paleoceno–Holoceno.

D– FORAMINÍFEROS DE SÍLICE

Orden Silicoloculinida

Conchilla de sílice opalina, imperforada, con enroscamiento quinqueloculínido. El orden tiene un único género, *Miliammellus*, característico de ambientes abisales. Mioceno Tardío-Holoceno.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los foraminíferos pueblan todos los ambientes marinos, pero muchos géneros y especies tienen requerimientos ecológicos restringidos. Algunos son abundantes solo en las profundidades oceánicas, otros se restringen a ambientes marinos marginales como estuarios hiposalinos o marjales hipersalinos. Son de amplia aplicación en la reconstrucción de los ambientes marinos del pasado, en la estimación de paleoprofundidades, paleotemperaturas, flujo orgánico y niveles de oxigenación del fondo marino, historia de masas de agua, en la interpretación de acontecimientos geológicos, y más recientemente, en estudios de contaminación de ambientes marinos.

El análisis paleoecológico en foraminíferos incluye, además de la autoecología, parámetros tales como diversidad, abundancia, relación planctónicos a bentónicos, proporción de los diferentes tipos de pared de los bentónicos, microhábitats e isótopos estables.

DIVERSIDAD

En su significado más simple, la diversidad es una medida del número de especies en una muestra. Un índice de diversidad también debe tener en cuenta el número de individuos por especie, o sea la proporción en que cada especie está representada. Se considera que la mayor diversidad se alcanza en aquellas asociaciones en las cuales todas las especies son igualmente abundantes. Esta igualdad no se encuentra en la Naturaleza. En asociaciones con pocas especies, normalmente una es más abundante que las otras. A medida que el número de especies aumenta, va disminuyendo la abundancia porcentual de la especie dominante (Murray, 1991).

Entre los índices de diversidad más utilizados en los estudios con foraminíferos, se encuentra el índice α y el índice H(S). Una de las ventajas del índice α es que puede ser calculado fácilmente a partir de un gráfico (ver Murray, 1991).

Slobodkin y Sanders (1969) han sugerido que la diversidad específica está estrechamente regulada por la estabilidad ambiental, esto es la regularidad, predictibilidad y rango o severidad de los cambios ambientales. La diversidad alta se da en ambientes predecibles, donde raramente se alcanzan los límites de tolerancia de los organismos. La baja diversidad caracteriza ambientes altamente impredecibles e inestables; cuando se acercan los límites de tolerancia, la diversidad disminuye aún más (Scott, 1976).

Murray (1973, 1991) acota valores de diversidad para asociaciones de foraminíferos en diversos ambientes recientes. Los valores más bajos de diversidad son típicos de los ambientes más estresados. Valores de $\alpha<5$ generalmente indican ambientes marinos marginales, hipersalinos o salobres, pero también pueden corresponder a ambientes marinos normales con alta dominancia de una especie. Valores de $\alpha>7$ indican plataforma marina normal a talud o plataformas hipersalinas. Dentro de los limitados datos de H(S), valores <0,6 indican aguas salobres, mientras valores >2,1 indican ambientes marinos normales.

La diversidad y el número de foraminíferos por gramo de sedimento tienden a aumentar desde la costa hacia el quiebre de la plataforma. La diversidad alcanzaría los valores más altos en grandes profundidades (Gibson y Buzas, 1973; Douglas, 1979).

ESTRUCTURA DE LA PARED DE LA CONCHILLA

Murray (1973, 1991) ha caracterizado los ambientes recientes de acuerdo con la proporción de los tres tipos de pared de los bentónicos: aglutinados, miliólidos y calcáreos perforados, graficándolos en un diagrama triangular. Los aglutinados son más abundantes en ambientes marinos marginales hiposalinos, y en profundidades por debajo de la línea de compensación de carbonato de calcio (LCCC). Los miliólidos o porcelanáceos son más abundantes en plataformas y ambientes arrecifales someros de bajas y medias latitudes, donde se dan condiciones hipersalinas. Los calcáreos hialinos se encuentran por encima de la LCCC, siendo más abundantes en la plataforma y en profundidades batiales (*cf.* Douglas, 1979).

RELACIÓN PLANCTÓNICOS A BENTÓNICOS

La relación de planctónicos a bentónicos se expresa con el índice P/B, que es el porcentaje de ejemplares planctónicos respecto al total de ejemplares planctónicos y bentónicos en una muestra. Grimsdale y Morkhoven (1955) y Smith (1955) observaron que la proporción de foraminíferos planctónicos aumenta con la profundidad del agua y la distancia a la costa. Los planctónicos tienen su hábitat preferido en aguas sobre el talud continental y en las cuencas oceánicas. Cuando mueren, sedimentan hacia el fondo marino. En los sedimentos

del talud sus conchillas predominan sobre las bentónicas, mientras en los fondos abisales se hacen casi exclusivos hasta profundidades de 3000-3500 m, a partir de las cuales generalmente se dan procesos de disolución de los carbonatos. Por el contrario, las variaciones de salinidad, turbidez y escasa profundidad propias de las plataformas continentales, especialmente en las partes más cercanas a la costa, son desfavorables para los foraminíferos planctónicos.

La sedimentación de conchillas de planctónicos en la plataforma se debe a menudo al transporte por corrientes desde mar adentro. Hacia áreas costeras disminuye la proporción de planctónicos, el diámetro de los ejemplares, y su diversidad. Así, mientras en el talud continental superior se espera amplio rango de tamaño de conchillas, con juveniles y adultos de todas las especies, máxima diversidad para la latitud y P/B > 70%, en la plataforma interna se encontrarían casi exclusivamente juveniles, diversidad muy baja, y P/B < 20% (Murray, 1976).

Las plataformas muy extendidas y los mares epicontinentales cerrados tienen escasos foraminíferos planctónicos y dominantemente juveniles (Murray, 1991). Un claro ejemplo se da en las transgresiones atlánticas sobre la extensa plataforma patagónica.

Si bien las especies planctónicas son propias de ambientes oceánicos, hay formas con mayor tolerancia ambiental, o bien adaptadas a condiciones adversas, con características de especies oportunistas. Por ejemplo, *Guembelitria cretacea* es abundante en las plataformas o en mares marginales en el Maastrichtiano y rara en las cuencas oceánicas. Es una de las escasísimas especies de foraminíferos planctónicos que sobrevivieron a la extinción del límite Cretácico-Paleógeno.

MICROHÁBITATS DE LOS FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS

Los foraminíferos bentónicos viven en diferentes microhábitats que pueden quedar reflejados en las asociaciones fósiles.

Las condiciones de vida sobre o por debajo de la interfase agua-sustrato son muy diferentes. En la interfase, el agua puede ser rica en oxígeno y en materia orgánica de calidad y puede llegar luz. Dentro del sedimento, generalmente solo el centímetro o milímetros superiores tienen oxígeno, que hacia abajo disminuye rápidamente, mientras la materia orgánica se torna de menor calidad. Se encuentran ejemplares vivos de foraminíferos hasta unos 10-15 cm debajo de la interfase agua-sedimento (Boltovskoy, 1966; Jorissen, 1999). El hábito infaunal se ha comprobado en algunas especies por su reproducción dentro del sustrato. Pero en general, hay una disminución en la cantidad de ejemplares y diversidad a medida que aumenta la distancia a la interfase (Murray, 1991). Ciertas especies de foraminíferos pueden sobrevivir condiciones anóxicas por algunas semanas, y podrían ser anaeróbicas facultativas (Bernhard y Sen Gupta, 1999), pero en condiciones de anoxia prolongada, no se encuentran foraminíferos bentónicos (Bernhard y Reimers, 1991). Se cuenta con índices para estimar el contenido de oxígeno de las aguas de fondo, basado en proporciones de diferentes especies (Kaiho, 1994).

La relación entre la morfología de la conchilla y el microhábitat fue investigada por varios autores. Jones y Charnock (1985) reconocieron cuatro grupos morfológicos de foraminíferos aglutinados, relacionados con diferentes modos de alimentación, microhábitat y parámetros ambientales (Figura **4**. 17). Entre los foraminíferos calcáreos, las formas elongadas aplanadas, como *Bolivina*, o elongadas aguzadas, como *Buliminella*, son típicas de ambientes anóxicos y disaeróbicos (Bernhard, 1986). Corliss y Chen (1988) y Corliss (1991) establecieron que los taxa epifaunales son trocoespirales plano-convexos, biconvexos o redondeados, sin poros grandes o sobre un solo lado de la conchilla, o bien, conchillas miliolinas. Las formas infaunales son planoespirales redondeadas, ovoides aplanadas, elongadas cilíndricas o planas, o esféricas, con tendencia a tener poros en toda la conchilla. Si bien son generalizaciones, estos criterios se utilizan para inferir el microhábitat de taxa extintos y condiciones del fondo marino en el pasado.

La distribución vertical de los foraminíferos en el sedimento depende de la disponibilidad de oxígeno y alimento, la competencia y predación, y la bioturbación. Cuando la cantidad de materia orgánica que llega al fondo es escasa, es rápidamente consumida en la interfase agua-sedimento por las formas epifaunales, limitando el desarrollo de la infauna. Si aumenta el flujo de materia orgánica, ésta puede acumularse en el sedimento y favorecer las morfologías infaunales. La proporción de taxa con morfología infaunal aumenta con el incremento de flujo orgánico y en condiciones de fuerte deficiencia de oxígeno, parámetros estrechamente relacionados, y difíciles de separar (Jorissen, 1999).

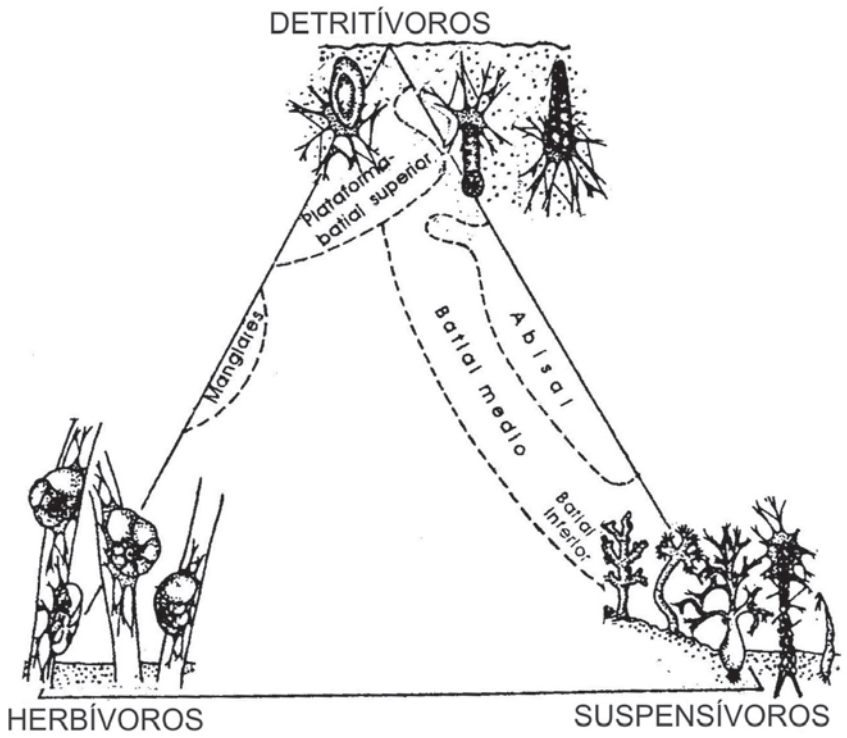


Figura 4. 17. Relaciones entre hábitos de vida y formas de alimentación de foraminíferos aglutinados, y ambientes (modificado de Jones y Charnock, 1985).

Para describir la distribución vertical de las especies bentónicas, Corliss (1991) ha reconocido las siguientes categorías: epifauna, la confinada al centímetro superior del sustrato; infauna somera, al intervalo 0-2 cm; infauna intermedia (1-4 cm); infauna profunda, con un máximo de abundancia debajo de los 4 cm. Otros han propuesto restringir el término epifaunal para los que viven sobre sustratos duros, como rocas o moluscos, posición de vida que también ha sido descripta como epifaunal elevada.

Estas categorías son simplificaciones y la distribución vertical de los foraminíferos no es rígida sino que varía considerablemente en el tiempo y el espacio. Por ejemplo, cuando la oxigenación del agua de fondo es muy baja, las formas epifaunales o infaunales someras desaparecerían y el sedimento superficial puede ser colonizado por formas que, bajo condiciones de mayor oxigenación de las aguas del fondo, serían infaunales profundas. *Globobulimina* es considerada un género infaunal profundo, pero cuando la oxigenación está restringida solo a la capa superior de sedimento, se la encuentra mucho más cerca de la superficie. Más que la profundidad en la que vive una especie dada dentro del sedimento, debe tenerse en cuenta su posición relativa respecto a otras especies, posición que en sedimentos de aguas profundas parece ser constante (Jorissen, 1999).

AUTOECOLOGÍA

La autoecología de especies recientes puede aplicarse a sus representantes fósiles para interpretar paleoambientes. Esta aplicación es especialmente útil para el Neógeno, dado que la mayoría de las especies recientes se originaron en el Mioceno. Para mayores edades, las interpretaciones deben basarse en especies homeomórficas o en la ecología de categorías taxonómicas más altas, como géneros y aun familias.

FORAMINÍFEROS GRANDES

Son formas bentónicas cuyas conchillas alcanzan gran volumen, generalmente entre 3 a más de 300 mm^3 (Ross, 1979). Se encuentran en diversos grupos sistemáticos, sin relación filogenética o solo distante, y tienen requerimientos ecológicos particulares.

Los foraminíferos grandes recientes característicamente llevan endosimbiontes (algas rojas, verdes, dinoflagelados y diatomeas), que limitan su distribución a la zona eufótica, con profundidades máximas de 100-150 m. Son característicos de aguas oligotróficas (con deficiencia de nutrientes), y propios de aguas cálidas, con su distribución reciente comprendida entre las isotermas de verano del agua superficial de 25°C de ambos hemisferios (Murray, 1973). Las ventajas de la simbiosis incluirían la obtención de energía a partir de la fotosíntesis, promoción de la calcificación, y remoción de los productos del metabolismo del huésped. El foraminífero provee un microambiente estable y nutrientes como fósforo y nitrógeno. El sistema simbionte-huésped puede tanto fotosintetizar como alimentarse, obtiene energía solar, nutrientes inorgánicos y materia orgánica, y logra mayor eficiencia en el aprovechamiento de recursos en ambientes deficitarios en alimentos (Hallock, 1999).

Se los encuentra, ya sea como formas recientes o como fósiles, en sedimentos marinos de aguas someras y tropicales. Son importantes constituyentes de los ambientes carbonáticos de arrecifes coralinos, donde pueden conformar el 35-40% de los sedimentos detríticos circundantes.

Tienen ciertas características morfológicas, como el gran tamaño, que sería una adaptación a la simbiosis. La forma de la conchilla aplanada, discoidal y fusiforme incrementa la relación superficie/volumen, favoreciendo un mayor número de simbiontes cerca de la superficie de la conchilla. La subdivisión de cámaras en camaritas asociadas a poros como aberturas múltiples, permite la ocupación por simbiontes, manteniendo paredes externas delgadas, que dejan pasar la luz, sin perder la resistencia de la conchilla, soportada internamente por pilares más masivos, septos plegados o reforzados (Haynes, 1981; Tappan y Loeblich, 1988). La mayoría de los foraminíferos grandes parecen tener rápido crecimiento y longevidad (Ross, 1979).

Se encuentran foraminíferos grandes en varios órdenes. Por ejemplo, los aglutinados Orbitolinidae, los Fusulinacea, los miliólidos Alveolinacea y Soritacea. Dentro del orden Rotaliida hay varias familias con foraminíferos grandes, como Calcarinidae, Nummulitidae y Amphisteginidae, o las ya extinguidas Orbitoididae, Miogypsinidae y Lepidocyclinidae.

ISÓTOPOS ESTABLES DEL OXÍGENO Y CARBONO

La relación entre los isótopos estables del oxígeno (^{18}O y ^{16}O) y del carbono (^{13}C y ^{12}C) de las conchillas de foraminíferos es muy utilizada en paleooceanografía. La presente síntesis se basa en Berger (1979), Rohling y Cooke (1999), Jorissen (1999) y Alegret (2004).

La composición isotópica de las conchillas en gran medida refleja la del agua circundante. Todo cambio de estado y reacción, como la precipitación de calcita o la evaporación del agua de mar produce una diferenciación en la composición isotópica de los productos resultantes que se denomina fraccionamiento. Las moléculas formadas por isótopos livianos reaccionan más fácilmente que las de isótopos pesados. La evaporación libera preferentemente isótopos livianos, dejando enriquecida el agua en ^{18}O. El factor de fraccionamiento es definido como $\alpha_{c\text{-}w} = R_c/R_w$, donde R es la relación entre los isótopos pesados y livianos (por ejemplo $^{18}O/^{16}O$), para la calcita (c) y el agua (w), en el primer ejemplo, o $\alpha_{l\text{-}v} = R_l/R_v$, para el agua y el vapor. El fraccionamiento depende en parte de la temperatura.

La composición isotópica de una muestra se denota como δ, que es un valor establecido por comparación con una muestra estándar, y se expresa en partes por mil. Para los isótopos de oxígeno y de carbono en carbonatos, el estándar, que se denomina PDB, corresponde a un belemnite de la Formación Pee Dee, de Estados Unidos. El valor isotópico para una muestra se define como $\delta_m = 10^3 \times (R_m - R_{std})/R_{std,}$ donde R_m y R_{std} corresponden a las proporciones isotópicas de la muestra y del estándar, respectivamente. Un valor de δ positivo para la muestra analizada indica un enriquecimiento en el isótopo pesado respecto al estándar, y un valor negativo, un empobrecimiento. Los isótopos de oxígeno y de carbono se analizan por medio de un espectrómetro de masa.

El volumen de hielo global es el factor más importante que determina el valor de $\delta^{18}O$. Los casquetes de hielo se forman a bajas temperaturas, por precipitaciones en altas latitudes, que están empobrecidas en ^{18}O, comparadas con las de bajas latitudes. El enriquecimiento y acumulación de ^{16}O en los casquetes polares deja a los océanos enriquecidos en ^{18}O.

Por otra parte, durante la formación de carbonato, el fraccionamiento es mayor a menor temperatura. Las conchillas que precipitan en equilibrio con el agua de mar, están enriquecidas en ^{18}O respecto del agua de mar, y quedan más enriquecidas a menor temperatura. Valores altos de $\delta^{18}O$ indican menor temperatura

de las aguas, o mayor volumen de hielo polar, o ambos.

En una misma muestra, la señal isotópica del oxígeno puede ser diferente para las especies planctónicas que vivan en diferentes profundidades de la columna de agua, y por lo tanto a diferentes temperaturas, ya que la temperatura desciende rápidamente desde la superficie del mar hacia el fondo. Las especies que habitan a mayor profundidad en la columna de agua poseerán mayores valores δ. Las bentónicas de la misma muestra presentarían valores aún más pesados.

Los isótopos del oxígeno de las conchillas de foraminíferos han permitido estimar la temperatura de los océanos y el volumen de los casquetes de hielo polares durante el Cenozoico. Hay un incremento en los valores de $\delta^{18}O$, que indica una menor temperatura de las aguas, un mayor volumen de hielo polar, o ambos, como tendencia a lo largo del Cenozoico. Los isótopos de oxígeno también han permitido correlaciones estratigráficas a nivel global, con el reconocimiento de pisos isotópicos.

Los isótopos del carbono proporcionan información sobre la circulación del agua profunda y la paleoproductividad. Durante la fotosíntesis, la materia orgánica se enriquece preferencialmente en ^{12}C. El fitoplancton marino forma materia orgánica con valores de $\delta^{13}C$ de -20 a -23‰, respecto al agua ambiente. Como resultado de la actividad fotosintética, las aguas superficiales quedan relativamente enriquecidas en ^{13}C. Las conchillas que se forman en el agua superficial están consecuentemente enriquecidas en ^{13}C. Parte de la materia orgánica superficial desciende hacia el fondo, descomponiéndose y liberando ^{12}C, transfiriendo ^{12}C de la superficie al agua profunda. El $\delta^{13}C$ del agua de fondo oceánica depende principalmente del flujo orgánico desde la superficie, que introduce materia orgánica empobrecida en ^{13}C, y la ventilación por corrientes de fondo.

Dentro del sustrato, la materia orgánica que se descompone libera CO_2 empobrecido en ^{13}C en el agua intersticial, por lo que hay un fuerte gradiente $\delta^{13}C$ en los primeros centímetros del sustrato, que afecta a las conchillas que se forman en ese microhábitat. Así se ha visto que en general, las conchillas de bentónicos epifaunales tienen un alto $\delta^{13}C$, y la de infaunales un $\delta^{13}C$ más bajo.

El $\delta^{13}C$ se puede usar en la reconstrucción de la circulación oceánica. El $\delta^{13}C$ del agua profunda refleja el tiempo de exposición a la descomposición de materia orgánica, la cantidad de materia orgánica descompuesta, y la velocidad de descomposición. Estos factores permiten trazar la historia de la masa de agua desde su área de origen.

Las interpretaciones de los valores isotópicos deben tener en cuenta otros factores que influyen en la composición isotópica de las conchillas, como el efecto vital, debido entre otros factores al estadio ontogenético y la asociación con simbiontes.

TAFONOMÍA

Generalmente hay diferencias marcadas entre las asociaciones vivas y las muertas, principalmente debido a procesos *postmortem*, como transporte, desintegración de aglutinados y disolución preferencial de formas calcáreas (Murray, 1991).

Los foraminíferos planctónicos siempre sufren un proceso de sedimentación, a diferencia de los bentónicos que pueden o no experimentar desplazamientos *postmortem*. El hundimiento de la conchilla de los foraminíferos planctónicos depende de su peso y tamaño, y en general tardan entre 3 y 12 días en alcanzar la profundidad oceánica media de unos 4000 m de profundidad. El desplazamiento *postmortem* depende de las condiciones oceanográficas y en estudios de foraminíferos recientes, el diámetro del mayor foraminífero planctónico de cada muestra de fondo se relaciona positivamente con la profundidad del agua (Murray, 1976). Así también, resultan comúnmente desplazados de sus ambientes tanto foraminíferos bentónicos como planctónicos cuando las conchillas son de un diámetro menor a 125 μm, con el resultado que en ambientes estuáricos, los ejemplares de las asociaciones de baja diversidad e indígenas del estuario alcanzan tamaños relativamente mayores, y contrastan con el pequeño tamaño de las conchillas desplazadas desde el mar abierto (Murray y Hawkins, 1976).

La disolución es muy intensa en medios muy someros y marginales, como manglares y estuarios, en donde las conchillas de los foraminíferos calcáreos no persisten más de un día una vez que el organismo ha muerto.

La disolución depende del ión carbonato, la temperatura, la concentración de CO_2 y la presión hidrostática. De manera que a partir de cierta profundidad, las conchillas comienzan a disolverse dentro de la denominada lisoclina, hasta disolverse completamente a partir de la llamada línea de compensación de la calcita. La lisoclina se encuentra desde los 4000 m de profundidad en latitudes bajas y medias, vinculada con las aguas antárticas de fondo, que mayormente se originan en el

mar de Weddell, y que son de carácter corrosivo, de manera que en las regiones polares, la línea de compensación de la calcita puede ser muy somera.

La disolución depende fuertemente de la composición, estructura y porosidad de las conchillas. El orden de solubilidad de menor a mayor es: calcita pura, calcita magnesiana y aragonita, pero con exposición subaérea se intercambia el orden de las dos últimas. Se conocen escalas de disolución para las especies actuales de foraminíferos planctónicos, en donde claramente las conchillas más propensas a la disolución son las de paredes más perforadas. La susceptibilidad a la disolución de conchillas fósiles, puede obtenerse mediante tinturas ácidas como la alizarina.

En los ambientes profundos, debido a que la disolución es muy fuerte solo se encuentran foraminíferos aglutinados.

Las bioerosión dada por perforaciones es relativamente frecuente, conociéndose casos en que nematodes invaden mediante perforaciones las conchillas de los foraminíferos calcáreos (Sliter, 1971). En áreas templadas extratropicales, en términos generales los miliólidos con sus paredes imperforadas y gruesas parecen ser escasamente agredidos, mientras que los bulimínidos, de paredes delgadas y de hábito infaunal, en ambientes oxigenados, suelen estar fuertemente bioerodados. En ambientes deficientes de oxígeno, aparentemente la presión depredativa es menor, y la preservación es muy buena (Sliter, 1975; Malumián *et al*., en prensa).

BIOESTRATIGRAFÍA

Muchas especies y aun géneros de foraminíferos tienen cortos biocrones, que los hacen muy útiles en bioestratigrafía. Otra de sus ventajas es que son aplicables en estudios de subsuelo. Además, por tratarse de microfósiles relativamente grandes, tienen menor posibilidad de ser retrabajados, y al mismo tiempo las situaciones de retrabajo son más fáciles de reconocer, en comparación con otros microfósiles de menor tamaño.

Especialmente mediante los foraminíferos planctónicos, por su rápida evolución y amplia distribución geográfica, se han desarrollado biozonaciones para el Cretácico y el Cenozoico, como las de Bolli (1966), Blow (1969), Stainforth *et al*. (1975), Robaszynski *et al.* (1984), Bolli *et al*. (1985), Berggren *et al*. (1995), Arz y Molina (2002), entre otras.

Las biozonas de foraminíferos planctónicos son mayormente biozonas de intervalo. Alcanzan más resolución las de áreas tropicales, por la mayor diversidad y porque los taxa de menores biocrones son marcadamente filotérmicos. Para medias y altas latitudes se han desarrollado otras zonaciones, generalmente de menor resolución (ver Jenkins, 1985; Berggren, 1992).

Las biozonas de foraminíferos se denominan con la indicación del tipo de biozona seguido por el nombre de una o más especies según las normas nomenclaturales del código de estratigrafía. También se utiliza otro tipo de notación, por medio de siglas y números. Así para el Paleógeno, se identifican por su numeración desde la P1 a la P22, y para el Neógeno, desde la N4 a la N23. Esta notación es breve y especialmente cómoda para los geólogos o geofísicos.

La equivalencia temporal de las zonas de foraminíferos planctónicos es variable. Por ejemplo, en el Paleógeno en general las biozonas representan lapsos de medio a un millón de años, pero algunas duran mucho menos. Las biozonas basales del Daniano representan aproximadamente entre 5000 y 50000 años.

Por su pequeño tamaño y abundancia, los foraminíferos planctónicos pueden ser muestreados a intervalos muy pequeños, centimétricos, para estudios bioestratigráficos de alta resolución. Estos muestreos se realizan particularmente en el entorno de límites cronoestratigráficos para investigar los acontecimientos asociados. Como ejemplos de esta clase de estudios pueden citarse los de Arenillas *et al*. (2002) para el límite Cretácico/Paleógeno, o el de Molina *et al*. (1999) para el límite Paleoceno/Eoceno, entre otros.

La integración con zonaciones de diferentes grupos de microfósiles, reversiones magnéticas, estadios isotópicos y ciclos de Milankovitch permite una mayor resolución estratigráfica, la calibración y control de la isocroneidad de límites zonales, y facilita la correlación estratigráfica, incluso entre cuencas marinas y continentales.

En general, las zonaciones basadas en foraminíferos bentónicos son de carácter local o regional y de menor alcance geográfico que las de planctónicos, por estar asociadas a condiciones del sustrato.

Entre los bentónicos que se utilizan en bioestratigrafía se destacan algunos grupos de foraminíferos grandes de aguas cálidas y someras. Los fusulináceos, de rápida evolución y diversificación, con tendencias morfológicas marcadas, usualmente presentes en gran número y con amplia distribución geográfica en áreas

tropicales y subtropicales, son uno de los grupos más confiables para correlaciones locales e intercontinentales en el Paleozoico Tardío. Haynes (1981) reconoce 16 biozonas para el Carbonífero Superior y el Pérmico, basadas en géneros de fusulináceos de corto biocrón o con un acmé definido. Los aglutinados orbitolináceos son los mejores fósiles guías para las plataformas del Tethys durante el Cretácico Temprano, los hialinos orbitoidáceos para sedimentos neríticos del Cretácico Tardío, los nummulítidos, discociclínidos y alveolínidos para el Paleógeno, los lepidociclínidos para el Oligoceno a Mioceno Temprano y los miogipsínidos para el Oligoceno Tardío a Mioceno Temprano.

Los bentónicos pequeños también se utilizan en bioestratigrafía. Como ejemplos, los Lagenida en el Jurásico y Cretácico Temprano, y particularmente en el Lías, donde las biozonas se han correlacionado con las de los amonites; ciertos grupos de aragoníticos, como los Duostominacea en el Mesozoico Temprano, o las especies de *Epistomina,* en el Jurásico Medio a Cretácico Temprano; las uvigerinas y transversigerinas en el Cenozoico.

Los aglutinados de facies de *flysch* del Cretácico Superior y Paleógeno han sido los primeros microfósiles aplicados en estudios vinculados con la prospección petrolera, en los trabajos pioneros de Josef Grzybowski en los Cárpatos para la década de 1890. Frecuentemente son los únicos microfósiles en esas facies; así han sido de mucha utilidad también en la exploración petrolera del Mar del Norte.

Hay muchas zonaciones basadas en bentónicos pequeños, por ejemplo las de Bolli *et al*. (1994), para el Cretácico y Cenozoico del área caribeña.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Los foraminíferos aparecen como fósiles a partir del Cámbrico basal, aproximadamente al mismo tiempo que los metazoos con esqueleto. Sus características moleculares confirman un origen monofilético y la diferenciación de los principales grupos morfotaxonómicos. Sugieren que la aparición de los foraminíferos fósiles fue precedida por una gran radiación de especies uniloculares y desnudas no preservadas, separadas a partir de un ancestro Cercozoa en el Neoproterozoico. Los foraminíferos habrían sido un componente importante de la comunidad protista ya en el Neoproterozoico (Pawlowski *et al*., 1996, 2003).

Los aglutinados son los foraminíferos dominantes en el Paleozoico Temprano (Haynes, 1981). Los foraminíferos del Cámbrico son aglutinados uniloculares o biloculares, globulares o tubulares, rectos o enrollados, mientras los aglutinados multiloculares aparecerían en el Ordovícico. En el Silúrico Temprano aparece la pared calcárea microgranular, con los primeros Fusulinida, orden que alcanzará un enorme desarrollo en las plataformas someras y cálidas del Paleozoico Tardío, y se extinguirá al final del Pérmico. En el Devónico Tardío, la aparición de adaptaciones morfológicas tales como conchillas aplanadas y cámaras subdivididas en camaritas en algunos géneros de este orden, sugieren la asociación con endosimbiontes, modo de vida que se extendería en el Paleozoico Tardío a diversos grupos, como los fusulináceos (Tappan y Loeblich, 1988).

En el Carbonífero aparecen los Miliolida, de pared calcárea imperforada. Estudios morfológicos y moleculares sugieren que derivaron de un antecesor similar a los Allogromiida, y que evolucionaron separadamente mucho antes que apareciera el primer foraminífero con conchilla. Poseen un tipo de actina de gran peso molecular, diferente a las dos actinas de menor peso conocidas en Allogromiida, Textulariida y Rotaliida (Fahrni y Pawlowski, 1995). En el Carbonífero, también aparecen los Lagenida, primeros foraminíferos hialinos, que en el Pérmico ya se hallan bastante diversificados.

A la extinción en masa del límite Pérmico/Triásico sucede una radiación adaptativa de pequeños foraminíferos bentónicos. Con la aparición en el Jurásico de los Buliminida y Rotaliida, ya están representados todos los órdenes de foraminíferos bentónicos, excepto los monogenéricos Carterinida y Silicoloculinida.

Un paso mayor en la evolución de la clase se da en el Jurásico, con la exitosa invasión del nicho pelágico por parte de los foraminíferos planctónicos.

En las asociaciones bentónicas del Mesozoico y hasta el Cretácico Temprano, se destaca la participación de los Lagenida, así como ciertos grupos aragoníticos, como los Duostominacea y Ceratobuliminacea. Los aglutinados conforman un grupo especialmente desarrollado en el Jurásico, particularmente en áreas tropicales, con géneros de gran tamaño y la aparición de paredes laberínticas, y en el Cretácico Temprano, con los grandes Orbitolinacea.

En el Cretácico aparecen formas bentónicas calcáreas grandes, con estructura interna compleja, como los hialinos Orbitoidacea y los porcelanáceos Alveolinacea, que integran las microfaunas bentónicas de los mares someros

tropicales y subtropicales. En el Cretácico Tardío hay una gran radiación de pequeños bentónicos del orden Rotaliida, mientras en los ambientes pelágicos los planctónicos alcanzan una alta diversidad morfológica y taxonómica. La extinción en masa del límite Cretácico/Paleógeno, vinculada al impacto meteorítico en Yucatán, afectó fuertemente a los foraminíferos planctónicos, con la extinción de la gran mayoría de sus especies. Las asociaciones planctónicas del Daniano basal son poco diversas, conformadas por especies muy pequeñas y de morfología simple, para luego recuperar diversidad y continuar su evolución a lo largo del Cenozoico. Entre los bentónicos pequeños del Cenozoico se destacan los pequeños Rotaliida. En el Paleoceno las asociaciones son mayormente cosmopolitas, debido a las condiciones climáticas extendidas y uniformes. La crisis del límite Paleoceno/Eoceno, relacionada con un abrupto máximo termal, afecta particularmente a los pequeños bentónicos de aguas profundas, con un marcado relevo incluso en las formas someras de altas latitudes.

El Paleógeno de plataformas someras de regiones tropicales se caracteriza por el desarrollo de foraminíferos bentónicos grandes de los órdenes Rotaliida y Miliolida, como los nummulites, alveolinas, discociclinas y lepidociclinas. Estos bentónicos grandes, al igual que los planctónicos, alcanzan un máximo de diversidad en el Eoceno Medio, disminuyendo en el Oligoceno (Tappan y Loeblich, 1988). En el Mioceno hay un nuevo máximo de bentónicos calcáreos grandes, para luego declinar. En ese período, tanto las asociaciones bentónicas de profundidad como de aguas someras y las planctónicas, toman un aspecto moderno.

Cada uno de los grandes grupos de foraminíferos tiene su particular historia evolutiva, que se reseña a continuación.

Tradicionalmente se consideró que los foraminíferos aglutinados se habrían originado a partir de los Allogromiida, por un incremento del material aglutinado en la pared orgánica (Tappan y Loeblich, 1988). Los estudios moleculares, en cambio, sugieren que la pared orgánica o aglutinada en los foraminíferos uniloculares son caracteres convergentes, y no una simple progresión de una a otra (Pawlowski *et al*., 2003). Los aglutinados aparecen en el Cámbrico Temprano, aunque recientemente se ha descripto una especie para el Vendiano (Precámbrico cuspidal) del Uruguay (Gaucher y Sprechmann, 1999). Los taxa del Cámbrico tienen conchillas simples globulares o tubulares rectas o enrolladas. El primer género del Cámbrico, *Platysolenites,* es bilocular, con un prolóculo seguido de una segunda cámara tubular (McIlroy *et al*., 2001). Formas verdaderamente multiloculares aparecerían en el Ordovícico. Para el Carbonífero los multiloculares planoespirales están bien representados y aparecen formas multiloculares trocoespirales (Haynes, 1981). Cerca de un tercio de los géneros se extinguen al final del Paleozoico (Tappan y Loeblich, 1988). En el Mesozoico, especialmente a partir del Jurásico, aparecen taxa de gran tamaño, con estructuras internas complejas, cámaras subdivididas, paredes canaliculadas o laberínticas. La mayoría de estos taxa grandes y complejos se extinguen al final del Jurásico o en el Cretácico Medio (Aptiano-Cenomaniano). En el Cretácico continúa la expansión de los aglutinados, destacándose los grandes y cónicos Orbitolinacea, los Ataxophragmiacea y los Verneuilinacea (Haynes, 1981; Tappan y Loeblich, 1988).

La máxima diversidad genérica de los aglutinados fósiles se alcanza en el Cenomaniano, luego declinan y se extinguen en un 25% al final del Cretácico. En el Cenozoico aparecen grupos nuevos, como muchos géneros de los Textulariida. En el Pleistoceno el número de géneros de aglutinados llega solo a cerca de la mitad del nivel del Cenomaniano. Dado que muchos aglutinados tienen paredes pobremente cementadas y pocas chances de preservación, el número de géneros vivientes casi cuadriplica al de fósiles pleistocenos (Tappan y Loeblich, 1988).

Los Fusulinida se habrían desarrollado a partir de los Allogromiida, aunque no se descarta un origen en los aglutinados (Tappan y Loeblich, 1988). Las formas primitivas corresponden a la superfamilia Parathuramminacea, con conchillas uniloculares y pared simple de calcita microgranular. Para el Devónico se desarrollan formas con septos bien definidos y la pared comúnmente posee dos o más capas. La diversidad genérica alcanza un máximo en el Viseano (Mississippiano), con la mayor abundancia de grupos como Tetrataxacea, Endothyracea, Palaeotextulariacea y Archaediscacea (Haynes, 1981). Hacia la parte media del Carbonífero, hay una caída marcada de diversidad que afecta a varias superfamilias, en contraste con el desarrollo de los Fusulinacea (Tappan y Loeblich, 1988).

Las formas primitivas de los Fusulinacea fueron planoespirales y evolutas con un corto eje de enroscamiento, luego pasan a ser involutas, con un eje de enroscamiento más elongado, y la conchilla evoluciona de lenticular a globular, discoidal, fusiforme hasta cilíndrica. Las

tendencias evolutivas de los Fusulinacea incluyen aumento de tamaño, la subdivisión de las cámaras en camaritas por el plegamiento de los septos o por inserción de tabiques, mayor complejidad de la pared, con modificaciones por disolución o depositación secundaria, y el pasaje de un túnel central a numerosos forámenes. En el Pérmico Tardío algunos fusulínidos tienen conchillas extremadamente grandes, o muy complejas estructuras internas, y algunos tienden al desenroscamiento. La superfamilia se desarrolla especialmente en el Pennsylvaniano y el Pérmico, con variaciones en su diversidad y dominancia de distintas familias. Hacia el Pérmico Tardío se da un brusco descenso de diversidad, y los últimos miembros del orden desaparecen con la extinción en masa del límite Pérmico/Triásico (Tappan y Loeblich, 1988).

Los miliólidos aparecen en el Carbonífero Temprano, con conchillas simples; en el Pérmico ya surgen algunas formas grandes, con septos o pilares subdividiendo las cámaras. La diversidad genérica disminuye en un 50% al final del Paleozoico. En el Triásico Tardío de Europa meridional se manifiesta alguna radiación, pero la diversidad declina durante el Jurásico y el Cretácico Temprano. En el Cretácico Tardío, géneros grandes e internamente complejos, de corta duración geológica, alcanzan sucesivos máximos de diversidad. Corresponden a las familias Alveolinidae, subglobulares a fusiformes, los discoidales Meandropsinidae y los ovoides a discoidales Fabulariidae, entre otras. Al término del Cretácico hay una caída de un 50% en la diversidad de los miliólidos, mayormente debida a la extinción de estos grandes taxa especializados (Tappan y Loeblich, 1988).

Después de un período de diversidad baja en el Paleoceno y el Eoceno Temprano, un nuevo máximo se alcanza en el Eoceno Medio, con la aparición de muchas formas pequeñas, y algunos géneros grandes e internamente complejos. La diversidad de los miliólidos grandes permanece baja en el Oligoceno, pero alcanza un máximo en el Mioceno, con nuevos taxa de Alveolinidae, Peneroplidae y Soritidae. Como en otros órdenes, el número de géneros porcelanáceos vivientes es más del doble que para el Pleistoceno, aunque el número de taxa de gran tamaño es mínimamente superior que el del Mioceno (Tappan y Loeblich, 1988).

El orden Spirillinida se conoce desde el Triásico Tardío y alcanza un máximo en número de géneros en el Cretácico Temprano, aunque éste es superado en el Holoceno (Tappan y Loeblich, 1988).

Los Lagenida habrían aparecido en el Carbonífero, con formas no septadas, a partir de los Fusulinida. Son especialmente importantes en el Mesozoico y alcanzan varios máximos de diversidad en el Jurásico y Cretácico (Tappan y Loeblich, 1988). En el Cretácico Tardío declinaron, aunque se diversifican especialmente en el Maastrichtiano, y sufren una merma en el límite Cretácico-Paleógeno (Haynes, 1981). Si bien su declinación prosigue durante el Paleógeno, en las regiones australes mantienen un elevado porcentaje de especies hasta el Eoceno Medio, algunas de ellas de considerable tamaño (*cf.* Malumián, 1990 a). A partir del Eoceno Medio, su participación en las microfaunas es muy pequeña.

Los polimorfináceos aparecen durante el Triásico Tardío y Jurásico, y alcanzan un máximo en el Albiano, aunque muchos desaparecen en esta edad (Tappan y Loeblich, 1988). Si bien nuevos géneros se hallan durante el Paleógeno, pasan a ser constituyentes muy accesorios de las asociaciones, en número de especies y de ejemplares. Los taxa uniloculares surgen en el Jurásico.

El orden Buliminida aparece en el Jurásico Medio, expandiéndose en el Cretácico Tardío, cuando géneros como *Siphogenerinoides*, *Coryphostoma* y *Bolivinoides* son de aplicación bioestratigráfica. En el Paleoceno aparecen los Cassidulinidae y Uvigerinidae, con otra expansión en el Eoceno, cuando aparecen las uvigerinas costuladas, muchas de ellas indicadoras bioestratigráficas. En particular, los Stilostomellacea sufren, junto con otros grupos uniseriales de aguas profundas, una de las últimas extinciones del Fanerozoico en las proximidades del límite Plioceno-Pleistoceno.

Los pequeños Rotaliida aparecen en el Jurásico, con marcada diversificación en el Cretácico Tardío. En el Cenozoico se hacen dominantes entre los bentónicos, con rápida expansión en el Paleoceno y Eoceno, y un nuevo máximo en el Mioceno Temprano.

Los Rotaliida grandes, con complejas paredes, numerosas cámaras, y sistemas de canales y estolones, aparecen y se diversifican en el Cretácico Tardío. La mayoría son de corto rango estratigráfico, con un 80% de extinciones al final del Cretácico, y pocos sobrevivientes en el Paleoceno. Nuevos géneros aparecen en el Paleoceno, y se da una gran radiación en el Eoceno Medio, cuando alcanzan el máximo absoluto, con brusca disminución en el Eoceno Tardío y Oligoceno Temprano. En el Oligoceno Tardío y Mioceno Temprano hay un incremento, seguido con un decrecimiento continuo hasta el Holoceno (Tappan y Loeblich, 1988).

Los foraminíferos planctónicos habrían aparecido en el Jurásico, en el Bajociano (BouDagher-Fadel *et al*., 1997) o en el Toarciano (Hart *et al*., 2003). Su evolución ha sido iterativa y convergente, con la repetición de caracteres morfológicos en grupos sin relación filogenética directa. Casos clásicos son la aparición en distintos períodos de conchillas aplanadas con carena, y otras prácticamente esféricas, de aberturas accesorias, o de cámaras alargadas radialmente. Por otra parte, en su historia se alternan períodos caracterizados por baja diversidad, asociados con morfologías simples, oportunistas, de estrategia *r*, y períodos con asociaciones de alta diversidad, y morfologías complejas, especializadas, de estrategia *k*. Los foraminíferos planctónicos habrían derivado de la familia Oberhauserellidae, del orden bentónico aragonítico Robertinida. En su origen son de morfología simple, globigeriniformes, probablemente aragoníticos, y habrían tenido una distribución tropical y hábito meroplanctónico, con un estadio inicial bentónico y uno adulto planctónico. Para el Cretácico Temprano, se distribuyen ampliamente en bajas y medias latitudes y serían holoplanctónicos. Las morfologías continúan siendo simples, ejemplificadas por el género *Hedbergella*, y la diversidad, baja. En el Aptiano se inicia un período de diversificación y aparecen nuevas morfologías, más complejas, que incluyen carenas, cámaras radialmente elongadas y diversas modificaciones aperturales. La máxima diversidad durante el Cretácico se alcanzó en el Maastrichtiano. Al finalizar el Cretácico se produce una extinción en masa, con la desaparición del 90% de las especies de los foraminíferos planctónicos, relacionada con el impacto meteorítico en la península de Yucatán (México). Solo sobrevivieron unas contadas especies del género triserial *Guembelitria*, de *Hedbergella*, y probablemente una especie del biserial *Heterohelix* (ver Molina, 2004).

En la base del Cenozoico, en el Daniano, dominan especies globigeriniformes, pequeñas, simples en morfología, cosmopolitas. Hacia el Paleoceno Tardío, aumenta la diversidad y aparecen morfologías más complejas que se extienden al Eoceno. En el Eoceno Medio aparecen géneros como *Hantkenina*, con largas espinas tubulares, *Globigerinatheka* con numerosas aberturas, cubiertas por bullas, y *Orbulinoides*, de forma esférica. El desarrollo de esta fauna se extiende hasta el final del Eoceno, donde el límite Eoceno/Oligoceno se establece por la desaparición de las hantkeninas. El Oligoceno es un período de baja diversidad, conteniendo especies globigeriniformes. Con una siguiente radiación en el Mioceno, y la aparición de géneros como *Globigerinoides*, *Orbulina* y *Sphaeroidinella*, las morfologías complejas y de estrategia *k* reaparecen, continuando hasta la actualidad.

Contrariamente a la visión más tradicional que considera a los foraminíferos planctónicos como monofiléticos, las características moleculares sugieren un origen polifilético para los planctónicos modernos, con al menos tres episodios independientes de transiciones bentónico-planctónico. Al menos un representante de Candeinidae se posiciona dentro de la radiación de los bentónicos calcáreos Buliminida y Rotaliida y de los aglutinados multiloculares, lejos del resto de los planctónicos, sugiriendo que los planctónicos microperforados han divergido independientemente de algún linaje bentónico. Los Globorotaliidae podrían también haber derivado de un bentónico, con un origen independiente y posterior a los Globigerinidae (De Vargas *et al*., 1997).

Los Involutinida emergen en el Pérmico, con una gran diversificación en el Triásico Tardío, decrecen en diversidad durante la mayor parte del Jurásico y del Cretácico Temprano y no se conocen como fósiles luego del Cenomaniano. Algunos géneros vivientes asignados a este orden, a causa de su pared aragonítica, pueden en realidad estar vinculados al orden Spirillinida (Tappan y Loeblich, 1988).

Los Robertinida son conocidos desde el Triásico Medio, con pared aragonítica dudosa, y en regiones tropicales. Tras un máximo en el Triásico Tardío, casi se extinguen en el Jurásico Temprano, cuando aparecen las más distribuidas familias de Ceratobuliminidae y Epistominidae. Posterior diversificación en el Jurásico Medio y Tardío, con leve declinación en el Cretácico Tardío, pocos cambios en la diversidad en el Cenozoico y escasos géneros vivientes (Tappan y Loeblich, 1988).

Las formas de agua dulce recientes, en parte identificadas por el análisis molecular, pertenecerían a múltiples linajes dentro de los foraminíferos. Habrían derivado de diferentes poblaciones de especies marinas, en distintas épocas, con repetida colonización de los ambientes de agua dulce, y pérdida de la conchilla como adaptación a esos ambientes. También sería posible que uno o más linajes de foraminíferos marinos tengan un ancestro de agua dulce (Holzmann *et al*., 2003; Pawlowski *et al*., 2003).

BIBLIOGRAFÍA

Alegret, L. 2004. Paleoecología y reconstrucción paleoambiental con microfósiles. En: E. Molina (ed.), *Micropaleontología,* Prensas Universitarias de Zaragoza, Zaragoza. pp. 523-552.

Arenillas, I., Alegret, L., Arz, J., Liesa, C., Meléndez, A., Molina, E., Soria, A., Cedillo-Pardo, E., Grajales-Nishimura, J. y Rosales-Domínguez, C. 2002. Cretaceous-Tertiary boundary planktic foraminiferal mass extinction and biochronology at La Ceiba and Bochil, Mexico, and El Kef, Tunisia. *Geological Society of America, Special Paper* 356: 253-264.

Arz, J.A. y Molina, E. 2002. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía con foraminíferos planctónicos del Campaniense superior y Maastrichtiense de latitudes templadas y subtropicales (España, Francia y Tunicia). *Neues Jahrbuch Geologie Paläontologie Abhandlungen* 224 (2): 161-195.

Bé, A.W.H. 1977. An ecological, zoogeographic and taxonomic review of Recent planktonic Foraminifera. En: A. T. S. Ramsay (ed.), *Oceanic Micropalaeontology* v. 1. Academic Press. pp. 1-100.

Bender, H. 1995. Test structure and classification in agglutinated foraminifera. En: M. A. Kaminski, S. Geroch, y M. A. Gasinski (eds.), *Proceedings of the Fourth International Workshop on Agglutinated Foraminifera*. Grzybowski Foundation Special Publication 3: 7-70.

Berger, W.H. 1979. Stable isotopes Foraminifera. En: *Foraminiferal Ecology and Paleoecology*. SEPM Short Course No. 6: 156-198.

Berggren, W.A. 1992. Neogene planktonic foraminifer magnetobiostratigraphy of the southern Kerguelen Plateau (Sites 747, 748 and 751). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 120: 631-647.

Berggren, W.A., Kent, D.V., Swisher III, C.C. y Aubry, M.P. 1995. A revised Cenozoic Geochronology and chronostratigraphy. *SEPM Society for Sedimentary Geology, Special Publication* 57: 120-212.

Bernhard, J.M. 1986. Characteristic assemblages and morphologies of benthic foraminifera from anoxic, organic-rich deposits: Jurassic through Holocene. *Journal of Foraminiferal Research* 16: 207-215.

Bernhard, J.M. y Reimers, C.E. 1991. Benthic foraminiferal population fluctuations related to anoxia: Santa Barbara Basin. *Biogeochemistry* 15: 127-149.

Bernhard, J.M. y Sen Gupta, B.K. 1999. Foraminifera of oxygen-depleted environments. En: B. K. Sen Gupta (ed.), *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers. pp. 201-216.

Blow, W.H. 1969. Late middle Eocene to Recent planktonic foraminiferal biostratigraphy. 1st *International Conference Planktonic Microfossils*, Geneva 1967, Proc. 1: 199-422.

Bolli, H.M. 1966. Zonation of Cretaceous to Pliocene marine sediments based on planktonic Foraminifera. *Asociación Venezolana Geología, Minería y Petróleo, Bol. Inf.* 9: 3-32.

Bolli, H.M., Beckmann, J-P. y Saunders, J.B. 1994. *Benthic foraminiferal biostratigraphy of the south Caribbean region*. Cambridge University Press. 408pp.

Bolli, H.M., Saunders, J.B. y Perch-Nielsen, K. (eds.) 1985. *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press. 1032 pp.

Boltovskoy, E. 1966. Depth at which foraminifera can survive in sediments. *Contributions from the Cushman Foundation for Foraminiferal Research* 17: 43-45.

BouDagher-Fadel, M.K., Banner, F.T. y Whittaker, J.E. 1997. *The Early Evolutionary History of Planktonic Foraminifera*. British Micropalaeontological Society Publication Series. Chapman and Hall. 269 pp.

Bowser, S.S., Gooday, A.J., Alexander, S.P. y Bernhard, J.M. 1995. Larger agglutinated foraminifera of McMurdo Sound, Antarctica: are *Astrammina rara* and *Notodendrodes antarctikos* allogromiids incognito? *Marine Micropaleontology* 26 (1-4): 75-88.

Caramés, A. y Malumián, N. 2000. Foraminíferos bentónicos del Cenozoico del pozo Estrella x-1, Cuenca del Colorado, plataforma continental argentina. *Ameghiniana* 37 (4): 387-419.

Caramés, A. y Malumián, N. 2006. La familia Rzehakinidae en el Cretácico Superior – Paleógeno de la cuenca Austral y la Plataforma Continental atlántica adyacente. *Ameghiniana* 43 (4):649-668.

Corliss, B.H. 1991. Morphology and microhabitat preferences of benthic foraminifera from the northwest Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology* 17: 195-236.

Corliss, B.H. y Chen, C. 1988. Morphotype patterns of Norwegian Sea deep-sea benthic foraminifera and ecological implications. *Geology* 16: 716-719.

Culver, S. 1993. Foraminifera. En: J. H. Lipps (ed.), *Fossil Prokaryotes and Protists*. Blackwell Scientific Publishers. pp. 203-247.

Deutsch, S. y Lipps, J.H. 1976. Test structure of the foraminifer *Carterina*. *Journal of Paleontology* 50: 312-17.

De Vargas, C., Zaninetti, L., Hilbrecht, H. y Pawlowski, J. 1997. Phylogeny and rates of molecular evolution of planktonic foraminifera: SSU rDNA sequences compared to the fossil record. *Journal of Molecular Evolution* 45: 285-294.

De Vargas, C., Norris, R., Zaninetti, L., Gibb, S.W. y Pawlowski, J. 1999. Molecular evidence of cryptic speciation in planktonic foraminifers and their relation to oceanic provinces. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 2864-2868.

Douglas, R.G. 1979. Benthic Foraminiferal Ecology and Paleoecology: A Review of Concepts and Methods. En: *Foraminiferal Ecology and Paleoecology*. SEPM Short Course No. 6: 21-53.

Douglass, R.C. 1977. The development of fusulinid biostratigraphy. En: E. G. Kaufmann y J. E. Hazel (eds.), *Concepts and Methods of Biostratigraphy*. Dowden, Hutchinson and Ross. pp. 463-481.

Douglass, R.C. y Nestell, M.K. 1976. Late Paleozoic foraminifera from southern Chile. *United States Geological Survey Professional Paper* 858. 49 pp.

Fahrni, J.F. y Pawlowski, J. 1995. Identification of actins in Foraminifera: phylogenetic perspectives. *European Journal of Protistology* 31: 161-166.

Fahrni, J.F., Pawlowski, J., Richardson, S., Debenay, J-P. y Zaninetti, L. 1997. Actin suggests *Miliammina fusca* (Brady) is related to porcellaneous rather than to agglutinated foraminifera. *Micropaleontology* 43 (2): 211-214.

Gaucher, C. y Sprechmann, P. 1999. Upper Vendian skeletal fauna of the Arroyo del Soldado Group, Uruguay. *Beringeria* 23: 55-91.

Gibson, T. y Buzas, M.A. 1973. Species diversity: patterns in modern and Miocene foraminifera of the eastern margin of North America. *Geological Society of America Bulletin* 84: 217-238.

Goldstein, S.T. 1999. Foraminifera: a biological overview. En: B. K. Sen Gupta (ed.), *Modern Foraminifera.* Kluwer Academic Publishers. pp. 37-55.

González R., J.O. y Martínez R., J.I. 1997. El género *Siphogenerinoides* en el Cretáceo Superior del valle superior del Magdalena, Colombia. *Revista Española de Micropaleontología* 29 (3): 5-28.

Gradstein, F.M. y Berggren, W.A. 1981. Flysch-Type agglutinated foraminifera and the Maestrichtian to Paleogene history of the Labrador and North Seas. *Marine Micropaleontology* 6: 211-268.

Grimsdale, T. y Morkhoven, F. 1955. The ratio between pelagic and benthonic foraminifera as a means of estimating depth of deposition of sedimentary rocks. *IV World Petrology Congress, Proceedings*, Sect. I/D Rept. 4: 473-491.

Hallock, P. 1999. Symbiont-bearing Foraminifera. En: B. K. Sen Gupta (ed.), *Modern Foraminifera.* Kluwer Academic Publishers. pp. 123-139.

Hansen, H.J. 1999. Shell construction in Modern Calcareous Foraminifera. En: B. K. Sen Gupta (ed.), *Modern Foraminifera,* Kluwer Academic Publishers. pp. 57-70.

Hansen, H.J. y Grønlund, H. 1977. *Carterina*: its morphology, structure and taxonomic position. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 26: 147-154.

Harloff, J. y Mackensen, A. 1997. Recent benthic foraminiferal associations and ecology of the Scotia Sea and Argentine Basin. *Marine Micropaleontology* 31: 1-29.

Hart, M.B., Hylton, M.D., Oxford, M.J., Price, G.D., Hudson, W. y Smart, C.W. 2003. The search for the origin of the planktic Foraminifera. *Journal of the Geological Society*, London 160: 341-343.

Haynes, J.R. 1981. *Foraminifera*. Mac Millan Publishers Ltd. 433 pp.

Hemleben, Ch., Mühlen, D., Olsson, R.K. y Berggren, W.A. 1991. Surface texture and the first occurrence of spines in planktonic foraminifera from the early Tertiary. *Geologisches Jahrbuch* 128: 117-146.

Holzmann, M., Habura, A., Giles, H., Bowser, S. y Pawlowski, J. 2003. Freshwater Foraminiferans Revealed by Analysis of Environmental DNA Samples. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 50 (2): 135-139.

Jenkins, D.G. 1985. Southern mid-latitude Paleocene to Holocene planktic foraminifera. En: H. M. Bolli, J. B. Saunders y K. Perch-Nielsen (eds.), *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press. pp. 263-282.

Jones, R.S. y Charnock, M.A. 1985. «Morphogroups» of agglutinating foraminifera. Their life positions and feeding habits and potencial applicability in (paleo) ecological studies. *Revue de Paléobiologie* 4: 311-320.

Jorissen, F.J. 1999. Benthic foraminiferal microhabitats below the sediment-water interface. En: B. K. Sen Gupta (ed.), *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers. pp. 161-179.

Kaiho, K. 1994. Benthic foraminiferal dissolved-oxygen index and dissolved-oxygen levels in the modern ocean. *Geology* 22: 719-722.

Kaminski, M.A. 2004. The Year 2000 Classification of the Agglutinated Foraminifera. En: M. Bubík, M. y M.A. Kaminski (eds.), Proceedings of the Sixth International Workshop on Agglutinated Foraminifera. *Grzybowski Foundation Special Publication* 8: 237-255.

Kitazato, H. 1981. Observations of behavior and mode of life of benthic foraminifers in laboratory. *Geoscience Reports of Shizuoka University* 6: 61-71.

Kitazato, H. 1988. Locomotion of some benthic foraminifera in and on sediments. *Journal of Foraminiferal Research* 18: 344-349.

Langer, M.R. 1997. *Evolutionary, Environmental and Economical Significance of Foraminifera.* Habilitationsschrif., Geowissenschaftliche Fakultat Tübingen. 40 pp.

Loeblich, A.R. y Tappan, H. 1964. Sarcodina, Chiefly «Thecamoebians» and Foraminiferida. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part C, v. 1-2. Geological Society of America, Boulder. 900 pp.

Loeblich, A.R. y Tappan, H. 1984. Suprageneric classification of the Foraminiferida (Protozoa). *Micropaleontology* 30 (1): 1-70.

Loeblich, A.R. y Tappan, H. 1987. *Foraminiferal Genera and Their Classification*, v. 1-2. Van Nostrand Reinhold, New York.

Loeblich, A.R. y Tappan, H. 1992. Present status of foraminiferal classification. En: Y. Takayanagi y T. Saito (eds.), *Studies in Benthic Foraminifera*. Proceedings of the Fourth International Symposium on Benthic Foraminifera, Sendai, 1990 (Benthos ´90), Tokai University Press, Tokyo. pp. 93-102.

Maihle, A.R., Malumián, N. y Riccardi, A.C. 1967. Contribución al conocimiento de los foraminíferos del Rocanense de la cuenca de Añelo (Provincia de Neuquén). *Ameghiniana* 5 (1): 21-33.

Malumián, N. 1989. Foraminíferos bentónicos de la localidad tipo de la Formación La Despedida (Eoceno, Isla Grande de Tierra del Fuego). Parte I, Textulariina y Miliolina. *Ameghiniana* 25 (4): 341-356.

Malumián, N. 1990 a. Foraminíferos bentónicos de la localidad tipo de la Formación La Despedida (Eoceno, Isla Grande de Tierra del Fuego). Parte II, Nodosariacea, Buliminacea, Elphidiidae y rotálidos tuberculados. *Ameghiniana* 27 (3-4): 343-363.

Malumián, N. 1990 b. Foraminíferos de la Formación Man Aike (Eoceno, sureste del Lago Cardiel), Provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 45 (3-4): 365-385.

Malumián, N. 1994. Foraminíferos nuevos o característicos del Eoceno medio de cuenca Austral: Significado paleozoogeográfico. *Ameghiniana* 31 (2): 139-151.

Malumián, N. y Caramés, A. 1989. Foraminíferos uniloculares de ornamentación no reticulada (Eoceno-Oligoceno), Tierra del Fuego, Argentina. *Ameghiniana* 26 (3-4): 103-137.

Malumián, N. y Masiuk, V. 1971. El género *Cribrorotalia* Hornibrook 1961 (Fam. Elphidiidae) en la Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 3: 293-300.

Malumián, N. y Masiuk, V. 1975. Foraminíferos de la Formación Pampa Rincón (Cretácico Inferior), Tierra del Fuego, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 7 (3): 579-600.

Malumián, N. y Masiuk, V. 1976 a. Foraminíferos de la Formación Cabeza de León (Cretácico Superior, Tierra del Fuego, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 31 (3): 180-202.

Malumián, N. y Masiuk, V. 1976 b. Foraminíferos característicos de las Formaciones Nueva Argentina y Arroyo Alfa, Cretácico inferior, Tierra del Fuego, Argentina. *VI Congreso Geológico Argentino, Actas* I: 393-411.

Malumián, N. y Náñez, C. 1983. Foraminíferos de ambiente anóxico de la Formación Río Mayer (Cretácico Inferior), Provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana* 20 (3-4): 367-393.

Malumián, N. y Náñez, C. 1990. Foraminíferos aglutinados del Cretácico Superior de cuenca Austral (Provincia de Santa Cruz), Argentina. En: W. Volkheimer (ed.), *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur, 2*. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico, Mendoza 1990. pp. 497-551.

Malumián, N. y Náñez, C. 1998. El género *Transversigerina* y la edad de la transgresión patagoniana. *X Congreso Latinoamericano de Geología y 6º Congreso Nacional de Geología Económica, Actas* 1: 285-290.

Malumián, N. y Náñez, C. 2002. Foraminíferos de la transgresión maastrichtiana en la Provincia de Santa Cruz, República Argentina. *XV Congreso Geológico Argentino*, Actas 1: 518-523.

Malumián, N., López Cabrera, M.I., Náñez, C. y Olivero, E.O. Bioerosion patterns in Cretaceous-Cenozoic benthic foraminiferal tests from Patagonia and Tierra del Fuego Island, Argentina. *SEPM Special Publication*, Ichnia volume. En prensa.

McIlroy, D., Green, O.R. y Brasier, M.D. 2001. Palaeobiology and evolution of the earliest agglutinated Foraminifera: *Platysolenites*, *Spirosolenites* and related forms. *Lethaia* 34 (1): 13-29.

Molina, E. 2004. Foraminíferos planctónicos: Globigerinina. En: E. Molina (ed.), *Micropaleontología*. Prensas Universitarias de Zaragoza. pp. 127-158.

Molina, E., Arenillas, I. y Pardo, A. 1999. High resolution planktic foraminiferal biostratigraphy and correlation across the Palaeocene/Eocene boundary in the Tethys. *Bulletin Société géologique de France* 170 (4): 521-530.

Murray, J.W. 1973. *Distribution and Ecology of Living Benthic Foraminiferids*. Heinemann, London. 288pp.

Murray, J.W. 1976. A method of determining proximity of marginal seas to an ocean. *Marine Geology* 22: 103-119.

Murray, J.W. 1991. *Ecology and Palaeoecology of Benthic Foraminifera*. Longman Scientific & Technical. 397 pp.

Murray, J.W. y Hawkins, A.B. 1976. Sediment transport in the Severn Estuary during the past 8000-9000 years. *Journal of the Geological Society London* 132: 385-398.

Náñez, C. y Concheyro, A. 1997. Límite Cretácico-Paleógeno. En: A. Ardolino y M. Franchi (eds.), Geología y Recursos Minerales del Departamento Añelo. Provincia del Neuquén. República Argentina. *Dirección Nacional del Servicio Geológico, Anales* 33 y *Dirección Provincial de Minería, Boletín* 3: 129-149.

Orokos, D.D., Bowser, S.S. y Travis, J.L. 1997. Reactivation of cell surface transport in *Reticulomyxa*. *Cell Motility and the Cytoskeleton* 37: 139-148.

Pawlowski, J., Bolivar, I., Fahrni, J., Cavalier-Smith, T. y Gouy, M. 1996. Early origin of foraminifera suggested by SSU rRNA gene sequences. *Molecular Biology and Evolution* 13: 445-450.

Pawlowski, J., Bolivar, I., Fahrni, J., De Vargas, C. y Bowser, S.S. 1999. Molecular evidence that *Reticulomyxa filosa* is a freshwater naked foraminifer. *The Journal of Eukaryotic Microbiology* 46: 612-617.

Pawlowski, J., Holzmann, M., Berney, C., Fahrni, J., Gooday, A.J., Cedhagen, T., Habura, A. y Bowser, S.S. 2003. The evolution of early Foraminifera. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 100 (20): 11494-11498.

Robaszynski, F., Caron, M., González Donoso, J.M., Wonders, A.A.H. (eds.) and the European Working Group on Planktonic Foraminifera. 1984. Atlas of Late Cretaceous Globotruncanids. *Revue de Micropaléontologie* 26 (3-4): 1-305.

Rohling, E.J. y Cooke, S. 1999. Stable oxygen and carbon isotopes in foraminiferal carbonate shells. En: B. K. Sen Gupta (ed.), *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers. pp. 239-258.

Ross, C.A. 1979. Ecology of large, shallow-water, tropical Foraminifera. En: *Foraminiferal Ecology and Paleoecology*. SEPM Short Course 6: 54-61.

Ross, A. 1982. Paleozoic Foraminifera. Fusulinids. En: M. A. Buzas y B. K. Sen Gupta (eds.), *Foraminifera: Notes for a short Course*, University of Tennessee, Nueva Orleans. pp 163-176.

Scott, R.W. 1976. Trophic Classification of Benthic Communities. En: R. W. Scott y R. R. West (eds.), *Structure and Classification of Paleocommunities*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. pp. 29-66.

Sen Gupta, B.K. 1999. Systematics of Modern Foraminifera. En: B. K. Sen Gupta (ed.), *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers. pp. 7-36.

Severin, K.P. y Lipps, J.H. 1989. The weight-volume relationship of the test of *Alveolinella quoyi*: implications for the taphonomy of large fusiform foraminifera. *Lethaia* 22: 1-12.

Simeoni, M. 1985. Foraminíferos del Cretácico Inferior en los niveles basales de la Formación Agrio; perfil El Marucho, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 21 (2-4): 285-293.

Sliter, W.V. 1971. Predation on benthic foraminifers. *Journal of Foraminiferal Research* 1: 20-29.

Sliter, W.V. 1975. Foraminiferal Life and Residue Assemblages from Cretaceous Slope Deposits. *Geological Society of America Bulletin* 86: 897-906.

Slobodkin, L.B. y Sanders, H.L. 1969. On the contribution of environmental predictability to species diversity. En: G. M. Woodwell y H. H. Smith (eds.), Diversity and stability in ecological systems. *Brookhaven Symp. Biol.* 22: 82-95.

Smith, F.D. 1955. Planktonic Foraminifera as indicators of depositional environment. *Micropaleontology* 1 (2): 147-151.

Stainforth, R.M., Lamb, J. L., Luterbacher, H., Beard, J.H. y Jeffords, R. M. 1975. Cenozoic Planktonic Foraminiferal Zonation and characteristics of index forms. *The University of Kansas, Paleontological Contributions, Article 62*: 1-425.

Tappan, H. y Loeblich, A.R., jr. 1982. Granuloreticulosa. En: S. P. Parker (ed.), *Synopsis and Classification of Living Organisms*, vol. 1. McGraw-Hill Book Company. pp. 527-552.

Tappan, H. y Loeblich, A.R., jr. 1988. Foraminiferal evolution, diversification, and extinction. *Journal of Paleontology* 62 (5): 695-714.

Thompson, M.L. 1964. Fusulinacea. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. C, Protista 2*. The Geological Society of America y University of Kansas Press. Kansas. pp. 358-436.

Todd, R. y Kniker, H.T. 1952. An Eocene foraminiferal fauna from the Agua Fresca shale of Magallanes province, southernmost Chile. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication* 1: 1-28.

Zapata M., J. y Olivares, J. 2000. Biodiversidad y zoogeografía de los foraminíferos bentónicos de la isla de Pascua (27º10´S, 109º20´W), Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 71: 53-57.

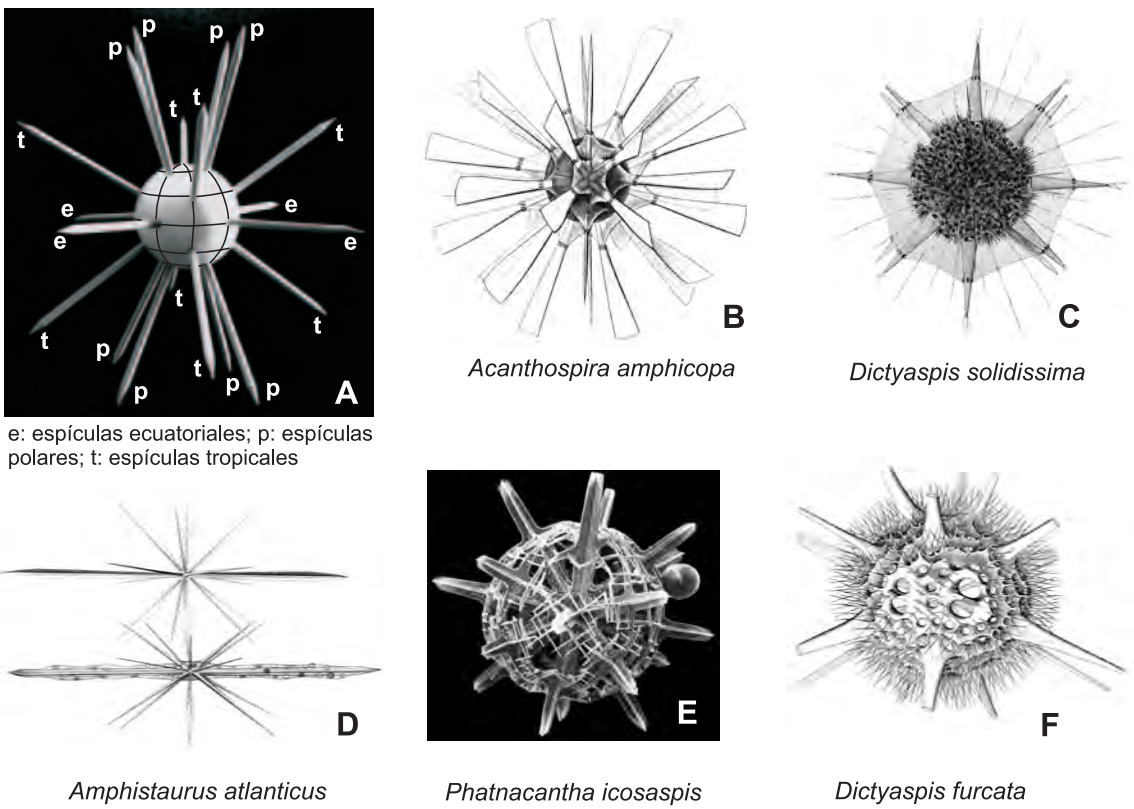
5 RADIOLARIA

Demetrio **Boltovskoy**
Ignacio **Pujana**

INTRODUCCIÓN

Los radiolarios son protistas exclusivamente planctónicos y marinos. La gran mayoría de las especies son solitarias y poseen un **endoesqueleto** de sílice, aunque también hay formas coloniales y sin esqueleto.

Inicialmente se incluía entre los radiolarios a los acantarios (**Acantharia**), protistas también marinos y planctónicos con varios puntos de similitud: la forma de vida y modo de alimentación (**microfágicos**), el aspecto general del cuerpo (esféricos, oblongos o discoidales), el tamaño (0,05 a 5 mm), la posesión de **endoplasma** (dentro de la **cápsula central**) y **ectoplasma** (fuera de aquélla), y en particular los **axopodios**. Una característica distintiva de los acantarios es que en todas las especies el esqueleto está basado en un esquema de 20 espículas radiales (o 10 diametrales), dispuestas según un patrón único denominado Ley de Müller (Müller, 1859) (Figura **5**. 1). Sin embargo, el esqueleto de los acantarios no es de sílice, sino de sulfato de estroncio (altamente soluble en agua de mar), motivo por el cual ya en 1926 Schewiakoff separó a los Acantharia de los ra-



e: espículas ecuatoriales; p: espículas polares; t: espículas tropicales

Figura 5. 1. Esquema de la disposición y nomenclatura de las 20 espículas radiales en Acantharia (A), e ilustraciones de algunas especies del grupo. B, C y D (figura inferior) representan individuos con citoplasma; E (fotografía con microscopio electrónico de barrido) y F (dibujo) son esquemas del esqueleto desprovisto de citoplasma (A, E, de Bernstein *et al*., 1999; B, F, de Haeckel, 1887; C, de Schewiakoff, 1926; D, de Popofsky, 1904).

diolarios. Actualmente, la tendencia es reunir bajo el nombre de Radiolaria solamente a Polycystina y Phaeodaria (aunque es probable que esta clasificación también sea filogenéticamente incorrecta, ver Evolución). Debido a características del esqueleto, solamente los primeros se preservan bien en los sedimentos, tienen importancia paleontológica y fueron intensamente estudiados, motivo por el cual en el presente capítulo se hará especial hincapié en los Polycystina.

HISTORIA

Entre 1850 y 1900, Ehrenberg, Müller, Hertwig, Popofsky, y especialmente Haeckel describieron miles de especies y propusieron los primeros esquemas de clasificación de los radiolarios. La monografía de Haeckel del año 1887, publicada en la serie basada sobre los materiales de la expedición oceanográfica inglesa en la corbeta HMS Challenger, es un clásico que aún hoy está vigente. Luego de un período de escasa actividad, en los años 1950 se renovó el interés en estos protistas, fomentado por varios trabajos pioneros que demostraron su utilidad para fines estratigráficos. En virtud de esta aplicación, la investigación de los Polycystina ha estado tradicionalmente en manos de los paleontólogos y geólogos; las contribuciones de índole biológica representan menos del 10% del total de las publicaciones sobre el grupo. Al año 2003, el directorio de especialistas en radiolarios incluye unos 160 nombres, pero la actividad científica de más de la mitad de éstos es muy moderada. El total de trabajos publicados sobre radiolarios asciende, estimativamente, a 3500-4000. De estos más del 50% son sobre materiales del Cenozoico, 30-35% del Mesozoico, y aproximadamente 10% del Paleozoico. Sin embargo, el interés en las faunas más antiguas, escaso hasta hace algunas décadas, ha ido en franco aumento en los últimos años.

ESTUDIOS EN LA ARGENTINA

Los primeros registros de radiolarios fósiles en la Argentina corresponden a Richter (1925) y Kranck (1933), y provienen de radiolaritas mesozoicas de Tierra del Fuego.

Cincuenta años más tarde, estudios micropaleontológicos realizados en la cuenca Neuquina por Musacchio (1979) citan por primera vez la presencia de radiolarios en secuencias marinas mesozoicas para el ámbito andino sudamericano. Estos depósitos fueron más tarde investigados por Pujana, quien documentó las asociaciones de radiolarios de la Formación Vaca Muerta, con énfasis en algunas familias de importancia bioestratigráfica (Pantanellidae: Pujana, 1991; Parvicingulidae: Pujana, 1989; y Vallupininae, una subfamilia de interés biostratigráfico: Pujana, 1988, 1995, 1996 b). Radiolarios del Jurásico Medio del perfil clásico Chacay Melehue fueron descriptos por Pujana en 1993. Posteriormente, el estudio de los radiolarios mesozoicos se extendió al Jurásico Inferior, Medio y Superior con secciones muestreadas en toda la cuenca Neuquina; parte de estos resultados fueron incluidos en una disertación doctoral (Pujana, 1997), que incluye datos acerca de radiolarios del Pliensbachiano y Toarciano de las Formaciones Sierra Chacaico y Los Molles (Pujana, 1996 a). El resultado de estos estudios permite establecer catorce asociaciones preliminares para el Mesozoico de la cuenca Neuquina: cuatro para el Jurásico Inferior alto, seis para el Jurásico Medio y cuatro para el Jurásico Superior-Cretácico Inferior. Estas unidades informales están siendo refinadas y prometen ser una herramienta importante en secuencias sedimentarias con escaso contenido en macrofósiles (Pujana, 1997).

Coco (1982) y Alperín (1987) analizaron las asociaciones (Mioceno-Holoceno y Cuaternario, respectivamente) de testigos ubicados en aguas frías del Atlántico sur, mientras que Jannou y Olivero (2001) mencionaron algunos radiolarios bien preservados del Paleógeno de Tierra del Fuego. El estudio de formas paleozoicas sigue siendo todavía un campo totalmente virgen.

Boltovskoy y Riedel (1980) estudiaron los radiolarios en muestras de plancton colectadas frente a las costas argentinas describiendo alrededor de un centenar de especies. Boltovskoy (1981) compiló toda la información disponible hasta ese momento sumarizando los registros de 172 especies de Polycystina citadas para el Atlántico sudoccidental. Más tarde, el mismo autor produjo o colaboró en nuevas revisiones y actualizaciones del inventario y la distribución de los radiolarios Polycystina (Boltovskoy, 1998, 1999) y Phaeodaria (Kling y Boltovskoy, 1999), así como de los Acantharia (Bernstein *et al*., 1999), en el Atlántico sur (desde las costas africanas hasta las sudamericanas, y desde el ecuador hasta la Antártida).

Varios especialistas extranjeros realizaron aportes muy significativos al conocimiento de los radiolarios del Atlántico sudoccidental. Hays, Lozano y Morley, entre otros, utilizaron a estos protistas para estudios paleoceanográ-

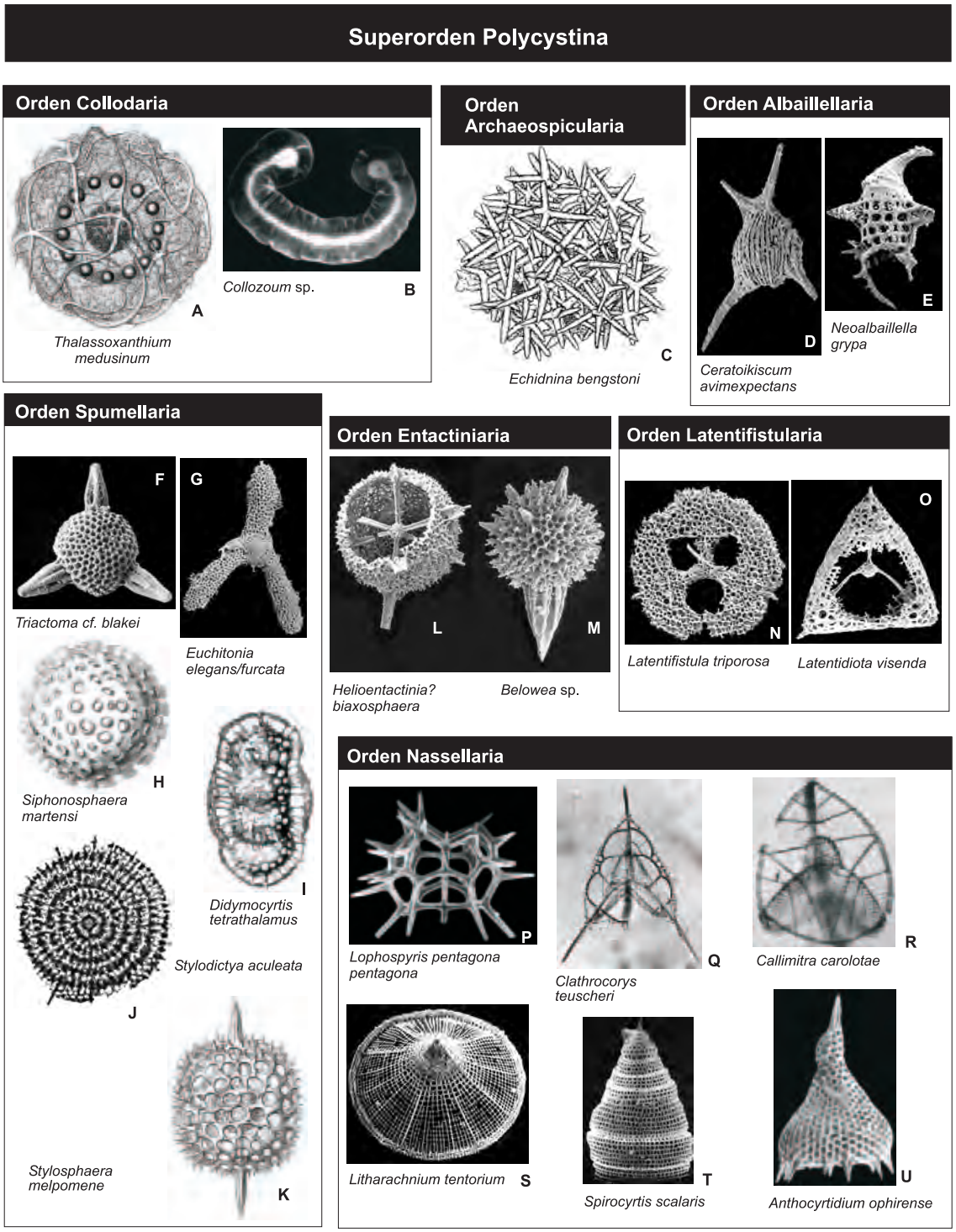


Figura 5. 2. Ejemplos de morfotipos incluidos en los diferentes órdenes del superorden Polycystina (A, H, K, de Haeckel 1887; I, de Popofsky 1913; P, de Goll 1972); B, de Swanberg 1979; T, de Matsuoka 1993; S, de Paverd 1995; G, J, Q, R, U, de Boltovskoy 1999; C, D, E, F, L-O, de De Wever *et al.* 2001).

ficos y/o estratigráficos en el área, incluyendo el Océano Austral, algunos sumamente detallados (Hays, 1965, 1967; Hays y Opdyke, 1967; Lozano y Hays, 1976; Morley, 1977; Weaver, 1983; Grinstead, 1984; Ciesielski y Grinstead, 1986). Para el Mesozoico del Sector Antártico Argentino Holdsworth y Nell (1992) fueron los primeros en describir una fauna jurásica. Posteriormente, Kiessling describió una excelente fauna de radiolarios del Tithoniano de la For-

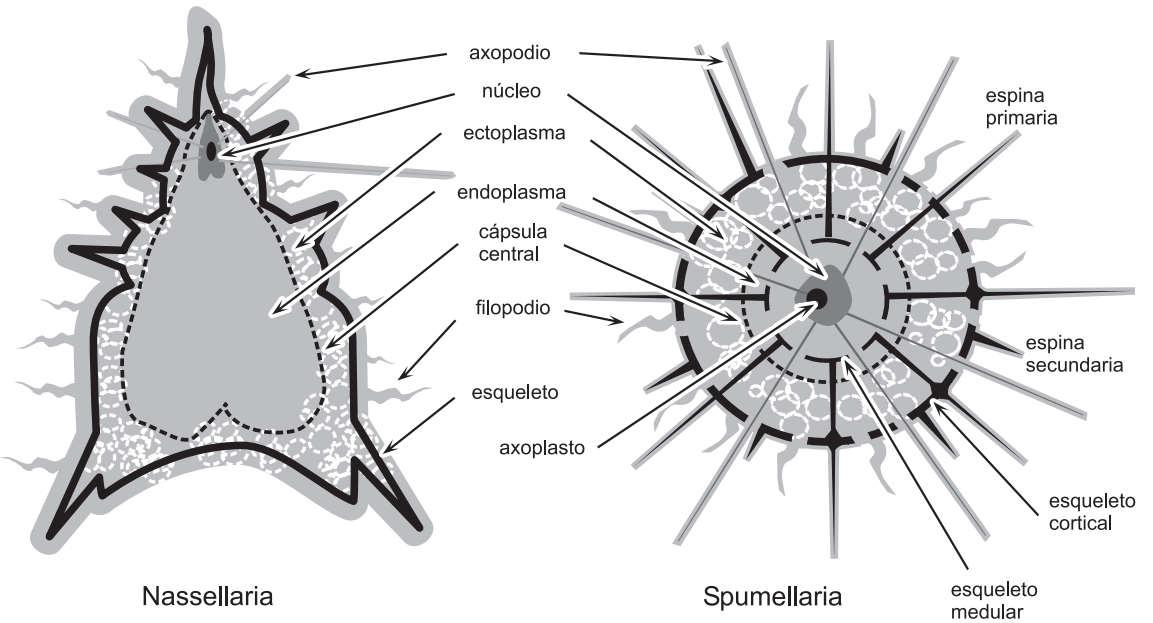


Figura 5. 3. Rasgos principales de la morfología celular de los dos órdenes recientes de Polycystina más importantes. Las líneas negras gruesas indican los componentes esqueletarios (sílice), la línea interrumpida indica la cápsula central.

mación Ameghino en la Península Antártica descubierta por Scasso (Kiessling y Scasso 1996; Kiessling, 1999, 2002). Goll y Bjørklund (1974) produjeron un detallado informe de la distribución cuantitativa de esqueletos de radiolarios en el Atlántico sur, incluyendo mapas con las frecuencias relativas de 7 especies representativas del grupo.

FUENTES DE INFORMACIÓN

Existen varias reseñas globales sobre diferentes aspectos del conocimiento de los radiolarios en general y de Polycystina en particular. Los aspectos biológicos, taxonómicos, ecológicos y distributivos de la fauna actual fueron sumarizados por Hollande y Enjumet, 1960; Strelkov y Reshetnjak, 1971; Boltovskoy, 1981, 1998, 1999; Anderson, 1983; Caron y Swanberg, 1990; Kling y Boltovskoy, 1999; Anderson *et al*., 2002). Petrushevskaya (1967, 1971, 1981, 1986) produjo varios estudios monográficos cubriendo la taxonomía, distribución y estratigrafía de los radiolarios, principalmente del Cenozoico. El trabajo de Kling (1978) es una excelente fuente de consulta y referencia general sobre los radiolarios. Una reseña muy detallada de la taxonomía y bioestratigrafía del grupo es la de De Wever *et al*. (2001). Todas las especies descriptas hasta 1930 están incluidas en el catálogo de Riedel y Foreman (1995), mientras que la sistemática de las formas del Holoceno se basa, en gran medida, en el trabajo monográfico de Nigrini y Moore (1979). La estratigrafía del Cenozoico fue detalladamente compilada por Sanfilippo *et al*. (1985).

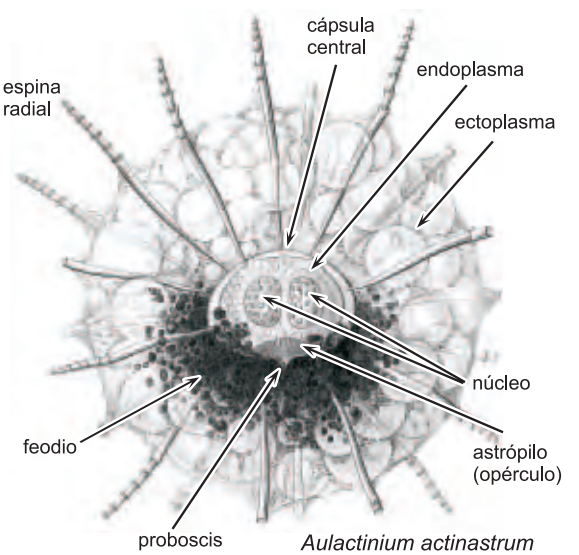


Figura 5. 4. Rasgos principales de la morfología celular de Phaeodaria (de Haeckel, 1887).

Una fuente de información importante para los estudiosos del grupo es el portal de Internet http://www.radiolaria.org/, con datos sobre taxonomia, distribución, estratigrafía, biología, etc.

BIOLOGÍA

ANATOMÍA DE LA CÉLULA

El tamaño de la célula de los radiolarios oscila entre unos 30 y 300 μm, aunque algunas formas coloniales pueden llegar a más de 3 m de largo (Figura **5**. 2 B). Característica y exclusiva de este grupo es la **cápsula central**, una membrana proteica perforada, frecuentemente de color vivo, que separa el ectoplasma (o citoplasma extracapsular, también llamado **calymma**), muy esponjoso y vacuolado, del **endoplasma** (o citoplasma intracapsular), más denso (Figura **5**. 3). La forma de esta membrana sigue en líneas generales a la forma general del cuerpo, de manera que es esferoidal en Spumellaria, y piriforme o elongada en Nassellaria (Figura **5**. 3). El endoplasma contiene la mayoría de las organelas (núcleo, mitocondrias, Golgi, etc.), mientras que en el ectoplasma se ubican las vacuolas (digestivas y otras) y, cuando las hay, las algas simbióticas. De la superficie del ectoplasma parten los **seudopodios**, extensiones del citoplasma que la célula utiliza principalmente para obtener alimento. Dichos seudopodios pueden ser finos y muy lábiles, los **filopodios**, o más gruesos y provistos de un eje central o **axonema**, los **axopodios** (Figura **5**. 3).

En Phaeodaria (también llamados **Tripylea**) el ectoplasma, y a veces también el endoplasma, alberga el **feodio**, una sustancia granular de color amarillento, verde o pardo que probablemente represente los productos de desecho de la célula (Figura **5**. 4).

REPRODUCCIÓN Y LONGEVIDAD

En algunas de las muy pocas especies de radiolarios que se han logrado mantener vivas en el laboratorio se ha observado la producción de cuerpos flagelados; sin embargo, no se sabe aún si éstos representan gametas móviles o propágulos asexuales. También se ha visto fisión binaria de la cápsula central y gemación, sobre todo en formas coloniales (Anderson, 1983). La longevidad de estos protistas se estima en un par de semanas a algo más de un mes, pero dichos datos están basados en evidencias indirectas (Anderson 1983; Caron y Swanberg, 1990).

ALIMENTACIÓN

Los radiolarios se alimentan de partículas de materia orgánica suspendidas en el agua, que capturan con sus redes de seudopodios. Estas partículas pueden ser detritos, bacterias, algas, otros protistas, zooplánctеres metazoos (apendicularias, copépodos, etc.). Muchas especies de Polycystina (pero no los Phaeodaria) alojan en su ectoplasma células de algas simbióticas, normalmente la dinofícea *Scrippsiella nutricula* (Gast y Caron, 2001). Estas algas utilizan los productos de desecho del metabolismo del radiolario para su fotosíntesis y probablemente no sean digeridas por el huésped, a menos que la abundancia de alimento en el medio decrezca drásticamente (Anderson, 1983).

MORFOLOGÍA ESQUELETARIA

Si bien hay algunos radiolarios que carecen de esqueleto (Figura **5**. 2 B), y otros en los que éste solo está representado por algunas espículas aisladas en el citoplasma (Figura **5**. 5 B), la mayoría de las especies tienen un esqueleto más o menos complejo formado por barras, espinas y placas perforadas. El mismo es de sílice amorfa pura (SiO_2 nH_2O), y está inmerso en el citoplasma por lo que es un **endoesqueleto**. En Phaeodaria el esqueleto retiene una matriz de naturaleza orgánica pobremente estudiada, de manera que sus restos muy raramente se preservan en los sedimentos. En Polycystina, en cambio, carece de esta matriz orgánica y, por ende, su preservación en los sedimentos llega a ser excelente.

La simetría del esqueleto puede ser de tipo esférico o una derivada de ésta (la mayoría de los Spumellaria y Phaeodaria). En este caso se hallarían esferas concéntricas (intra y extracapsulares), discos biconvexos, placas cuadrangulares o trirradiadas, etc. (Figuras **5**. 6 A-I, y 5 B-G, I). Alternativamente, puede desarrollarse una simetría axial, como en los Nassellaria, con uno o más segmentos o cámaras dispuestos a lo largo de un eje. En el extremo proximal, que es donde comienza el crecimiento, está el primero de estos segmentos, o **céfalo**, luego le sigue el **tórax** (segundo segmento), el **abdomen** (tercero), y finalmente los **posabdominales** (Figuras **5**. 6 M-R, y 2 P-U). El último segmento generalmente está abierto distalmente mediante una **abertura** o **boca**. Dependiendo de sus características, las superficies esqueletarias pueden tener aspecto esponjoso (Figura **5**. 6 D, F, G), o enrejado (Figuras **5**. 2 F, T, U, y 6 A, E).

Dado que la identificación de los radiolarios está basada casi exclusivamente sobre sus esqueletos (ver Sistemática), la importancia de éstos para la taxonomía es crucial. En este sen-

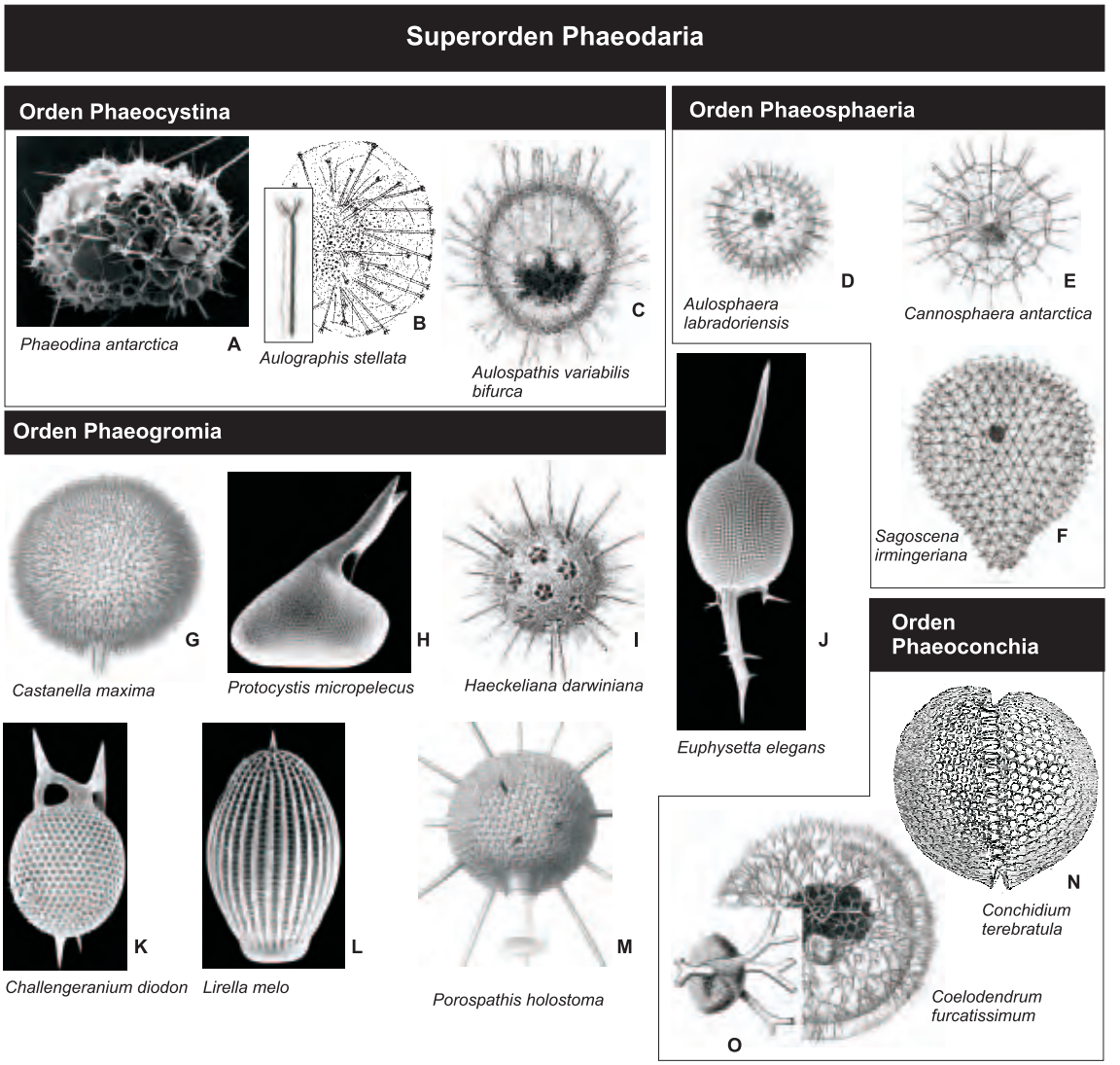


Figura 5. 5. Ejemplos de morfotipos incluidos en los órdenes del superorden Phaeodaria. (C, E, I, N, O, de Haeckel 1887; D, F, de Haecker 1908; B, de Haecker 1908 y Reshetnjak 1966; G, de Schmidt 1908; M, de Borgert 1910; A, H, J, K, L de Boltovskoy 1999, cortesía de M. Gowing).

tido es fundamental la correcta interpretación tanto de los estadios juveniles, como de las sucesivas etapas de disolución *postmortem*. Por ejemplo, el esqueleto de un radiolario con 4 esferas concéntricas pasa a través de una serie de estadios de crecimiento antes de llegar a la etapa adulta, comenzando por la pequeña esfera interna y terminando con el ejemplar completo de 4 cámaras. Luego de la muerte del animal, dicho esqueleto cae al fondo marino donde comienza a disolverse lentamente. Este proceso es centrífugo, porque las esferas internas son más delicadas que las de afuera. Así, tanto en el plancton como en los sedimentos hay representantes de esta especie con una sola esfera pequeña (la primera interna), dos esferas internas, tres internas, cuatro esferas (secuencias de crecimiento), y también ejemplares con tres esferas externas, dos externas y, finalmente, una sola esfera externa (secuencia de disolución; Figura **5**. 7). Dado que la cantidad y disposición de esferas es uno de los criterios taxonómicos de importancia, el investigador inexperto puede identificar varias «especies» diferentes en este conjunto de esqueletos inmaduros o parcialmente disueltos. El problema es especialmente agudo en el caso de los materiales del plancton, ya que en las asociaciones fósiles la presencia de estadios juveniles suele ser escasa.

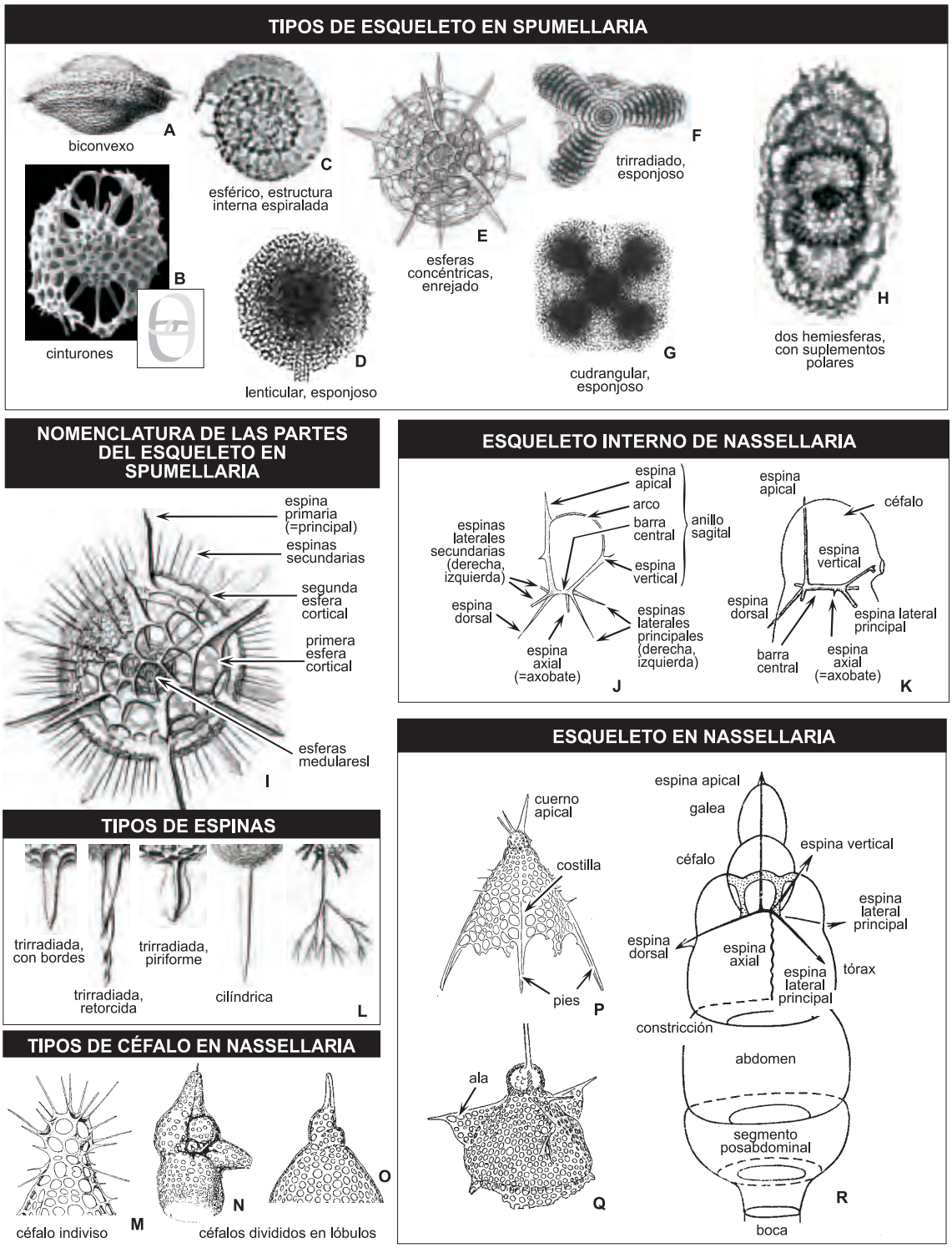


Figura 5.6. Nomenclatura general de las partes del esqueleto en Spumellaria y Nassellaria (A, E, I, L, de Haeckel 1887; K, de Riedel 1958; F, de Nigrini y Moore 1979; M, N, O, P, Q, de Petrushevskaya 1971; J, R, de Petrushevskaya 1981; C, de Boltovskoy *et al.* 1983; B, D, G, J de Boltovskoy 1999).

SISTEMÁTICA

Uno de los primeros esquemas generales de la clasificación de los radiolarios fue el producido por Haeckel (1862, 1887). En su monografía de 1887 este autor describió más de 3000 especies, cerca del 70% de ellas nuevas para la ciencia, motivo por el cual esta obra sigue siendo de consulta obligada. Sin embargo, con el tiempo se hizo evidente que el esquema propuesto por Haeckel es artificial, no respeta las relaciones filogenéticas, y las divisiones frecuentemente están basadas sobre caracteres con valor taxonómico dudoso o sin él. Campbell (1954) intentó mejorar el esquema de Haeckel, pero la aplicación mecánica e indiscriminada de algunas reglas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, así como los objetables criterios del autor, hicieron que este trabajo empeorara sensiblemente el estado de cosas (varios investigadores intentaron, sin éxito, que el trabajo de Campbell fuera incluido en el Indice Oficial de Trabajos Rechazados en Zoología).

En los años subsiguientes fueron tomando cuerpo dos corrientes de trabajo diferentes en Polycystina: una ampliamente mayoritaria de orientación geológica-paleontológica, que basó sus esquemas de clasificación sobre características del esqueleto fosilizable solamente, a veces haciendo uso de evidencias evolutivas obtenidas del registro fósil (Riedel, 1967, 1971; Petrushevskaya, 1971; Riedel y Sanfilippo, 1977; Dumitrica, 1988, 1989), y otra restringida a algunos de los muy pocos especialistas con formación biológica que se ocuparon del grupo, que propuso esquemas basados sobre detalles estructurales de la célula viva, en particular del **complejo núcleoaxopodial** (Hollande y Enjumet, 1960; Cachon y Cachon, 1972; Petrushevskaya *et al*., 1976). En parte por la amplia dominancia de especialistas con intereses geológicos y paleontológicos, y en parte porque las características citológicas terminan siendo de poca utilidad cuando se trata de identificar materiales fósiles, es que fracasaron los intentos por imponer un esquema taxonómico donde tuvieran importancia estructuras ajenas al esqueleto. En consecuencia, prácticamente todos los sistemas clasificatorios de Polycystina actualmente en uso se basan exclusivamente en el esqueleto.

Otro de los problemas surgidos en la taxonomía de este grupo fue la coexistencia de esquemas independientes para taxones paleozoicos, mesozoicos y cenozoicos, principalmente debido a la falta de interacción entre los especialistas correspondientes. De Wever *et al*. (2001) y Afanasieva y Amon (2003) produjeron algunos de los muy pocos intentos por integrar estos bloques aislados en un esquema único; el de De Wever *et al*. (2001) incluye 7 órdenes, 13 superfamilias, 131 familias, 32 subfamilas y 834 géneros.

Es importante destacar que los problemas asociados a la ignorancia de los efectos del desarrollo ontogenético, la disolución selectiva (Figura **5**. 7), y la variabilidad intraespecífica son responsables de que la taxonomía de los radiolarios esté plagada de sinónimos y nombres inválidos, en particular en Polycystina. En efecto, si bien hay varios miles (probablemente más de 5000) de especies recientes formalmente erigidas, el consenso entre los especialistas es que los océanos actuales están habitados por unas 400 a 600 especies de Polycystina. De éstas, a su vez, no más de unas 150 están adecuadamente definidas y su identidad es suficientemente firme como para que puedan ser identificadas sin cabildeos mediante el nombre binario solo, sin necesidad de recurrir a la ilustración. Las demás son generalmente ignoradas en los trabajos, o identificadas bajo nombres diferentes y con límites morfotípicos disímiles por parte de los distintos especialistas.

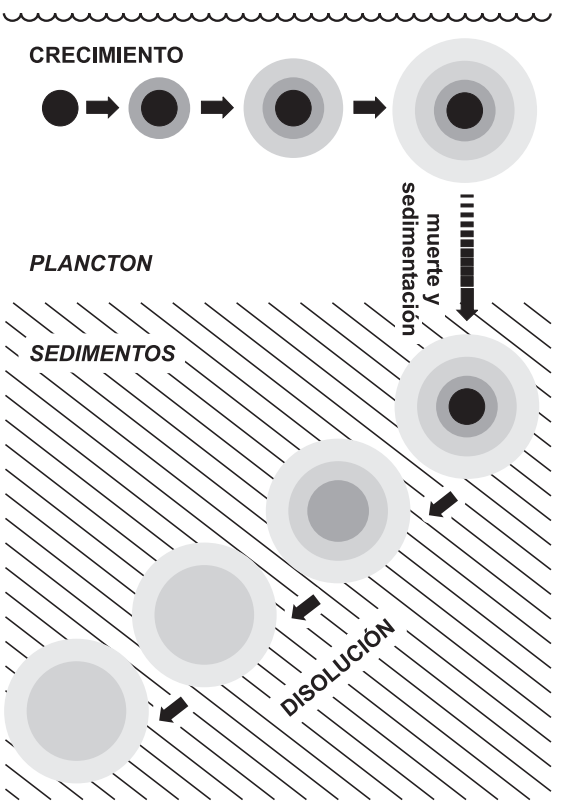


Figura 5. 7. Estadios de crecimiento y de disolución de un Spumellaria con 4 esferas concéntricas.

A diferencia de los Polycystina, los Phaeodaria muy raramente se preservan como fósiles; en consecuencia, el interés en este grupo ha sido históricamente muy inferior. Del total de unos 4000 trabajos publicados sobre radiolarios, más del 95% corresponde a Polycystina. En parte por esta menor actividad, la taxonomía de dicho grupo es más estable y menos controvertida (aunque no necesariamente mejor elaborada) y el sistema original de Haeckel (1887) se ha mantenido con pocas variaciones hasta el día de hoy.

El esquema de clasificación que se reproduce a continuación (Cuadro **5**. 1) está parcialmente basado sobre Riedel (1967, 1971) y Anderson *et al*. (2002) para las formas recientes, y sobre De Wever *et al*. (2001), para los representantes fósiles. Hay que destacar que este sistema, si bien es actualmente el de más amplia aceptación entre los paleontólogos, probablemente diste mucho de ser correcto, aun en sus rasgos más generales. Por ejemplo, evidencias moleculares recientes sugieren que Polycystina y Phaeodaria no son monofiléticos: Polycystina y Acantharia formarían una rama evolutiva, mientras que Phaeodaria divergen de los anteriores y deberían ser incluídos en otro phylum muy heterogéneo de creación reciente: **Cercozoa** (Figura **5**. 17). Los caracteres diagnósticos incluidos en esta brevísima reseña solamente tienen carácter ilustrativo y no reemplazan a las definiciones detalladas requeridas para una correcta identificación.

Cuadro 5. 1. Sistemática de la Subclase Radiolaria.

Reino Protista Phylum Sarcodina	
Clase Actinopoda	
Subclase Radiolaria	Orden Entactiniaria
Superorden Polycystina	Orden Nassellaria
Orden Collodaria	Superorden Phaeodaria
Orden Archaeospicularia	Orden Phaeocystina
Orden Albaillellaria	Orden Phaeosphaeria
Orden Latentifistularia	Orden Phaeogromia
Orden Spumellaria	Orden Phaeoconchia

REINO PROTISTA

Animales unicelulares.

PHYLUM SARCODINA

Organismos ameboides, sin cilios ni flagelos en el estadio adulto, con extensiones radiales del citoplasma o seudopodios.

CLASE ACTINOPODA

Algunos seudopodios con un eje rígido central, los axopodios.

SUBCLASE RADIOLARIA

Generalmente con esqueleto de sílice amorfo con o sin matriz orgánica. Citoplasma separado en dos regiones (endoplasma y ectoplasma o calymma) por la cápsula central, una esfera multiperforada de material orgánico. Cámbrico-Holoceno.

SUPERORDEN POLYCYSTINA

Radiolarios con esqueleto de sílice amorfo, sin matriz orgánica, con barras y espinas macizas (no huecas). Algunas formas carecen de esqueleto. Muy bien representados en el plancton y sedimentos actuales (alrededor de unas 400-500 especies válidas), como en los depósitos sedimentarios (varios miles de especies descriptas). Cámbrico-Holoceno (Figura **5**. 2).

Orden Collodaria

Organismos solitarios o coloniales sin esqueleto silíceo o con esqueleto representado por espículas aisladas dispersas en el ectoplasma. Debido a su fragilidad estas especies no se preservan bien en las muestras de plancton, y en las de sedimentos solo se pueden encontrar las espículas aisladas. La gran mayoría de los collodarios son de aguas cálidas. Grupo poco estudiado. Cuatro familias. ?Eoceno-Holoceno (Figura **5**. 2 A, B).

Orden Archaeospicularia

Esqueleto formado por un número variable de espículas libres, imbricadas o soldadas formando una esfera. Tres familias. Cámbrico-Silúrico (Figura **5**. 2 C).

Orden Albaillellaria

Esqueleto básico bilateralmente simétrico compuesto por tres barras que se intersectan, dos curvas y una recta (algunas pueden estar reducidas o ausentes), con o sin elementos esqueletarios adicionales como esferas enrejadas, barras, etc. Cinco familias. Ordovícico-Triásico (Figura **5**. 2 D, E).

Orden Latentifistularia

Esqueleto inicial consistente en una pequeña esfera heteropolar central hueca con 3 o más espinas, una de ellas opuesta a las demás. Cin-

co familias. Carbonífero-Pérmico (Figura **5**. 2 N, O).

Orden Spumellaria

Radiolarios con simetría casi siempre esférica, radial o una derivada de éstas. Esqueleto espiralado, asimétrico discoidal o lenticular (biconvexo), triaxónico, cuadrangular, etc., enrejado o esponjoso. Doce familias. Paleozoico-Holoceno (Figura **5**. 2 F-K).

Orden Entactiniaria

El esqueleto inicial es una espícula con ramificaciones desiguales en ambos extremos de una barra media o en el centro. Esta estructura básica generalmente está incluída en una o varias conchas esféricas, enrejadas o esponjosas. Veinticuatro familias. Paleozoico-Holoceno (Figura **5**. 2 L, M).

Orden Nassellaria

Solitarios. El esqueleto puede consistir en solamente varias espículas fusionadas, en un anillo en forma de letra D y varios elementos asociados al mismo, o en estructuras mono- o multicamerales enrejadas más o menos complejas desarrolladas a lo largo de un eje heteropolar. En las formas con esqueleto bien desarrollado se reconocen varias secciones separadas por estrangulamientos, o segmentos; el primero de estos es el céfalo, el segundo el tórax, luego el abdomen y, finalmente, los segmentos posabdominales. En el céfalo se ubica el esqueleto interno, representado por un complejo de espinas y barras interconectadas. Cincuenta y cuatro familias. Devónico-Holoceno (Figura **5**. 2 P-U).

SUPERORDEN PHAEODARIA

Generalmente con esqueleto de sílice depositado sobre una matriz orgánica. Elementos esqueletarios (espinas, barras), cuando presentes, huecos. Prácticamente no se preservan en los sedimentos y por ende solo presentan unos pocos registros fósiles aislados. Especies predominantemente de aguas profundas y frías. Cerca de 400-500 especies vivientes. Mioceno-Holoceno (Figura **5**. 5).

Orden Phaeocystina

Esqueleto ausente o compuesto por tubos huecos o partículas extrañas ordenada o desordenadamente agrupadas alrededor de la cápsula central. Cuando presentes, los elementos esqueletarios no están soldados entre sí. Cuatro familias. Holoceno (Figura **5**. 5 A-C).

Orden Phaeosphaeria

Esqueleto generalmente representado por una esfera grande formada por numerosos tubos huecos, distribuidos muy regularmente, formando un enrejado de mallas triangulares. Tres familias. Holoceno (Figura **5**. 5 D-F).

Orden Phaeogromia

Esqueleto, cuando presente, representado por una estructura sólida de forma globular, esférica, ovoide o de otro tipo, con una abertura

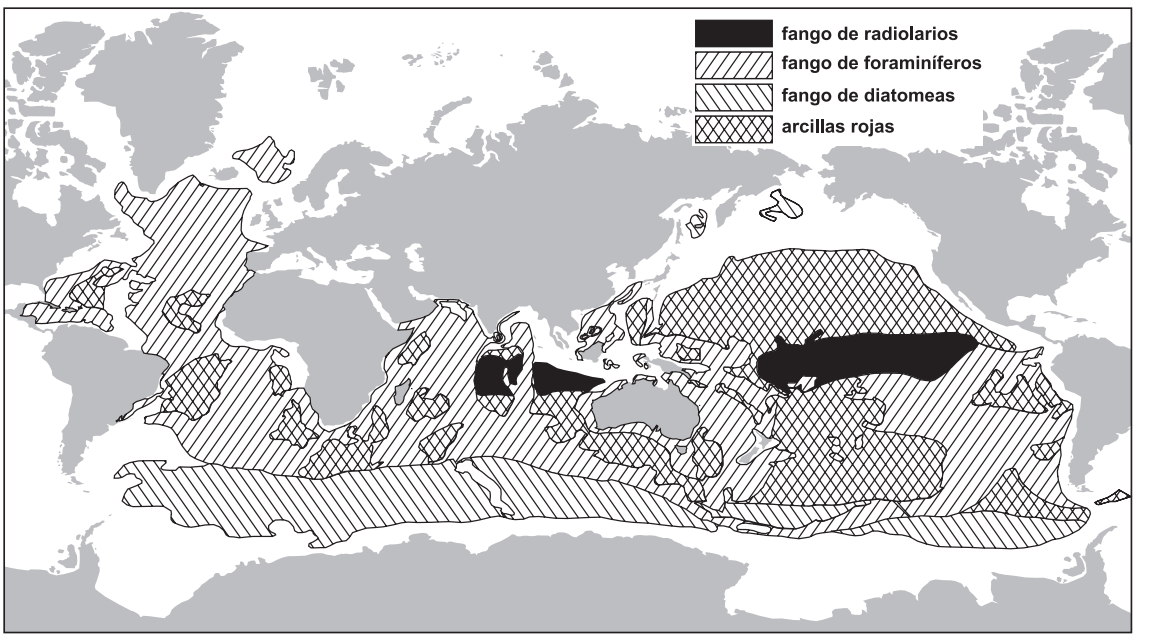


Figura 5. 8. Distribución de los principales tipos de sedimentos pelágicos en el Océano Mundial.

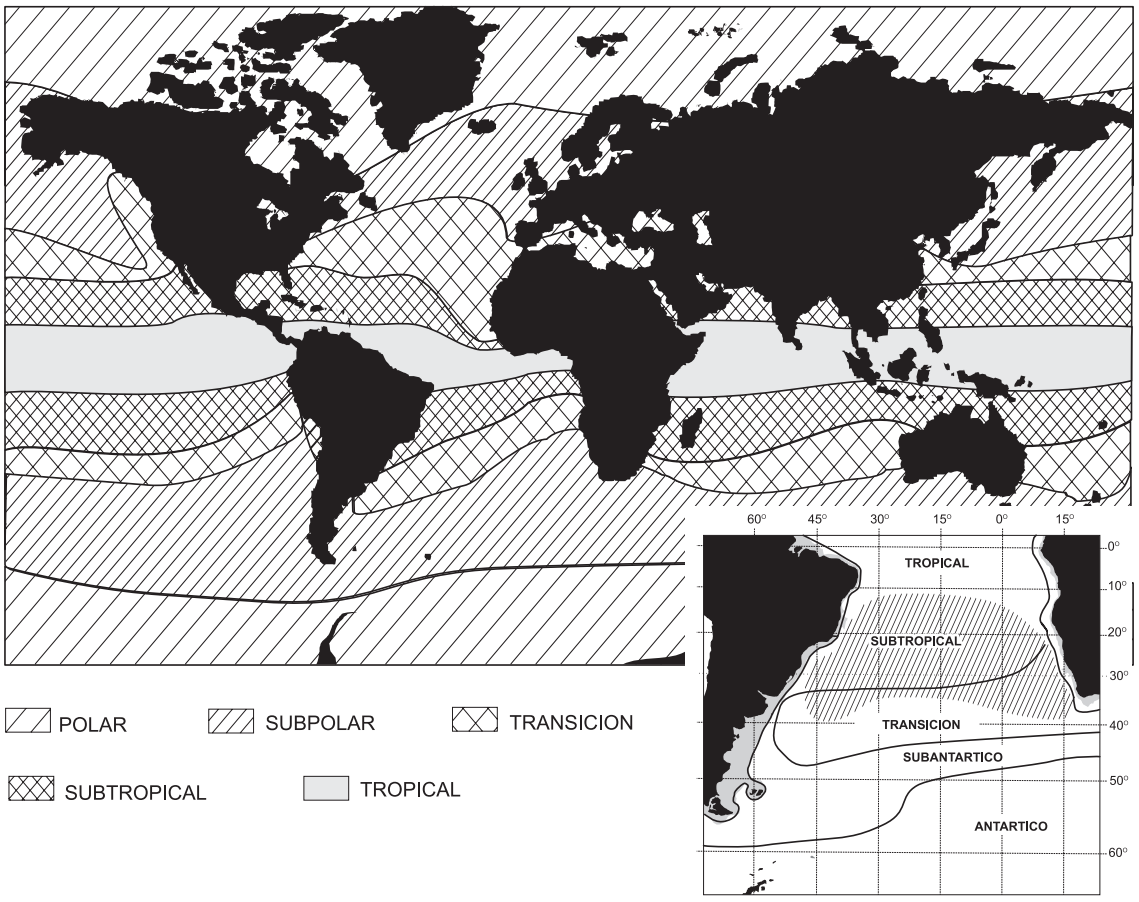


Figura 5. 9. Esquema clásico de las provincias biogeográficas mayores en el Océano Mundial (de varias fuentes) y detalle de las subdivisiones biogeográficas en la pelagial del Atlántico sur (simplificado de Boltovskoy, 1999).

grande, frecuentemente con una o más espinas radiales grandes. Grupo muy heterogéneo. Ocho familias. Algunos géneros tecados desde el Eoceno (Figura **5**. 5 G-M).

Orden Phaeoconchia

Esqueleto compuesto por dos valvas especularmente simétricas, ya sea muy conspicuas (familia Concharidae), o internas, pequeñas, y rodeadas de una malla elaborada de tubos y espinas (familia Coelodendridae). Dos familias. Holoceno (Figura **5**. 5 N, O).

ECOLOGÍA Y BIOGEOGRAFÍA

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA CUANTITATIVA

Los radiolarios actuales están presentes en todos los océanos y a prácticamente todas las profundidades, pero salvo una única especie, no soportan aguas con salinidad inferior a unos 30‰. En consecuencia, no habitan los mares interiores (Mar Negro, Mar de Azov, Mar Caspio), ni los marginales de salinidad disminuída (Mar Blanco, Mar Báltico). Sin embargo, en las zonas con plataforma continental muy reducida y donde no existe una franja de aguas neríticas nítida y permanentemente separada, se puede coleccionar radiolarios vivos desde la playa (en las costas chilenas, las de California, en los fiordos noruegos; Swanberg y Bjørklund, 1986, 1987). Algunos autores describieron asociaciones fósiles y recientes neríticas de baja diversidad (McMillen, 1979; Palmer, 1986; Kruglikova, 1989; Nishimura *et al*., 1997), pero gran parte de las evidencias que respaldan la existencia de conjuntos indicativos de condiciones costeras es fragmentaria y discutible, con excepción de los registros correspondientes al Río de la Plata. El primero, y hasta ahora único, hallazgo de radiolarios (Polycystina) vivos en aguas costeras salobres es el de la taxocenosis monoespecífica de *Lophophaena rioplatensis* en el Río de la Plata y en aguas costeras cerca de Mar del Plata, a salinidades de hasta 15,4‰ (Boltovskoy *et al*., 2003).

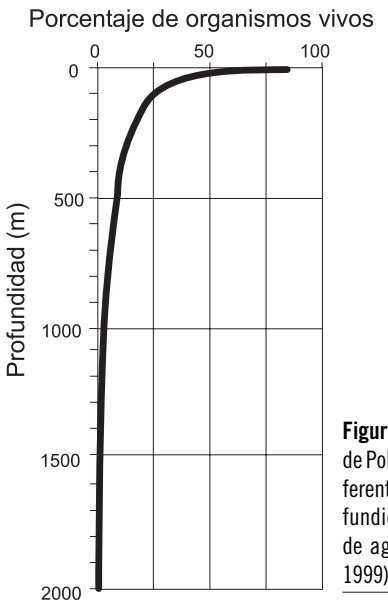


Figura 5. 10. Proporción de Polycystina vivos a diferentes niveles de profundidad en la columna de agua (de Boltovskoy, 1999).

Las densidades en que se encuentran las células de Polycystina en la columna de agua suelen oscilar alrededor de 1 ejemplar por litro, mientras que los Phaeodaria son unas 5-10 veces menos abundantes. En aguas muy productivas pueden ocurrir concentraciones de 5-10 células por litro, y excepcionalmente se registran concentraciones de hasta 70-80 organismos por litro (Caron y Swanberg, 1990). Las densidades más altas reportadas hasta el momento corresponden a las poblaciones costeras monoespecíficas de *Lophophaena rioplatensis* descriptas por Boltovskoy *et al*. (2003): 394 células por litro (a unos 20 km de las costas de la provincia de Buenos Aires).

Al igual que los demás integrantes del plancton, luego de su muerte los radiolarios sedimentan en la columna de agua, ya sea en forma de células aisladas, o incluídos en los ***pellets*** fecales de sus predadores. Los estudios de estas lluvias de cadáveres brindan mucha información de interés sobre la productividad, acoplamiento de ciclos de producción y consumo, condiciones de fosilización, etc. (Lange y Boltovskoy, 1995). Las cantidades de radiolarios que se han medido en este tipo de estudios llegan a más de 200000 individuos por metro cuadrado y por día, de los cuales en promedio un 20-25% son Phaeodaria (Takahashi, 1991; Boltovskoy *et al*., 1993, 1996 a). Al igual que en los registros planctónicos, los flujos más altos ocurren en las áreas más productivas, en particular en **zonas de afloramiento** (*upwelling*).

Si bien esqueletos de Polycystina pueden hallarse en casi todos los sedimentos pelágicos, su cantidad depende, principalmente, de su densidad en las aguas suprayacentes y de sus tasas de disolución, tanto en la columna de agua durante el descenso, como en los sedimentos. En consecuencia, los **fangos de radiolarios** solamente cubren el 3% de los fondos marinos (valor bajo si se compara con los fangos de carbonato de calcio: 48%, y los de diatomeas: 12%; Berger, 1976) (Figura **5**. 8).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LAS ESPECIES

A diferencia de la mayoría de los animales zooplanctónicos, para los radiolarios Polycystina la disponibilidad de restos identificables en los sedimentos superficiales permite estudiar su biogeografía sobre la base de materiales del fondo marino. Si bien esta circunstancia tiene ventajas, también tiene importantes desventajas. En vista de ello y debido al tipo de formación de la mayoría de los especialistas en este grupo (geólogos y paleontólogos), gran parte de la información publicada sobre la biogeografía de los radiolarios proviene de muestras sedimentarias superficiales.

En líneas generales, las zonaciones biogeográficas basadas sobre los radiolarios no difieren fundamentalmente de aquéllas que siguen la mayoría de los demás grupos del zooplancton. Los patrones están influenciados por los mismos factores físicos y biológicos, siendo los más importantes la temperatura, las corrientes, la disponibilidad de alimento y, por debajo de los 30-31‰, la salinidad. Los esquemas ilustrados en la Figura **5**. 9 muestran el modelo general para el Océano Mundial, y un detalle para el Atlántico sur. Las especies exclusivas o endémicas de cada una de estas provincias son, en realidad, relativamente pocas, ya que en su mayoría se pueden encontrar en más de una de ellas. En consecuencia, las zonaciones son más sólidas cuando están basadas en conjuntos de especies y toman en cuenta la frecuencia relativa de éstas.

Sin embargo, se han identificado especies o grupos de éstas que caracterizan determinadas condiciones y/o áreas geográficas, tanto en faunas actuales como en el registro fósil. Por ejemplo, miembros de la familia Collosphaeridae son particularmente abundantes en condiciones de aguas cálidas oligotróficas (Swanberg, 1979; Boltovskoy y Jankilevich, 1985; Boltovskoy, 1991, 1992). Los cambios en la dominancia de *Cycladophora davisiana* son sincrónicos con los períodos glaciales-interglaciales (Morley y Hays, 1979). *Didymocyrtis tetrathalamus* se ha propuesto como testigo del flujo de la corriente de Agujas en el

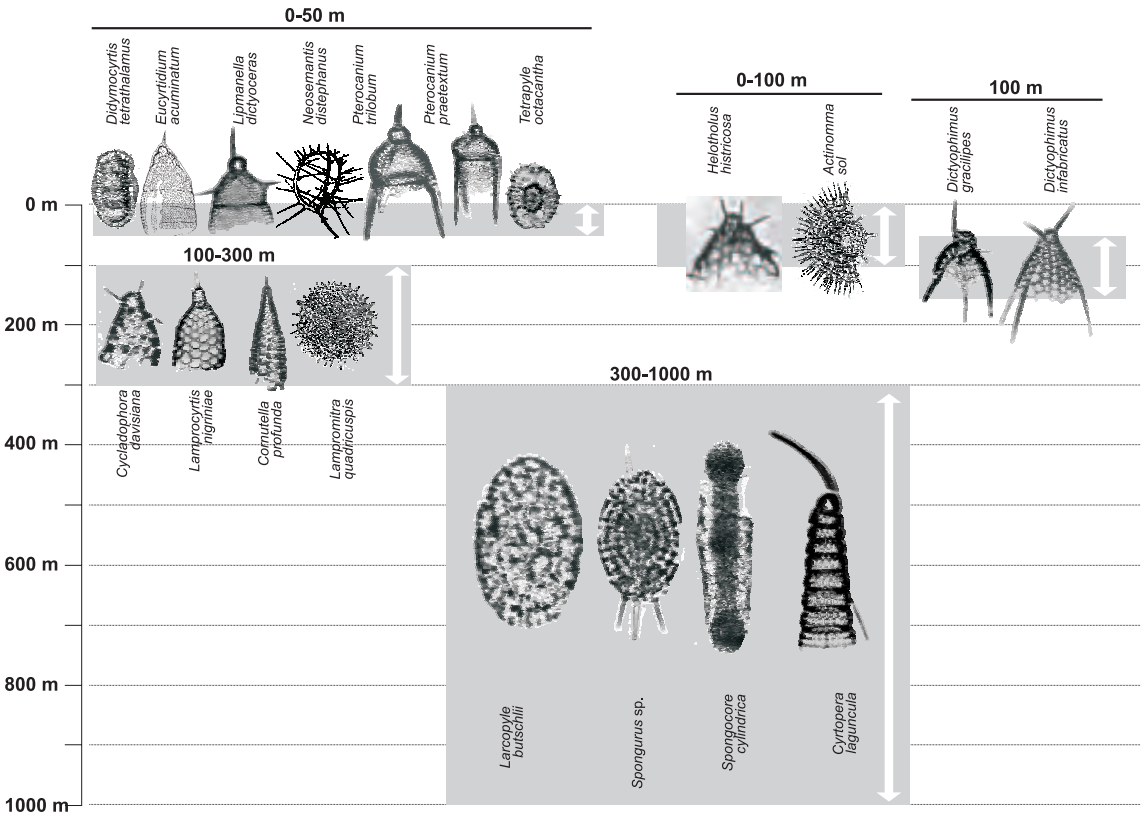


Figura 5. 11. Rangos de distribución vertical en la columna de agua de algunas especies comunes en el Pacífico subtropical norte (según datos de Kling y Boltovskoy, 1995).

Atlántico este (Charles y Morley, 1988). Integrantes de la familia Plagoniidae suelen dominar las asociaciones ligadas con zonas fértiles de afloramiento de aguas ricas en nutrientes (Boltovskoy *et al*., 1996 a).

Al igual que en los demás organismos del plancton marino, la diversidad específica de Polycystina es máxima en las latitudes medias-bajas (20-35º), disminuyendo levemente hacia el ecuador y drásticamente hacia los polos (Boltovskoy, 1987, 1999). La cantidad de especies que habitan las aguas cálidas y templadas es de alrededor de 200, mientras que en las árticas y antárticas baja a 40-60 (Boltovskoy, 1999). También la **equitabilidad** (o grado de homogeneidad de distribución de organismos entre las especies) disminuye con la latitud: en aguas polares es común que una o unas pocas formas sean ampliamente dominantes sobre el resto, mientras que en los trópicos la distribución numérica de individuos por especie es mucho más pareja (Boltovskoy, 1999).

Se han propuesto varios esquemas de la biogeografía de Polycystina sobre la base de muestras sedimentarias para diferentes regiones oceánicas: océanos Pacífico (Sachs, 1973; Molina Cruz, 1977; Moore, 1978; Romine y Moore, 1981), Atlántico (Morley, 1977; Matul, 1990; Boltovskoy, 1998, 1999); Índico (Nigrini, 1967; Johnson y Nigrini; 1980, 1982), etc.

DISTRIBUCIÓN VERTICAL

Si bien tanto Polycystina como Phaeodaria habitan desde la superficie hasta las profundidades abisales, las mayores concentraciones de los primeros normalmente ocurren entre los 50 y los 150 o 200 m, mientras que los segundos prefieren aguas más profundas, desde unos 400-500 m. Ocasionalmente, los máximos de abundancia se ubican a mayor profundidad, como en el caso del Mar de Weddell, donde las concentraciones más altas de Polycystina ocurren a 200-400 m, probablemente asociadas al Agua Profunda Cálida (Petrushevskaya, 1967; Boltovskoy y Alder, 1992). Sin embargo, hay que tener en cuenta que esta información está basada sobre series de muestras de la columna de agua en las cuales generalmente no se separan los organismos vivos (en el momento de la captura) de los muertos, en proceso de sedimentación; y aun cuando esta separación se realiza (por medio de tinciones), la persisten-

cia del citoplasma muerto dentro del caparazón resta certeza acerca de la vitalidad del organismo en el momento del muestreo. En consecuencia, mientras que en los estratos superficiales solamente se obtienen células vivas, en los más profundos las redes capturan tanto los organismos que efectivamente viven a esa profundidad, como a los muertos y moribundos que están descendiendo desde más arriba (Figura **5**. 10).

Tanto en Polycystina como en Phaeodaria se observa una zonación vertical de las especies en virtud de la cual muchas formas están más o menos restringidas a estratos batimétricos discretos. Los intervalos que se han identificado con mayor frecuencia son los siguientes: 0 a 50-100 m, 100 a 150-200 m, y de 200-300 m en adelante (Renz, 1976; Kling, 1979; Kling y Boltovskoy, 1995; Yamashita *et al*., 2002; Figura **5**. 11). Invariablemente, las aguas superficiales y subsuperficiales tienen mayor cantidad de especies características y los rangos batimétricos de éstas son sensiblemente más estrechos que los de las (menos numerosas) especies de mayor profundidad. Ello implica que la diversidad de las aguas próximas a la superficie es mayor que la de los estratos más profundos. Sin embargo, debido a las impresiciones relacionadas con la falta de discriminación entre animales vivos y muertos en las muestras (como se mencionó anteriormente), en los resultados de los lances verticales seriados los estratos más profundos, que albergan la fauna *in situ* más los cadáveres provenientes de la epipelagial, aparecen como más diversos que los superficiales (Figura **5**. 12).

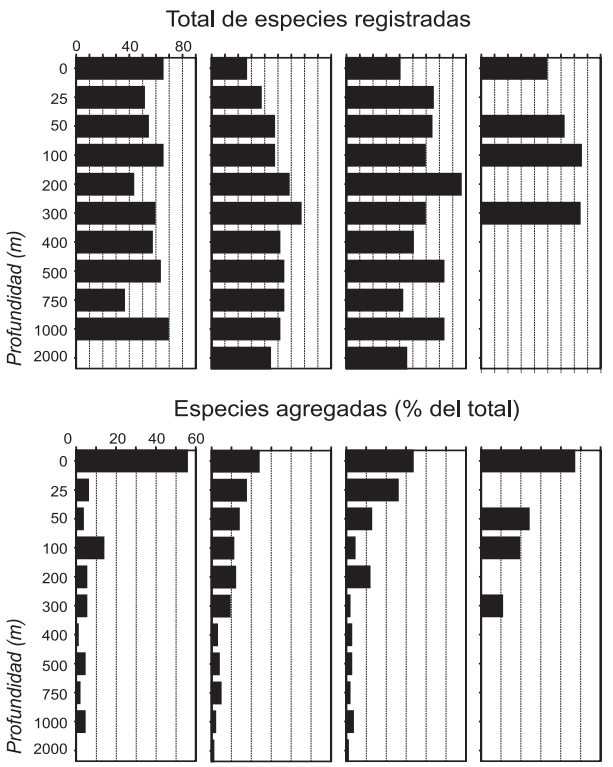


Figura 5. 12. Panel superior: número total de especies de Polycystina registradas en cada una de las muestras de plancton proveniente de la profundidad indicada en cuatro estaciones en el Pacífico subtropical noreste (frente a las costas de California). Panel inferior: los mismos datos recalculados agregando las formas nuevas al inventario de las muestras ubicadas más arriba en la columna de agua, en porcentajes del total para cada estación (de Kling y Boltovskoy, 1995).

SEDIMENTACIÓN, FOSILIZACIÓN Y EL USO DE LOS RADIOLARIOS EN ESTUDIOS HIDROLÓGICOS, ECOLÓGICOS Y PALEOECOLÓGICOS

Después de su muerte, los radiolarios suspendidos en la columna de agua comienzan a sedimentar y, dado que las aguas normalmente están subsaturadas en sílice, y que el ópalo de los esqueletos no es estable, inmediatamente comienza el proceso de disolución. Se calcula que menos del 10% de la sílice biogénica formada cerca de la superficie marina llega al fondo, y menos de una décima parte de esta última se preserva en el registro fósil (Takahashi, 1991). Sin embargo, dada la abundancia de microorganismos con esqueletos silíceos, y debido a que la disolución del ópalo no depende de la temperatura ni de la presión (a diferencia del carbonato de calcio de los foraminíferos, cocolitofóridos, pterópodos), hay amplios sectores del fondo marino donde solo se encuentran restos microfósiles silíceos (diatomeas, silicoflagelados, radiolarios; Figura **5**. 8).

Los sedimentos superficiales acumulan el material de la columna de agua eliminando las fluctuaciones estacionales y, generalmente, multianuales, integrándolas en un registro cuya resolución temporal raramente es superior a los milenios. Esto puede ser una ventaja ya que proporciona tamaños muestrales más grandes y facilita la visualización de los gradientes (por ejemplo, geográficos) más importantes. El estudio de los patrones de distribución geográfica y vertical (temporal) de los radiolarios en estas muestras sedimentarias permite abordar estudios ecológicos, paleoecológicos, estratigráficos, biogeográficos, etc. En algunas cuencas sedimentarias donde las aguas superficiales son particularmente fértiles (garantizando un ritmo de aporte de material muy alto), y el ambiente bentónico es

anóxico y, en consecuencia, carente de organismos generadores de bioturbación, los sedimentos pueden acumularse en forma de láminas anuales o aun estacionales que permiten el análisis de ciclos y tendencias climáticos a nivel anual, decadal o secular (Lange *et al*., 1987; Weinheimer y Cayan, 1997).

La sílice biogénica amorfa de los radiolarios es un compuesto soluble e inestable; con el tiempo (40-60 m.a.), tiende a transformarse en compuestos más estables como calcedonia y/o cuarzo. En consecuencia, los esqueletos más antiguos, que ya han sufrido este proceso diagenético, son más resistentes a la disolución que los más modernos. Paralelamente con la diagénesis, los sedimentos con radiolarios sufren un proceso de compactación, reduciendo su espesor hasta más de 5 veces. El reemplazo de la sílice de los esqueletos por calcita, pirita, smectita, zeolita, rodocrosita, etc., también puede contribuir a la preservación de los restos de radiolarios; sin embargo, este proceso suele ser acompañado por el desarrollo de cristales sobre los esqueletos, volviéndolos irreconocibles. En consecuencia, se puede hallar radiolarios en casi cualquier tipo de rocas sedimentarias marinas, tanto silíceas (diatomitas, pedernales, radiolaritas), como carbonáticas (calizas, margas y esquistos de bajo grado metamórfico, como máximo en las facies de esquistos verdes) (De Wever *et al*, 2001).

Las **diatomitas** marinas son generalmente rocas blandas, dominadas por frústulos de diatomeas y con un 5-15% de radiolarios. Estos depósitos suelen ser laminados, con bandas ricas en radiolarios (generalmente atribuídas a períodos de alta productividad), alternados con otras ricas en arcilla (resultantes de aumentos en el aporte terrígeno). Se han publicado numerosos estudios de radiolarios obtenidos de diatomitas cenozoicas (Mioceno a Plioceno), comunes en muchos lugares del mundo (Sicilia, norte de África, California, Japón, etc.; Riedel y Sanfilippo, 1978).

Las **radiolaritas** son bandas de pedernal rojo o verde, duras, de grano fino con áreas más claras que contienen radiolarios más o menos recristalizados, generalmente alternando con bandas mucho más delgadas de arcillitas o lutitas. Estas rocas tienen mucha importancia en estudios paleobatimétricos y de datación de la corteza, así como en análisis de modelos geodinámicos de la evolución de los márgenes continentales. Las radiolaritas son muy comunes en depósitos mesozoicos, particularmente del Jurásico, del mundo entero; ello se interpreta como evidencia de un importante aumento de la productividad en ese período (Sarnthein y Faugéres, 1993).

Los rangos de distribución geográfica de las especies de organismos planctónicos, incluídos los radiolarios, están asociados con características importantes de las aguas correspondientes, en particular la temperatura, la salinidad, y la producción primaria. Si bien esta asociación no es directa ni sencilla, con los recaudos necesarios permite utilizar a ciertas especies como indicadores de esas características, delimitando masas de agua y reconstruyendo el recorrido de las corrientes marinas (Boltovskoy E., 1970; Boltovskoy, 1986). Cuando los organismos dejan tras de sí restos que se preservan en el registro fósil, éstos pueden usarse como indicadores de condiciones recientes (cuando provienen de los sedimentos superficiales), o condiciones que tuvieron lugar en el momento en que los fósiles analizados se formaron (cuando provienen de sedimentos subsuperficiales, no recientes).

Hay muchas técnicas que permiten deducir condiciones ambientales a partir del registro de microfósiles planctónicos, pero el método que mayor aceptación ha tenido es el de las **funciones de transferencia** propuesto por Imbrie y Kipp (1971). El principio de esta técnica está basado en la estimación de la información ambiental asociada a composiciones porcentuales definidas de las especies en juego en condiciones recientes y, sobre la base de esta función, la reconstrucción del mismo parámetro ambiental a partir de conjuntos de las mismas especies obtenidos en muestras no recientes. En la práctica su uso requiere la calibración de una base de datos de referencia; ello consiste en la estimación de las abundancias relativas de las especies del o los grupos analizados en una colección de muestras de sedimentos recientes distribuídas sobre un área amplia y oceanográficamente heterogénea. Para la misma área se debe disponer de información sinóptica del parámetro que se desea reconstruir en el pasado (normalmente temperatura superficial del agua o su producción primaria). Los pasos de este método pueden ser resumidos como sigue:

a. Estimación de las proporciones de las especies del o los grupos bajo estudio en las muestras de sedimentos superficiales del área de interés.

b. Procesamiento de esta matriz de muestras por especies por medio de un análisis factorial que define un número de conjuntos faunísticos característicos o factores que tipifican sectores discretos del área cubierta. Esta técnica genera dos matrices, una de ellas identifica el peso re-

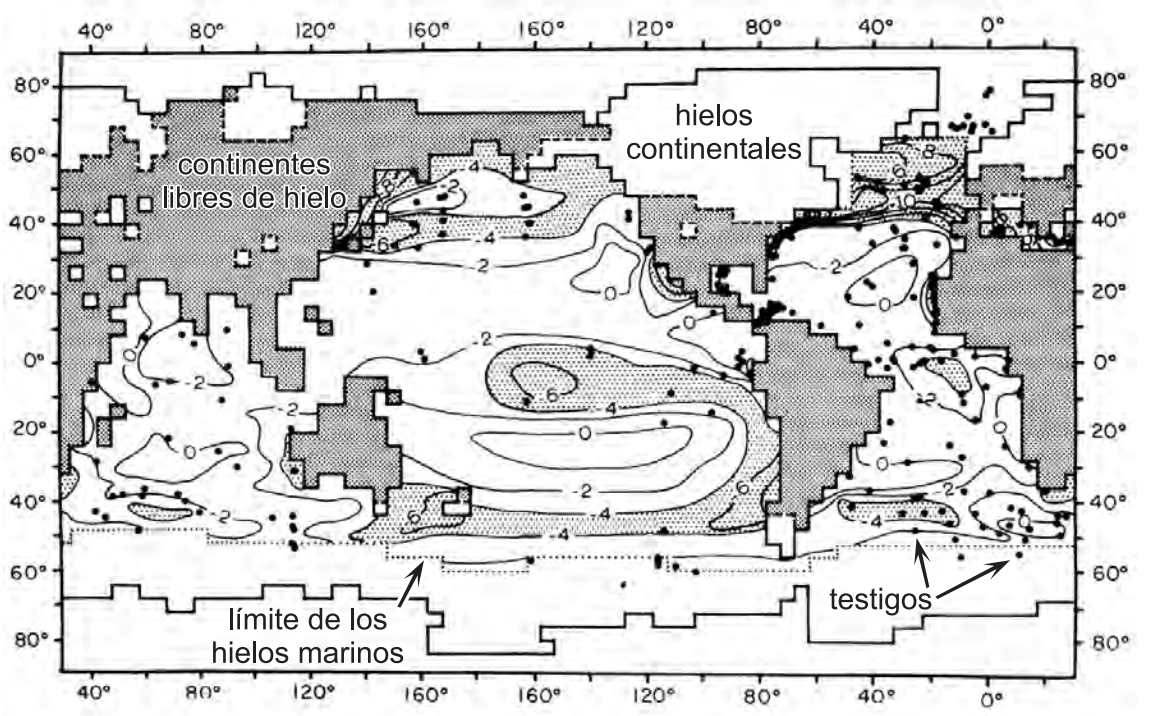


Figura 5. 13. Diferencia en la temperatura superficial del mar entre la actualidad y el último período glacial (18000 años antes del presente) en el mes de agosto. Estos resultados se desprenden del análisis de diferencias en la distribución geográfica de microfósiles oceánicos (foraminíferos, radiolarios y cocolitofóridos) en sedimentos recientes y sedimentos formados hace 18000 años atrás, mediante el método de las funciones de transferencia (modificado de CLIMAP, 1976).

lativo de cada factor en cada una de las muestras originales, y la segunda define la importancia relativa de cada factor para cada una de las especies consideradas.

c. Mediante regresiones múltiples se calcula la función que mejor describe la relación entre los factores definidos en el paso anterior y el parámetro de interés (por ejemplo, temperatura) en la actualidad.

d. Los mismos microfósiles que se consideraron en a., se identifican y cuentan en una columna sedimentaria, o en una serie de muestras de la misma edad geológica distribuidas dentro de los límites del área de origen de las muestras superficiales. Estos resultados se redefinen en términos de los factores que se derivaron de la fauna reciente.

e. Finalmente, para cada una de las muestras de d., se calcula el valor del parámetro ambiental en juego, aplicando la ecuación calculada en c. al resultado de la redefinición de la fauna fósil realizado en d.

De manera muy simplificada, el principio del método consiste en que si en la actualidad la taxocenosis formada por un 20% de la especie A, 30% de la especie B y 50 % de la especie C está claramente asociada a una temperatura superficial del agua de 20°C, el registro de una asociación de esas características en una muestra de 150000 años de edad significa que la temperatura del agua en ese lugar y en ese momento era de 20°C.

Esta técnica se utilizó intensivamente con varios microfósiles planctónicos (cocolitofóridos, diatomeas, foraminíferos, radiolarios) en estudios de paleotemperatura y paleocirculación oceánica durante el último período glacial (Molina-Cruz, 1977; Morley, 1977; Moore, 1978; Figura **5**. 13), así como variaciones temporales en los niveles de producción primaria (Berger *et al*., 1997).

El método de Imbrie y Kipp depende de una serie de supuestos (Imbrie y Kipp, 1971), y también, obviamente, de la disponibilidad de información acerca de los limitantes ecológicos de las especies fósiles usadas. Información de primera mano existe solamente para las especies recientes; a medida que uno se aventura en depósitos más antiguos, las conjeturas se vuelven cada vez más especulativas.

Otro limitante de importancia para estas técnicas de reconstrucción paleoambiental es que en el proceso de su formación, el registro sedimentario no solamente retiene una frac-

ción ínfima de los materiales planctónicos (ver más arriba), sino que la imagen creada frecuentemente está fuertemente distorsionada. En efecto, el patrón distributivo en los sedimentos no es, como frecuentemente se asume, una imagen directa y fiel de la distribución de las asociaciones vivas en la columna de agua. Los mecanismos más importantes que producen estas distorsiones en el registro fósil son los siguientes (Boltovskoy, 1994, Figura **5**. 14):

- Disolución en la columna de agua y en los sedimentos: prácticamente todos los Phaeodaria y una fracción muy importante de los Polycystina (hasta más del 90%) son disueltos durante la sedimentación o antes de ser enterrados y preservados en el registro fósil (Takahashi y Honjo, 1981). Desde el punto de vista de las interpretaciones paleoambientales el problema es agravado porque esta disolución no es homogénea sino selectiva, dependiendo en buena medida de la robustez de los esqueletos. De esta forma, en las **tanatocenosis** las proporciones entre especies pueden ser muy diferentes a las del plancton (Boltovskoy *et al*., 1993, 1996 b).
- Submersión y desplazamiento lateral: para contrarrestar el aumento de temperatura en el proceso de expatriación hacia aguas más cálidas, las especies templadas y frías descienden en la columna de agua prolongando su supervivencia y, finalmente, sedimentando en áreas de aguas más cálidas que aquéllas que caracterizan su rango normal en el epiplancton (Boltovskoy, 1988).
- Bioturbación: en su actividad de migración vertical, alimentación y egestión, los organismos bentónicos detritívoros alteran la estratificación original de los 30-40 cm superficiales; este proceso genera mezcla de asociaciones depositadas miles de años atrás, a veces en condiciones ambientales muy diferentes de las actuales, con conjuntos recientes (Berger *et al*., 1977).
- Integración vertical: el sedimento integra las faunas provenientes de las capas superficiales, cuyo medio está íntimamente ligado a las fluctuaciones climáticas, con conjuntos mesopelágicos y batipelágicos cuya distribución es más independiente del clima. Si bien las especies de aguas profundas están normalmente en densidades menores que las epipelágicas, habitan estratos mucho más extensos, de manera que la integración de estas densidades bajas, pero sobre distancias mucho mayores, puede dar por resultado altas proporciones de formas profundas en los sedimentos (Kling y Boltovskoy, 1995).
- Reproducción: a diferencia de los sedimentos, cuya acumulación involucra al factor tiempo, las muestras de plancton constituyen imágenes instantáneas de la comunidad. Por ende, es concebible que diferencias interespecíficas en los ritmos o modos de reproducción (por ejemplo, dominancia de reproducción sexual con muchos descendientes por progenitor, sobre la división simple) sean responsables de que densidades (en el plancton) semejantes sean responsables de producciones (en los sedimentos) diferentes. Este efecto podría alte-

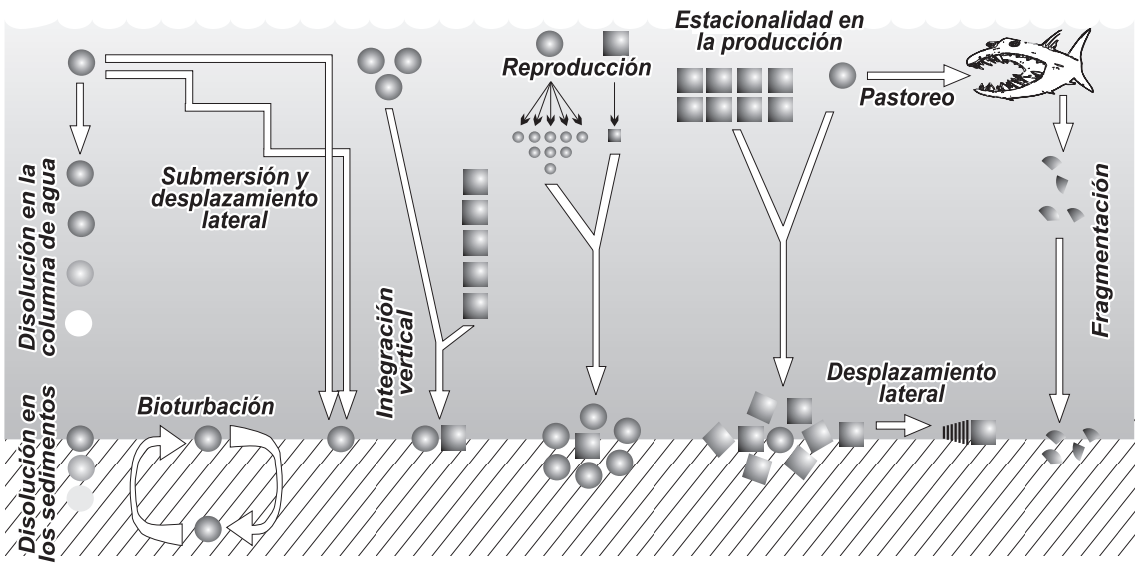


Figura 5. 14. Esquema de los principales mecanismos de distorsión del registro planctónico en el proceso de sedimentación y fosilización (ver el texto para la explicación detallada; de Boltovskoy, 1994).

rar sensiblemente las proporciones de especies en los sedimentos con respecto al plancton.

- Estacionalidad en la producción: en las zonas con estacionalidad más o menos marcada, las diferentes épocas del año están caracterizadas por conjuntos específicos diferentes. Si uno de estos conjuntos estacionales tiene mayor producción que el o los otros (por ejemplo, por coincidir con el período de mayor disponibilidad de alimentos), entonces su representación en los sedimentos también será desproporcionadamente alta (Sancetta, 1989).
- Pastoreo y fragmentación: una buena parte de los radiolarios presentes en el plancton son objeto de pastoreo por parte de los consumidores, tanto en las capas superficiales, como luego de muertos, durante el descenso en la columna de agua. Dependiendo del tamaño de la especie y del tipo de consumidor, este proceso puede fragmentar el esqueleto, o dejarlo

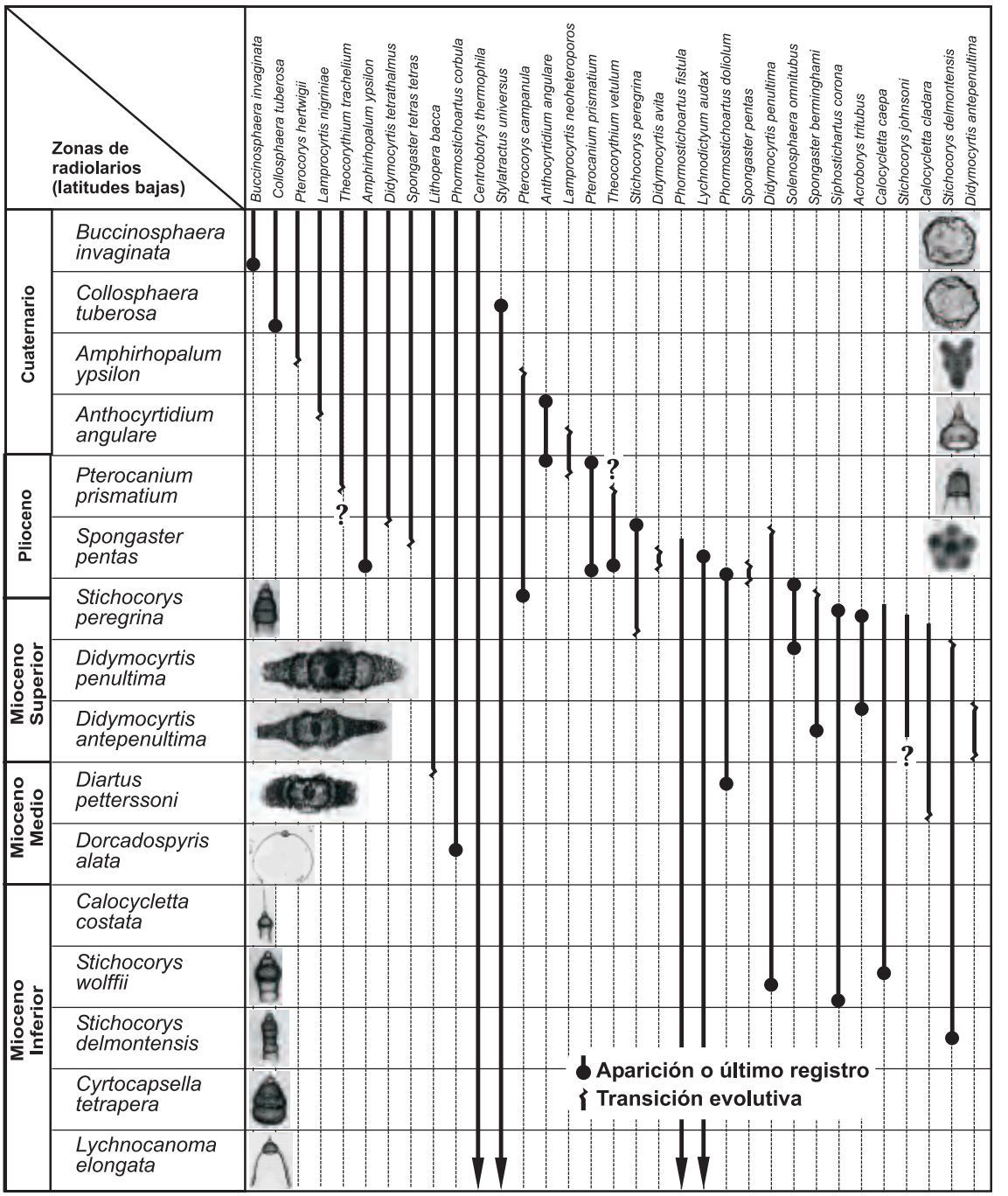


Figura 5. 15. Zonas de radiolarios para el Neógeno de áreas tropicales (levemente modificado de Nigrini y Sanfilippo, 2001).

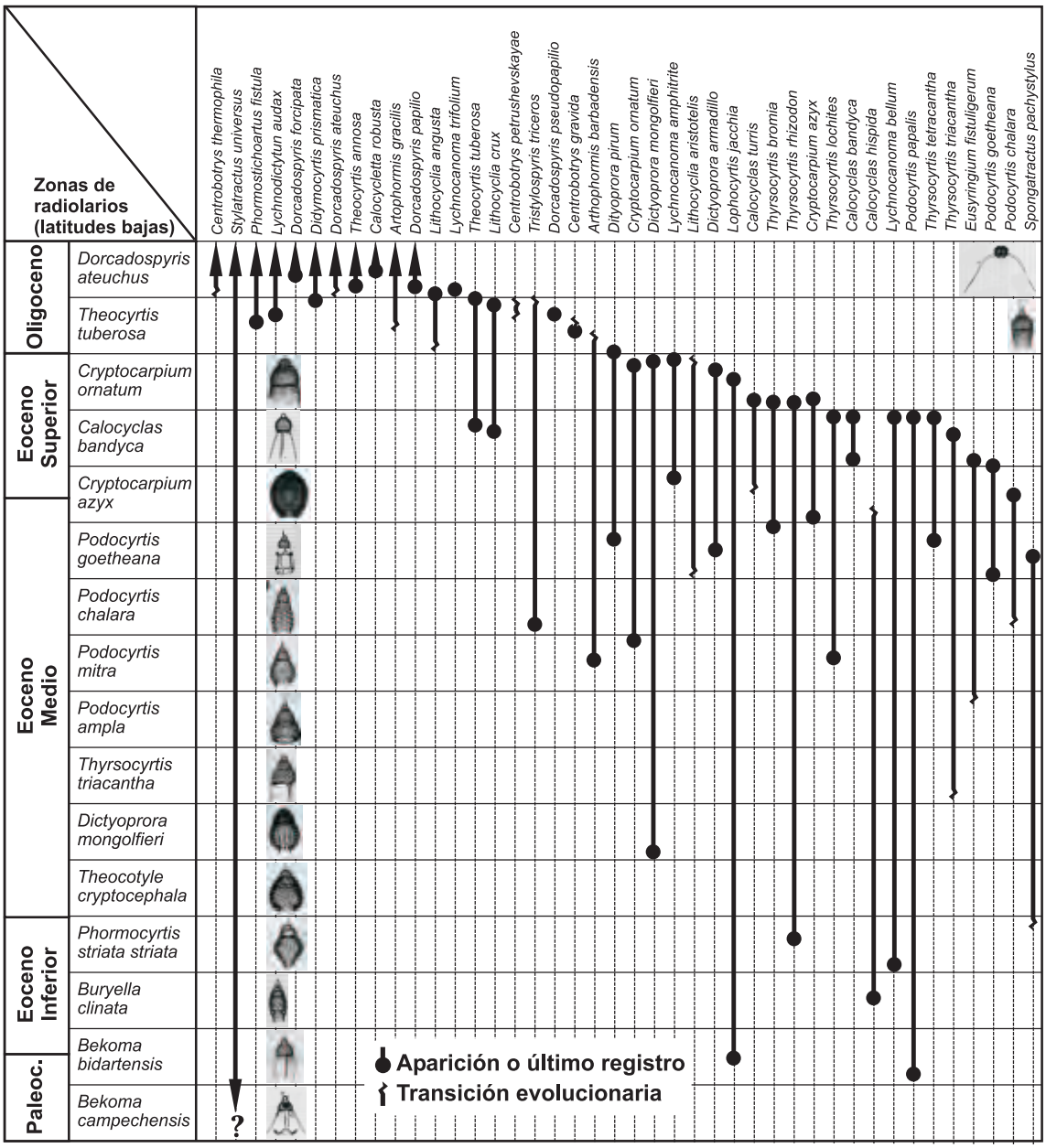


Figura 5. 16. Zonas de radiolarios para el Paleógeno de áreas tropicales (levemente modificado de Nigrini y Sanfilippo, 2001).

intacto, de manera que constituye otro mecanismo de destrucción selectiva (Gersonde y Wefer, 1987; Boltovskoy y Alder, 1992).

- Desplazamiento lateral: en algunas regiones, las corrientes de fondo son suficientemente fuertes como para resuspender los materiales depositados y arrastrarlos a miles de kilómetros de distancia (por ejemplo, el Agua de Fondo Antártica en el Atlántico sur; Burckle y Stanton, 1975; Ledbetter, 1979).

A pesar de estas limitaciones, una interpretación cauta de las evidencias permite esbozar conclusiones de gran interés.

Debe destacarse que el uso de inventarios específicos no es la única manera de abordar interpretaciones paleoambientales con la ayuda de los radiolarios. Por ejemplo, depósitos de pedernal (*chert*), presumiblemente derivados de acumulaciones de radiolarios, son comunes en varios períodos geológicos, particularmente el Jurásico de la zona del Tethys. Estos depósitos son interpretados como indicadores de áreas de mar profundo con muy escaso aporte de material terrígeno y bajos ritmos de sedimentación.

BIOESTRATIGRAFÍA

Debido a la errónea percepción de que poseían rangos estratigráficos muy extensos, los radiolarios fueron prácticamente ignorados en estos estudios hasta mediados del siglo XX. En los años 1950 comenzaron a obtenerse los primeros testigos submarinos más o menos largos, y más adelante, con el desarrollo del *Deep-Sea Drilling Project* (DSDP, posteriormente *Ocean Drilling Program*, ODP), las primeras series relativamente completas de sedimentos y rocas sedimentarias de prácticamente todas las profundidades del Océano Mundial. Estos registros mostraron que las tasas evolutivas de los radiolarios son básicamente semejantes a las de muchos otros microplánctereres pelágicos, y que su alta diversidad, abundancia y frecuencia de aparición hace de ellos una herramienta estratigráfica muy útil.

La gran mayoría de los estudios estratigráficos precenozoicos están basados sobre secuencias terrestres, situación que generalmente involucra secciones más breves y, en consecuencia, tareas de reconstrucción más arduas y de menor certeza. Ésto, asociado con estados de preservación más pobres y serias dificultades en la aislación de los ejemplares, ha hecho que la estratigrafía precenozoica se encuentre en un estado mucho más embrionario y con resolución temporal más baja. Además, al igual que en los estudios biogeográficos, imprecisiones y confusiones en la taxonomía del grupo frenan sensiblemente el desarrollo de estas aplicaciones, ya que rutinariamente se trabaja con una fracción ínfima de la gran diversidad específica que ofrecen los Polycystina. Tanto para el Mesozoico como para el Paleozoico, los estudios estratigráficos están generalmente asociados con investigaciones tectónicas.

Los esquemas bioestratigráficos más importantes para las diferentes eras geológicas son:

Paleozoico

En el Cámbrico y el Ordovícico son de interés las zonaciones propuestas por Nazarov y Ormiston (1993), así como la de Noble y Aitchison (2000). Para el Silúrico Superior de los Estados Unidos Noble (1994) propone seis zonas. Para el Devónico Superior al Pérmico son de utilidad las zonaciones de Holdsworth y Jones (1980) y de Nazarov (1984). También resultan de interés las del Paleozoico Superior de Japón (Ishiga 1986, 1990) aunque su carácter es más regional. De Wever *et al*. (2001) publicaron una revisión y correlación para el Carbonífero Superior–Pérmico del hemisferio norte.

Mesozoico

Triásico. En este intervalo las faunas mejor definidas corresponden al Triásico Superior, incluyendo algunas norteamericanas, de Europa y de Japón (Kozur et al. 1996; Kishida y Sugano, 1982; Blome, 1984).

Jurásico. Muchas de las zonaciones propuestas para este intervalo son todavía de aplicación estrictamente regional. Para América del Norte merece destacarse el trabajo de Pessagno *et al*. (1987), que se correlaciona muy bien con las secuencias de la cuenca Neuquina y Penín-

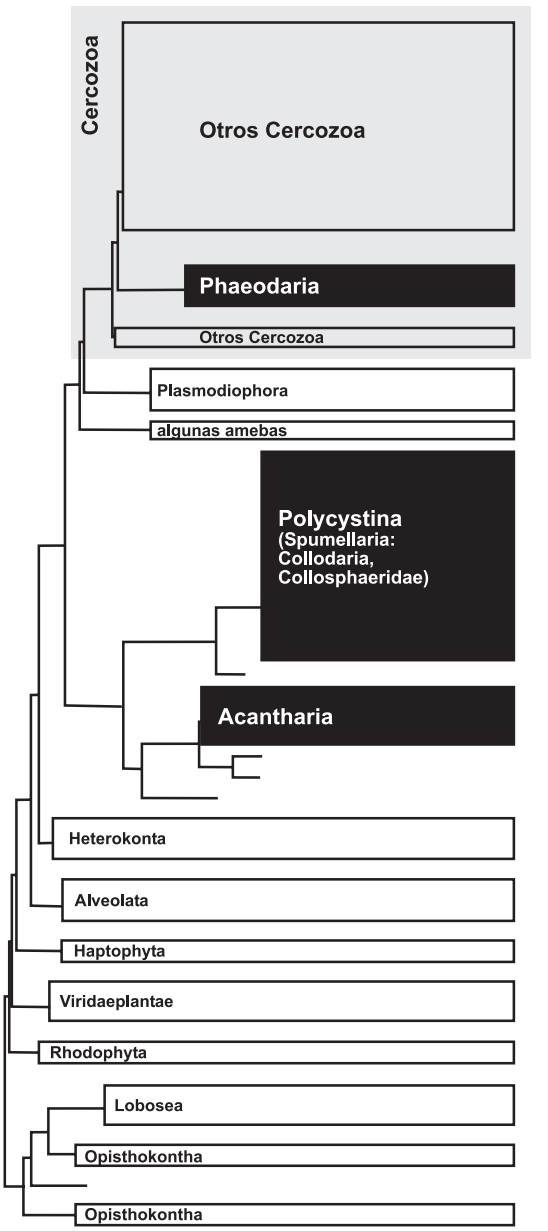


Figura 5. 17. Relaciones filogenéticas entre Phaeodaria, Polycystina, Acantharia y otros protistas eucariotas según estudios de genética molecular (simplificado de Polet *et al*., 2004).

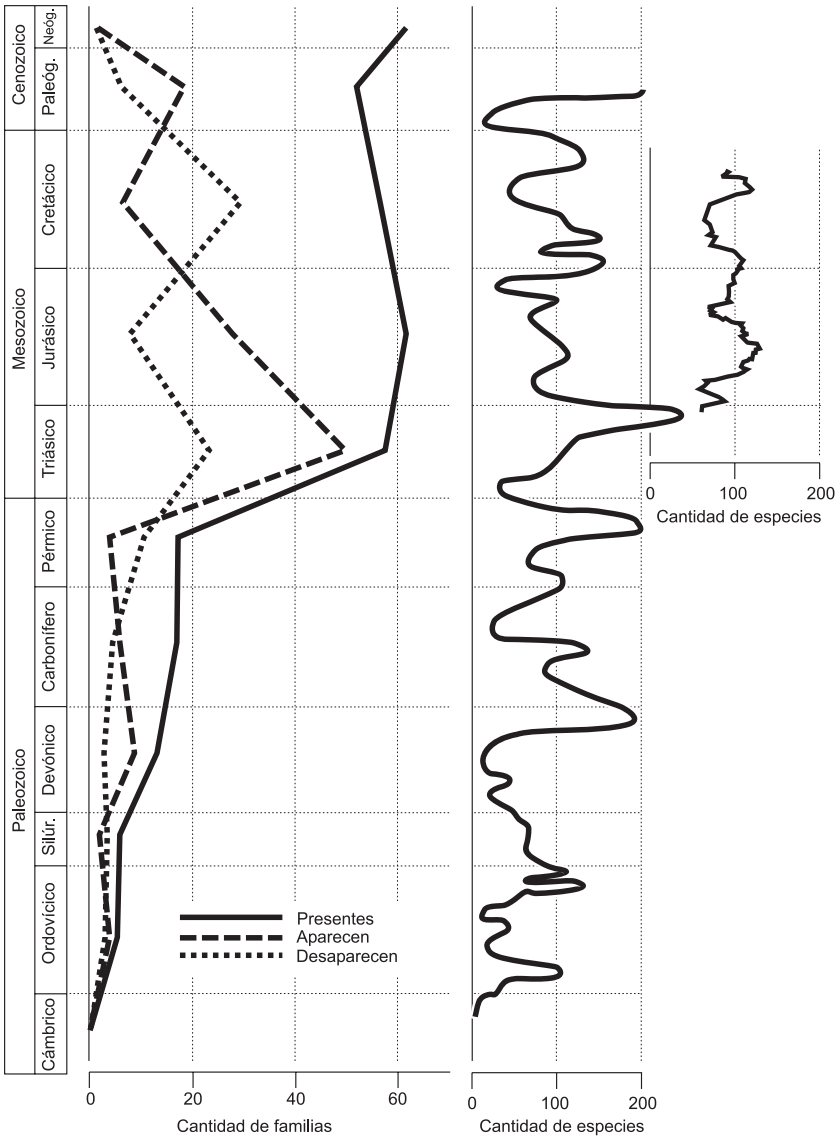


Figura 5. 18. Evolución de las cantidades de familias (sobre datos de De Wever *et al*., 2001) y de especies (de Vishnevskaya y Kostyuchenko, 2000, curva de la izquierda; de O'Dogherty *et al*., tomado de De Wever *et al*., 2001, curva de la derecha) de Polycystina a lo largo del tiempo. Las apariciones y desapariciones son con respecto al período inmediato anterior.

sula Antártica. Mediante el método de las asociaciones unitarias, Baumgartner *et al*. (1995) desarrollaron un esquema para el Jurásico y el Cretácico del Tethys, mientras que el Jurásico-Cretácico de Japón fue estudiado por Matsuoka (1995).

Cretácico. La información disponible es mayor que la de los períodos anteriores. Sanfilippo *et al*. (1985), sobre la base de colecciones del DSDP-ODP, propusieron 12 zonas para el Cretácico. Esta zonación es aplicable en especial a secciones del fondo marino y a materiales con sedimentos de carácter oceánico en general. Pessagno (1976, 1977) propuso una zonación para las asociaciones de California y Taketani (1982) estableció algunas zonas para el Cretácico Medio de Japón.

Cenozoico

La bioestratigrafía de radiolarios del Cenozoico está basada en sedimentos oceánicos provenientes de una infinidad de testigos recuperados en los proyectos de estudio de los fondos marinos, en particular del DSDP y el ODP. Esto generó un gran volumen de datos donde los radiolarios son analizados paralelamente con otros grupos de microfósiles, así como con evidencias paleomagnéticas y, más recientemente, isotópicas. La magnetoestratigrafía ha permitido asignar edades absolutas a las zo-

nas definidas sobre la base de los microfosiles. Hacia 1970 ya existía una zonación razonablemente estable para el Cenozoico de las latitudes bajas (Riedel y Sanfilippo, 1978), que con algunas modificaciones sigue siendo usada. Nigrini y Sanfilippo (2001) produjeron una síntesis del estado actual de la bioestratigrafía del Cenozoico (Figuras **5**. 15 y 16), así como una revisión de las descripciones de las especies más importantes.

A diferencia de las áreas de aguas cálidas, la estratigrafía de las zonas polares tuvo un desarrollo mucho más lento. Ello se debió a varios motivos, incluyendo problemas de preservación, dificultades de intercalibración con otras áreas geográficas, eventos erosivos, etc. En la última década del siglo XX aparecieron algunas zonaciones para el Neógeno (Lazarus, 1992) y el Paleógeno (Takemura y Ling, 1997) de la Antártida, y para el Neógeno del Ártico (Goll y Bjørklund, 1989), y del Pacífico norte (Morley y Nigrini, 1995). Estos esquemas son particularmente importantes porque las zonas polares carecen de restos calcáreos (foraminíferos, cocolitofóridos).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

El hecho de presentar restos fosilizables que cubren el tiempo geológico de manera prácticamente ininterrumpida, la alta diversidad, y las frecuentemente muy altas concentraciones, hacen de los radiolarios una herramienta ideal para los estudios evolutivos. El potencial de esta herramienta, sin embargo, está seriamente limitado por el desorden que aún impera en la sistemática del grupo. Este desorden no solamente afecta las cuestiones nomenclaturales, sino también problemas de fondo, como el concepto de especie, los límites de las categorías supraespecíficas, el rango taxonómico de los diferentes caracteres morfológicos, etc. En consecuencia, si bien existen análisis puntuales muy sólidos de la evolución y especiación de líneas filogenéticas acotadas, globalmente el conocimiento de la evolución de los radiolarios es aún muy escaso. Ello es especialmente cierto en lo que se refiere a las formas precenozoicas. El estudio de la evolución de cualquier taxón se complica a medida que se estudian elementos más antiguos. Los fósiles son más escasos (mala preservación, menor cantidad de rocas antiguas), y las relaciones filogenéticas necesariamente se infieren sobre la base de los caracteres preservados, que no siempre reflejan relaciones de parentesco sino convergencias evolutivas.

Estructuras atribuidas a los Radiolaria aparecen por primera vez en el Cámbrico Inferior de la región de Altai (Nazarov, 1973; Obut e Iwata, 2000), pero los restos más antiguos bien preservados y documentados son del Cámbrico Medio de Australia (Won y Below, 1999) y Canadá (Won e Iams, 2002).

El origen de los radiolarios es incierto. Algunos autores (Nazarov, 1973; Petrushevskaya, 1977) sugirieron que el grupo podría derivar de protistas de hábitos bentónicos que en el curso de la evolución perdieron su vinculación con el fondo. Las evidencias esgrimidas, sin embargo, están principalmente basadas en consideraciones relacionadas con la simetría de los animales y tienen un carácter especulativo. De Wever *et al*. (2003) mencionaron una posible conexión filogenética con las esponjas. Sin embargo, esta hipótesis tiene escaso fundamento ya que se apoya exclusivamente en el hecho de que desde el Paleozoico, tanto esponjas como radiolarios utilizan sílice para sus esqueletos. Evolutivamente es poco probable que un organismo con organización tisular, aunque incipiente, pueda dar origen a un protista. Además, estudios recientes usando técnicas de biología molecular sugieren que los radiolarios tienen más afinidad con los foraminíferos que con las esponjas (Cavalier-Smith y Chao, 2003). Seguramente la respuesta a los numerosos interrogantes en este campo deberá esperar algunos años hasta que las evidencias moleculares aporten pistas más firmes sobre el asunto (Amaral Zettler *et al*., 1998, 1999; Polet *et al*., 2004). La Figura **5**. 17 muestra una propuesta acerca de las posibles relaciones filogenéticas entre los Radiolaria y otros protistas.

Estudios de la evolución de la diversidad del grupo indican que durante todo el Paleozoico la diversificación es moderada, pero en el Triásico se produce una expansión notable y desde allí en adelante la cantidad de familias nuevas que aparece está aproximadamente balanceada con las que se extinguen, de manera que la alta diversidad general se mantiene hasta el Holoceno (Figura **5**. 18).

Paleozoico

Durante el Paleozoico aparecen todos los órdenes conocidos del grupo con 28 familias bien definidas por estructuras internas (De Wever *et al*., 2001; Figura **5**. 19). Si bien para este intervalo ya se han descripto más de 600 especies (Vishnevskaya y Kostyuchenko, 2000), el conocimiento de estos radiolarios, en particular del Paleozoico Inferior, está en estado incipiente debido, en gran medida, a dificultades en el estu-

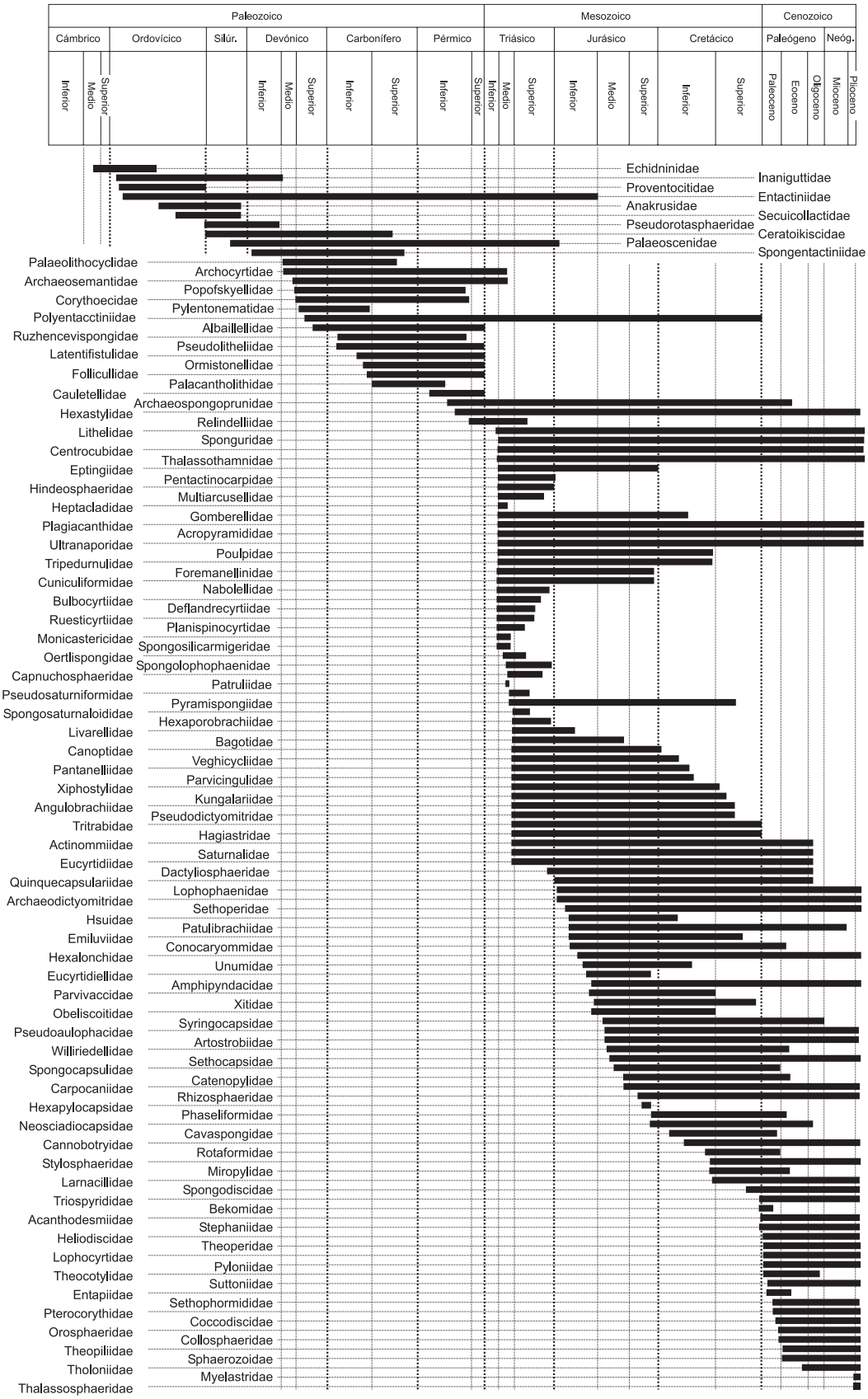


Figura 5. 19. Rangos estratigráficos de las familias de radiolarios Polycystina (redibujado de De Wever *et al.*, 2001).

dio de restos casi invariablemente muy mal preservados.

En general, los fósiles del Cámbrico-Ordovícico parecen haber sido depositados en ambientes relativamente someros, aun cuando cabe la posibilidad de que hayan sido asociaciones de aguas profundas que invadieron ambientes poco profundos durante episodios marinos de transgresión. Conjuntos de aguas tropicales y de aguas frías se pueden distinguir bien en el Cámbrico, mientras que hacia el Silúrico ya existía una fauna de radiolarios de aguas profundas.

En el Ordovícico Inferior se registran los primeros Entactinaria con las familias Entactiniidae e Inaniguttidae. Este grupo probablemente evolucionó de Archaeospicularia a través de una reducción de las espinas. Entactiniaria es un orden muy importante, diversificándose durante todo el Paleozoico y continuando en el Mesozoico (Figura **5**. 2 L, M). En el Ordovícico Tardío-Silúrico Temprano aparece la familia Ceratoikiscidae, compuesta por tres espículas fusionadas ilustrando el primer ejemplo de esqueletos típicos del orden Albaillellaria. La familia Albaillellidae (muy importante en bioestratigrafía), que evoluciona a partir de Ceratoikiscidae, usa también el mismo marco de tres espinas, pero se caracteriza por el desarrollo de una estructura laminar que cubre el marco parcialmente. Hacia el Paleozoico Superior (Carbonífero) los Albaillellidae experimentaron una gran diversificación para finalmente extinguirse al término del Pérmico (Figuras **5**. 2 D, E y 19). Los Palaeoscenidiidae, relacionados con aguas de plataformas y taludes continentales (Aitchison y Flood, 1990) fueron muy importantes en el Silúrico. Estos radiolarios poseen un marco elemental formado por espículas vinculadas a modo de postes en una tienda de campaña. Normalmente están formados por tres o cuatro espículas basales y dos a cuatro apicales. Las espículas basales usualmente desarrollan espinas laterales que forman una trama entre ellas (Figura **5**. 20 C, D). Generalmente no poseen una concha externa. Estas formas pueden representar hasta el 45% de la fauna del Silúrico.

El Pérmico no tiene cambios notables excepto por la aparición de algunas formas asignadas a Archaeospongoprunidae con brazos radiales y esqueletos esponjosos. Este grupo se considera perteneciente al orden Spumellaria y representaría la primera aparición de este orden en el registro fósil (De Wever *et al*., 2003). Es de notar que muchas de las formas inicialmente asignadas a Spumellaria en el Paleo-

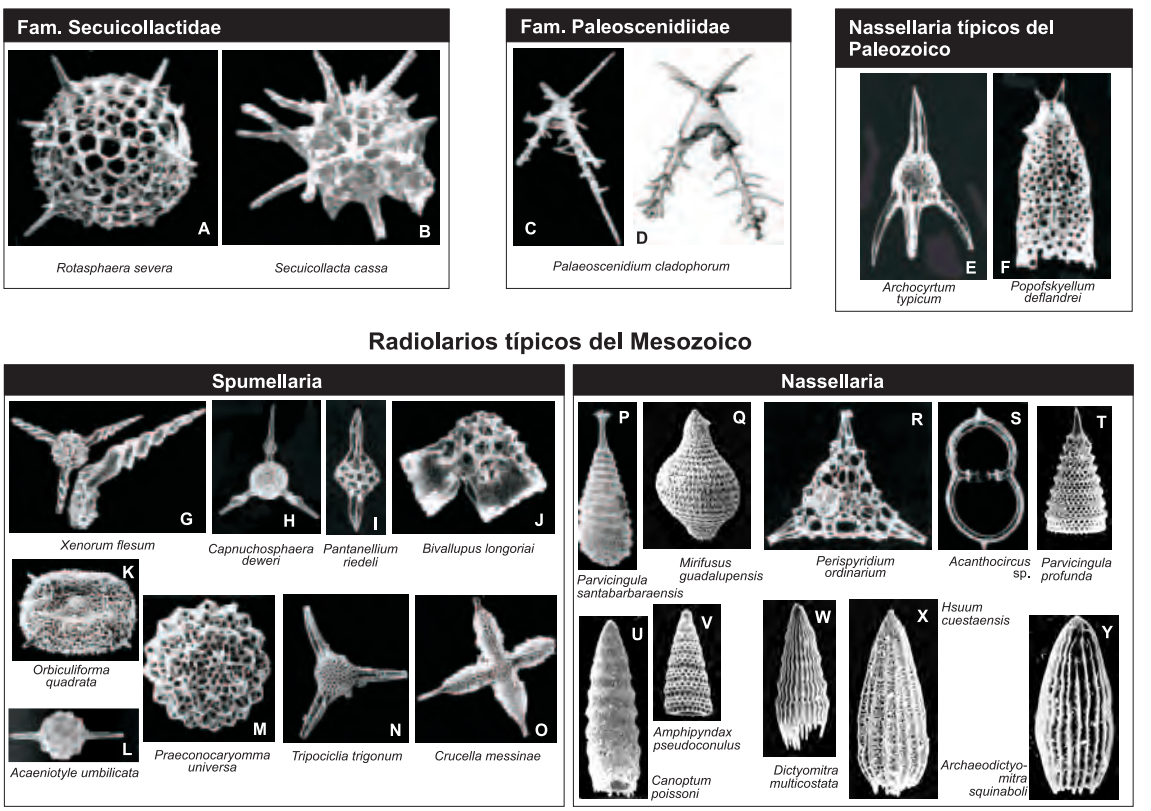


Figura 5. 20. Algunas formas importantes de radiolarios paleozoicos y mesozoicos.

zoico Inferior poseen espículas internas típicas de Entactiniaria (De Wever *et al.*, 2001).

Mesozoico

Los comienzos del Triásico están caracterizados por la extinción masiva de fines del Pérmico, de manera que la diversidad a comienzos de este período es pobre, aunque los datos disponibles pueden estar algo sesgados por el mal estado de preservación de los depósitos correspondientes. Sin embargo, a lo largo del período la diversidad crece de manera drástica, probablemente gracias a las reorganizaciones que sufre el Océano Mundial desde fines del Paleozoico. En consonancia con este florecimiento del grupo, la tasa media de especiación en el Mesozoico se estima en unas 10 especies por millón de años (Vishnevskaya y Kostyuchenko, 2000). Si bien de las 16 familias conocidas para el Pérmico solamente 8 continúan viviendo en el Mesozoico, en el Triásico aparecen 51 familias nuevas (Figuras **5**. 18 y 19). Este florecimiento ocurre principalmente en el Triásico Medio, ya que el Triásico Inferior se caracteriza por una fauna pobre en registros y diversidad (Sashida, 1983, 1991; Kozur *et al*., 1996), con faunas pobremente preservadas, dominadas por entactínidos y algunos Nassellaria Monocyrtida (con solo un segmento). El Triásico Medio presencia la aparición súbita de nuevas formas. Nassellaria es uno de los grupos con mayores tasas de evolución y diversificación en el Triásico y el Jurásico.

Los primeros Nassellaria multisegmentados poseen esqueletos extremadamente alargados con múltiples segmentos posabdominales, como los géneros *Triassocampe*, *Yeharia* y *Xiphoteca*. A partir de entonces el grupo experimenta una muy marcada explosión evolutiva: la mayoría de las familias de Nassellaria se originaron entre el Triásico Medio y el Jurásico Medio. Los Spumellaria del Triásico también son abundantes, con familias muy características como Pantanellidae, Hagiastridae, Angulobrachiidae y otras que se diversificaron enormemente en el Jurásico y el Cretácico. Muchas de éstas desaparecen a finales del Mesozoico.

Durante el Jurásico vivieron 60 familias, y durante el Cretácico 67 (De Wever *et al*., 2001). Según Vishnevskaya y Kostyuchenko (2000) en depósitos del Mesozoico se hallaron más de 2500 especies de radiolarios, agrupados en unos 250 géneros.

El Mesozoico también se caracteriza por la aparición de estructuras altamente complejas en varios grupos de radiolarios. En el Triásico Medio muchos Spumellaria comienzan a exhi-

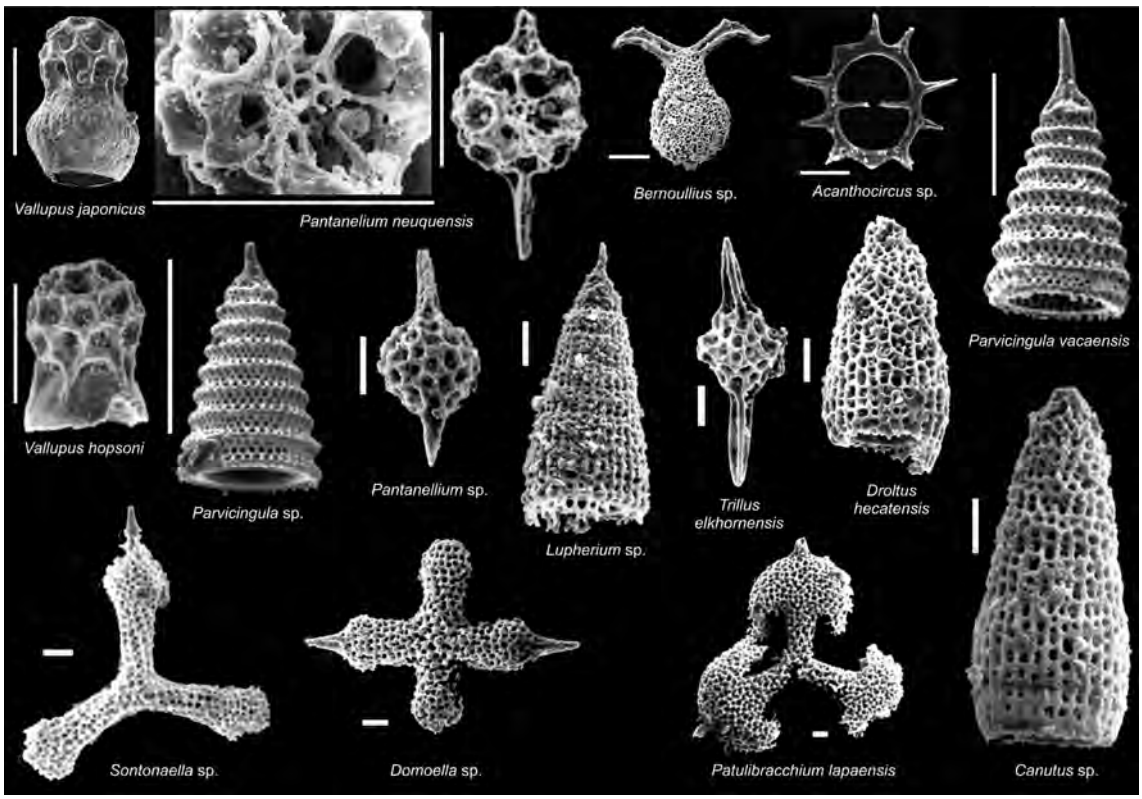


Figura 5. 21. Representantes típicos de un conjunto faunístico de la cuenca Neuquina. Escala: 40 µm.

bir espinas primarias retorcidas, frecuentemente con ramas laterales en cruz (Figura **5**. 20 G), y en el Triásico Superior aparecen otras formas muy características con espinas tubulares gruesas con una estructura interna compleja (géneros *Capnuchosphaera* y *Capnodoce,* Figura **5**. 20 H), así como los Saturnalidae (Figura **5**. 20 S), cuyos representantes más típicos están provistos de un anillo conectado a una esfera central por dos espinas.

Muchas de las formas triásicas se extinguieron cerca del límite con el Jurásico (*Squinabolella, Livarella*) dando lugar a taxones nuevos (*Hsuum,* Figura **5**. 20 X; *Dictyomitrella, Gigi, Archicapsa*), pero cerca del 40% de los géneros no sufrieron mayores cambios en este límite (Vishnevskaya, 1997) (*Canoptum,* Figura **5**. 20 U; *Pantanellium,* Figura **5**. 20 I; *Crucella,* Figura **5**. 20 O; *Cantalum, Gorgansium, Mesosaturnalis, Orbiculiforma,* Figura **5**. 20 K; *Paronaella, Pseudoheliodiscus*, etc.).

La fauna del Jurásico Inferior es de diversidad baja con predominancia de géneros endémicos (*Parahsuum, Canoptum, Bipedis*), caracterizados por enrejados y simetría algo irregulares y espinas simples. Hacia el Pliensbachiano-Toarciano se establece una fauna cosmopolita con formas similares en todo el mundo (géneros *Trillus, Bagotum*); las faunas de la Formación Sierra Chacaico en la cuenca Neuquina son un excelente ejemplo. Uno de los grupos más característicos de este intervalo son los Hagiastridae, que consisten en 2 a 4 brazos con un entretejido regular de poros rectangulares que encierran en el centro múltiples esferas medulares (Figura **5**. 20 O). También abundan las formas esféricas con numerosas protuberancias regularmente espaciadas en la esfera cortical, como *Praeconocaryomma* (Figura **5**. 20 M), o con espinas principales bien destacadas como el género *Acaeniotyle* (Figura **5**. 20 L).

Los Nassellaria ligeramente asimétricos ancestrales, como la familia Bagotidae (*Canutus, Droltus, Bagotum*) se extinguen hacia el final del Jurásico Medio y aparecen varias familias nuevas (Figura **5**. 19, Takemura, 1986). Durante el Kimmeridgiano-Tithoniano se observa una alta diversidad con irregularidades morfológicas como brazos, estructuras y espinas en números inusualmente altos en diferentes familias, con una duración muy corta. Un ejemplo ilustrativo es la subfamilia Vallupininae de la familia Pantanellidae, que exhibe una exuberante producción de formas con múltiples collares corticales y espinas. Esta subfamilia solo persiste durante un breve período desde el Kimmeridgiano superior a la base del Tithoniano medio. El mismo fenómeno se registra en varios lugares del mundo, incluyendo México (Yang y Pessagno, 1989), Rusia (Vishnevskaya, 1997), y la cuenca Neuquina (Pujana, 1995, 1996 b).

En el Tithoniano superior-Berriasiano, una nueva fauna se establece con características más estables, con géneros como *Parvicingula, Archaeodyctiomitra, Mirifusus, Pantanellium, Xitus, Acaeniotyle*, etc. (Figura **5**. 20 I, L, P, Q, Y). Hacia el límite Albiano-Cenomaniano se reemplaza cerca del 25% de la fauna de radiolarios (Erbacher y Thurow, 1997), desapareciendo algunas familias (Pantanellidae, Parvicingulidae, Naporidae), y apareciendo otras (Pseudodictyomitridae, Amphipyndacidae (Figura **5**. 19).

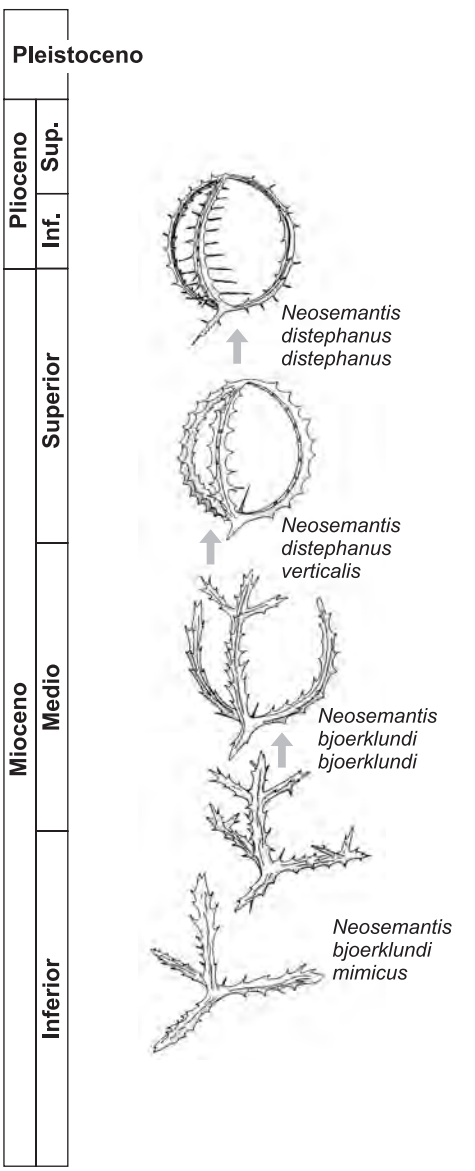


Figura 5. 22. Diagrama de la evolución del género *Neosemantis* durante el Neógeno (simplificado de Goll, 1979).

Al igual que muchos otros grupos de animales y plantas, en la vecindad del límite Cretácico-Terciario, los radiolarios sufren una drástica declinación en su diversidad (Figura **5**. 18). Una buena parte de las familias y géneros del Mesozoico se extinguen pero, hacia principios del Eoceno la diversidad vuelve a aumentar hasta llegar a los valores del Cretácico, manteniéndose en estos niveles durante el resto del Cenozoico (Sanfilippo *et al*., 1985; Vishnevskaya y Agarkov, 1998).

Cenozoico

Los radiolarios fueron abundantes en todos los océanos durante el Cenozoico, pero su diversidad fue algo más baja que en el Mesozoico (Figura **5**. 18). Los eventos cenozoicos más importantes se relacionan con cambios climáticos y tectónicos que afectaron los patrones de productividad y circulación de los océanos. Especialmente importante fue el cambio en las masas oceánicas al final del Eoceno y el enfriamiento gradual de regiones polares desde el Oligoceno. Este enfriamiento alteró significativamente la circulación oceánica y atmosférica. Las nuevas áreas de aguas frías, ricas en nutrientes, pueden haber ayudado a la proliferación de las diatomeas, las que a su vez influyeron en la diversificación de los radiolarios. Por otro lado, se ha propuesto que es precisamente la competencia por sílice con las diatomeas el factor responsable de que los esqueletos de los radiolarios del Cenozoico sean más delicados que los que predominan hasta el Cretácico (Racki, 1999). Esto es particularmente evidente en faunas de aguas cálidas y superficiales, donde la sílice es menos abundante y, por ende, la competencia es mayor.

Si bien es difícil estimar su diversidad con precisión, se calcula que durante el Cenozoico la cantidad de especies se mantiene, como mínimo, entre 200 y 400, de manera que al menos desde este punto de vista los radiolarios constituyen una excelente herramienta estratigráfica. También sus rangos estratigráficos son razonablemente breves: Sanfilippo *et al*. (1985) estiman que si bien hay unas pocas especies que se mantienen sin cambios desde el Paleoceno hasta el Holoceno, la gran mayoría persiste de 1 a 5 millones de años antes de extinguirse, o antes de modificarse lo suficiente como para ser reconocidas como una especie nueva. Sin embargo, dada la alta diversidad del grupo y la escasez de especialistas, solamente un 10-20% de estas formas tienen límites morfológicos adecuadamente definidos, y solo el 20-40% de los géneros cuentan con filogenias más o menos conocidas (Sanfilippo *et al*., 1985; Figura **5**. 22).

El panorama que surge de los estudios disponibles indica el predominio de linajes derivados de un antecesor que sufren cambios morfológicos más o menos constantes, lineales, hasta extinguirse luego de unos 10 a 30 millones de años.

Ocasionalmente, estos linajes producen ramificaciones que tradicionalmente se han tratado como géneros o subgéneros independientes (por ejemplo, los subgéneros *Podocyrtis y Lampterium* del género *Podocyrtis*, o el género *Diartus* derivado de *Didymocyrtis*) (Sanfilippo *et al*., 1985).

Los radiolarios del Neógeno son ampliamente usados en estudios paleoclimáticos, especialmente en el Holoceno y Pleistoceno, donde las faunas son iguales o muy similares a las actuales.

BIBLIOGRAFÍA

Afanasieva, M.S. y Amon, E.O. 2003. A new classification of the Radiolaria. *Paleontological Journal* 37: 630-645.

Aitchison, J.C. y Flood, P.G. 1990. Geochemical constraints on the depositional setting of Palaeozoic cherts from the New England orogen, NSW, eastern Australia. *Marine Geology* 94: 79-95.

Alperín, M. 1987. Radiolarios de un testigo cuaternario del talud continental argentino. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 41: 290-315.

Amaral Zettler, L.A., Anderson, O.R. y Caron, D.A. 1998. Insights on the diversity within a «species» of *Thalassicolla* (Spumellarida) based on 16S-like ribosomal RNA gene sequencing. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 45: 488-496.

Amaral Zettler, L.A., Anderson, O.R. y Caron, D.A. 1999. Towards a molecular phylogeny of colonial spumellarian radiolaria. *Marine Micropaleontology* 36: 67-79.

Anderson, O.R. 1983. *Radiolaria*. Springer Verlag, New York. 355 pp.

Anderson, O.R., Nigrini, N., Boltovskoy, D., Takahashi, K. y Swanberg, N. 2002. Class Polycystinea. En: J. Lee (ed.), *An Illustrated Guide to the Protozoa*, Second Edition, Society of Protozoologists, Lawrence. pp. 994-1022.

Baumgartner, P.O., O'Dogherty, L., Gorican, S., Urquhart, E., Pillevuit, A., De Wever, P. e INTERRAD Jurassic-Cretaceous Working Group. 1995. Middle Jurassic to Lower Cretaceous Radiolaria of Tethys: Occurrences, Systematics, Biochronology. *Mémoires de Géologie* (Lausanne), Lausanne, Suiza, 23: 1013-1048

Berger, W.H. 1976 Biogenous deep-sea sediments: production, preservation and interpretation. En: J. P. Riley y R. Chichester (eds.), *Chemical Oceanography*. 5, Academic Press, London. pp. 265-388.

Berger, W.H., Johnson, R.F. y Killingley, J.S. 1977. 'Unmixing' of the deep-sea record and the deglacial meltwater spike. *Nature* 269: 661-663.

Berger, W.H., Lange, C.B. y Weinheimer, A. 1997. Silica depletion of the thermocline in the eastern North Pacific during glacial conditions: clues from Ocean Drilling Program Site 893. *Geology* 25: 619-622.

Bernstein, R., Kling, S.A., Boltovskoy, D. 1999. Acantharia. En: D. Boltovskoy (ed.), *South Atlantic Zooplankton*, Backhuys Publishers, Leiden. pp. 75-147.

Blome, C.D. 1984. *Upper Triassic Radiolaria and radiolarian zonation from western North America*. Paleontological Research Institution, Ithaca, New York. pp 1-88.

Boltovskoy, D. 1981. Radiolaria. En: D. Boltovskoy (ed.), *Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Publicación Especial del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata. pp. 261-316.

Boltovskoy, D. 1986. Biogeography of the Southwestern Atlantic: current problems and prospects. En: A. C. Pierrot-Bults, S. Van der Spoel, B. J. Zahuranec y R. K. Johnson (eds.), *UNESCO Technical Papers in Marine Science* 49. UNESCO Press, Paris. pp. 14-24.

Boltovskoy, D. 1987. Sedimentary record of radiolarian biogeography in the equatorial to Antarctic western Pacific Ocean. *Micropaleontology* 33: 267-281.

Boltovskoy, D. 1988. Equatorward sedimentary shadows of near-surface oceanographic patterns. *Speculations in Science and Technology* 11: 219-232.

Boltovskoy, D. 1991. Holocene-upper Pleistocene radiolarian biogeography and paleoecology of the equatorial Pacific. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 86: 227-241.

Boltovskoy, D. 1992. Current and productivity patterns in the equatorial Pacific across the last glacial maximum based on radiolarian east-west and downcore faunal gradients. *Micropaleontology* 38: 1-18.

Boltovskoy, D. 1994. The sedimentary record of pelagic biogeography. *Progress in Oceanography* 34: 135-160.

Boltovskoy, D. 1998. Classification and Distribution of South Atlantic Recent Polycystine Radiolaria. *Palaeontologia Electronica* 1 (2): 116 pp., 2.5 MB. World Wide Web : http://www-odp.tamu.edu/paleo/1998_2/boltovskoy/issue2.htm.

Boltovskoy, D. 1999. Radiolaria Polycystina. En: D. Boltovskoy (ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden. pp. 149-212.

Boltovskoy, D. y Alder, V.A. 1992. Paleoecological implications of radiolarian distribution and standing stocks vs. accumulation rates in the Weddell Sea. En: J. P. Kennet y D. A. Warnke (eds.), The Antarctic Paleoenvironment: A Perspective on Global Change. *Antarctic Research Series, American Geophysical Union* 56: 377-384.

Boltovskoy, D. y Jankilevich, S.S. 1985. Radiolarian distribution in east equatorial Pacific plankton. *Oceanologica Acta* 8: 101-123.

Boltovskoy, D. y Riedel, W.R. 1980. Polycystine Radiolaria from the Southwestern Atlantic ocean plankton. *Revista Española de Micropaleontología* 12: 99-146.

Boltovskoy, D., Alder, V.A. y Abelmann, A. 1993. Annual flux of Radiolaria and other shelled plankters in the eastern equatorial Atlantic at 853 m: seasonal variations and Polycystine species-specific responses. *Deep-Sea Research* 40: 1863-1895.

Boltovskoy, D., Bender Kotzian, S. y Pedrozo, F.L. 1983. Some new techniques for the preparation and illustration of Polycystina (Radiolaria). *Micropaleontology* 29: 382-390.

Boltovskoy, D., Uliana, E. y Wefer, G. 1996 a. Seasonal variations in the flux of microplankton and radiolarian assemblage compositions in the northeastern tropical Atlantic at 2195 m. *Limnology & Oceanography* 41: 615-635.

Boltovskoy, D., Oberhaensli, H., Wefer, G. 1996 b. Radiolarian assemblages in the eastern tropical Atlantic: patterns in the plankton and in sediment trap samples. *Journal of Marine Systems* 8: 31-51.

Boltovskoy, D., Kogan, M., Alder, V. y Mianzan, M. 2003. First record of a brackish radiolarian (Polycystina): *Lophophaena rioplatensis* n. sp. in the Río de la Plata estuary. *Journal of Plankton Research* 25:1551-1559.

Boltovskoy, E. 1970. *Masas de agua (característica, distribución, movimientos) en la superficie del Atlántico sudoeste, según indicadores biológicos-Foraminíferos.* Servicio de Hidrografía Naval, Argentina, Publicación H.643, 99 pp.

Borgert, A. 1910. Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Porospathidae und Cadiidae. *Plankton-Expedition Humboldt-Stiftung, Ergebnisse* 3 (10): 383-415.

Burckle, L.H. y Stanton, D. 1975. Distribution of displaced Antarctic diatoms in the Argentine basin. *Nova Hedwigia* 53: 283-292.

Cachon, J. y Cachon, M. 1972. Le système axopodial des radiolaires sphaeroidés. II. Les Periaxoplastidiés, III - Cryptoaxoplastidiés (anaxoplastidiés), IV - Les fusules et le système rheoplasmique. *Archiv für Protistenkunde* 114: 291-307.

Campbell, A.S. 1954. Subclass Radiolaria. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise of invertebrate paleontology. Protista 3*, Geological Society of America and Kansas University Press, Lawrence. pp. D11-D163.

Caron, D.A. y Swanberg, N.R. 1990. The ecology of planktonic sarcodines. *Aquatic Sciences*, CRC Press, Boca Raton 3: 147-180.

Cavalier-Smith, T. y Chao, E.E.Y. 2003. Molecular phylogeny of Centrohelid Heliozoa, a novel lineage of Bikont Eukaryotes that arose by ciliary loss. *Journal of Molecular Evolution* 56: 387–396.

Charles, D.C. y Morley, J.J. 1988. The paleoceanographic significance of the radiolarian *Didymocyrtis tetrathalamus* in eastern Cape Basin sediments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 66: 113-126.

Ciesielski, P.F. y Grinstead, G.P. 1986 Pliocene variations in the position of the Antarctic Convergence in the southwest Atlantic. *Paleooceanography* 1: 197-232.

CLIMAP Project Members. 1976. The surface of the ice-age earth.Quantitative geologic evidence is used to recontruct boundary conditions for the climate 18,000 years ago. *Science* 191: 1131-1144.

Coco, B.C. 1982. Radiolarios de un testigo antárctico (Mioceno-Reciente). *Ameghiniana* 19: 335-352.

De Wever, P., Dumitrica, P., Caulet, J.P., Nigrini, C. y Caridroit, M. 2001. *Radiolarians in the sedimentary record*. Gordon and Breach, Amsterdam. 533 pp.

De Wever, P., O'Dogherty, L., Caridroit, M., Dumitrica, P., Guex, J., Nigrini, C. y Caulet, J.P. 2003. Diversity of radiolarian families through time. *Bulletin de la Societé Geologique de France* 174: 453-469.

Dumitrica, P. 1988. New families and subfamilies of Pyloniacea (Radiolaria). *Revue de Micropalentologie* 31: 178-195.

Dumitrica, P. 1989. Internal skeletal structures of the superfamily Pylonacea (Radiolaria), a basis of a new systematics. *Revista Española de Micropaleontología* 21: 207-264.

Erbacher, J. y Thurow, J. 1997, Influence of oceanic anoxic events on the evolution of mid-Cretaceous radiolaria in the North Atlantic and western Tethys. *Marine Micropaleontology* 30: 139-158.

Gast, R.G. y Caron, D.A. 2001. Photosymbiotic associations in planktonic foraminifera and radiolaria. *Hydrobiologia* 461: 1-7.

Gersonde. R. y Wefer, G. 1987 Sedimentation of biogenic siliceous particles in Antarctic waters from the Atlantic sector. *Marine Micropaleontology* 11: 311-332.

Goll, R.M., 1972. Leg 9 synthesis, radiolaria. En: J. D. Hays *et al*. (eds.), *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 9. Washington, D.C., U.S. Government Printing Office. pp. 947-1058.

Goll, R.M. 1979. The Neogene evolution of *Zygocircus*, *Neosemantis* and *Callimitra*: their bearing on nassellarian classification. A revision of the Plagiacanthoidea. *Micropaleontology* 25: 365-396.

Goll, R.M. y Bjørklund, K.R. 1974. Radiolaria in surface sediments of the South Atlantic. *Micropaleontology* 20: 38-75.

Goll, R.M. y Bjørklund, K.R. 1989. A new radiolarian biostratigraphy for the norwegian sea. En: O. Eldholm, J. Thiede, E. Taylor *et al*. (eds.), *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 104. Washington, D.C., U.S. Government Printing Office. pp. 697-737.

Grinstead, G.P. 1984. *Pliocene paleoclimatic history of the southwest Atlantic: a quantitative micropaleontological approach*. M. Ss. Thesis, University of Georgia, Athens. 101 pp.

Haeckel, E. 1862. *Die Radiolarien (Rhizopoda Radiaria)*. Eine Monographie. Reimer, Berlin. 572 pp.

Haeckel, E. 1887. Report on Radiolaria collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Report of the Scientific Results of the Voyage of the H.M.S. Challenger, 1873-76*, 18, 1803 pp.

Haecker, V. 1908. Tiefsee-Radiolarien. *Wissenschaften Ergebnisse Deutsche Tiefsee-Expedition Dampfer «Valdivia», 1898-1899*, 14, vol. 1: 1-476; vol. 2: 477-706.

Hays, J.D. 1965. *Radiolarians and late Tertiary and Quaternary history of Antarctic seas. Biology of the Antarctic Seas II*. Antarctic Research Series 5, American Geophysical Union. pp. 125-184.

Hays, J.D. 1967. Quaternary sediments of the Antarctic Ocean. *Progress In Oceanography* 4: 117-131.

Hays, J.D. y Opdyke, N.D. 1967. Antarctic Radiolaria, magnetic reversals and climatic change. *Science* 158: 1001-1011.

Holdsworth, B.K. y Jones, D.L. 1980, *A provisional radiolaria biostratigraphy, late Devonian through late Permian*. U.S. Geological Survey Publication, Denver. 33 pp.

Holdsworth, B.K. y Nell, P.A.R. 1992. Mesozoic radiolarian faunas from the Antarctic Peninsula; age, tectonic and palaeoceanographic significance: *Journal of the Geological Society of London* 149: 1003-1020.

Hollande, A. y Enjumet, M. 1960. Cytologie, évolution et systématique des Sphaeroidés (Radiolaires). *Archives du Muséum Nationale d'Histoire Naturelle*, Paris, Sér. 7, 7: 1-134.

Imbrie, J. y Kipp, N.G. 1971. *A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology: applications to a late Pleistocene Caribbean core*. The Late Cenozoic Ages, Yale University Press, New Haven. pp. 71-181.

Ishiga, H. 1986. Late Carboniferous-Permian radiolarian biostratigraphy in Japan with special reference to distribution and phyletic line of *Follicucullus* in Late Permian time. *News of Osaka Micropaleontologists* Special Volume 7: 1-8.

Ishiga, H. 1990. Paleozoic Radiolarians. En: K. Ichikawa, S. Mizutani, I. Hara, S. Hada y A. Yao (eds.), *Pre-Cretaceous Terranes of Japan*. Publication of IGC 224. pp. 285-295.

Jannou, G.E. y Olivero, E. 2001 Hallazgo de radiolarios del Paleógeno en la Isla Grande de Tierra del Fuego, Argentina. *Ameghiniana* 38 (3): 317-320.

Johnson, D.A. y Nigrini, C. 1980. Radiolaria biogeography in surface sediments of the western Indian ocean. *Marine Micropaleontology* 5: 111-152.

Johnson, D.A. y Nigrini, C. 1982. Radiolaria biogeography in surface sediments of the eastern Indian Ocean. *Marine Micropaleontology* 7: 237-281.

Kiessling, W. 1999. Late Jurassic radiolarians from the Antarctic Peninsula. *Micropaleontology* 45: 1-96.

Kiessling, W. 2002. Radiolarian diversity patterns in the latest Jurassic-earliest Cretaceous. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 187: 179-206.

Kiessling, W. y Scasso, R. 1996. Ecological perspectives of Late Jurassic radiolarian faunas from the Antarctic Peninsula. *GeoResearch Forum* 1-2: 317-326.

Kishida, Y. y Sugano, K. 1982. Radiolarian zonation of Triassic and Jurassic in outer side of Southwest Japan. *News of Osaka Micropaleontologists* Special Volume 5: 271-300.

Kling, S.A. 1978. Radiolaria. En: B.U. Haq y A. Boersma (eds.), *Introduction to marine micropaleontology*. Elsevier, New York. pp. 203-244.

Kling, S.A. 1979. Vertical distribution of polycystine radiolarians in the central North Pacific. *Marine Micropaleontology* 4: 295-318.

Kling, S.A. y Boltovskoy, D. 1995. Radiolarian vertical distribution patterns across the southern California Current. *Deep-Sea Research* 42: 191-231.

Kling, S.A. y Boltovskoy, D. 1999. Radiolaria Phaeodaria. En: D. Boltovskoy (ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden. pp. 213-264.

Kozur, H., Krainer, K. y Mostler, H. 1996. *Radiolarians and facies of the Middle Triassic Loibl Formation, south Alpine Karawanken mountains (Carinthia, Austria).* Geologisch-Palaontologische Mitteilungen. pp. 195-269.

Kranck, E.H. 1933. Sur quelques roches à Radiolairies de la Terre de Feu. *Bulletin de la Societé Géologique de France* ser. 5, v. 2: 275-283.

Kruglikova, S.B. 1989. Certain aspects of radiolarian data as evidence of the paleoenvironment. *Palaeogeography, Palaeoclimatatology, Palaeoecology* 69: 303-320.

Lange, C.B. y Boltovskoy, D. 1995. Trampas de sedimento. En: K. Alveal, M. E. Ferrario, E. C. Oliveira y E. Zar (eds.), *Manual de métodos ficológicos*. Universidad de Concepción, Concepción. pp. 93-118.

Lange, C.B., Berger, W.H., Burke, S.K., Casey, R.E., Schimmelmann, A., Soutar, A. y Weinheimer, A.L. 1987 EL Niño in Santa Barbara basin: diatom, radiolarian and foraminiferan responses to the 1983 El Niño event. *Marine Geology* 78: 153-160.

Lazarus, D.B. 1992, Antarctic Neogene radiolarians from the Kerguelen Plateau, Legs 119 and 120. En: S. W. Wise y R. Schlich (eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. Leg 120. ODP, College Station, Texas. pp. 785-809.

Ledbetter, M.T. 1979. Fluctuations of Antarctic bottom water velocity in the Vema channel during the last 160,000 years. *Marine Geology* 33: 71-89.

Lozano, J.A. y Hays, J.D. 1976. Relationship of radiolarian assemblages to sediment types and physical oceanography in the Atlantic and Western Indian sectors of the Antarctic Ocean. *Memoirs of the Geological Society of America*, 145: 303-336.

Matsuoka, A. 1993. Observations of living radiolarians from the surface water in the Caribbean sea. *News of Osaka Micropaleontologists*, Special Volume 9: 349-363.

Matsuoka, A. 1995. Middle Jurassic - Lower Cretaceous radiolarian zonation in Japan and the western Pacific, and age assignments based on the Unitary Associations Method. En: P. O. Baumgartner, S. Gorican, E. Urquhart, A. Pillevuit y P. De Wever (eds.), *Middle Jurassic to Lower Cretaceous Radiolaria of Tethys: Occurrences, Systematics, Biochronology*. Memoires de Geologie (Lausanne) 23: 1049-1057.

Matul, A.G. 1990. Radiolarian thanatoceonocises of sediment surface layer in the North Atlantic as reflection of environmental conditions. *Okeanologiya* 30: 102- 107.

McMillen, K.J. 1979. Radiolarian ratios and the Pleistocene-Holocene boundary. *Transactions of the Gulf Coast Association of Geological Societies* 29: 298-301.

Molina-Cruz, A. 1977. Radiolarian assemblages and their relationship to the oceanography of the subtropical southeastern Pacific. *Marine Micropaleontology* 2: 315-352.

Moore, T.C. 1978. The distribution of radiolarian assemblages in the modern and iceage Pacific. *Marine Micropaleontology* 3: 229-266.

Morley, J.J. 1977. *Upper Pleistocene climatic variations in the South Atlantic derived from a quantitative radiolarian analysis: accent on the last 18,000 years*. Ph. D. Thesis Dissertation, Columbia University.

Morley, J.J. y Hays, J.D. 1979. *Cycladophora davisiana*: a stratigraphic tool for Pleistocene north Atlantic and interhemispheric correlation. *Earth and Planetary Science Letters* 44: 383-389.

Morley, J.J. y Nigrini, C. 1995. Miocene to Pleistocene radiolarian biostratigraphy of North Pacific sites 881, 884, 885, 886 and 887. En: D. K. Rea, I. A,. Basov, D. W. Scholl y J. F. Allan (eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. Leg 145. ODP, College Station, Texas. pp. 55-91.

Müller, J. 1859. *Einige neue Polycysten und Acanthometren des Mittelmeers*. Physic abhandlungen der Königlicher Akademie der Wissenschaften aus der Jahre 1858, Berlin. pp. 1-62.

Musacchio, E. A. 1979. Datos paleobiogeográficos de algunas asociaciones de foraminíferos, ostrácodos y carófitos del Jurásico y el Cretácico inferior de Argentina. *Ameghiniana* 16 (3-4): 247-271.

Nazarov, B.B., 1973. Radiolaria from the Lowest Cambrian Horizons of Batenev Ridge. En: *Biostratigraphy and Paleontology of the Lower Cambrian of Siberia and the Far East*. Nauka, Novosibirsk. pp. 31-35.

Nazarov, B.B. 1984. *Radiolaria of the Palaeozoic*. Geologicheskii Institut Akademii Nauk, Moskva. 56 pp.

Nazarov, B.B. y Ormiston, A.R. 1993. New biostratigraphically important Paleozoic Radiolaria of Eurasia and North America. En: J. R. Blueford y B. L. Murchey (eds.), *Radiolaria of giant and subgiant fields in Asia*. Microplaeontology Press. pp. 22-60.

Nigrini, C.A. 1967. Radiolaria in pelagic sediments from the Indian and Atlantic Oceans. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* 11: 1-125.

Nigrini, C.A. y Moore, T.C. 1979. *A guide to Modern Radiolaria*. Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication 16, Washington, D.C. pp. S1-S142 + N1-N106.

Nigrini, C. y Sanfilippo, A. 2001, *Cenozoic radiolarian stratigraphy for low and middle latitudes with descriptions of biomarkers and stratigraphically useful species*. Ocean Drilling Program Technical Note, 27. World Wide Web:http://wwwodp.tamu.edu/publications/tnotes/tn27/index.htm.

Nishimura, A., Nakaseko, K. y Okuda, Y. 1997. A new coastal water radiolarian assemblage recovered from sediment samples from the Antarctic Ocean. *Marine Micropaleontology* 30: 29-44.

Noble, P.J. 1994. Silurian radiolarian zonation for the Caballos Novaculite, Marathon uplift, West Texas. *Bulletins of American Paleontology* 106: 1-55.

Noble, P. y Aitchison, J. 2000. Early Paleozoic radiolarian biozonation. *Geology* 28: 367-370.

Obut, O.T. e Iwata, K. 2000. Lower Cambrian Radiolaria from the Gorny Altai Southern West Siberia. *Novosti Paleontologii i Stratigrafii*, 2-3: 33-38.

Palmer, A.A. 1986 Cenozoic radiolarians as indicators of neritic versus oceanic conditions in continental-margin deposits: U.S. Mid-Atlantic Coastal Plain. *Palaios* 1: 122-132.

Paverd, P.J. van de. 1995. *Recent polycystine Radiolaria from the Snellius-II expedition*. Ph. D. Thesis Dissertation, University of Amsterdam.

Pessagno, E.A. 1976. *Radiolarian zonation and stratigraphy of the Upper Cretaceous portion of the Great Valley Sequence, California Coast Ranges*. Micropaleontology Special Publication 2. 95 pp.

Pessagno, E.A. 1977. *Lower Cretaceous radiolarian biostratigraphy of the Great Valley sequence and Franciscan Complex, California coastal ranges*. Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication 15, Washington D.C. 87 pp.

Pessagno, E.A., Blome, C.D., Carter, E.S., Macleod, N., Whalen, P.A. y Yeh, K.H. 1987. *Studies of North American Jurassic Radiolaria; Part II, Preliminary radiolarian zonation for the Jurassic of North America*. Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication 23, Washington D.C. 18 pp.

Petrushevskaya, M.G. 1967. Radiolyarii otryadov Spumellaria i Nassellaria Antarkticheskoi oblasti (po materialam Sovetskoi Antarkticheskoi Ekspeditzii*). Issledovaniya Fauny Morei*, Nauka, Leningrad, 4 (12), 3: 1-186.

Petrushevskaya, M.G. 1971. Radiolyarii Nassellaria v planktone Mirovogo Okeana. *Issledovaniya Fauny Morei*, Nauka, Leningrad, 9 (17):1-420.

Petrushevskaya, M.G. 1981. *Radiolyarii otryada Nassellaria Mirovogo Okeana*. Nauka, Leningrad. 405 pp.

Petrushevskaya M.G. 1986. *Radiolyarevyi analiz*. Nauka, Leningrad. 200 pp.

Petrushevskaya, M.G., Cachon, J. y Cachon, M. 1976. Comparative-morphological study of radiolarians: foundations of new taxonomy. *Zoologicheskii Zhurnal*, 55: 485-496.

Petrushevskaya, M. 1977. On the origin of Radiolaria. *Zoologicheskii Zhurnal*, 56: 1448-1458.

Polet, S., Berney, C., Fahrni, J. y Pawlowski, J. 2004. Small-Subunit Ribosomal RNA Gene Sequences of Phaeodarea Challenge the Monophyly of Haeckel's Radiolaria. *Protist*, 155: 53–63.

Popofsky, A. 1904. Die Acantharia der Plankton Expedition. 1. Acanthometra. *Plankton-Exp. Humboldt-Stiftung, Ergebn.* 3:1-158.

Popofsky A. 1913. *Die Nassellarien des Warmwassergebietes*. Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903, 14 (Zool. 6):217-416.

Pujana, I. 1988. The Pantanelliidae next to the Jurassic-Cretaceous boundary at the Vaca Muerta Formation in the Province Neuquen, Argentina. *Geologica et Palaeontologica* 22: 202-203.

Pujana, I. 1989. Stratigraphical distribution of the multicyrtids Nassellariina (Radiolaria) at the Jurassic-Cretaceous boundary in the Neuquen Basin, Argentina. En: H. Miller, U. Rosenfeld y K. Weber-Diefenbach (eds.), *Zentralblatt fuer Geologie und Palaeontologie*. Teil I: Allgemeine, Angewandte. Regionale und Historische Geologie. Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. pp. 1043-1052.

Pujana, I. 1991. Pantanelliidae (Radiolaria) from the Tithonian of the Vaca Muerta Formation, Neuquen, Argentina. *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie,* Abhandlungen, 180: 391-408.

Pujana, I. 1993. *Middle Jurassic (Bathonian-Callovian) Radiolaria from Chacay Melehue, Cordillera del Viento, Province of Neuquen, Argentina*. Geosciences Department, Richardson, University of Texas at Dallas, 7: 87.

Pujana, I. 1995. Two evolutionary events in the Subfamily Vallupinae (Radiolaria) in the Tithonian of Mendoza Formation, Neuquén Basin Argentina. *5° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafia*, (Trelew, 1995), Actas: 213-220.

Pujana, I. 1996 a. A new Lower Jurassic radiolarian fauna from the Neuquen Basin, Central West Argentina. *13° Congreso Geológico Argentino* (Buenos Aires, 1996), Actas: 133-142.

Pujana, I. 1996 b. Occurrence of Vallupinae (Radiolaria) in the Neuquén Basin; biostratigraphic implications. *GeoResearch Forum*, 1-2: 459-465.

Pujana, I. 1997. *Investigation of Middle and Lower Jurassic Radiolaria from the Neuquén basin of west-central Argentina*. Ph. D. Thesis Dissertation, University of Texas at Dallas

Racki, G. 1999. Silica-secreting biota and mass extinctions: survival patterns and processes: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 154: 107-132.

Renz, G.W. 1976. The distribution and ecology of Radiolaria in the Central Pacific: plankton and surface sediments. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* 22: 1-267.

Reshetnjak, V.V. 1966. *Glubokovodnie radilaoyarii Phaeodaria cevero-zapadnoi chasti Tichogo Okeana*. Fauna SSSR, Akad. Nauk SSSR, Zool. Inst., Nauka, Moskva. 208 pp.

Richter, M. 1925. Beiträge zur Kenntnis der Kreide in Feuerland. *Neues Jahrbuch Mineralogie Geologie und Paläontologie* 52: 529-568.

Riedel, W.R. 1958. *Radiolaria in Antarctic sediments*. Reports of the British, Australian, New Zealand Antarctic Research Expedition *1929-31*, B, 6 (10): 219-255.

Riedel, W.R. 1967. Subclass Radiolaria. En: W. B. Harland *et al*. (eds.), *The fossil record*, Geological Society of London. pp. 291-298.

Riedel, W.R. 1971. Systematic classification of polycystine Radiolaria. En: W. R. Riedel y B. M. Funnell (eds.), *The micropalaeontology of oceans*, Cambridge University Press, Cambridge. pp. 649-660.

Riedel, W.R. y Foreman, H.P. 1995. *Catalogue of polycystine radiolaria*. National Technical Information Service, NTIS ID Number PB281000/LC.

Riedel, W.R. y Sanfilippo, A. 1977. Cainozoic Radiolaria. En: A. T. S. Ramsay (ed.), *Oceanic Micropaleontology*. Academic Press, London. pp. 847-912.

Riedel W.R. y Sanfilippo, A. 1978. Stratigraphy and evolution of tropical Cenozoic radiolarians. *Micropaleontology* 24: 61-96.

Romine, K., y Moore, T. 1981. Radiolarian assemblage distributions and paleooceanography of the eastern equatorial Pacific ocean during the last 127000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 35: 281-314.

Sachs, H.M. 1973. North Pacific radiolarian assemblages and their relationship to oceanographic parameters. *Journal of Quaternary Research* 3: 73-88.

Sancetta, C. 1989. Spatial and temporal trends of diatom flux in British Columbian fjords. *Journal of Plankton Research* 11: 503-520.

Sanfilippo, A., Westbeg-Smith, M.J. y Riedel, W.R. 1985. Cenozoic Radiolaria. En: H. M. Bolli, J. B. Sunders y K. Perch-Nielsen (eds.), *Plankton stratigraphy*, Cambridge University Press, Cambridge. pp. 631-712.

Sarnthein, M. y Faugéres, J.C. 1993 Radiolarian contourites record Eocene AABW circulation in the equatorial East Atlantic. *Sedimentary Geology* 82: 145-155

Sashida, K. 1983. Lower Triassic Radiolaria from the Kanto Mountains, central Japan Part 1: Palaeoscenidiidae. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*, New Series 131: 168-176.

Sashida, K. 1991. Early Triassic radiolarians from the Ogamata Formation, Kanto Mountains, Central Japan. Part 2. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*, New Series 161: 681-696.

Schewiakoff, W. 1926. Die Acantharia des Golfes von Neapel. *Fauna e Flora del Golfo di Napoli* 37: 1-755.

Schmidt, W.J. 1908. *Die Tripyleen Radiolarien Plankton-Expedition. Castanellidae.* Plankton-Expedtion Humboldt-Stiftung, Ergebnisse, 3 (6): 235-279.

Strelkov, A.A., Reshetnjak, V.V. 1971. Koloniyalnie radiolyarii Spumellaria mirovogo okeana (Colonial spumellarian radiolarians from the World Ocean). *Issledovaniya Fauny Morei,* 9 (17): 295-373.

Swanberg, N.R. 1979. *The ecology of colonial radiolarians: their colony morphology, trophic interactions and associations, behavior, distribution, and the photosynthesis of their symbionts*. Ph. D. Thesis Dissertation, Woods Hole Oceanographic Institution.

Swanberg, N.R. y Bjørklund, K.R. 1986. The radiolarian fauna of western Norwegian fjords: patterns of abundance in the plankton. *Marine Micropaleontology* 11: 231-241.

Swanberg, N.R. y Bjørklund, K.R. 1987. Radiolarians in the plankton of some fjords in western and northern Norway: the distribution of species. *Sarsia* 72: 231-244.

Takahashi, K. 1991. Radiolaria: flux, ecology, and taxonomy in the Pacific and Atlantic. Woods Hole Oceanographic Institution, *Ocean Biocoenosis Series* 3: 1-303.

Takahashi K. y Honjo, S. 1981. Vertical flux of Radiolaria: a taxon-quantitative sediment trap study from the western tropical Atlantic. *Micropaleontology* 27: 140-190.

Takemura, A. 1986. Classification of Jurassic Nassellarians (Radiolaria). *Palaeontographica,* Abt. A., 53-65: 29-74.

Takemura, A. y Ling, H.Y. 1997. Eocene and Oligocene radiolarian biostratigraphy from the Southern Ocean: correlation of ODP Legs 114 (Atlantic Ocean) and 120 (Indian Ocean). *Marine Micropaleontology* 30: 97-116.

Taketani, Y. 1982, Title Cretaceous radiolarian biostratigraphy of the Urakawa and Obira areas, Hokkaido. *The Science Reports of the Tohoku University*, Sendai, Second Series (Geology) 52: 1-76.

Vishnevskaya, V. 1997. Development of Palaeozoic-Mesozoic Radiolaria in the Northwestern Pacific Rim. *Marine Micropaleontology* 30: 79-95.

Vishnevskaya, V.S. y Agarkov, Y.V. 1998. Late Cretaceous radiolaria of the North Caucasus as missing link to correlate tropical and boreal scales. *Doklady Akademii Nauk* 360: 655-659.

Vishnevskaya, V.S. y Kostyuchenko, A.S. 2000. The evolution of Radiolarian biodiversity. *Paleontologicheskii Zhurnal* 34: 124-130.

Weaver, F.M. 1983. Cenozoic radiolarians from the Southwest Atlantic, Falkland Plateau Region, DSDP Leg 71. En: S. W. Wise *et al*. (eds.), *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. 71.* Washington D.C., U.S. Government Printing Office. pp. 667-686.

Weinheimer, A.L. y Cayan, D.R. 1997. Radiolarian assemblages from Santa Barbara Basin sediments: recent interdecadal variability. *Paleoceanography* 12: 658-670.

Won, M.Z. y Below, R. 1999. Cambrian Radiolaria from the Georgina Basin, Queensland, Australia. *Micropaleontology* 45: 325-363.

Won, M.Z. e Iams, W.J. 2002. Late Cambrian radiolarian faunas and biostratigraphy of the Cow Head Group, Newfoundland. *Journal of Paleontology* 76 (1): 1-33.

Yamashita, H., Takahashi, K. y Fujitani, N. 2002. Zonal and vertical distribution of radiolarians in the western and central Equatorial Pacific in January 1999. *Deep-Sea Research* 49: 2823-2862.

Yang, Q. P. y Pessagno, E.A. 1989. Upper Tithonian Vallupinae (Radiolaria) from the Taman Formation, east-central Mexico. *Micropaleontology* 35: 114-134.

6 PROTISTA AUTÓTROFOS Y HETERÓTROFOS

SILICOFLAGELADOS, EBRIDIANOS Y TINTÍNIDOS

Susana **Adamonis**
Andrea **Concheyro**
Viviana **Alder**

INTRODUCCIÓN

Los Protista (= Protoctista) incluyen a organismos unicelulares (protozoos) eucariotas, generalmente microscópicos y con ciertas características animales y vegetales, lo que dificulta su clasificación. Por ello, algunos de sus integrantes son descriptos según las reglas de nomenclatura zoológica y otros, de acuerdo con las botánicas.

Considerados un reino por la mayoría de los especialistas, algunos de sus numerosos phyla se hallan representados por fósiles. En esta obra, los Capítulos **4** y **5** han tratado respectivamente, la clase Foraminiferida (phylum Granuloreticulosa) y la subclase Radiolaria (clase Actinopoda, phylum Sarcodina), quedando para el presente la consideración de las clases Silicoflagellata (phylum Chrysophyta) y Ebriophyceae (phylum Pyrrophyta), y del suborden Tintinnina (orden Oligotrichida, phylum Ciliophora).

SILICOFLAGELADOS

BIOLOGÍA

Los silicoflagelados son protistas microscópicos, marinos, planctónicos y en general, restringidos a la zona fótica. Su protoplasma encierra un núcleo central y un endoesqueleto silíceo (intracitoplasmático). Poseen dos flagelos, uno muy pequeño y difícilmente distinguible y otro largo, anterior con respecto a la dirección del movimiento y usualmente, ubicado en la base de una larga espina; frecuentemente es rígido y su extremo móvil. Además, tienen seudópodos delgados, que pueden extenderse desde varias partes del esqueleto y se hacen prominentes durante la secreción de éste (Figura **6**. 1).

Son tanto autótrofos como heterótrofos y viven en asociación simbiótica con cianobacterias, las que les proporcionan una fuente adicional de nutrientes.

Se reproducen asexualmente, pudiéndose advertir en material actual y fósil, la duplicación de los esqueletos, conectados por la cara abapical y representando un estadio de la división asexual. Cada esqueleto es la imagen especular del anterior, aunque pueden presentar variaciones, especialmente en la estructura apical. Se desconoce si los silicoflagelados se reproducen sexualmente, pero se sospecha que poseen una fase sexual temporaria.

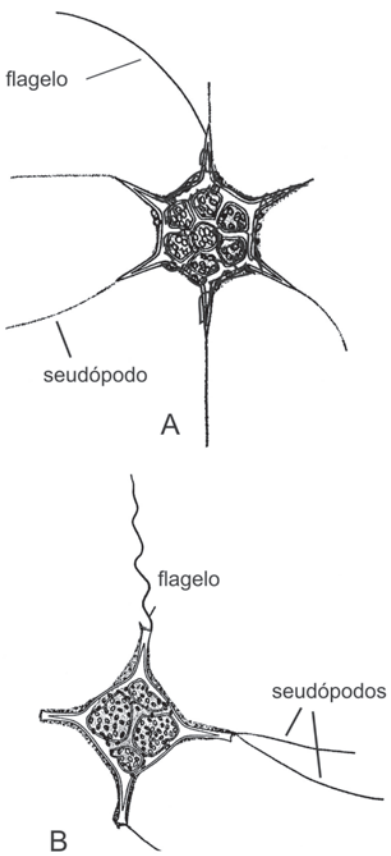


Figura 6. 1. Morfología de silicoflagelados vivientes. A. *Distephanus speculum*, con seis lados basales. B. *Dictyocha fibula*, con cuatro lados basales (modificado de Lipps, 1993).

ESQUELETO

Es un armazón de sílice bajo la forma de ópalo, geométrico y pequeño, que varía entre los 20 y 60 µm, raramente supera los 150 µm, y contiene a la mayoría del protoplasma (Figura **6**. 2). Su estructura es la de un enrejado de escasos elementos lineares o ligeramente curvados, que configuran un simple domo. Dicho esqueleto consta de un **anillo basal** poligonal, con tres hasta ocho o más lados y una estructura apical que constituye el **domo**, situado por encima del anillo basal. La estructura apical se distingue por sus elementos en **punta** o **barras** laterales que se adhieren al anillo basal y, desde allí se elevan hasta la zona del ápice; en la porción apical pueden coalescer entre sí, formando un puente apical o un anillo. Las espinas son comunes en los vértices del anillo basal, aunque algunas formas presentan márgenes redondeados, sin espinas o engrosamientos redondeados, y también en la estructura apical de algunas formas.

El número de puntas es igual al número de lados basales y hay una punta por vértice. Los anillos basales y apicales tienen el mismo número de lados y el esqueleto completo posee simetría rotacional. Los elementos de un esqueleto se unen en un punto triple y el ángulo formado por dos de ellos es de 120°. Los puntos triples también son frecuentes si dos elementos se encuentran en una espina. Las uniones de los diferentes tipos de barras generan huecos, conocidos como **portales** (observados en vista apical) o **ventanas** (definidos por el anillo apical).

El número de morfologías reconocidas varía según los paleontólogos, pero se distinguen seis básicas en el Cenozoico y cuatro en el Cretácico.

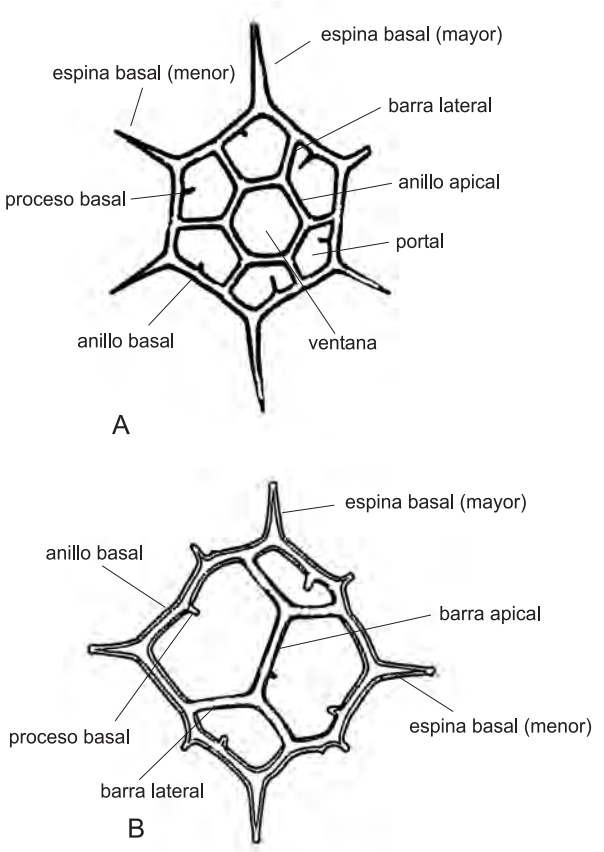


Figura 6. 2. Morfología esqueletal de silicoflagelados. A. *Distephanus speculum*. B. *Dictyocha aculeata* (modificado de Lipps, 1993).

SISTEMÁTICA

La clasificación se sustenta en unos pocos caracteres morfológicos sencillos, y normalmente se realiza a nivel de género y especie. Seguidamente, se hará referencia a algunos de ellos.

Cannopilus

Las especies de este género presentan una estructura apical en forma de cúpula y se distinguen entre sí por la ubicación de las espinas; su biocrón es Mioceno Temprano-Plioceno.

Sin embargo, existen otros cannopílidos que, en vez de la típica estructura en cúpula, presentan un anillo apical subdividido, y su biocrón es Eoceno Medio-Plioceno. Tal es el caso de C*annopilus hemisphaericus* (Figura **6**. 3 H), especie tipo del género y considerada por algunos autores, como una forma de *Distephanus*. Una especie que sería intermedia entre ambas formas es *Cannopilus schulzii*.

Corbisema

Este género, cuya especie tipo es *Corbisema geometrica*, presenta una estructura central hialina y de forma triangular, unida a través de tres barras a otra triangular redondeada en sus ángulos. Son abundantes en asociaciones del Paleoceno y Eoceno Temprano. Registran un aumento del tamaño durante el Cretácico y disminución del mismo a partir del Eoceno, lo que se ve acompañado por una declinación en la abundancia, hasta que se extinguen durante el Mioceno Medio temprano. Los rasgos taxonómicos para diferenciar las especies son: la forma, la ausencia o presencia y posición de los procesos basales, el tamaño de las espinas, la existencia de una placa central y la concavidad o convexidad del anillo basal (Figura **6**. 3 C, I, J**)**.

Dictyocha

Se caracteriza por la ausencia de anillo apical y presencia de un anillo basal de cuatro o más

lados, además de espinas que se proyectan desde cada ángulo. La barra apical o **puente** puede ser paralela al anillo basal o bien, convexa con una espina.

Se diferencian los tipos asperoides, fibuloides y aculeoides, según sea la orientación de la barra apical con respecto al anillo basal. En las formas **asperoides** la barra central está alineada con el eje menor del citado anillo; en las formas **fibuloides**, se halla alineada con el eje mayor y las **aculeoides**, presentan la barra apical en forma diagonal con respecto a las barras laterales de tamaño desigual. Las especies se distinguen sobre la base del contorno, forma, tamaño, ausencia o presencia, orientación y posición de los procesos basales, arreglo de las barras laterales y de la barra apical y existencia de una placa central (Figura **6**. 3 B, E, F).

Distephanus

Incluye formas con anillo apical integrado por tres a ocho lados, que determinan una abertura poligonal denominada **ventana**. El anillo basal presenta la misma cantidad de lados que el apical. Las formas, como *Distephanus crux* y *Distephanus speculum*, con cuatro y seis lados respectivamente, son las más importantes. Las especies se distinguen por su tamaño, forma, contorno, número de portales, forma del anillo apical, ausencia o presencia y orientación, arreglo y tamaño de los procesos basales y apicales (Figura **6**. 3 G, K).

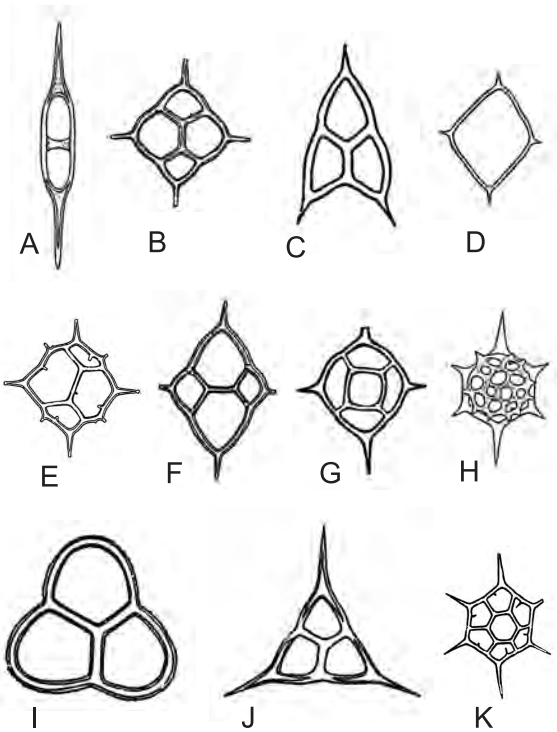


Figura 6. 3. Silicoflagelados representativos del Cenozoico. A. *Naviculopsis biapiculata.* B. *Dictyocha fibula.* C. *Corbisema hastata.* D. *Bachmannocena elliptica.* E. *Dictyocha aculeata.* F. *Dictyocha aspera.* G. *Distephanus crux.* H. *Cannopilus hemisphaericus.* I. *Corbisema inermis.* J. *Corbisema triacantha.* K. *Distephanus speculum* (modificado de Lipps, 1993).

Lyramula

Este género está representado por formas con aspecto de Y debido a sus dos elementos elongados, denominados **limbos**, y otro pequeño similar a una espina basal. También han sido incluidas formas con más de dos limbos pero serían aberrantes. Las especies se diferencian por la forma, la cantidad de limbos y el ángulo entre éstos.

Macrora

Formas aproximadamente circulares o elongadas y lobuladas periféricamente o con un centro sobreelevado.

Naviculopsis

Formas elongadas que en general carecen de barras laterales, y con una barra o puente apical paralelo al eje menor. Los caracteres importantes desde el punto de vista taxonómico son: tamaño y forma del anillo basal, tamaño relativo de las espinas y los portales (Figura **6**. 3 A).

Octactis

Esta forma, que puede ser incluida en *Distephanus*, tiene como especie tipo a *Octactis pulchra* caracterizada por la presencia de ocho espinas largas, dos de las cuales son de mayor longitud y se hallan enfrentadas. La diferencia con el género citado radica en la ausencia de procesos basales y el número de espinas.

Paradictyocha

Según Dumitrica (1973), este género habría evolucionado a partir de *Distephanus* por la pérdida del anillo apical. La forma del anillo basal puede ser circular o poligonal y presenta más de ocho espinas y un número igual o similar de pequeñas barras relícticas (**nodos**).

Rocella

Género considerado por algunos autores como perteneciente a las diatomeas.

Vallacerta

Formas con anillo basal de más o menos cinco lados, espinas en cada ángulo y estructura apical como un domo sin portales o ventanas.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los silicoflagelados se hallan en las aguas de todos los océanos, con la mayor abundancia en altas latitudes y en regiones donde se producen fenómenos de surgimiento o *upwelling*. Son planctónicos, libres, y habitan la zona fótica. Los flagelos les permiten movilizarse a distintas profundidades. Sus preferencias por las diferentes temperaturas han sido utilizadas para estimar la paleotemperatura de un sedimento. Algunos investigadores utilizan la relación entre un género de agua fría, como *Distephanus*, y otro de agua cálida como *Dictyocha* para efectuar calibraciones en muestras de Australia y Antártida entre los 30º y los 65º lat. sur. Sin embargo, el uso de esta relación entre géneros de silicoflagelados ha tenido inconvenientes cuando se tratan sedimentos más antiguos que el Mioceno Medio, ya que algunos géneros extinguidos, como *Corbisema* y *Naviculopsis*, podrían ser parte constituyente e importante de la asociación. Para sedimentos cretácicos, paleocenos y eocenos, dicha relación tampoco puede utilizarse ya que *Distephanus* aparece en el registro a partir del Eoceno Medio.

Los silicoflagelados tienden a ser abundantes donde las diatomeas son también comunes; el esqueleto de ambos grupos posee tamaño similar, al igual que composición y registro geológico, razón por la cual es posible hallarlos juntos.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los silicoflagelados aparecen, en el registro geológico, en el Cretácico Temprano y son frecuentes en el Cretácico Tardío y Cenozoico, llegando a la actualidad, aunque con marcados cambios en la morfología, diversidad y abundancia. Si bien se encuentran ampliamente distribuidos, solo integran entre el 1% y 2% de los componentes silíceos de los sedimentos marinos, abundando en zonas de surgimiento (*upwelling*), en las aguas ecuatoriales y de altas latitudes.

Como indicadores bioestratigráficos son especialmente útiles en las aguas profundas de las altas latitudes, donde los fósiles calcáreos resultan poco comunes o se disuelven. Se han elaborado zonaciones para las altas, medianas y bajas latitudes del Cenozoico, si bien las mismas cubren intervalos amplios y su resolución es menor a la provista por los foraminíferos y los nanofósiles calcáreos (Figura **6**. 4 y Cuadro **6**. 1). Además, su gran variabilidad esqueletal y capacidad para ser influenciados por los cambios ambientales, motiva que no se los considere entre los mejores fósiles guía.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Los ancestros de los silicoflagelados son desconocidos, y los más antiguos se hallan en el Cretácico Temprano. En el Cretácico Tardío

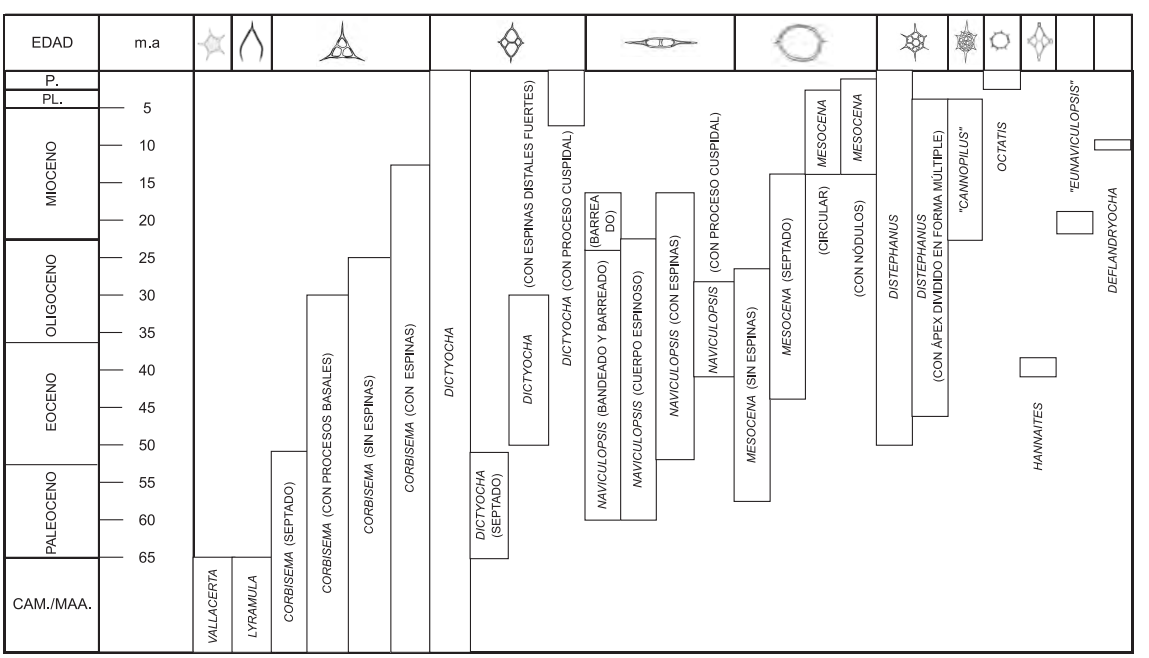


Figura **6**. 4. Distribución estratigráfica de géneros de silicoflagelados, en los que se señala su variación morfológica esqueletal.

existieron los géneros *Lyramula* y *Vallacerta*, que desaparecen próximos al límite con el Terciario, cuando también se extingue gran parte del plancton marino. *Corbisema* y *Dictyocha* atraviesan dicho límite y posteriormente, se convierten en buenos biomarcadores. Durante el Paleoceno, aparecen *Naviculopsis* y *Mesocena*, mientras que *Corbisema* alcanza su mayor diversidad. En el Eoceno Temprano se presenta *Distephanus*, que pudo evolucionar a partir de *Dictyocha* y del que también derivaría *Hannaites*, restringido al Eoceno Tardío. Durante el Oligoceno no surgen nuevos géneros y perduran los ya existentes. En el límite Oligoceno-Mioceno aparecen *Eunaviculopsis*, que desaparece durante el Mioceno Temprano y *Cannopilus*, registrado hasta el Plioceno inclusive. En el Mioceno Medio surgen formas circulares y nodadas de *Mesocena,* que llegan hasta el Pleistoceno, desapareciendo *Naviculopsis* y *Corbisema.* A partir del Pleistoceno y hasta la actualidad solo viven los géneros *Distephanus*, *Octactis* y *Dictyocha*.

EBRIDIANOS

BIOLOGÍA

Microorganismos unicelulares, marinos y planctónicos cuyo tamaño oscila entre 10 µm y 100 µm, generalmente menor a 25 µm. Poseen un esqueleto intracitoplasmático y dos flagelos distintos, tanto en el tamaño como con respecto al movimiento durante la locomoción. La carencia de cromatóforos en el citoplasma indicaría que son heterótrofos y su alimento principal está constituido por las diatomeas. Se reproducen por fisión simple aunque poseerían reproducción sexual.

ESQUELETO

El esqueleto de los ebridianos (Figura **6**. 5) es muy similar al de los silicoflagelados pero se diferencia en que no presenta el anillo basal ni las barras huecas de aquéllos. La existencia de elementos esqueletales que atraviesan el interior del esqueleto los hace similares a los radiolarios.

La composición es de sílice en forma de ópalo y, si bien la configuración general es circular, elíptica o rectangular, muchos presentan un extremo más alargado que se considera anterior (Figuras **6**. 6 y 7). El esqueleto posee elementos externos e internos denominados **barras** que tienen un diámetro de 3 a 4 µm, forman ángulos de aproximadamente 120º, y aberturas **(ventanas)** en algunos, todas del mismo tamaño. Los elementos externos del esqueleto tienen una superficie reticulada y son convexos hacia afuera. Los internos son rectos y exhiben una superficie lisa.

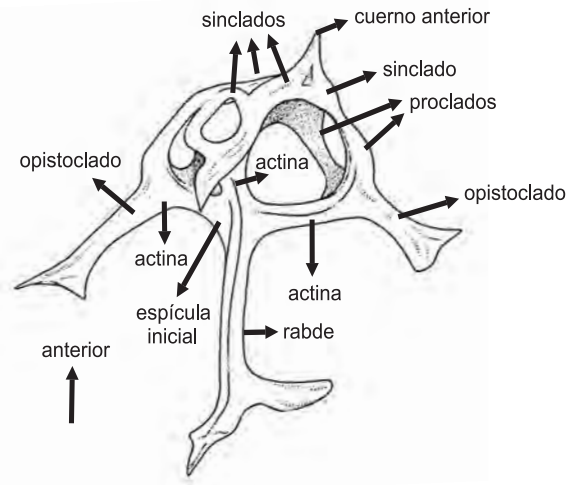


Figura 6. 5. *Hermesinum* (ebridiano). Morfología general del esqueleto.

La terminología empleada para los elementos esqueletales se basa en la utilizada para las espículas de las esponjas y fue propuesta por Deflandre (1934). Las barras reciben distintos nombres según su posición en el esqueleto. Las que radian desde el centro se denominan **actinas**, si existe una axial recibe el nombre de **rabde** y las barras externas que conectan las actinas son los **clados**. Éstos se dividen en **proclados, opistoclados y sinclados**. Los proclados están orientados hacia el extremo anterior y se conectan a través de los sinclados para formar un anillo denominado **nuclear**. Los opistoclados están dirigidos hacia el extremo posterior y se proyectan desde las actinas. Algunos ebridianos también presentan en el extremo anterior, por fuera del esqueleto, una estructura en forma de cámara y con superficie reticulada denominada **lóriga** (Figura **6**. 8). Si bien en un comienzo presenta dos aberturas, una basal y otra apical, la que permanece abierta es la última. En cuanto a su función, podría ser una estructura generada frente a condiciones ambientales desfavorables.

SISTEMÁTICA

Algunos autores opinan que, por las características del núcleo y los flagelos, estarían emparentados con los dinoflagelados (clase

Cuadro 6. 1. Biozonas de silicoflagelados.

BIOZONAS DE SILICOFLAGELADOS	
Zona de *Lyramula furcula*	Campaniano-Maastrichtiano
Zona de *Corbisema hastata*	Paleoceno Temprano-Paleoceno Tardío
Zona de *Naviculopsis constricta*	Paleoceno Tardío tardío-Eoceno Temprano temprano
Subzona de *Naviculopsis constricta*	Paleoceno Tardío tardío
Subzona de *Naviculopsis danica*	Paleoceno Tardío tardío-Eoceno Temprano temprano
Subzona de *Dictyocha elongata*	Paleoceno Tardío tardío-Eoceno Temprano temprano
Subzona de *Corbisema naviculoidea*	Eoceno Temprano temprano
Subzona de *Naviculopsis aspera*	Eoceno Temprano temprano
Zona de *Naviculopsis foliacea*	Eoceno Temprano-Eoceno Medio temprano
Subzona de *Naviculopsis robusta*	Eoceno Temprano
Subzona de *Dictyocha spinosa*	Eoceno Temprano-Eoceno Medio temprano
Zona de *Dictyocha hexacantha*	Eoceno Medio tardío-Eoceno Tardío temprano
Subzona de *Naviculopsis vemae*	Eoceno Tardío
Subzona de *Naviculopsis punctilia*	Eoceno Tardío
Zona de *Corbisema apiculata*	Eoceno Tardío tardío-Oligoceno Temprano
Zona de *Naviculopsis biapiculata*	Oligoceno Tardío
Subzona de *Corbisema triacantha mediana*	Oligoceno Tardío
Subzona de *Distephanus speculum haliomma*	Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano
Zona de *Naviculopsis lata*	Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano
Zona de *Naviculopsis quadrata*	Mioceno Temprano
Zona de *Naviculopsis ponticula*	Mioceno Temprano tardío
Zona de *Corbisema triacantha*	Mioceno Temprano tardío-Mioceno Medio temprano
Subzona de *Cannopilus schulzii*	Mioceno Temprano tardío-Mioceno Medio temprano
Subzona de *Distephanus stauracanthus*	Mioceno Medio temprano
Zona de *Dictyocha brevispina*	Mioceno Medio tardío-Mioceno Tardío temprano
Zona de *Dictyocha fibula*	Mioceno Tardío tardío-Plioceno Temprano
Subzona de *Dictyocha neonautica*	Límite Mioceno-Plioceno
Subzona de *Dictyocha aspera aspera*	Plioceno Temprano
Zona de *Dictyocha stapedia stapedia*	Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano
Subzona de *Dictyocha perlaevis ornata*	Plioceno Tardío
Subzona de *Dictyocha perlaevis delicata*	Pleistoceno Temprano
Zona de *Mesocena quadrangula*	Pleistoceno Tardío
Zona de *Dictyocha aculeata*	Pleistoceno Tardío-Holoceno

Dinophyceae, división Pyrrophyta), mientras que otros, basados en el tipo de esqueleto, los vinculan con los radiolarios.

H. Tappan (1980) reconoce en el orden Ebriales de la clase Ebriophyceae, cuatro familias.

Familia Ammodochiaceae

Espícula inicial trirradial, atrofiada o ausente; proclados y opistoclados paralelos o divergentes, simples o bifurcados, conectados por sinclados para formar anillos nucleares y antapicales respectivamente; pueden tener mesoclados. Esqueleto a veces reemplazado por una conchilla perforada. Algunos presentan esqueletos dobles, lórigas y quistes. Paleoceno-Plioceno.

Familia Ebriaceae

Espícula inicial trirradial; proclados simples perpendiculares a la tríada, conectados por sinclados anteriores al anillo nuclear redondeado; opistoclados simples o bifurcados, conectados por sinclados posteriores; los sinclados opuestos pueden estar conectados por una varilla. ?Paleoceno-Holoceno.

Familia Ditripodiaceae

Espícula inicial trirradial; proclados simples divergentes conectados por sinclados para formar un anillo nuclear triangular o redondeado; opistoclados divergentes que terminan libres, punteagudos o en forma de horquilla; pueden presentar mesoclados y esqueletos dobles; se conoce un quiste de *Parathranium* sp. Mioceno-Plioceno.

Familia Hermesinaceae

Esqueleto con una espícula tetraxial dotada de un rayo que difiere de los demás (*triaene*), o espina axial (rabde) atrofiada que resulta en una tríada. Espina axial (rabde) visiblemente excéntrica; proclados simples o bifurcados, co-

EPOCA	ZONAS DE EBRIDIANOS Y DINOFLAGELADOS ENDOESQUELETALES	ZONAS DE NANNOPLANCTON
Plioceno Tardío	?	NN16
		NN15
Plioceno Temprano	Zona de *Ebriopsis cornuta*	NN14
		NN12
	Zona de *Hermesinum obliquum*	NN11B
Mioceno Tardío		NN11A
	Zona de *Thranium crassipes*	
		NN10
	Zona de Hermesinella cornata	NN9
		NN8
		NN7
Mioceno Medio		NN6
		NN5
	Zona de *Actiniscus elongatus*	
	?	NN4/5

Cuadro 6. 2. Zonación bioestratigráfica para el océano Pacífico sudoccidental, utilizando ebridianos y dinoflagelados endoesqueletales, y su comparación con las biozonas de nannoplancton calcáreo (modificado de Lipps, 1993).

nectados por sinclados para formar un anillo nuclear; sin opistoclados u opistoclados simples. Esqueletos dobles o múltiples. Paleoceno-Holoceno (Figura **6**. 7).

ECOLOGÍA

Los ebridianos son organismos planctónicos y mayormente neríticos, pero también se los encuentra en mares internos salinos, estuarios y en la desembocadura de los ríos, lo que refleja su tolerancia a la salinidad. Con respecto a la temperatura, si bien prefieren aguas templadas a frías, distintos grupos exhiben un amplio rango de tolerancia para este parámetro.

BIOESTRATIGRAFÍA

El biocrón de los ebridianos se extiende desde el Paleógeno hasta la actualidad, aunque a partir del Mioceno han experimentado una considerable declinación y solo cuentan con tres especies vivientes.

Los ebridianos carecen de los caracteres necesarios para ser utilizados como indicadores bioestratigráficos. En el Pacífico norte se ha reconocido la zona de *Ebriopsis antiqua* (forma no espinosa) para el Plioceno Temprano tardío, y la zona de *Ammodochium rectangulare* para el Plioceno Tardío. En el Pacífico sudoeste se identificaron cinco zonas basadas en actinístidos (dinoflagelados) y ebridianos (Cuadro **6**. 2).

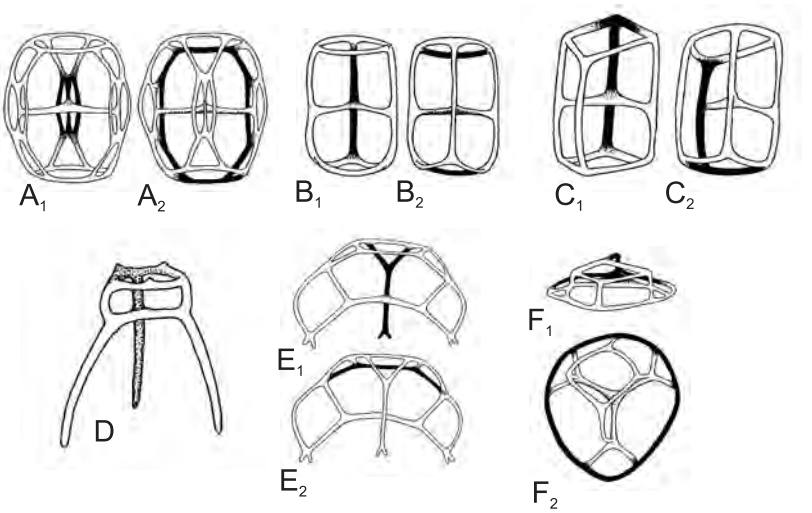


Figura 6. 6. Algunos ebridianos con espícula inicial trirradial. A_1, vista frontal y A_2 vista posterior de *Ammodochium speciosum*. B_1, vista frontal y B_2 vista posterior de *Ammodochium rectangulare*. C_1, vista frontal y C_2 vista posterior de *Ebrinula paradoxa*. D. *Parathranium*. E_1, vista frontal y E_2 vista posterior de *Ditripodium fenestratum*. F_1, vista oblicua y F_2, vista superior de *Ebria tripartita* (modificado de Lipps, 1993).

TINTÍNIDOS

BIOLOGÍA

Los ciliados lorigados del suborden Tintinnina, comúnmente denominados **tintínidos**, son organismos unicelulares, planctónicos y heterótrofos, cuyo tamaño oscila entre 30 µm y 300 µm, por lo que se los considera globalmente pertenecientes al microplancton (20 µm -200 µm). Se caracterizan por presentar una célula altamente contráctil adherida por un fino pedúnculo a un esqueleto o **lóriga**, de naturaleza quitinosa y estructura compleja que les sirve de protección.

Como la mayoría de los ciliados, los tintínidos poseen una célula con dos tipos de núcleos (macro y micronúcleo) y una organización ciliar que es típica de cada especie. Presentan un único citostoma ubicado en el extremo anterior asociado a una ciliatura oral o **zona adoral de membranelas**, característica del suborden, y una ciliatura somática que puede cubrir la totalidad de la superficie celular o bien, reducirse a un anillo ciliar próximo al extremo oral. Los cilios contribuyen en la locomoción, la alimentación y la reproducción; esta última es asexual (por fisión binaria) o sexual (por conjugación) (Laval-Peuto 1981, 1983).

Su ciclo de vida comprende la formación de quistes, proceso que ha sido descripto solo para 30 especies (Reid y John, 1978, 1983; Davis, 1985; Krisinic, 1987 a y b) y que presentaría una doble función: un mecanismo de defensa ante condiciones ambientales desfavorables y la reorganización del núcleo luego de un intenso período reproductivo (Paranjape, 1980). Los quistes pueden ser ovoides o tener forma de matraz (Figura **6**. 9 B), y presentan la ventaja de permanecer adheridos a la pared interna de la

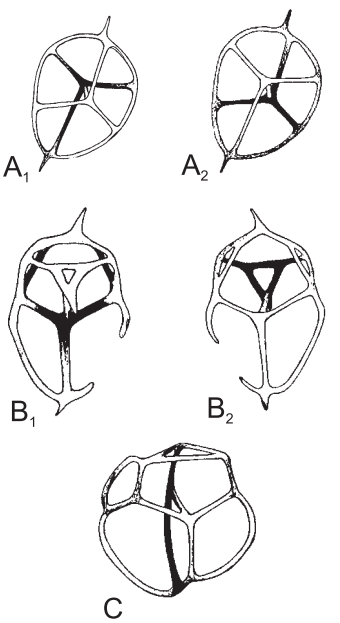


Figura 6. 7. Algunos ebridianos con espícula inicial tetraxial. A_1, vista frontal y A_2 vista posterior de *Ebriopsis antiqua*. B_1, vista frontal y B_2 vista posterior de *Hermesinum adriaticum*. C. *Podamphora tenuis* (modificado de Lipps, 1993).

lóriga, facilitando la determinación taxonómica. El tamaño de las partículas y/u organismos que pueden consumir es muy amplio, pero generalmente corresponde a 25-50% del diámetro oral de la lóriga (Dolan *et al*., 2002). La dieta de los tintínidos incluye materia orgánica particulada o en agregados, bacterias, flagelados, ciliados desnudos, dinoflagelados y otros organismos microplanctónicos.

ESQUELETO

La forma de la lóriga es variable a nivel intraespecífico y depende de la acción de diversos factores ambientales durante su formación. Puede ser totalmente hialina o, por el contrario, adherir partículas de origen mineral y/o biogénico (Figura **6**. 9 A_1), característica que contribuye a su preservación y mineralización, por lo que los Tintinnina constituyen el único suborden de los Ciliophora con capacidad para dejar registros fósiles.

La similitud morfológica de la lóriga y de la célula enquistada de los tintínidos, con las de ciertos grupos extintos (calpionélidos y Chitinozoa, respectivamente) ha potenciado su importancia como herramienta paleontológica de identificación relativamente simple.

La forma general de la lóriga se asemeja a la de una campana, de allí el nombre del suborden Tintinnina. Presenta un **extremo anterior** u **oral** siempre abierto y un **extremo posterior** cerrado en la mayoría de las especies (Figura **6**. 9 A). La parte anterior del cuerpo de la lóriga puede llevar un **cuello** y éste a su vez, adicionar epilórigas (o cuellos superpuestos) durante la etapa no reproductiva (trófica) de la célula, mientras que la posterior puede rematar en un apéndice muy variable en longitud, grosor y morfología. Estos rasgos conducen a que la lóriga de los tintínidos presente una pronunciada variación intraespecífica, siendo la mayoría de sus caracteres morfológicos de escaso valor diagnóstico, excepto el diámetro oral de la lóriga, que es relativamente constante para cada especie.

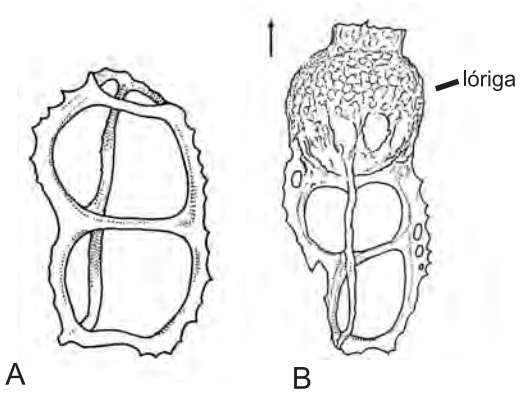


Figura 6. 8. *Podamphora elgeri* (ebridiano). A, sin lóriga y B con lóriga (modificado de Lipps, 1993).

Muchas formas aglutinan partículas de origen biogénico (frústulos de diatomeas, cocolitofóridos, silicoflagelados) o mineral sobre sus lórigas, cubriéndolas parcial o totalmente. Algunas exhiben siempre una lóriga totalmente hialina, mientras que otras adhieren partículas según la disponibilidad de éstas en el medio.

SISTEMÁTICA

Conjuntamente con los elementos morfológicos que provee la lóriga, las principales herramientas con valor diagnóstico para la clasificación de las especies son: la disposición de los cilios y el número y localización de las membranelas.

Entre las sistemáticas más utilizadas de este suborden, se hallan las de Kofoid y Campbell (1929, 1939), que incluyen la descripción de más de 1000 especies de tintínidos recientes sobre la base de las características morfológicas de la lóriga. Posteriormente, Alder (1995, 1999) ha publicado una revisión de las mismas, con elaboración de un esquema más simple que comprende una importante reducción en el número total de taxones. Si bien los sistemas de clasificación vigentes al momento no indican relaciones filogenéticas entre los taxones descriptos, se reconoce que el suborden Tintinnina incluye a los organismos más evolucionados del phylum Ciliophora (Laval Peuto y Brownlee, 1986).

A continuación, se resume el esquema de clasificación, levemente modificado de Alder (1999), basado en el reordenamiento de todas las especies y géneros descriptos hasta el momento. El mismo consta de cuatro grupos principales de géneros reunidos según las características predominantes de la lóriga (Figura **6**. 9 A).

Para las especies comprendidas en cada género se sugiere consultar la revisión citada, la que también incluye una clave convencional para su identificación. No obstante la mención de tres géneros cuya validez taxonómica es dudosa (indicados con un signo de interrogación), puede concluirse que la riqueza genérica es bastante más elevada en los grupos con lórigas hialinas que en aquéllos que adhieren partículas (27-30 géneros contra 8-11 géneros y un complejo de especies, respectivamente).

PHYLUM CILIOPHORA

CLASE POLYMENOPHOREA

SUBCLASE SPIROTRICHIA

ORDEN OLIGOTRICHIDA

SUBORDEN TINTINNINA

1. Lóriga sin ventanas (salvo excepciones), con cuello y cuerpo claramente diferenciados, o cubierta por partículas adheridas de origen biogénico y/o mineral.

1 A. Rasgos morfológicos de la lóriga ocultos por la elevada densidad de partículas adheridas: *Codonella, Codonaria, Tintinnidium, Poroecus, Stylicauda,* Complejo *Tintinnopsis*.

1 B. Lóriga con cuello y cuerpo claramente diferenciados, normalmente con partículas de origen biogénico y/o mineral localizadas casi exclusivamente sobre el cuerpo: *Laackmanniella, Codonellopsis, Stenosemella.*

1 C. Lóriga con cuello y cuerpo claramente diferenciados, la presencia de partículas es excepcional (*Helicostomella*) o nula (*Metacylis*).

2. Lóriga con ventanas

2 A. Ventanas prominentes en el cuello y en el cuerpo; excepcionalmente adhieren partículas de origen biogénico: *Dictyocysta.*

2 B. Una o dos filas de pequeñas ventanas localizadas en el pre-cuello y en el medio del cuerpo, lóriga hialina: *Petalotricha*.

3. Loriga sin ventanas, con crestas longitudinales y un anillo suboral, cubierta por una membrana gelatinosa: *Brandtiella*.

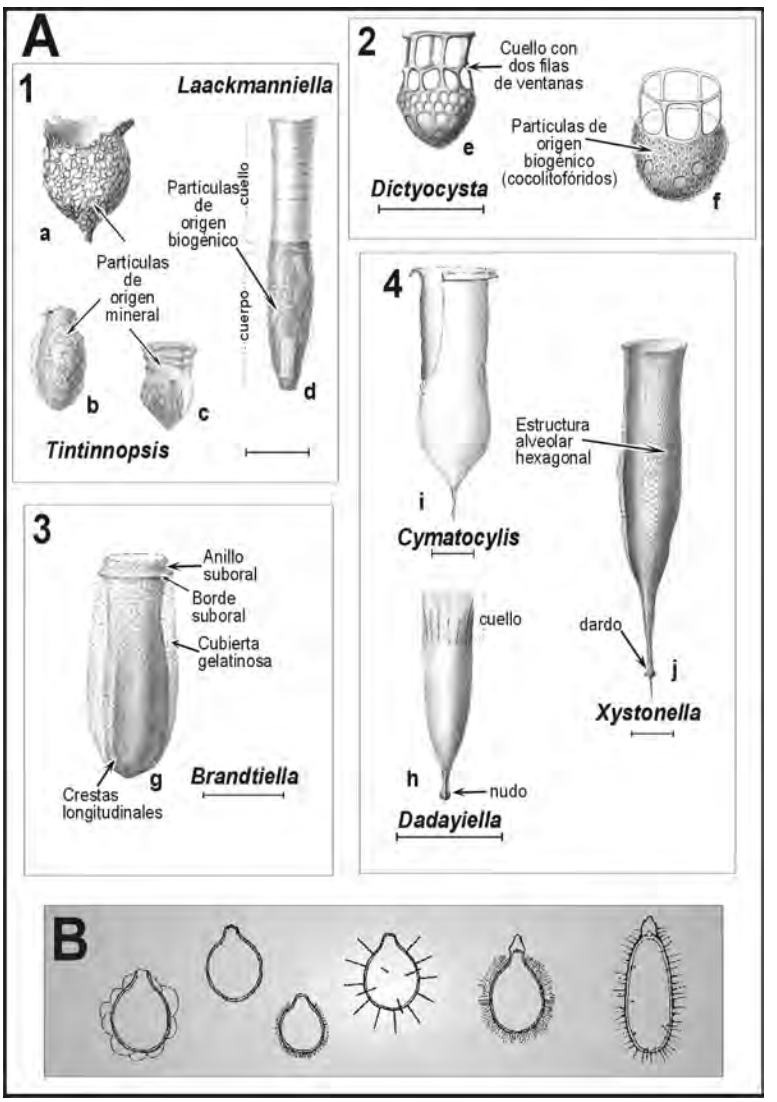


Figura 6. 9. A. Ejemplo de las cuatro categorías morfológicas de los tintínidos (según Alder, 1999) organizados en base a las características generales de la lóriga de todas las especies descriptas hasta el presente. (a-c, e, g, h, j, modificado de Brandt, 1906-1907; d, f, i, modificado de Laackmann, 1910). Barra = 50 μm. B. Morfología de los quistes de tintínidos (modificado de Reid y John, 1981).

4. Lóriga siempre hialina

4 A. Pared de la lóriga usualmente con escasas crestas longitudinales: *Stelidiella, Amphorellopsis*, *Ormosella*, *Amphorides*, *Steenstrupiella***.**
4 B. Lóriga abierta en ambos extremos: *Salpingella, Eutintinnus, ?Clevea*, *Daturella.*
4 C. Lóriga con rasgos morfológicos adicionales en el extremo oral (cuello interno y/o externo, banda oral, facetas): *Acanthostomella*, *Ascampbeliella, Favella*, *Cymatocylis, Dadayiella***.**
4 D. Lóriga con pared translúcida, generalmente con dos láminas conspicuas: *Undella*, *Amplectella*, *Undellopsis*, *Parundella*, *?Albatrossiella*
4 E. Pared de la lóriga con conspicuas, escasas a muchas estrías verticales (dextrógiras, levógiras o ambas), ramificadas o anastomosadas: *Rhabdonella*, ?*Protorhabdonella*
4 F. Pared de la lóriga con textura reticular anastomosada sobre la mitad posterior: *Epiplocylis*, *Epiplocyloides*, *Epicancella*, *Cyttarocylis*.
4 G. Lóriga con textura reticular anastomosada y con ensanchamientos en los extremos suboral y adoral**:** *Ptychocylis.*
4 H. Pared de la lóriga con textura totalmente alveolada regular y hexagonal: *Climacocylis*, *Parafavella, Xystonella*, *Xystonellopsis.*

ECOLOGÍA

Los tintínidos se encuentran ampliamente distribuidos en todos los ambientes oceánicos y en estuarios, existiendo registros incluso en cuerpos de aguas continentales. La riqueza específica se incrementa desde aguas neríticas hacia aguas oceánicas aunque numéricamente, la relación es inversa: en aguas estuariales o de escasa profundidad, donde dominan las especies con lórigas que aglutinan partículas, se alcanzan niveles de abundancia del orden de 10^5 células por litro siendo mínimos en aguas oceánicas, caracterizadas por la presencia de especies con lórigas hialinas (las excepciones son aquellos taxa que adhieren cocolitofóridos). Las especies más tolerantes a las fluctuaciones de salinidad y temperatura, suelen presentar como respuesta a estas variaciones, un marcado polimorfismo intraespecifico. Los quistes se registran en la columna de agua, pero sus máximas concentraciones se hallan en los sedimentos (Reid y John, 1981; Krisinic, 1987 a y b) y durante el período invernal.

Debido a sus elevadas abundancia y tasa de recambio, el rol ecológico de los tintínidos en los ambientes acuáticos es destacado: 1) en las tramas tróficas, actuando como nexo entre los componentes de las fracciones menores del plancton (picoplancton y nanoplancton) y los consumidores mayores del zooplancton e ictioplancton; 2) en los procesos de remineralización de nutrientes; 3) como indicadores de la circulación de las masas de agua; 4) como trazadores biológicos del origen de los depósitos sedimentarios y como fuente de información complementaria proveniente de otros microfósiles (diatomeas, silicoflagelados, cocolitofóridos, etc.) por su capacidad de adherir partículas no biogénicas y biogénicas y 5) en el transporte de carbono hacia el fondo oceánico, mediante la sedimentación de lórigas que llegan en su mayoría intactas a profundidades próximas a los 4000 m.

BIOESTRATIGRAFÍA

Las revisiones más importantes sobre la eventual importancia de los tintínidos como herramienta paleontológica son las de Remane (1969, 1971), quien centró sus investigaciones en los calpionélidos, organismos extintos de posición sistemática incierta pero que presentan una notable similitud morfológica con las lórigas de los tintínidos. Sin embargo, dicha similitud no es suficiente para relacionar filogenéticamente ambos grupos, dado que la lóriga de los calpionélidos habría estado constituida por calcita y no existen estudios sobre los posibles mecanismos de mineralización de la quitina y su eventual calcificación *postmortem*. Por otra parte, un grupo de microfósiles del Paleozoico, ubicados con incertidumbre en el orden Chitinozoa (Reid y John, 1981, 1983) es morfológicamente semejante al de los quistes de los tintínidos recientes, pudiéndose inferir que los tintínidos podrían ser los representantes actuales de un grupo que habría formado quistes como parte de su ciclo de vida.

Los tintínidos presentan un tamaño similar al de otros microfósiles, como los foraminíferos y radiolarios. Los foraminíferos (bentónicos) se registran desde el Cambrico Temprano, diversificándose en el Cámbrico Medio, mientras que los tintínidos y principalmente los radiolarios, ambos exclusivamente planctónicos, son grupos más conocidos a partir del Ordovícico, cuando ocurrió su diversificación (Lipps, 1993). Su aplicación en la bioestratigrafía se halla más limitada que la de los foraminíferos y radiolarios, posiblemente por presentar una lóriga cuya estructura es menos resistente que la de dichos microfósiles. No obstante hay datos que indican la relación de los tintínidos del Cretácico con taxones actuales, principalmente con especies comprendi-

das en el Complejo *Tintinnopsis* y en el género *Codonella*, así como con especies que predominaron en dicho período (*Dicloeopella borealis*) sin representantes actuales (Eicher, 1965).

De acuerdo a su distribución actual, la presencia en los sedimentos de especies del Complejo *Tintinnopsis*, por ejemplo, serían indicadoras del dominio de aguas de escasa profundidad (estuarios o franja litoral). *Codonella*, en cambio, tiene una distribución netamente oceánica y está representada por un bajo número de especies.

Ambos casos reflejan que: 1) son aquellos taxones que adhieren partículas de origen mineral (Complejo *Tintinnospsis*) o biogénico (cocolitofóridos en el caso de *Codonella*), los que potencialmente pueden servir como herramientas bioestratigráficas; 2) por tratarse de organismos planctónicos, al igual que varios otros microfósiles, los tintínidos están sometidos a las fluctuaciones del ambiente, principalmente a la dinámica de las corrientes marinas, indicando que lo que se registra en los sedimentos no necesariamente reflejaría su patrón de distribución en la columna de agua; 3) las imágenes contrapuestas que pueden obtenerse al analizar determinadas especies, generarían incertidumbres respecto del origen (ya sea oceánico o nerítico) de los depósitos sedimentarios indicando que deberían examinarse asociaciones de microfósiles comprendiendo diferentes phyla, a fin de complementar y validar la información proveniente de los tintínidos exclusivamente.

BIBLIOGRAFÍA

Alder, V. 1995. *(Ecología y sistemática de Tintinnina (Protozoa, Ciliata) y microzooplánctеres asociados de aguas antárticas*. Tesis Doctoral (inédita), Universidad de Buenos Aires, Argentina. 322 pp.)

Alder, V. 1999. Tintinnoinea. En: D. Boltovskoy (ed), *South Atlantic zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, Vol 1. pp. 321-384.

Arz, J.A., 2004. Diatomeas y silicoflagelados. En: E. Molina (ed.), *Micropaleontologia*. Colección Textos Docentes. Prensas Universitarias de Zaragoza. pp. 352-359.

Azam, F., Fenchel, T., Field, J., Gray, L., Meyer-Reil, R. y Thingstad, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263

Bignot, G. 1985. Siliceous Microfossils. En: Graham and Trotman (eds.), *Elements of Micropaleontology*. Microfossils-Their Geological and Paleobiological Applications. pp. 94-98.

Brandt, K. 1906. Die Tintinnodeen del Plankton-Expedition, Tafelerklaurungen nebst kurzer Diagnose der neuen Arten. *Plankton-Exp. Humboldt Stiftung, Ergebnisse* 3 (L.a.). pp. 1-33.

Brandt, K. 1907. Die Tintinnodeen der Plankton-Expedition. Systematischer Teil. *Plankton-Exp. Humboldt Stiftung, Ergebnisse* 3 (L.a.). pp. 1-499.

Davis C.C. 1985. *Acanthostomella norvegica* (Daday) in insular Newfoundland waters, Canada (Protozoa: Tintinnina). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 70: 21-26.

Deflandre, G., 1934. Nomenclature du squelette des Ebriacées et description de quelques formes nouvelles. *Annales Protistologie* 4: 75-96.

Dolan, J., Claustre, H., Carlotti, F., Plounevez, S. y Moutin, T. 2002. Microzooplankton diversity: relationship of tintinnid ciliates with resources, competitors and predators from the Atlantic Coast of Morocco to the Eastern Mediterranean. *Deep-Sea Research* Part I 49: 1217-1232.

Dumitrica, P. 1973. *Paleocene, late Oligocene and post-Oligocene silicoflagellates in southwestern Pacific sedimentscored on DSDP Leg. 21*. Init. Repts. DSDP, 21: 837-883.

Eicher, D.L. 1965. Cretaceous tintinnids from the western interior of the United States. *Micropaleontology* 11: 449-456.

Ernissee, J.J. y Mc Cartney, K. 1993. Ebrideans. En: J. H. Lipps (editor), *Fossil Prokaryotes and Protists*. Blackwell Scientific Publications. pp. 131-140.

Haq, B. 1978. Sillicoflagellates and Ebridians. En: B. Haq y A. Boersma (ed.), *Marine Micropaleontology*. Elsevier. pp. 267-275.

Kofoid, C.A. y Campbell, A.S. 1929. A conspectus of the marine and freshwater Ciliata belonging to the suborder Tintinnoinea, with description of new species principally from the Agassiz Expedition to the Eastern Tropical Pacific 1904-1905. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 34: 1-403.

Kofoid, C.A. y Campbell, A.S. 1939. Reports on the scientific results of the expedition to the Eastern Tropical Pacific. The Ciliata: the Tintinnoinea. *Bulletin Museum Comparative Zoology Harvard* 34: 1-473.

Krisinic, F. 1987 a. On the ecology of tintinnines in the bay of Mali Ston (Eastern Adriatic). *East Coast Shelf Science* 24 (4): 401-418.

Krisinic, F. 1987 b. Tintinnines (Ciliophora, Oligotrichida, Tintinnina) in eastern Adriatic bays. *East Coast Shelf Science* 24 (4): 527-538.

Laackmann, H. 1910. Die Tintinnideen der deutschen Südpolar Expedition 1901-1902. *Deutsch. Südpolar-Expedition 1901-1923*, 11 (Zool. III): 340-496.

Laval Peuto, M. 1981. Construction of the lorica in ciliata tintinnina. In vivo study of *FavellaeEhrenbergii*: variability of the phenotypes during the cycle, biology, statistics, biometry. *Protistology* 17 (2): 249-272.

Laval Peuto, M. 1983. Sexual reproduction in *Favella ehrenbergii* (Ciliophora, Tintinnina). Taxonomical implications. *Protistolology* 29 (4): 503-512.

Laval Peuto, M. y Brownlee, D.C. 1986. Identification and systematics of the Tintinnina (Ciliophora): Evaluation and suggestions for improvement. *Anales Insitute Oceanographie* 62 (1): 69-84.

Levine, N.D., Corliss, J.O., Cox, F.E.G, Deroux, G., Grain, J., Honigberg, B.M., Leedale, G.F., Loeblich, A.R., Lom, J., Lynn, D., Merinfeld, E.G., Page, F.C., Poljansky, G., Sprague, V., Vavra, J. y Wallace, F.G. 1980. A newly revised classification of the Protozoa. *Journal Protozoology* 27 (1): 37-58.

Lipps, J.H. (Editor). 1993. *Fossil Prokaryotes and Protists*. Blackwell Science. Cambridge. 342 pp.

Lipps, J.H. y Mc Cartney, K. 1993. Chrysophytes. En: J. H. Lipps (editor), *Fossil Prokaryotes and Protists*. Blackwell Scientific Publications. pp. 143-154.

Paranjape, M. 1980. Occurrence and significance of resting cysts in a hyaline tintinnid *Helicostomella subulata* (Ehre.) Jorgensen. *Journal Experimental Marine Biology Ecology* 48: 23-33.

Paranjape, M. 1987. Seasonal cycle and vertical distribution of tintinnids in the Bedford Basin, Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal Zoology* 65 (1): 41-48.

Perch-Nielsen, K. 1985. Silicoflagellates. En: Bolli, Saunders y Perch-Nielsen (eds.), *Plankton Stratigraphy Vol II: Radiolaria, diatoms, silicoflagellates, dinoflagellates and ichthyoliths*. Cambridge University Press. pp. 811-846.

Pierce, R. y Turner, J. 1993. Global biogeography of marine tintinnids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 94: 11-26.

Reid, P.C. y John, A.W.G. 1978. Tintinnid cysts. *Journal Marine Biology* Ass. U. K. 58 (3): 551-557.

Reid, P.C. y John, A.W.G. 1981. A possible relationship between Chitinozoa and tintinnids. *Review Paleobotany and Palynology* 34 (2): 251-262.

Reid, P.C. y John, A.W.G. 1983. Resting cysts in the ciliate class Polyhymenophorea: phylogenetic implications. *Journal Protozoology* 30 (4): 710-713.

Remane, J. 1969. Nouvelles donnes sur la position taxonomique des Calpionellidea Bonet (1956) et leurs rapports avec les Tintinnina actuels et les autres groupes de "Tintinnoidiens" fossiles. *Proceeding 1st International Conference Planktonic Microfossils*, Genova, 1967, 2: 574-587.

Remane, J. 1971. Les calpionelles, protozoaires planctoniques des mers mésogéennes de l'epoque secondaire. *Ann. Guebhard* 47: 1-25.

Spaulding, S. 1992. Silicoflagellate Special Issue. *INA Newsletter* 14 (2): 41-99.

Tappan, H. 1980. *Paleobiology of Plant Protists*. W.H. Freeman. San Francisco. 1028 pp.

7 PORIFERA

Marcelo G. **Carrera**

INTRODUCCIÓN

Las **esponjas** o **poríferos** (Figura **7**. 1) se encuentran entre los organismos multicelulares más simples. Llegaron a ser considerados por algunos autores como formas de protozoarios coloniales; otros en cambio, a partir de recientes investigaciones, reconocen en ellos rasgos de los Eumetazoa. No obstante, se los sigue incluyendo en un subreino separado, el de los **Parazoa**. Carecen de órganos, pero tienen un tejido conjuntivo bien desarrollado, en el que las células llevan a cabo variadas funciones. Comparadas con las de los otros metazoos, sus células muestran un alto grado de independencia que las asemeja, en algunos aspectos, a colonias de protozoos.

Son exclusivamente acuáticos y aunque se encuentran en aguas continentales, predominan notoriamente las formas marinas. Incluyen organismos filtradores, bentónicos y sésiles, que se alimentan haciendo pasar el agua por los poros de su superficie (de ahí el nombre del phylum), conduciéndola por canales hacia cavidades internas, en donde se alojan células flageladas o **coanocitos** que se encargan de la nutrición (Figura **7**. 2). Posteriormente, el agua es expelida por canales directamente hacia la superficie externa de la esponja o a una cavidad central, el **esponjocelo** (o **atrio**) para luego pasar al exterior.

El esqueleto de las esponjas comprende diversos materiales, desde fibras orgánicas de colágeno o esponjina hasta elementos mineralizados o **espículas** de distinta composición, y esqueletos macizos calcáreos de tipo coralino. Estos dos últimos casos son los que se encuentran mejor representados en el registro fósil.

En la actualidad habitan todos los mares, desde el polo hasta las áreas tropicales y desde áreas continentales o plataformas someras hasta profundidades abisales.

Además de formar parte de estructuras arrecifales, una característica importante de las esponjas es que fueron fuente de sílice biogénica a partir de la disolución de las espículas lo que ha permitido, en desmedro de la preservación de las esponjas, la excelente conservación de otros restos fósiles a partir del reemplazo en sílice. También esta sílice ha formado grandes acumulaciones de *chert* tanto en nódulos como en niveles bandeados, principalmente en sedimentos calcáreos.

MORFOLOGÍA GENERAL

Las esponjas tienen tamaño muy variado, desde dimensiones cercanas al centímetro hasta especies que exceden el metro de altura, exhibiendo formas de crecimiento erecto, ramoso, laminar o también de domo. Son frecuentes los colores vivos como el verde, anaranjado, amarillo, rojo y púrpura, aunque también las hay de colores menos llamativos como el marrón y el blanco.

La estructura de los poríferos es única porque está construida en torno a un sistema de canales de agua que se relaciona con su modo de vida sésil y su fisiología. La más simple se denomina **asconoide**, que es un término estructural y no taxonómico (Figura **7**. 2). En una esponja asconoide la superficie externa está perforada por numerosos orificios denominados **ostíolos** (poros inhalantes). Dichos poros desembocan en una cavidad interior, el **esponjocelo** también llamado **atrio** o **cavidad central**, que a su vez desemboca en una amplia abertura, conocida como **ósculo**, ubicada en el extremo superior de la misma. El asconoide puede complicarse, las paredes del esponjocelo se pliegan alojando a los coanocitos y los canales inhalantes desembocan en cavidades menores que luego se comunican con la cavidad central. Esta estructura se llama **siconoide**. En el tipo más complejo, **leuconoide**, las cavidades con coanocitos se pliegan formando cámaras menores que se comunican con canales inhalantes hacia el exterior y canales exhalantes que llevan el agua hacia uno o varios ósculos.

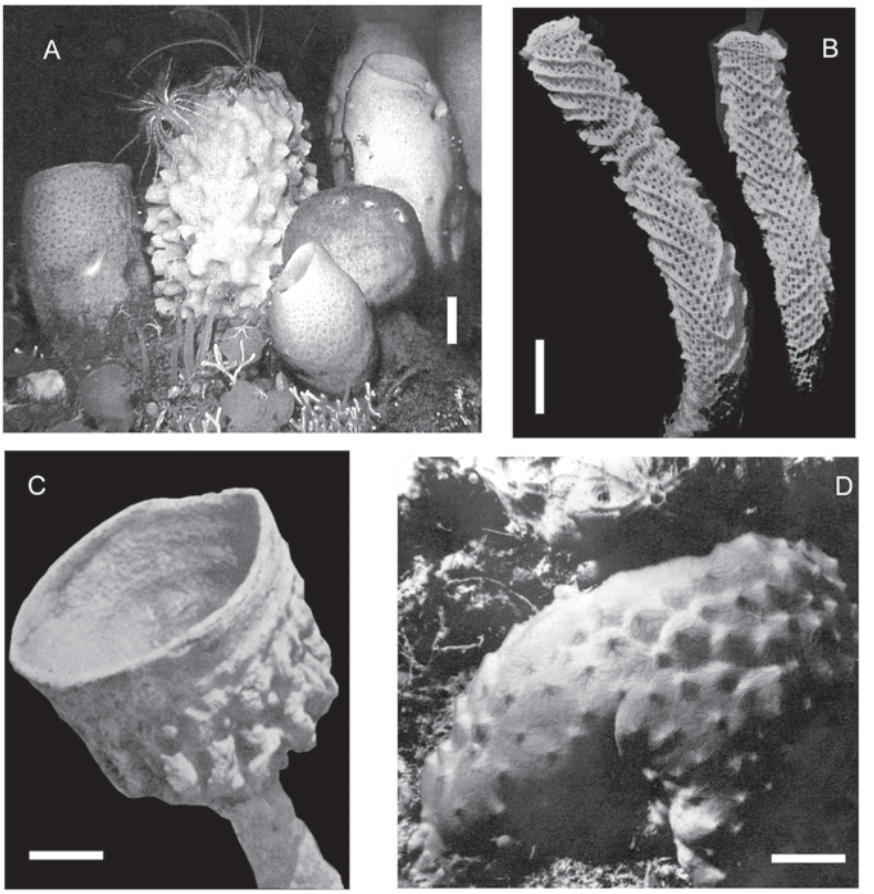


Figura 7. 1. A. esponjas del Mar de Weddell en la Antártida; fotografía tomada a 150 metros de profundidad (escala 5 cm); B. *Euplectella*, esponja hexactinélida que habita normalmente fondos marinos profundos, conocida como «la canasta de Venus» (escala 10 cm); C. *Poterion* una enorme demosponja con forma de copa, leuconoide (escala 20 cm); D. *Ceratoporella* una esclerosponja (porífero con esqueleto calcificado) de Jamaica. Nótese los poros con formas esteladas, salida del sistema de canales exhalantes (escala 10 cm) (fotografías modificadas y compaginadas a partir de Ruppert y Barnes, 1996 y Hartman, 1986).

La superficie externa de la esponja está cubierta por células aplanadas, denominadas **pinacocitos**, que constituyen el **pinacodermo**. Los pinacocitos basales segregan el material que fija la esponja al sustrato. Esta capa externa no representa un verdadero epitelio como en el resto de los metazoos. Cada poro está formado por un **porocito**, es decir una célula en forma de anillo que se extiende desde la superficie externa hasta la cavidad central o las cavidades internas en el caso de las leuconoides. Dichas células pueden contraerse y cerrar parcial o totalmente el poro.

Debajo del pinacodermo se encuentra el **mesénquima** o **mesohilo**, formado por una matriz gelatinosa de proteína que contiene material esquelético y células ameboides (Figura **7**. 2). Esta capa es equivalente al tejido conjuntivo de otros metazoos. Las espículas se originan en ella a partir de células especializadas, los **esclerocitos ameboides**, y pueden ser de naturaleza calcárea, silícea, de fibras de esponjina proteínica o una combinación de estas dos últimas. La espícula básica es la **monaxona** o espícula de un solo eje con forma de aguja; el sufijo axón se refiere al número de ejes que tiene una espícula, mientras que actina denota el número de radios o puntas. Así, una monaxona puede ser **diactina** si su eje termina en dos puntas o **monoactina** si uno de los extremos es romo (Figura **7**. 3), mientras que la **triaxona** puede tener tres radios (**triactina**) o seis radios (**hexactina**). Estos términos se aplican a los **megaescleritos** que son las espículas que constituyen el soporte principal del esqueleto. Los **microescleritos** dan rigidez al pinacodermo que recubre los canales acuíferos; son espículas diminutas con formas muy variadas (Figura **7**. 3).

Otras células, de gran tamaño, presentes en el mesénquima son los **arqueocitos**, que intervienen en la digestión (fagocíticos). Los arqueocitos se consideran totipotentes, es decir, capaces de transformarse en otros tipos de

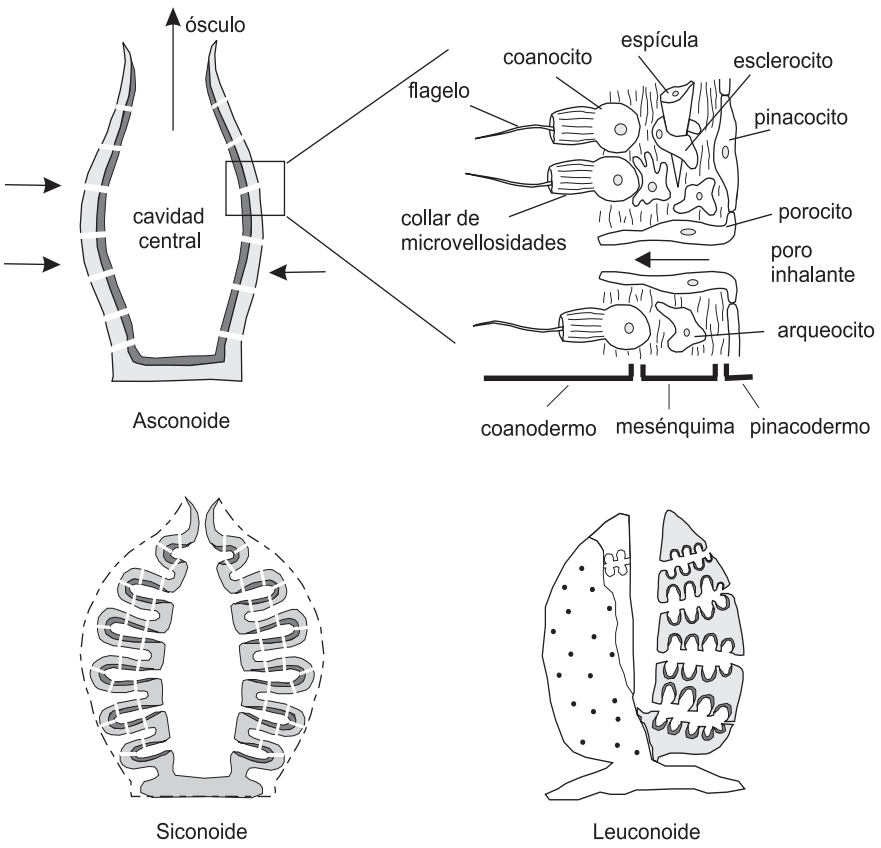


Figura 7. 2. Morfología general y grados estructurales de las esponjas. En gris oscuro se marca la ubicación de los coanocitos en cada grado. Las flechas señalan el sentido de la corriente de agua. En detalle se muestra la pared de la esponja indicando la morfología general y estructura interna con las tres capas que la componen: pinacodermo, mesénquima y coanodermo (terminología parcialmente basada en Boury-Esnault y Rützler, 1997).

células. Los **esponjocitos** segregan el esqueleto de esponjina.

La capa interna en las esponjas es el **coanodermo**, constituido por **coanocitos** que tienen una estructura muy similar a la de los protozoos coanoflagelados (Figura **7**. 2). El coanocito es ovoide, con un extremo que se proyecta en un flagelo rodeado por un collar de microvellosidades. Su función es mover el agua a través de la esponja y obtener alimento.

ALIMENTACIÓN

La corriente de agua generada por los coanocitos y por flujo inducido (ver Ecología y paleoecología) lleva el oxígeno y el alimento a las células y elimina sus deshechos. El alimento comprende partículas orgánicas sumamente finas. En un 80% corresponde a materia orgánica disuelta, el 20% restante está constituido por bacterias, dinoflagelados y organismos planctónicos microscópicos. Los coanocitos captan estas partículas a través del collar de microvellosidades por un proceso aún no muy claro. Las bacterias y partículas menores de 1µm son filtradas y fagocitadas por los coanocitos en la superficie celular y no en el collar.

Muchas esponjas marinas, tanto demosponjas como calcáreas, tienen organismos fotosimbiontes, principalmente cianobacterias, que viven en el interior del mesohilo o en células especializadas (**amebocitos**) alojadas en el mismo, y que le confieren una coloración verde, violeta o marrón; unas pocas especies contienen dinoflagelados (zooxantelas) como en los corales hermatípicos, que les dan colores amarillentos o anaranjados. La esponja toma el carbono y otros compuestos fosforilados liberados por los fotosimbiontes, que en algunos casos cubren entre el 40 y 80% de sus necesidades energéticas.

EPIBIOSIS

Los poríferos carecen de sistema nervioso y sus reacciones son básicamente locales. Mu-

chas producen compuestos químicos capaces de impedir que otros organismos se establezcan en sus superficies. No obstante, es muy común encontrar entre las esponjas actuales y fósiles estas epibiosis. Una gran cantidad de restos de equinodermos, briozoos, crustáceos y otros organismos han sido hallados incrustados en las superficies de esponjas en todos los períodos, incluso desde el Paleozoico Temprano. Son frecuentes estas epibiosis en los ejemplares ordovícicos de la Formación San Juan de la Precordillera argentina (Carrera, 2000).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

En las esponjas la reproducción asexual por **gemación** no es común, aunque observada en varias especies. Un proceso diferente a la gemación es la formación y liberación de grupos de células esenciales (**gémulas**), que luego tienen la capacidad de regenerar el individuo adulto. Esto es común en especies dulceacuícolas o marinas de zonas frías donde, en las épocas invernales o de sequía, sobreviven a partir de este proceso.

En la reproducción sexual de las esponjas existen particularidades con respecto al resto de los metazoos. Si bien gran parte de ellas son hermafroditas, la producción de óvulos y espermatozoides no es sincrónica, lo que asegura la fertilización entre individuos distintos. Los espermatozoides se originan a partir de los coanocitos y los óvulos de arqueocitos pero en algunos casos, también de coanocitos. Los espermatozoides salen de una esponja por medio de la corriente exhalante y entran en otras por las corrientes inhalantes. La fecundación ocurre en el interior del individuo ya que, con excepción de una especie, los óvulos no son liberados. Este hecho es bastante distintivo, ya que la fertilización externa es muy común en el resto de los animales marinos.

En casi todas las esponjas, el desarrollo de la fase larvaria tiene lugar dentro del cuerpo del progenitor, aunque en algunas demosponjas los óvulos fecundados se liberan y el desarrollo ocurre en el medio marino. Las larvas se encuentran generalmente en el estadio de blástula. La mayoría posee larva **parenquímula**, en la que las células flageladas cubren toda la superficie externa y pueden contener espículas en su interior. Esta larva tiene una breve existencia libre y nadadora. Algunas esponjas calcáreas y unas pocas demosponjas poseen larva **anfiblástula,** la que es hueca y en uno de sus hemisferios lleva pequeñas células flageladas; su existencia además es breve. Una vez fijada la larva, la primera fase de desarrollo de la esponja, denominada **ragón,** se parece a la estructura asconoide o siconoide.

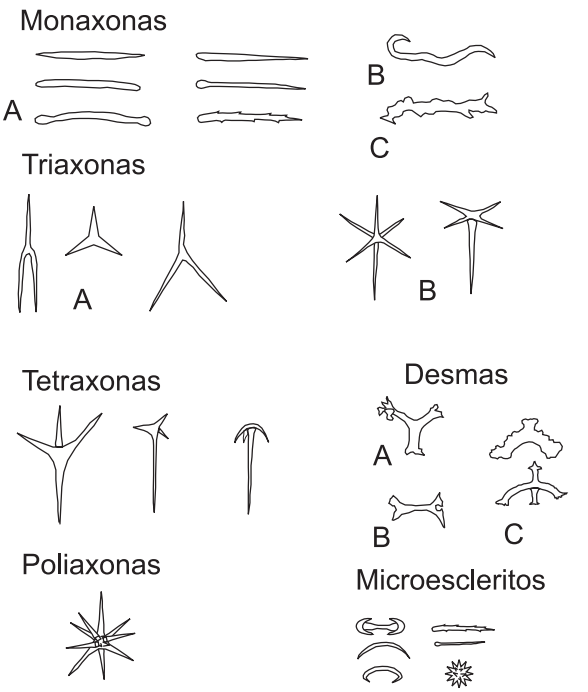


Figura 7. 3. Principales tipos de espículas diferenciadas en megaescleritos y microescleritos (modificado de Rigby y Stern, 1983). Monaxonas: A. monoactinélidas o diactinélidas; B. heloclona; C. monoclónida. Triaxonas: A. calcáreas; B. hexactinélidas. Desmas: A. triclónida; B. monoclónida; C. espículas tricranoclonas del suborden Eutaxicladina.

SISTEMÁTICA

A partir de estudios recientes, las esponjas son consideradas un grupo de metazoos monofiléticos caracterizados por células coanoflageladas o coanocitos (Mehl y Reiswig, 1991; Reitner, 1992; Debrenne y Reitner, 2001). Aunque existen diferencias importantes entre la sistemática de las esponjas actuales y las fósiles, en ambas se reconoce la forma y composición del esqueleto como los caracteres más importantes. Entre las categorías superiores la clasificación se basa mayormente en los tejidos blandos (por ejemplo a nivel de subphylum), por lo que en algunos casos se torna difícil establecer relaciones claras con las formas fósiles.

Las primeras esponjas fósiles se remontan con seguridad al Proterozoico Tardío, donde se registran formas con espículas hexactinélidas (Gehling y Rigby, 1996), aunque existen in-

dicios de que su origen es anterior (ver Origen y evolución); por el momento se puede considerar al biocrón del phylum como Precámbrico-Holoceno. La presencia de todas las clases de esponjas en el Cámbrico Inferior y la de monaxonas en el Precámbrico, lo que también ocurriría con las demosponjas, sugiere que probablemente todas las clases estaban representadas ya en el Proterozoico; no obstante, solo las hexactinélidas tienen sus registros seguros en el Precámbrico.

Hasta el año 1970 aproximadamente, la clasificación de las esponjas no presentaba mayores problemas. Se reconocían tres clases bien diferenciadas:

- Clase **Demospongea**: incluida en el subphylum Gelatinosa, caracterizada por esponjas leuconoides con fibras de esponjina o espículas silíceas no hexactinélidas; algunas formas carecen de espículas o fibras y pueden también contener materiales extraños. Los rayos de las espículas divergen usualmente en ángulos de 60º o 120º (Figura **7**. 3). Cámbrico-Holoceno.
- Clase **Calcarea**: corresponde también al subphylum Gelatinosa e incluye esponjas con espículas calcáreas en las que predomina la calcita y menos frecuentemente, la aragonita. Son monaxonas, triaxonas o tetraxonas y el esqueleto puede tener grados de organización asconoide, siconoide o leuconoide. Cámbrico-Holoceno.
- Clase **Hexactinellida**: esponjas del subphylum Nuda, con espículas silíceas (Hyalospongea), cuyos ejes forman ángulos rectos en su forma más típica de triaxonas hexactinélidas. En general, son leuconoides. Proterozoico Tardío-Holoceno.

Desde el descubrimiento de las esponjas coralinas o **esclerosponjas** a partir de estudios realizados en Jamaica (Hartman, 1969; Hartman y Goreau, 1970), la clasificación de las esponjas ha sufrido cambios importantes y se encuentra en permanente revisión (Rigby y Stearn, 1983; Wood, 1990). Entre estas esclerosponjas, descubiertas en Jamaica, se reconocieron seis especies con espículas silíceas y esqueletos calcáreos macizos de tipo coralino, comparables a los **estromatopóridos** fósiles, hasta ese momento de afinidades inciertas, y a los **caetétidos** relacionados con los corales, muy comunes en el Paleozoico y Mesozoico. Hartman y Goreau (1970) erigieron la nueva clase **Sclerospongea** para incluir a las formas actuales y fósiles (estromatopóridos y caetétidos).

Paralelamente, Vacelet (1970) describió una nueva forma de esclerosponja hallada en el Mediterráneo, también con esqueleto calcáreo, pero en este caso con espículas calcáreas, que incluyó en la clase Calcarea. Posteriormente, Vacelet (1977) reconoció una nueva esponja del Mediterráneo con esqueleto calcáreo macizo como las anteriores pero sin espículas, que incluyó entre las demosponjas, basado en caracteres de los tejidos y la morfología larval. Vacelet consideró innecesaria la creación de la clase Sclerospongea, pues todas las nuevas formas podían ser incluidas en las clases ya existentes de poríferos. Las especies descriptas por dicho investigador recuerdan a formas paleozoicas, como los **Archaeocyatha** (restringidos al Cámbrico) y a otras muy abundantes en el Paleozoico y principios del Mesozoico, las **Sphinctozoa** e **Inozoa,** también de afinidades poco claras hasta aquel momento.

Es evidente que la presencia de un esqueleto calcáreo macizo ha evolucionado independientemente, en distintos clados dentro de las esponjas calcáreas y demosponjas y se encuentra ausente entre las hexactinélidas. Las marcadas diferencias estructurales de los arqueociatos llevaron a un consenso entre los investigadores, para ubicarlos en una nueva clase de esponjas, la clase Archaeocyatha (Rowland, 2001). A partir de esto, Vacelet (1985) y Wood (1990) propusieron un nuevo modelo filogenético para los poríferos (Figura **7**. 4), en el que diferentes grados morfológicos aparecen repetidamente en distintas clases de esponjas. Por ejemplo, el grado esfinctozoa aparece en la clase Calcarea, entre las demospongeas y en los arqueociatos. En la clase Archaeocyatha tres grados morfológicos están presentes: arqueociata, estromatopórida y esfinctozoa. La mayoría de los estromatopóridos, esfinctozoas y caetétidos se incluyen entre las demosponjas, mientras que las calcáreas comprenden solo algunos estromatopóridos y esfinctozoas. No obstante, estos grupos son mantenidos aquí como entidades separadas conservando la visión tradicional, basada en la característica de su esqueleto calcificado (Rigby *et al*., 1993), a los efectos de no complicar aún más la clasificación taxonómica, pero debe siempre tenerse en cuenta que son grupos parafiléticos y que algunos de sus integrantes corresponden a clases diferentes. La clasificación que se presenta a continuación (Cuadro **7**. 1) solo alcanza a los grupos más importantes mencionados en el capítulo. Una clasificación taxonómica más completa puede encontrarse en el recientemente editado *Treatise on Invertebrate Paleontology Part E* (Rigby *et al*., 2004).

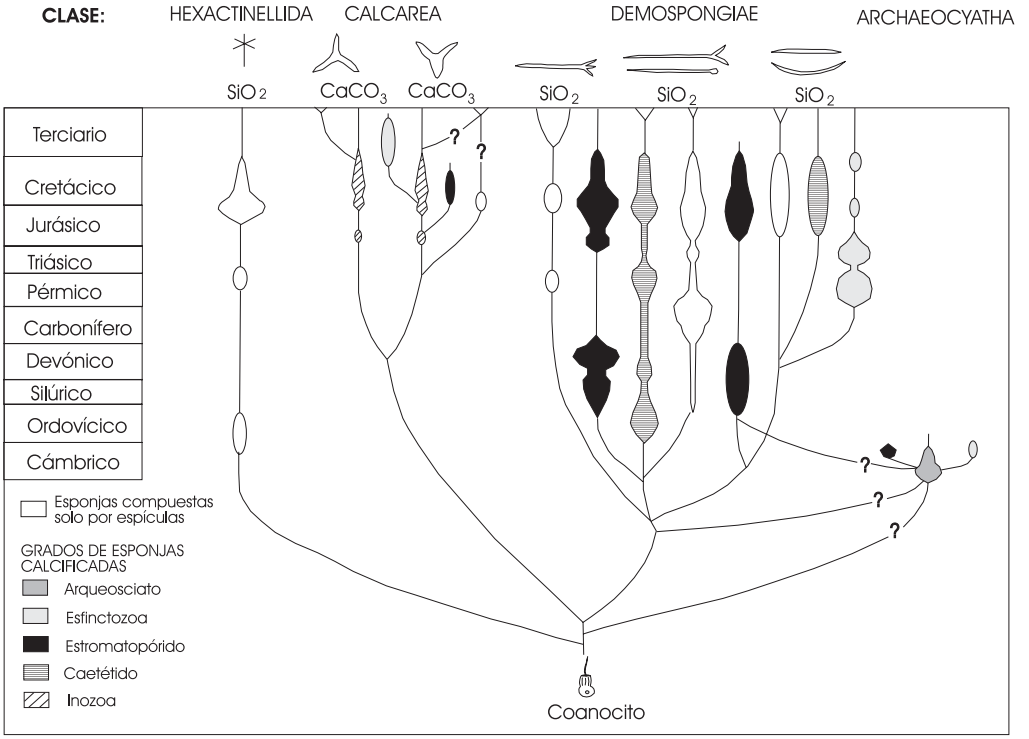


Figura 7. 4. Clasificación de los poríferos basada en los tipos de espículas y grados morfológicos de las esponjas calcificadas (modificado a partir de Wood, 1999).

Cuadro 7. 1. Sistemática del Phylum Porifera

Phylum Porifera	
Clase Demospongiae (= Demospongea)	"Orden Chaetetida" (demosponjas con grado de organización caetétida)
A-Esqueletos con espículas	Clase Calcarea
Subclase Lithistida	Orden Pharetronida
Orden Orchocladina	Orden Heteractinida
Orden Spirosclerophorida	"Orden Inozoa" (grado de organización Inozoa, para algunos autores es un subgrupo de las esfinctozoas)
Suborden Rhizomorina	Clase Hexactinellida
Subclase Tetractinomorpha	Subclase Amphidiscophora
Orden Streptosclerophorida	Orden Amphidiscosa
Suborden Eutaxicladina	Orden Reticulosa
Orden Megalithistida	Subclase Hexasterophora
Suborden Megamorina	Orden Lyssacinosa
Subclase Clavaxinellida	Orden Hexactinosa
Orden Protomonaxonida	Orden Lychniscosa
Orden "Keratosa"	Grupos *Incertae sedis*
Orden "Choristida"	Clase Archaeocyatha
B- Esqueletos calcáreos	"Clase Receptaculita"
"Orden Sphinctozoa" (= Thalamida) (demosponjas con grado de organización esfinctozoa)	
"Orden Stromatoporata" (demosponjas con grado de organización estromatopórida)	

CLASE DEMOSPONGIAE

Esponjas marinas y de agua dulce, leuconoides; las formas vivientes tienen en su mayoría esqueletos compuestos por fibras de esponjina (colágeno) o esponjina con espículas silíceas o incluso, pueden contener materiales extraños o esqueletos completamente calcificados. Los fósiles poseen esqueletos de espículas silíceas o un esqueleto calcáreo macizo. Las espículas son de dos tipos: megaescleritos (forman la estructura del esqueleto) y microescleritos (de diminuto tamaño, normalmente sin registros entre las esponjas fósiles). Microescleritos aislados han sido descriptos en el Carbonífero de Uruguay (Kling y Reif, 1969) y el Terciario de Ecuador (Robison y Haslett, 1995). Los megaescleritos presentan formas desde

monaxonas a tetraxonas con ángulos de 60° y 120°. ?Precámbrico, Cámbrico-Holoceno.

Incluyen al 95% de las especies modernas y a la totalidad de las de agua dulce. También es la clase mayoritaria a partir de sus primeros registros en el Cámbrico.

Estas esponjas ocupan los más variados ambientes, desde los polos hasta el ecuador, desde los supramareales a los abisales, como también crípticos (hendiduras o cavidades submarinas), y comprenden al único grupo de esponjas perforantes, los Clionidae (Cámbrico-Holoceno).

Las esponjas de agua dulce se incluyen en esta clase, y en el registro fósil por lo general se encuentran como espículas sueltas en sedimentos del Terciario y Cuaternario. Los esqueletos completos son escasos y los más antiguos corresponden a fragmentos asignados a *Palaeospongilla chubutensis* y *Spongilla patagonica*, del Cretácico de Patagonia (Ott y Volkheimer, 1972; Volkmer-Ribeiro y Reitner, 1991).

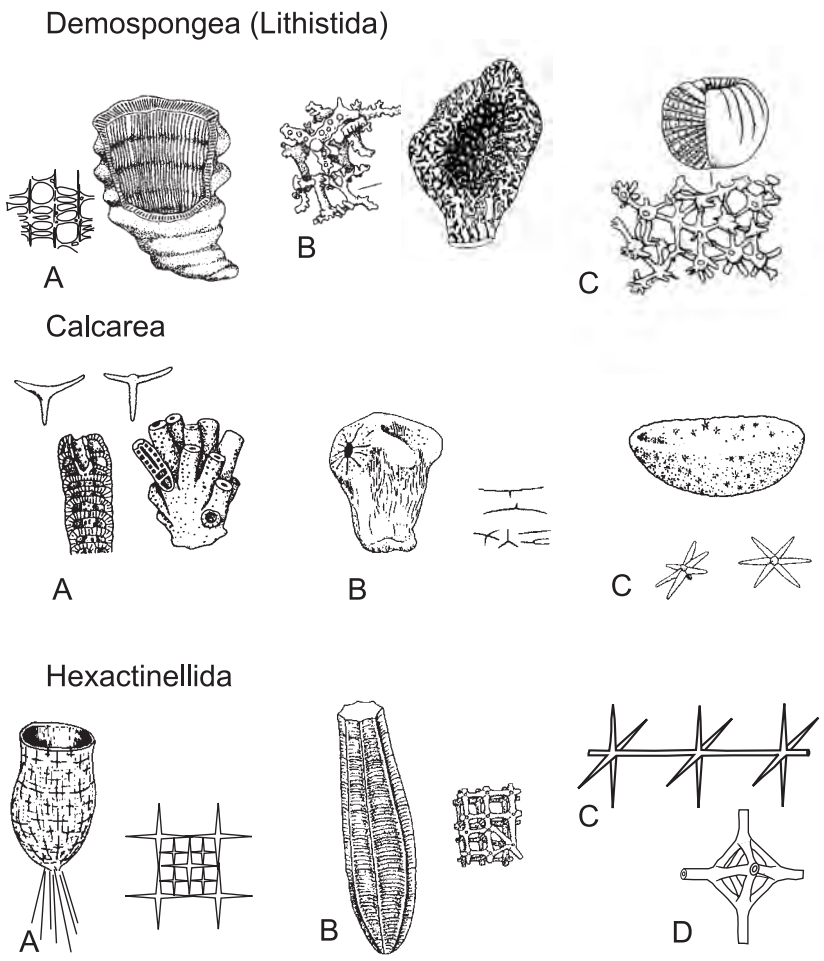


Figura 7. 5. Esponjas cuyos esqueletos están construidos en base al armazón espicular:
Demospongea (representadas principalmente por las lithístidas): A. *Archaeoscyphia*, género muy común en las plataformas carbonáticas del Ordovícico, con una estructura espicular compuesta por columnas verticales de monaxonas unidas por desmas (ver también Figura **7**. 6); B. esponja del suborden Rhizomorina con espículas desmas muy irregulares; C. ejemplar de la familia Astylospongiidae (Lithistida) con desmas unidas por centros globosos (figuras modificadas a partir de De Laubenfels, 1955).
Calcarea: A. *Barroisia* con espículas triaxonas; B. *Corynella* con triaxonas regulares y forma de diapasón; C. *Astraeospongium* heteractínida con espículas de seis radios en un mismo plano, pueden presentar un incipiente eje perpendicular pero no llegan a ser octactinélidas.
Hexactinellida: A. *Protospongia* del Paleozoico Inferior con espículas de cuatro radios en un mismo plano, poseen raíces de monaxonas alargadas que la fijan al sustrato. La distribución de las espículas es de tipo Lissacino formado por la yuxtaposición de los radios espiculares (los extremos de los radios se ubican paralelos con un mínimo contacto); B. esponja con espículas hexactinas formando una red tridimensional; C y D. representan diferentes modos de conexión del tipo Dictionino entre las espículas de las hexactinélidas con red tridimencional ortogonal, en el que los radios se fusionan por sus extremos, D. unión característica de los Lychniskida.

SUBCLASE LITHISTIDA

Las espículas de estas esponjas muestran poca similitud con los grupos actuales. Son espículas irregulares conocidas como **desmas**, con nodos y ramificaciones (Figuras **7**. 3 y 5) que, sin embargo, exhiben un patrón general de monaxona o triaxona lo que permite diferenciarlas en **monoclónidas** y **triclónidas**, respectivamente. Fueron muy importante en el Paleozoico y Mesozoico, principalmente durante el Cretácico y representan a la mayor parte del registro fósil. Cámbrico-Holoceno.

Las esponjas lithístidas comprenden varios órdenes que se diferencian por la forma y unión de las desmas; en su mayoría tienen espículas **dendroclonas** (con extremos ramificados) que conforman desde esqueletos simples de monoclónidas y triclónidas (orden Orchocladina) a esqueletos complejos con espículas irregulares (r**izoclonas**) (orden Spirosclerophorida, suborden Rhizomorina, Figura **7**. 5).

SUBCLASE TETRACTINOMORPHA

Esponjas anteriormente incluidas entre las Lithistida, ahora ubicadas en esta subclase, caracterizada por espículas desmas tetraxonas. Entre los grupos más importantes incluye a los subórdenes Eutaxicladina con espículas tricranoclonas, variantes a partir de una espícula triclónida (Figura **7**. 3) y Megamorina, con espículas heloclonas y megaclonas, variantes a partir de monoclónidas (Figuras **7**. 3 y 6 H-K). Ordovícico-Reciente.

En el Ordovícico de la Precordillera argentina, particularmente en las calizas de la Formación San Juan, una gran abundancia y variedad de lithístidos y tetractinomorfos formaron parte importante de las comunidades marinas del Ordovícico Temprano (Figura **7**. 6). Hasta 1985 solo se conocía una especie descripta por Zittel (1877), pero en la actualidad se reconocen alrededor de 30 especies, varios géneros nuevos y una familia nueva del suborden Megamorina (Carrera, 1996 a y b; Carrera, 2003 a).

SUBCLASE CLAVAXINELLIDA

Incluye esponjas con esqueletos compuestos por fibras de espículas monaxonas (monoactinas o diactinas) que pueden estar dispuestas en forma subparalela, divergente o irregular. Carecen de espículas microscleras. Precámbrico-Holoceno.

Orden Protomonaxonida

Esqueletos con espículas silíceas monaxonas. Fueron importantes en el Cámbrico, especialmente en el Cámbrico Medio de la Lutita Burguess de Canadá (Rigby, 1986). Este orden comprende a las esponjas perforantes, Clionidae, que horadan valvas o caparazones de distintos organismos e incluso rocas, formando canales irregulares en los que llegan a secretar espículas. Perforaciones atribuidas a Clionidae se hallan en ostreas del Terciario patagónico y en sedimentos cuaternarios de la provincia de Buenos Aires (Principi, 1915). ?Precámbrico, Cámbrico-Holoceno.

Orden «Keratosa»

Esponjas sin esqueleto mineralizado, por lo que su representación paleontológica es casi nula, aunque se presentan en el Cámbrico de Groenlandia y en la Lutita Burguess de Canadá. Cámbrico-Holoceno.

Orden «Choristida»

Esponjas con espículas tetraxonas (no lithístidas), algunas monaxonas, y pueden contener espículas irregulares y de forma serpenteante, llamadas **ofirrabdos** (*ophirabds*, Figura **7**. 3) que recuerdan a las heloclonas de las Megamorina, por lo que se ha sugerido alguna posible relación filogenética entre ambos grupos. Sus representantes mesozoicos son escasos y algunos del Terciario llegan a la actualidad (Rigby y Stern, 1983; Rigby *et al*., 1993). Jurásico-Holoceno.

«Orden Sphinctozoa»

Esqueleto de estructura laminar con una serie de cámaras que pueden conectarse al exterior directamente por un ósculo situado en la parte superior o por poros laterales (Figura **7**. 7). *Vaceletia* es uno de los géneros actuales que muestran los coanocitos distribuidos en estas cámaras. Cámbrico-Holoceno.

Antes del descubrimiento de las esclerosponjas o esponjas «coralinas», las esfinctozoas e inozoas eran incluidas en el grupo de las Pharetronida, que comprendían a las esponjas con materiales calcáreos macizos en sus esqueletos. Las esfinctozoas constituyen un grado de organización dentro de las demosponjas, y algunos de sus miembros corresponden a la clase Calcarea (Vacelet, 1985 y Wood, 1990). Esfinctozoa fósiles en América del Sur se conocen en el Pérmico de Venezuela (Rigby, 1984) y en el Paleozoico Superior de Perú, donde se citan a *Amblysiphonella* y otras esfinctozoas y calcáreas mesozoicas (Rauff, 1938; Senowbari-Daryan, 1994).

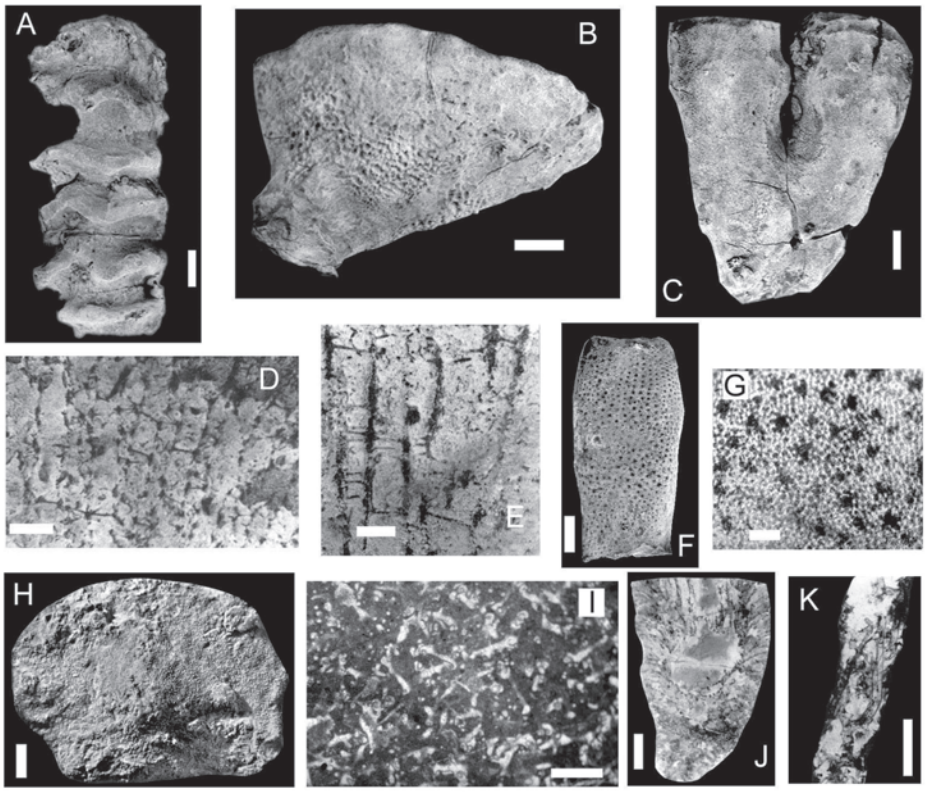


Figura 7. 6. Demosponjas de la Formación San Juan en la Precordillera argentina. A. *Archaeoscyphia*, esponja con pronunciadas anulaciones (escala 1 cm); B. *Patellispongia*, esponjas discoidales con forma de copa (escala 2 cm); C. *Rhopalocoelia*, esponja cilíndrica a veces digitada (escala 2 cm); D y E. secciones transversal y longitudinal respectivamente, mostrando columnas radiales de espículas monaxonas unidas por dendroclonas (escala 1 mm), típico patrón de la familia Anthaspidellidae de la subclase Lithistida, a la que corresponden las esponjas anteriores; F. *Lissocoelia* también de la subclase Lithistida, es una esponja cilíndrica de reducidas dimensiones (escala 1 cm); G. detalle del ejemplar anterior mostrando la superficie externa con poros entre una red de espículas de reducido tamaño (escala 2 mm); H. *Nexospongea*, porífero discoidal único representante de la familia Nexospongiidae del orden Megamorina, exclusiva hasta el momento, de la Precordillera argentina; I. detalle del ejemplar anterior mostrando una malla irregular de espículas heloclonas (escala 1 mm); J. corte transversal de *Rugospongia* también del orden Megamorina (escala 1 cm); K. detalle de la estructura espicular que se concentra en columnas irregulares (escala 1 mm) (tomadas de Carrera, 2003 a).

Las inozoas son esponjas con estructura fibrosa irregular, sin el desarrollo de cámaras; incluidas íntegramente como un grado de organización entre las calcáreas, aunque algunos autores las consideran un subgrupo de las esfinctozoas.

«Orden Stromatoporata»

Esqueleto macizo calcáreo, denominado **cenostio** (*coenosteo*)**,** conformado por una sucesión de láminas unidas por elementos verticales, perpendiculares (Figuras **7**. 1 D y 7). La superficie externa muestra un patrón poligonal con montículos o domos (**mamelones**) y estructuras esteladas formadas por canales superficiales (**astrorriza**), que representan a un sistema de canales exhalantes. En sección longitudinal se observan láminas horizontales, levemente curvadas (**lamelas**) unidas por elementos verticales o **pilares**. Esta estructura varía levemente en los distintos grupos. A veces se vuelve más compleja e irregular cuando las láminas dejan de ser paralelas y los pilares pueden cortarse entre sí. La sección tangencial u horizontal es más regular, mostrando las estructuras esteladas y la salida a manera de nodos de los pilares.

Las espículas encontradas entre los esqueletos calcáreos de los estromatopóridos en su mayoría son silíceas, por lo que gran parte de ellos son considerados demosponjas. Aparentemente, el esqueleto primario estaba constituido por espículas que luego fueron englobadas por el material calcáreo. La composición original de este esqueleto calcáreo parece haber sido de aragonita.

La ubicación taxonómica de los estromatopóridos fue complicada hasta el descubrimiento de las esclerosponjas. Anteriormente eran

incluidos entre las algas, los celenterados, los briozoos y los foraminíferos o como un phylum extinguido sin representantes actuales (Stock, 2001). Cámbrico-Holoceno.

En el Silúrico y Devónico formaron grandes arrecifes, pero en el Mesozoico su importancia disminuyó.

En América del Sur existen escasas menciones de «stromatoporata», generalmente dudosas. En el Ordovícico Inferior de Argentina, Cañas (1995, 1999) menciona su presencia mientras que Keller y Flügel (1996) citan el género *Zondarella*. Wells (1944), en el Cretácico Inferior de Venezuela, halló *Stromatopora venezuelensis*, pero el material requiere ser revisado, así como también confirmada su posición estratigráfica.

«Orden Chaetetida»

Organismos con esqueleto calcáreo laminar, hemisférico o incrustante. Durante mucho tiempo considerados corales tabulados por el parecido superficial con los cnidarios debido a su esqueleto, que presenta bandas rítmicas de crecimiento y en sección muestra una estructura subpoligonal, de celdas o cámaras (cálices), a veces con paredes irregulares que asemejan seudoseptos (Figura **7**. 7). Las espículas se hallan incluidas en estas paredes y corresponden principalmente a monaxonas silíceas. Las paredes pueden presentar espinas en hileras verticales o dispuestas irregularmente hacia el interior de las cámaras.

Las espículas se descubrieron primeramente en el género carbonífero *Chaetetes*, que da el nombre al grupo, incluido en el orden Tabulospongiida de la clase Sclerospongea (Hartman y Goreau, 1970), pero el hecho de poseer espículas silíceas hizo que se lo considerara entre las demosponjas. La semejanza de ciertos caetétidos con corales favosítidos ha sido a veces descartada por los autores, aunque otros señalan que algunos favosítidos deberían también incluirse entre las esponjas (Kazmierczak, 1994). Los caetétidos fueron abundantes principalmente en el Paleozoico Tardío donde llegaron a formar arrecifes. El único representante actual del grupo, *Acanthochaetetes*, habita en cavernas y fisuras entre los arrecifes del borde occidental del océano Pacífico (Rigby y Stern, 1983). Ordovícico-Holoceno.

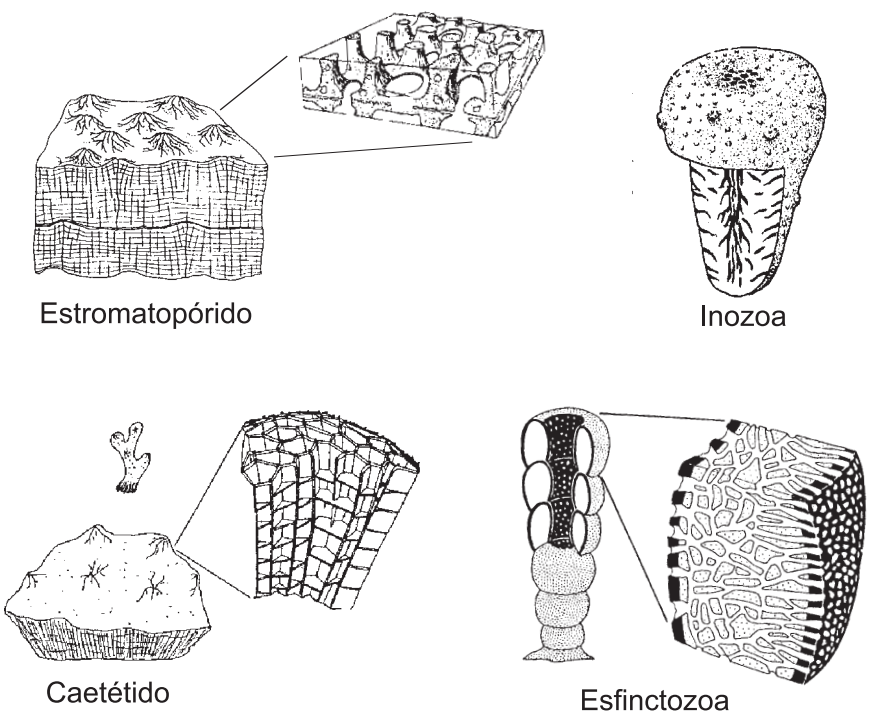


Figura 7. 7. Esponjas con esqueletos calcificados, actualmente consideradas como grados de organización dentro de las diferentes clases. Se muestran en corte las estructuras internas: pilares y láminas en estromatopóridos, tábulas en caetétidos y la estructura fibrosa o en cámaras que presentan las inozoas y esfinctozoas (figuras modificadas a partir de Wood, 1990).

CLASE CALCAREA

Esqueleto integrado por espículas totalmente de calcita, normalmente triaxonas con forma de diapasón, como por ejemplo en el gran orden de las Pharetronida, pero también son comunes las monaxonas, triaxonas (con los radios a 120°) y **tetractinélidas** en las que se adiciona un radio perpendicular al de la triaxona (Figura **7**. 3). En el orden Heteractinida las espículas pueden ser hexactinas (los seis radios en un mismo plano, Figura **7**. 5) o poseer un número ilimitado de radios (espículas poliactinas, Figura **7**. 3).

A diferencia de las demosponjas, presentan los tres niveles de organización incluyendo a todos los asconoides y siconoides típicos. Es común que estos niveles de organización cambien durante la ontogenia, siendo siempre el asconoide el primer estadio.

Las esponjas calcáreas son exclusivamente marinas y habitan las aguas poco profundas de todos los mares. La composición calcárea de las espículas motiva que se disuelvan en las aguas más profundas y frías, por lo que su registro fósil es más reducido.

Entre las esclerosponjas, unas pocas esfinctozoas y las inozoas corresponden a grados de organización dentro de las calcáreas.

Las calcáreas fósiles en América del Sur están representadas por faretrónidos jurásicos y cretácicos de Perú, Chile y Venezuela (d´Orbigny, 1849; Fritzsche, 1924; Tilmann, 1917), muchas de ellas incluidas ahora entre las esfinctozoas. Las menciones de calcáreas paleozoicas son escasas con solo la presencia de heteractínidas en el Ordovícico de la Precordillera de San Juan (Figura **7**. 8) donde se definió el nuevo género *Chilcaia* (Carrera, 1994).

CLASE HEXACTINELLIDA

Porifera con una organización tisular muy diferente a la de otras clases pues, al carecer de pinacodermo todas las cavidades expuestas al agua están recubiertas por una membrana reticular, el **sincicio** (*syncytium*) a través de la cual asoman largas espículas. Dicha membrana, dispuesta directamente sobre el mesénquima, forma las paredes de las cámaras flageladas. No hay coanocitos propiamente dichos, las células flageladas surgen como nodos de la membrana reticular (Figura **7**. 9).

Espículas exclusivamente silíceas, triaxonas, hexactinas en ángulos rectos (Figuras **7**. 3 y 5). Poseen también microescleritos que suelen ser **anfidiscos** (un eje con extremidades expandidas) y **ásteres** (con forma de estrella). Esqueleto más rígido que el de las calcáreas, debido a que está siempre unido por dos tipos diferentes de conexiones entre las espículas: **lissacino** formado por la yuxtaposición de los radios espiculares (los extremos de los radios se ubican paralelos con un mínimo contacto) y **dictionino,** en el que los radios se fusionan por sus extremos (Figura **7**. 5). Precámbrico-Holoceno.

Exclusivamente marinas, por lo general viven entre los 500 y 1000 m de profundidad, a veces aún más. En este último caso, desarrollan raíces espiculares que les sirven para adherirse al sustrato fangoso del fondo. No obstante, también se han desarrollado en aguas someras de plataforma, como lo atestiguan restos fósiles hallados en esos ambientes y especies vivientes. Muchas hexactinélidas se reconocen en los ambientes de plataforma del Paleozoico y el Terciario. La mayoría de estas últimas se extinguieron, mientras que las sobrevivientes se desplazaron a los ambientes profundos.

El gran apogeo de las Hexactinellida se produjo en el Paleozoico, en especial las familias del orden Reticulosa, siendo importantes desde el Cámbrico (Protospongiidae) y en el Ordovícico, Silúrico y Devónico (Dictyospongiidae). Resultaron muy afectadas por la extinción del Pérmico, se recuperaron recién en el Jurásico y Cretácico, cuando los órdenes Hexactinosa y Lychniscosa fueron muy importantes, en particular el grupo Lychniskida en el que los extremos de las espículas se unen formando un octaedro (Figura **7**. 5 D). De este grupo quedan solo unas pocas especies viviendo en zonas profundas.

Entre los ejemplos fósiles sudamericanos se cuentan, en Argentina, espículas aisladas del Cámbrico de Mendoza asignadas por Rusconi (1955) a *Protospongia*? sp. y otras del género *Kiwetinokia*, del Cámbrico de San Juan (Poulsen, 1958; Beresi y Rigby, 1994). En el Cámbrico sanjuanino también se ha mencionado a *Diagoniella?* sp. Los registros ordovícicos son igualmente escasos, conociéndose *Protospongia* sp. en el Ordovícico Inferior de Famatina (Esteban y Rigby, 1998) y el género *Larispongia* (Figura **7**. 8 A) en el Tremadociano de la Puna argentina (Carrera, 1998). Una posible hexactinélida fue hallada en el Devónico de la Precordillera argentina (Carrera, 2003 b), y otras han sido mencionadas por Beresi y Krauter (2002) en el Jurásico de la cuenca Neuquina.

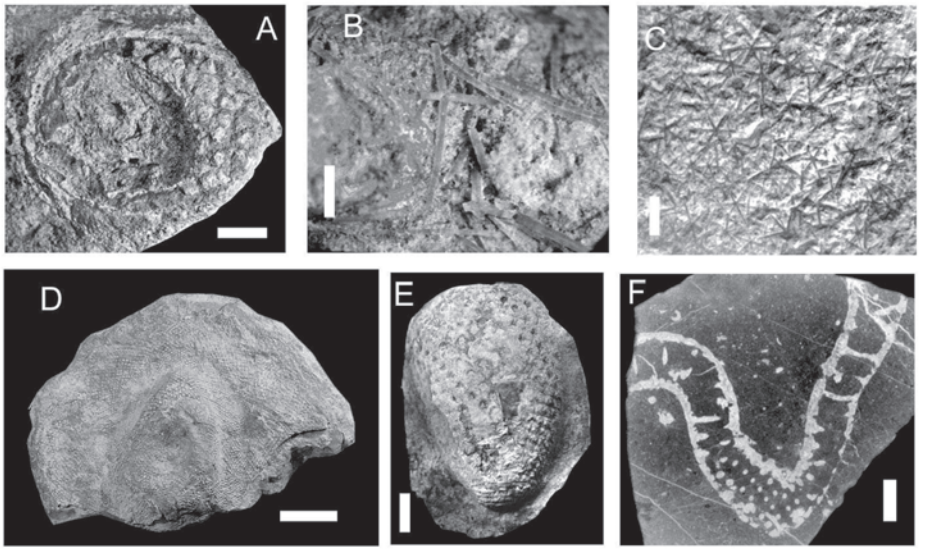


Figura 7. 8. Esponjas (A-C) y receptaculítidos (D-F). A. *Larispongia* esponja hexactinélida de la Puna argentina, de forma globosa y amplia cavidad central (escala 1 cm); B. detalle de las espículas de *Larispongia* (escala 1 mm); C. espículas calcáreas heteractínidas de *Chilcaia*, una esponja discoidal de la Formación San Juan en la Precordillera argentina (escala 1 mm); D. *Fisherites* (anteriormente *Receptaculites*) de la Formación San Juan con forma discoidal (escala 5 cm); E. *Selenoides*, un receptaculítido con forma cónica de la Formación Las Aguaditas, Precordillera argentina (escala 1 cm); F. detalle del ejemplar anterior mostrando la estructura presente en todos los receptaculítidos: la doble pared unida por pequeños ejes o columnas (escala 1 mm) (tomados de Carrera, 2003 a).

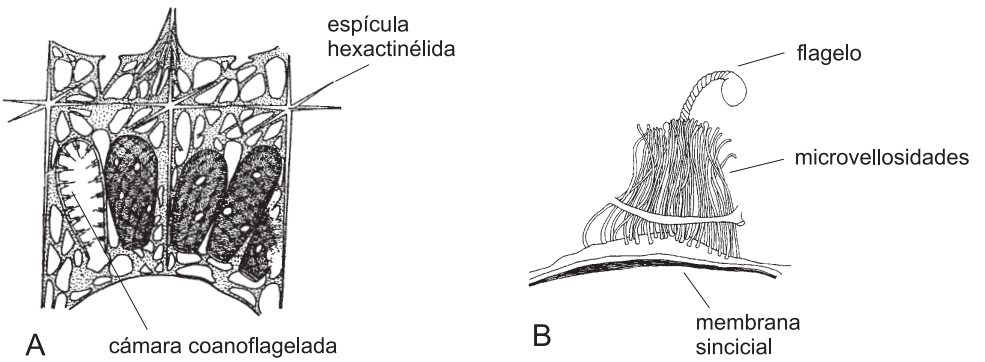


Figura 7. 9. A. morfología general y estructura interna de la pared de una esponja hexactinélida; B. detalle de un coanocito como parte de la capa sincicial (A. tomado de Bergquist, 1978; B. modificado de Salomon y Barthel, 1990)

GRUPOS *INCERTAE SEDIS*

CLASE ARCHAEOCYATHA

Los **arqueociatos** son organismos calcáreos restringidos al Cámbrico, usualmente reconocidos por su forma de doble cono poroso (Figura **7**. 10) conformando una pared externa y otra interna, normalmente unidas por tabiques verticales o **septos**. Dicha estructura es la más simple, pues también existen formas con mayor complicación, desde cilíndricas a discoidales o con paredes simples a muy complejas, lo que ha motivado que se los divida en **regulares** e **irregulares**.

El esqueleto de los regulares se compone de dos conos porosos, uno dentro del otro, con las paredes externa e interna unidas por septos radiales (Figura **7**. 10). La pared interna limita a una cavidad central homóloga a la del resto de los Porifera, mientras que entre ésta y la externa queda un espacio anular dividido por septos, denominado **intervalo**. Este último también puede estar dividido transversalmente por láminas perforadas (**tábulas**) o imperforadas convexas (**disepimentos**).

Los irregulares están menos representados y poseen paredes de bordes imprecisos y numerosas cámaras internas con paredes irregulares (Figura **7**. 10).

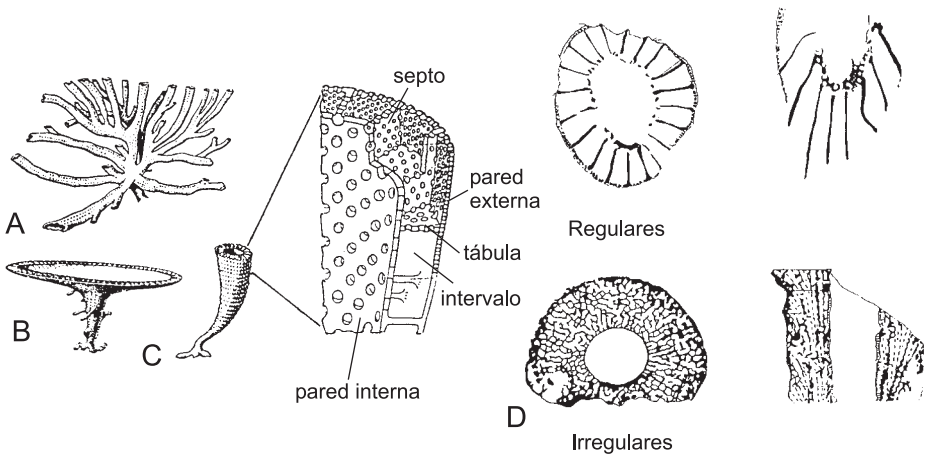


Figura 7. 10. Arqueociatos. A-C. morfología externa: A. ramosa, B. cono ensanchado, C. cono simple con detalle de la estructura interna; D. diferencias estructurales de regulares e irregulares (modificado a partir de Wood, 1990).

El organismo vivía adherido al sustrato por el vértice del cono, desde el cual podían proyectarse expansiones laminares y radiciformes que aseguraban la fijación.

Los arqueociatos vivieron principalmente en el Cámbrico Temprano disminuyendo notoriamente en el Cámbrico Medio, y con solo unas pocas especies en el Cámbrico Tardío, como ocurrió en Antártida. Siempre habitaron aguas de plataforma somera, normalmente asociados con estromatolitos, integrando la parte principal de las estructuras arrecifales.

Existe un consenso generalizado de que los arqueociatos eran filtradores, pasando activamente el agua por los poros. En modelos experimentales de metal que se han hecho de estos organismos, se observa un flujo pasivo del agua desde los poros hacia la cavidad central (Balsam y Vogel, 1973), pero esta característica es poco notable en los irregulares.

La mayoría de los arqueociatos son solitarios y gregarios. Se han descripto comunidades donde los individuos juveniles o pequeñas especies de irregulares se fijan sobre regulares grandes de forma cónica. Las especies claramente solitarias aparecen en el Cámbrico Inferior; posteriormente comenzaron a ser importantes las formas modulares con varias unidades funcionales (ósculo y su sistema acuífero), las que habrían evolucionado como respuesta a su asociación con ambientes arrecifales que favorecen el desarrollo de tamaños mayores y de esqueletos incrustantes o discoidales más aptos para la conquista y dominio del sustrato.

Como ya se expresara, el descubrimiento de las esponjas con esqueleto calcáreo de tipo coralino, llevó a los investigadores a considerar a los arqueociatos un grado estructural dentro de los Porifera y, al mismo tiempo, como una clase separada (Rowland, 2001). No obstante, su origen y afinidades con las clases restantes no son claros, debido a la particular construcción del esqueleto y la ausencia de espículas. Además, algunos arqueociatos irregulares poseen grados estructurales esfinctozoa y estromatopórido, lo que complica más el panorama.

«CLASE RECEPTACULITA»

Los **receptaculites** son organismos marinos con afinidades inciertas, relacionados inicialmente con los Porifera, que vivieron desde el Ordovícico hasta el Devónico. El esqueleto calcáreo tiene una doble pared, la externa compuesta por placas hexagonales o rómbicas, de las que parten hacia el interior ejes perpendiculares que se unen a la pared interna. Poseen formas aplanadas a cónicas, algunas incrustantes e incluso digitadas (Figura **7**. 8 D-F). La casi ausencia de poros los diferencia de los Porifera.

En la década de 1980 fueron incluidos entre las algas calcáreas (ver Carrera, 1991), aunque ahora se los vuelve a relacionar con las esponjas teniendo en cuenta las afinidades con esclerosponjas. Sin embargo, la ausencia o escasez de poros ya mencionada, dificulta una correcta ubicación sistemática.

Otros grupos que actualmente se incluyen en los receptaculítidos como los **radiociatos**, fueron antes considerados arqueociatos, lo que sugería alguna relación entre ambos grupos. No obstante, la microestructura del esqueleto de los receptaculites no coincide con los arqueociatos y puede relacionarse tanto con la estructura observada en algas como también en algunas esfinctozoas, lo que muestra la dificultad en la ubicación taxonómica de este grupo.

El género *Calathium*, de forma cónica a aplanada, fue un activo participante de los arrecifes del Ordovícico Inferior. En la Precordillera argentina los sedimentos calcáreos ordovícicos contienen a *Calathium* y *Selenoides* (Carrera, 1991) junto con *Receptaculites camachoi* (Nitecki y Forney, 1978), actualmente incluido en el género *Fisherites*. En el Devónico de Bolivia (Branisa, 1965) se reconoce a *Receptaculites bolivianus*.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Las esponjas habitan los más variados ambientes y su importancia como organismos dominantes en distintas comunidades, por ejemplo en las arrecifales, ha cobrado mayor interés con la inclusión de las esclerosponjas.

Los poríferos, en general, muestran grandes rangos ecológicos y adaptabilidad en los mares modernos. Sin embargo, a niveles taxonómicos menores (géneros, especies) exhiben límites más definidos y concisos en términos de temperatura, salinidad, corrientes y turbidez. Por ejemplo, es común que las esponjas posean poca tolerancia a los ambientes con turbidez, no obstante, unas pocas especies pueden sobrevivir en estos medios utilizando corrientes de flujo y reflujo como mecanismos de limpieza.

Actualmente las esponjas calcáreas habitan en las plataformas someras y cálidas, mientras que las demosponjas pueden igualmente hallarse en medios más profundos que son compartidos por las hexactinélidas. También en el pasado geológico las hexactinélidas ocuparon ambientes de talud y cuenca profunda, con pocas excepciones de especies que habitaron plataformas someras, principalmente en el Paleozoico Tardío.

Debido a la plasticidad morfológica de los poríferos, sus formas y estructuras internas son indicativas de los ambientes en donde viven. La fisiología de una esponja depende en gran medida de la corriente de agua que fluye a través del cuerpo y ésta a su vez tiene relación con el movimiento del agua en el ambiente fuera del organismo. Algunas de las variantes morfológicas para el control de las corrientes se muestran en la Figura **7**. 11.

Numerosos estudios señalan que las formas elongadas y de cavidad central amplia con paredes finas se desarrollan mejor en ambientes de aguas calmas, donde el porífero debe separar claramente las corrientes inhalantes, que llevan el oxígeno y el alimento, de las exhalantes que transportan los deshechos. Por otra parte, dicha morfología facilita el pasaje del agua en medios poco agitados a partir de un flujo inducido (a manera de chimenea). En el otro extremo se encuentran las formas discoidales, globosas, donde no hay una verdadera cavidad central desarrollada, que suelen tener numerosos ósculos que minimizan la acción turbulenta de las aguas circundantes. Una variante particular se da en ambientes con corrientes unidireccionales en las que predominan las formas palmeadas con la cavidad central abierta, contraria al sentido de la corriente (Figura **7**. 11). Adaptaciones particulares se presentan también en esponjas hexactinélidas que habitan regiones profundas (Tabachnik, 1991), en

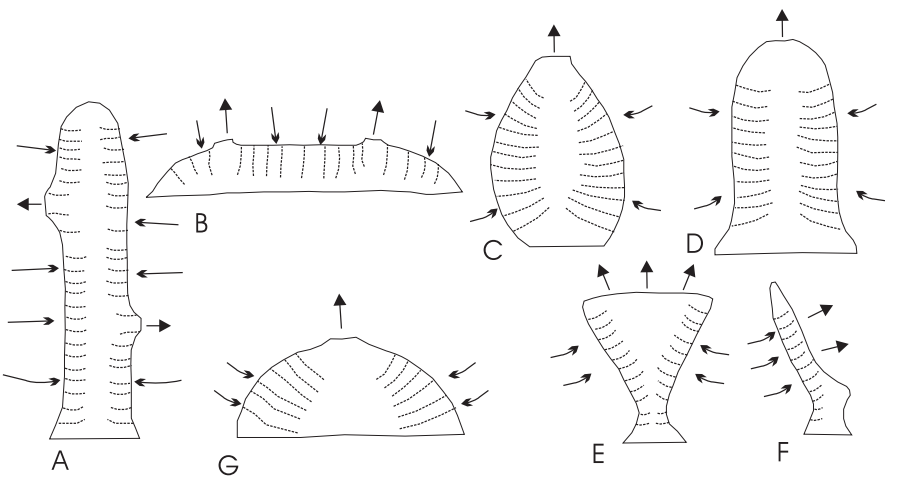


Figura 7. 11. Diferentes morfotipos de los poríferos indicando el movimiento y sentido del flujo de agua filtrada por la esponja. Se reconocen dos tipos principales: los que poseen cuerpo sólido o relleno con los canales inhalantes y exhalantes paralelos con ósculos dispersos en la superficie (A y B) y aquéllos con cuerpo ocupado principalmente por la cavidad central y con ósculos en la parte superior del cuerpo (C-F). La morfología (G) puede tener características de uno u otro grupo según se desarrolle o no la cavidad central (modificado de Ruppert y Barnes, 1996).

las que predominan formas de paredes delgadas con raíces que evitan el hundimiento del individuo en el sustrato.

Se han realizado experimentos trasladando especies a distintos ambientes con resultados que muestran una adaptación rápida a las nuevas condiciones hidrodinámicas. Si bien el plan estructural de la esponja no cambia demasiado, hay modificaciones importantes en la forma externa, tamaño de los canales y por ejemplo, mayor rigidez con un cambio en el espesor del esqueleto cuando es trasladada a sectores más turbulentos. Existen especies actuales que poseen formas discoidales o incrustantes en ambientes someros de aguas turbulentas, o ramosas si se encuentran en lugares más profundos o protegidos (Barthel, 1991). Aunque ello no ocurre en todas las especies, muestra el grado de plasticidad morfológica que alcanza el grupo. Estas características han sido utilizadas en estudios paleoecológicos con esponjas ordovícicas de Argentina (Carrera, 1997 a, b y c) y fueron comparados, a su vez, con otros sedimentológicos mostrando una importante correspondencia, lo que permitió reconocer los ambientes en que desarrollaron estas esponjas.

Por otra parte, las esponjas sirven de refugio a una gran cantidad de organismos que viven adheridos a las paredes de las mismas o entre sus cavidades internas. En esponjas actuales del Caribe se han encontrado hasta 50 individuos de diferentes organismos habitando tanto la superficie como el interior del porífero. Una de las asociaciones de epibiontes sobre esponjas más antiguas registradas es la estudiada en el Ordovícico de la Precordillera de San Juan (Carrera, 2000), donde especies de equinodermos y briozoos son los principales epizoos incrustantes (Figura **7**. 12).

ARRECIFES DE ESPONJAS

Las esponjas han sido siempre participantes, activos o accesorios, en la elaboración de los arrecifes, principalmente durante el Paleozoico y Mesozoico, aunque a partir del Jurásico entraron en competencia con los corales.

En cuanto a su mayor o menor contribución en dicha función, se puede distinguir a las esponjas con esqueletos de espículas y aquellas calcáreas macizas (esclerosponjas). Las primeras son normalmente constructores accesorios, ya que en general están acompañadas por otros organismos (algas, bacterias) que componen la estructura primaria. Las esponjas con espículas (demosponjas o calcáreas), la mayoría de las veces favorecen la precipitación de carbonato o atrapan partículas de fango que ayudan a la construcción arrecifal. Las esclerosponjas,

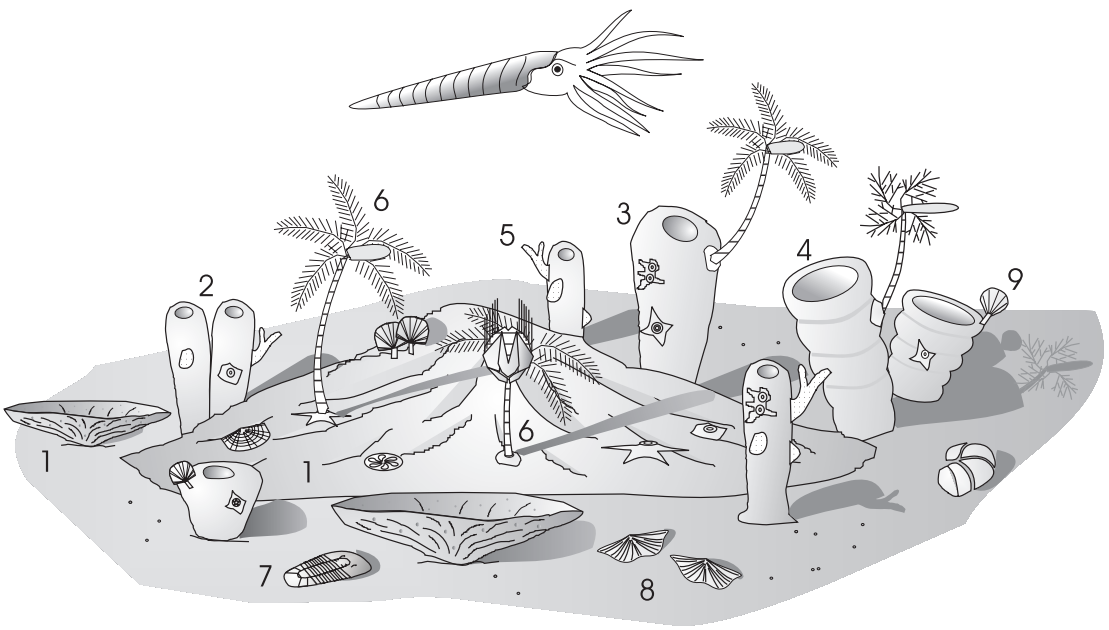


Figura 7. 12. Reconstrucción de una comunidad de la Formación San Juan (Ordovícico de la Precordillera argentina) donde dominan las esponjas que son utilizadas por una importante variedad de organismos epibiontes: 1. *Patellispongia* (demosponja discoidal); 2. *Rhopalocoelia tenuis* (demosponja cilíndrica); 3. *Rhopalocoelia clarkii* (demosponja cilíndrica a piriforme); 4. *Archaeoscyphia* (demosponja cilíndrica con anulaciones); 5. briozoo ramoso; 6. equinodermo; 7. trilobite; 8. braquiópodo liberosésil; 9. braquiópodo pedunculado. La reconstrucción incluye a un cefalópodo (nautiloideo) como depredador nectónico (modificado de Carrera, 2000).

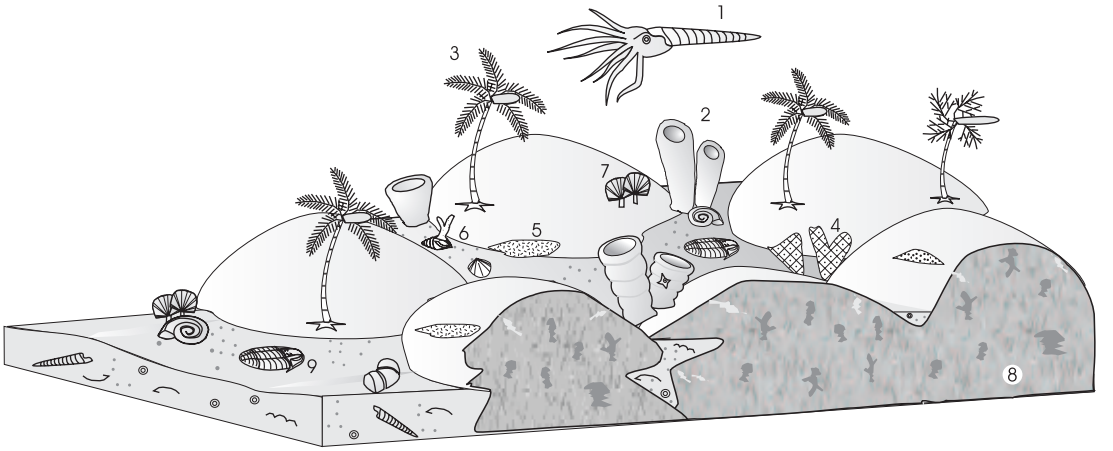


Figura 7. 13. Reconstrucción de una comunidad arrecifal de la Formación San Juan (Ordovícico de la Precordillera argentina) donde las esponjas aprovechan el sustrato duro que ofrece la construcción arrecifal, en este caso debida a comunidades microbianas principalmente cianobacterias: 1. cefalópodo (nautiloideo); 2. demosponjas cilíndricas; 3. crinoideos; 4. *Calathium* (receptaculítido); 5. *Girvanella*, cianobacteria incrustante; 6. briozoo ramoso; 7. braquiópodos; 8. comunidades microbianas; 9. trilobite (tomado de Cañas y Carrera, 2003).

principalmente arqueociatos, estromatopóridos y en menor medida las esfinctozoas, participan activamente como constructores primarios formando la estructura del arrecife.

Una de las principales adquisiciones de las esclerosponjas, además de sus formas adaptadas a dominar el sustrato y su mayor tamaño, es la condición de organismos **clonales.** Este término se aplica a todos aquellos típicamente coloniales (corales, briozoos) y a los que, si bien no presentan unidades modulares propiamente dichas, poseen unidades funcionales separadas pero con interconexión celular. En el caso de las esponjas, un ósculo con su sistema de canales es considerada la unidad funcional fundamental, una esponja con varios ósculos puede ser considerada un organismo clonal. Esta condición habría facilitado también la adquisición de fotosimbiontes (Wood, 1999).

En forma segura ya desde el Cámbrico, los principales constructores arrecifales están representados por esponjas a partir de la aparición de los arqueociatos. Estas formas dominan las comunidades en aguas someras en casi todos los continentes durante el Cámbrico, solo equiparadas en esta función por comunidades microbianas.

A partir del Ordovícico y luego de la extinción de los arqueociatos, las esponjas con esqueleto de espículas comparten el rol constructor con comunidades microbianas y algas. Un ejemplo de estas construcciones se encuentra en el Ordovícico Inferior de la Precordillera de San Juan (Figura **7**. 13). Las primeras demosponjas son parcialmente relevadas de los mencionados ambientes por un grupo de esclerosponjas, los estromatopóridos, que fueron los organismos dominantes de las construcciones arrecifales durante fines del Ordovícico, Silúrico y Devónico formando grandes arrecifes, principalmente en este último período, comparables a la actual Gran Barrera Australiana.

Con la extinción masiva del Devónico Tardío, dichos organismos resultaron diezmados y ya no volvieron a participar en las construcciones arrecifales, con unas pocas excepciones en el Mesozoico. A finales del Paleozoico solo las esfinctozoas participan en arrecifes de aguas someras, donde se destaca el famoso arrecife Capitán en el Pérmico de Texas.

En el Mesozoico las esponjas se ven parcialmente relegadas de estos ambientes por la aparición de los corales escleractinios. No obstante, participan en montículos arrecifales de aguas algo más profundas, o como constructores secundarios en los arrecifes dominados por los corales. Incluso algunas esponjas con espículas han dominado pequeños arrecifes en el Jurásico de Francia (Palmer y Fürsich, 1981), donde demosponjas discoidales a incrustantes son los principales constructores. También en el Jurásico de Alemania (Flügel y Steiger, 1981) algunas demosponjas y hexactinélidas participan como accesorios en la construcción arrecifal, en la que predominan las algas calcáreas. Aunque las esponjas son abundantes localmente en el Cretácico y Terciario, no parecen estar relacionadas con los ambientes arrecifales, dominados principalmente por corales escleractinios y algas calcáreas.

Entre las esclerosponjas actuales se ha reconocido la presencia de fotosimbiontes, también existentes en una gran mayoría de corales. Como hemos visto, las esponjas poseen fotosimbiontes cianobacterianos aunque algunas especies tienen, al igual que los corales, a un dinoflagelado (zooxantela) fotosimbionte. Por estas razones, las inferencias de la posibilidad de que tanto unos como otros hayan estado presentes también en las esclerosponjas fósiles, no son infundadas. La doble nutrición en las esponjas ha permitido igualmente el desarrollo de formas especializadas al ambiente arrecifal, aunque no parece haber sido tan eficiente ya que las mismas fueron finalmente desplazadas por los corales (Wood, 1999). En los arrecifes actuales, las esclerosponjas habitan ambientes restringidos en cavernas o fisuras entre las grandes colonias de corales, y solo comienzan a ser importantes en la base de los arrecifes, a profundidades algo mayores.

BIOGEOGRAFÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA

La distribución biogeográfica de las esponjas muestra una clara diferenciación a nivel de clases, con las calcáreas en ambientes tropicales, las hexactinélidas en ambientes de aguas profundas, templadas a frías y las demosponjas con una distribución más amplia que incluye ambos extremos.

Las calcáreas se ubican claramente en la zona tropical con dos regiones bien diferenciadas: la del Caribe y la indopacífica incluyendo la gran barrera arrecifal australiana.

La distribución de las demosponjas (Figura **7**. 14) en estudios a nivel global (Van Soest, 1994), muestra una amplia repartición con máxima riqueza de géneros en la franja tropical (Caribe, océano Indico, Oceanía), en zonas subtropicales (Mediterráneo, este de África, Atlántico occidental, Australia) y en las zonas polares. En América del Sur se registran 4 áreas principales: Brasil (plataforma marina brasileña hasta Uruguay), Atlántico sur (desde Uruguay hasta Santa Cruz), Magallánica (Santa Cruz, islas Malvinas, Tierra del Fuego y sur de Chile) y Pacífico sudoriental (Chile y Perú).

La mayoría de las hexactinélidas habitan la zona batial donde se reconocen 5 faunas o regiones latitudinales (Tabachnick, 1994): 1) región ártica, con elementos endémicos, del Atlántico norte, Pacífico norte y Antártida mostrando en este caso géneros de distribución bipolar; 2) región antártica que incluye formas endémicas y pacíficas con una distribución circunantártica;

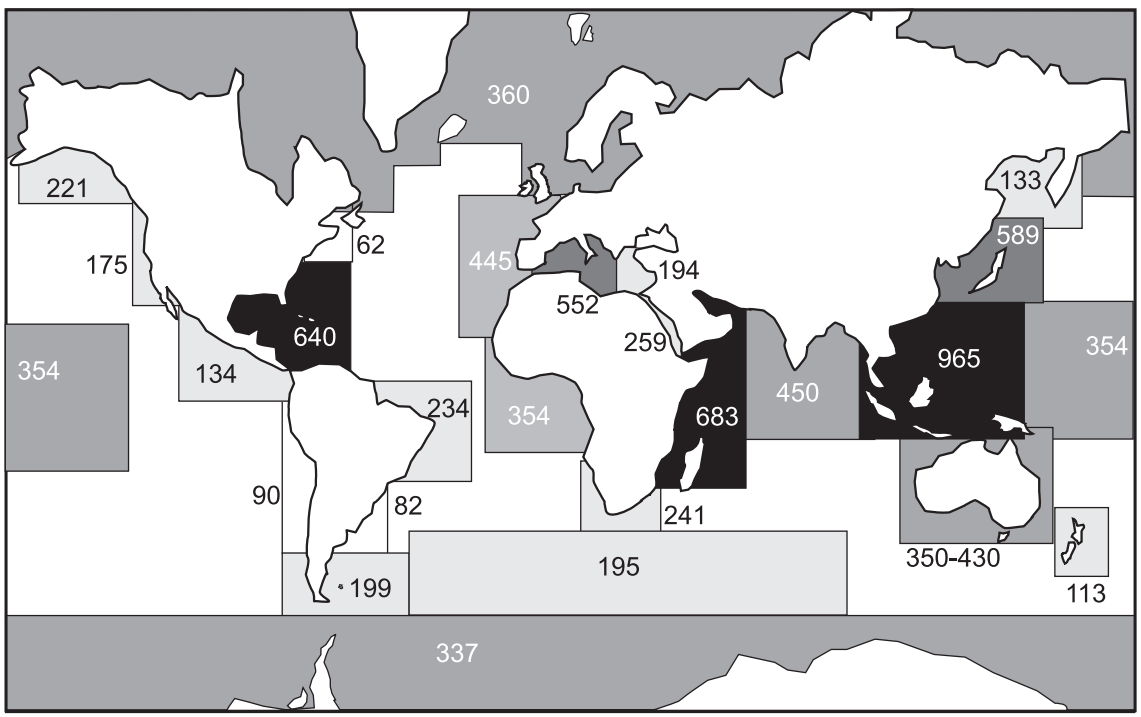


Figura 7. 14. Distribución actual de las Demospongiae. Los números indican cantidad de géneros. La máxima riqueza se muestra en negro y la mínima en blanco (modificado a partir de van Soest, 1994).

3) región boreal, constituida por elementos noratlánticos y norpacíficos como dos subregiones aisladas una de otra; 4) región antiboreal o notal que incluye formas menos diversas que la boreal con un endemismo marcado en Nueva Zelanda y el sur de África; 5) región de bajas latitudes con un importante endemismo, especialmente en el área indopacífica.

Muy pocas especies de hexactinélidas habitan las zonas abisal y hadal, todas restringidas a áreas de bajas latitudes. De éstas, la mayoría son cosmopolitas con solo cuatro especies endémicas que habitan el Pacífico oriental.

Estas características básicas de la distribución a nivel de clase parecen haber sido similares en el pasado geológico, aunque con cambios momentáneos que responden también a los factores de distribución biogeográfica que se aplican a la repartición actual. No obstante, es difícil analizar la distribución de las esponjas en algunos períodos por la escasez de registro fósil. Un intento de análisis para el Ordovícico (Carrera y Rigby, 1999) incluye la importante fauna de poríferos de la Precordillera argentina. Este análisis y el esquema biogeográfico propuesto pueden extenderse a grandes rasgos al Paleozoico Inferior, donde se reconocen: una fauna Pacífica compuesta por asociaciones del oeste norteamericano y Australia, y otra fauna relacionada al antiguo océano Iapetus constituida por asociaciones del este norteamericano, Báltica, la Precordillera argentina y el sur de China (Figura **7**. 15).

BIOESTRATIGRAFÍA

Los poríferos no son, en general, buenos indicadores bioestratigráficos. Las especies tienen normalmente rangos estratigráficos grandes y se encuentran restringidas geográficamente. Los géneros son claramente longevos con algunos ejemplos que sobrepasan la duración de

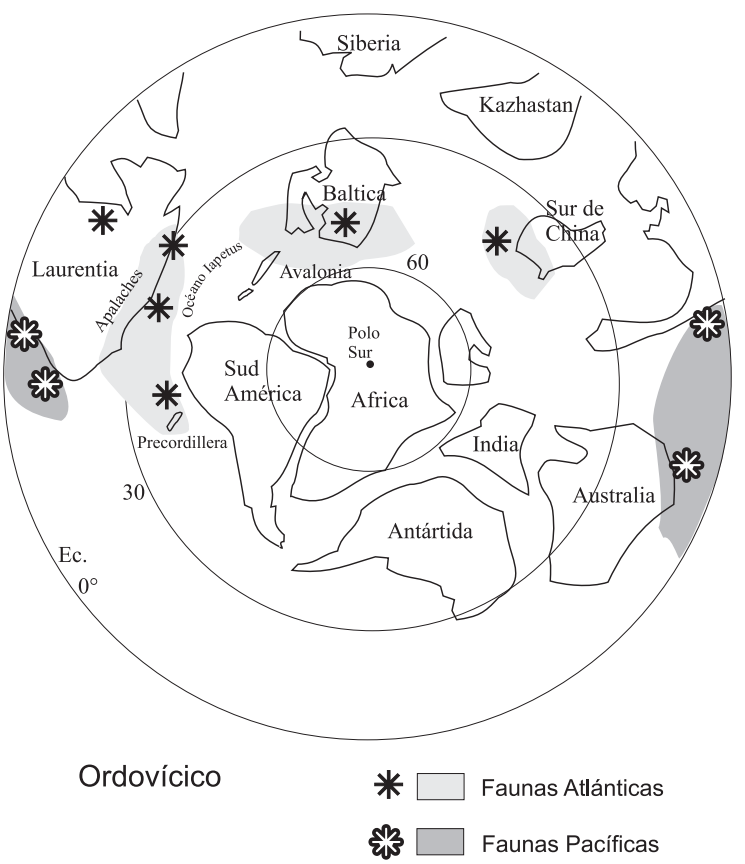


Figura 7. 15. Proyección polar mostrando la distribución de la fauna de esponjas en el Ordovícico. Se indica la distribución de las asociaciones de poríferos más importantes y se distingue, en base a la composición genérica, dos asociaciones principales: la Fauna Atlántica, representada por asociaciones ligadas al antiguo océano Iapetus en la que se incluye a las esponjas de la Precordillera argentina, y la Fauna Pacífica que comprende principalmente las asociaciones del oeste de Laurentia y Australia (basado en Carrera y Rigby, 1999).

un período. Entre ellos, el género *Archaeoscyphia* del orden Orchocladina, tiene sus primeros registros a comienzos del Ordovícico y los últimos en el Silúrico Inferior a Medio. Los arqueociatos poseen una restricción estratigráfica importante y muchos géneros se distribuyen en intervalos de tiempo bastante pequeños. Se han usado como indicadores bioestratigráficos en algunos estudios a nivel continental en el Cámbrico Inferior de Rusia.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

En los últimos años se han realizado importantes avances sobre el origen y relaciones filogenéticas del phylum Porifera, actualmente considerado un grupo monofilético caracterizado por células coanoflageladas (coanocitos). Recientes estudios y hallazgos muestran que las esponjas se originaron en el Proterozoico, a partir de un agregado coanoflagelado estrechamente relacionado con comunidades microbianas (Debrenne y Reitner, 2001). Los fósiles más antiguos, claramente reconocidos, provienen de rocas de fines del Precámbrico de China (Li *et al*., 1998) y de la fauna de Ediacara (Figura **7.** 16 A) (Gehling y Rigby 1996; Brasier *et al*., 1997). No obstante, marcadores bioquímicos como ciertos esteranos, exclusivos de las esponjas, se han encontrado en rocas de 1800 m.a.

Las esponjas fueron consideradas un grupo alejado de los eumetazoos, incluyéndoselas en el subreino Parazoa, ya que la estructura corporal organizada en torno al sistema de canales, la ausencia de extremos anterior y posterior y el escaso nivel de diferenciación celular no se observa en ningún otro metazoo. Muchos zoólogos sostienen que su condición pluricelular evolucionó independientemente de la línea que condujo al resto de los animales metazoos. Sin embargo, nuevas investigaciones demuestran el origen común de las esponjas con el resto de los animales pluricelulares.

El cuerpo de los Eumetazoa está compuesto por capas de células epiteliales conectadas por una variedad de uniones intercelulares. Este **epitelio** se apoya sobre una membrana principalmente de colágeno, denominada **matriz extracelular**, que ha sido considerada la homología que permite definir a los Metazoa como un grupo monofilético de organismos pluricelulares (Morris, 1993; Mehl *et al*., 1998).

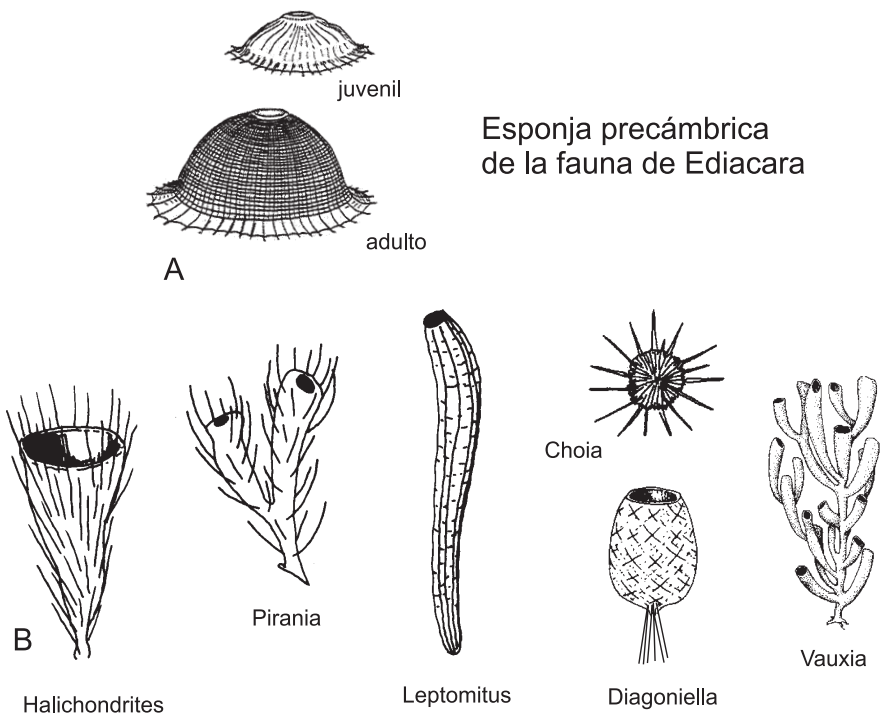


Figura 7. 16. A. reconstrucción de una esponja hexactinélida del Neoproterozico de Australia (Ediacara); B. reconstrucciones de las esponjas del Cámbrico de la Lutita Burguess de Canadá (A. según Gehling y Rigby, 1996; B. modificadas a partir de Rigby, 1986).

Las esponjas poseen casi todos los componentes de la matriz extracelular de los eumetazoos y también, el sistema de reconocimiento y adhesión celular responsable de la unión de las células entre sí y con la matriz extracelular (Bergquist, 1978; Morris, 1993). Aunque tienen un complejo sistema conectivo en paredes que dividen compartimentos, no pueden sellar y separar espacios internos como el epitelio de los eumetazoa y los contactos y uniones entre las células son transitorios, en comparación con los del resto de los organismos pluricelulares. En este sentido, es lógico separar a las esponjas de los eumetazoos, pero parece ser innegable su origen común. Otros análisis, que permiten reconocer esta relación, incluyen los estudios sobre las cavidades celómicas de muchos metazoos. Las mismas se encuentran recubiertas por una variedad de células, la mayoría con un flagelo simple rodeado de un collar de microvellosidades similar a las células flageladas de poríferos, cnidarios y otros metazoos. Estas células son consideradas como un carácter que une a todos los organismos pluricelulares y la evidencia de que éstos se han originado a partir de colonias de coanoflagelados (Dewel, 2000).

Un número importante de análisis con ADN y ARN indica que las esponjas constituyen el grupo más próximo a los ctenóforos, y ambos representarían el grupo hermano de los cnidarios (Figura **7**. 17). Estos análisis señalan que las esponjas calcáreas serían las más próximas a los ctenóforos, aunque algunos autores consideran a las hexactinélidas un grupo basal de calcáreas + demosponjas y a éstas como el grupo próximo a los ctenóforos y cnidarios. Algunos estudios muestran que las larvas de las calcáreas poseen raíces y flagelos similares a los de las larvas de los eumetazoos y que segregan espículas calcáreas de manera similar a los escleritos que poseen los cnidarios, por lo que las calcáreas resultarían el grupo más próximo a los eumetazoos.

Con su aparición, ubicada claramente en el Proterozoico, no es raro que todas las clases de esponjas estén presentes ya en el Cámbrico. En este período los arqueociatos, en ambientes carbonáticos, algunas hexactinélidas en los más profundos y el orden Monaxonida (Demospongea) en ambientes más variados, son las formas dominantes. Un claro ejemplo del Cámbrico, además de los ya mencionados arrecifes con arqueociatos, lo constituyen las esponjas de la Lutita Burguess de Canadá (Figura **7**. 16 B). En estos depósitos, y en rocas similares del Cámbrico de China (yacimiento de Chengjiang; Chen y Zhou, 1997), los fósiles presentan una excelente preservación y se han identificado numerosas formas de monaxonas, hexactinélidas y heteractínidas (calcáreas), incluyendo un género de esponjas sin esqueleto mineralizado.

A partir de los trabajos de Sepkoski (1981) y Sepkoski y Sheehan (1983) con la definición de las «Faunas Evolutivas» se han realizado algunos intentos de ubicar a las esponjas en este modelo, definiendo formas características para las Faunas Cámbrica, Paleozoica y Moderna. Esto ha presentado muchas dificultades y hasta el momento no ha tenido resultados satisfactorios (Carrera y Rigby, 2004), por lo que si debiéramos caracterizar la fauna de poríferos del Cámbrico en términos de paleoecología evolutiva podríamos reconocer a grandes rasgos a los arqueociatos y monaxonas como las formas representativas. El panorama se complica si tuviéramos que definir a los representantes de las Faunas Paleozoica y Moderna, ya que si bien la expansión de las demospon-

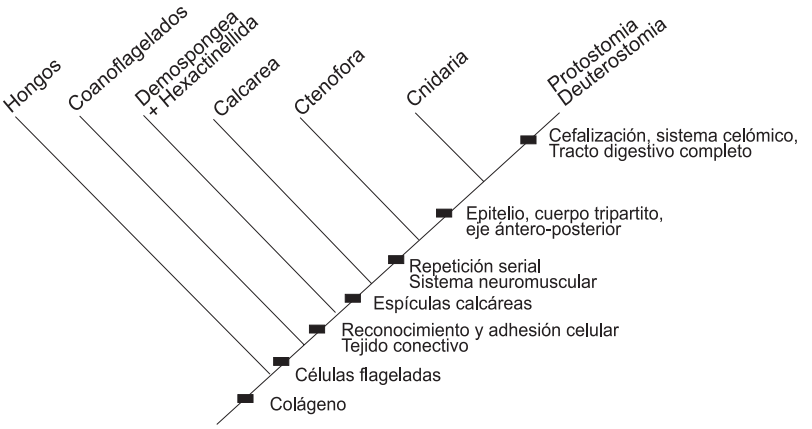


Figura **7**. 17. Origen y relaciones filogenéticas de los poríferos (modificado de Dewel, 2000).

jas con espículas a partir del Ordovícico y de los estromatopóridos y esfinctozoas a partir del Silúrico, podrían significar los principales hitos que representen la Fauna Paleozoica, tanto demosponjas como estromatopóridos son también importantes componentes de la Fauna Moderna. Lo mismo sucede con las hexactinélidas que tienen importantes representantes en las Faunas Cámbrica, Paleozoica y Moderna.

Lo evidente es que se necesita un trabajo mucho más detallado a niveles taxonómicos menores, incluyendo una clara mención de la ubicación paleoambiental de cada grupo, para poder incluir a las esponjas en este modelo.

BIBLIOGRAFÍA

Balsam, W.L. y Vogel, S. 1973. Water movement in archaeoscyathids: evidence and implications of passive flowin models. *Journal of Paleontology* 47: 979-984.

Barthel, D. 1991. Influence of different current regimes on the growth form of *Halichondria panicea* Pallas. En: J. Reitner y H. Keupp (eds.), *Fossil and Recent Sponges*. Springer Verlag, Berlin. pp. 387-394.

Barthel, D. y Gutt, J. 1992. Sponge associations in the Eastern Weddell Sea. *Antarctic Science* 4 (2): 137-150.

Beresi, M. y Krauter, M. 2002. Oxfordian sponges from the Neuquén basin, Southern Mendoza, Argentina. VI International Sponge Conference, Rapallo. Book of Abstracts. *Bolletino dei musei e Istituti Biologiei*, Universita di Genova, Volume 66-67: 27.

Beresi, M. y Rigby, J.K. 1993: The Lower Ordovician sponges of San Juan, Argentina. *Brigham Young University Geology Studies*. 39: 1-64.

Beresi, M. y Rigby, J.K. 1994. Sponges and chancelloriids from the Cambrian of Western Argentina. *Journal of Paleontology* 68 (2): 208-217.

Bergquist, P.R. 1978. *Sponges*. University of California Press, Berkely and Los Angeles. 267 pp.

Boury-Esnault, N y Rützler, K. 1997. «Thesaurus of Sponge Morphology» *Smithsonian Contributions to Zoology* 59: 1-55.

Branisa, L. 1965. Los fósiles guías de Bolivia. *Servicio Geológico de Bolivia, Boletín* N° 6. 282 pp.

Brasier, M.D., Green, O. y Shields, G. 1997. Ediacaran sponge spicule clusters from Southwestern Mongolia and the origins of the Cambrian fauna. *Geology* 25: 303-306.

Cañas, F.L. 1995. Early Ordovician carbonate plataform facies in Argentine Precordillera: restricted shelf to open plataform evolution. En J. D. Cooper, M. L. Droser y S. C. Finnery (editores), *Ordovician Odyssey*. The Pacific Section Society for Sedimentary Geology, Book 77: 221-224.

Cañas, F.L. 1999. Facies and sequences of the Late Cambrian-Early Ordovician carbonates of the Argentine Precordillera: a stratigraphic comparison with Laurentian plataforms. En V. A. Ramos y J. D. Kippie (editores), Laurentia-Gondwana connections before Pangea. *Geological Society of America, Special Paper* 336: 43-62.

Cañas F.L. y Carrera, M.G. 1993: Early Ordovician microbial-sponge-receptaculitid bioherms of the Precordillera basin, Western Argentina. *Facies* 29: 169-178.

Carrera, M.G. 1985: Algunos poríferos de la Formación San Juan (Ordovícico), Precordillera de San Juan. *Reunión de comunicaciones paleontológicas, Asociación Paleontológica Argentina,* Delegación San Juan Actas: 51-53.

Carrera, M.G. 1991. Los géneros *Calathium* Billings y *Selenoides* Owen (Receptaculitidae) en el Ordovícico de la Precordillera de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 28 (3-4): 375-380.

Carrera, M.G. 1994: An Ordovician sponge fauna from San Juan Formation, Precordillera Basin, Western Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 191 (2): 201-220.

Carrera, M.G. 1996 a. Ordovician Megamorinid Demosponges from San Juan Formation, Precordillera, Western Argentina. *Geobios* 29 (6): 643-650.

Carrera, M. G. 1996 b. Nuevos poríferos de la Formación San Juan (Ordovícico), Precordillera Argentina. *Ameghiniana* 33 (3): 335-342.

Carrera, M.G. 1997 a. Significado paleoambiental de los poríferos y briozoos de la Formación San Juan (Ordovícico), Precordillera Argentina. *Ameghiniana* 34 (2): 179-199.

Carrera, M.G. 1997 b. Evolución y recambio de la fauna de poríferos y briozoos en el Ordovícico de la Precordillera Argentina. *Ameghiniana* 34 (3): 295-308.

Carrera, M.G. 1997 c. Análisis paleoecológico de la fauna de poríferos del Llanvirniano tardío de la Precordillera Argentina. *Ameghiniana* 34 (3): 309-316.

Carrera, M.G. 1998. First Ordovician sponge from the Puna region, Northwestern Argentina. *Ameghiniana* 35 (2): 393-412.

Carrera, M.G. 2000. Sponge-epizoan interactions in the Early Ordovician limestones of the Argentine Precordillera. *Palaios* 15: 261-272.

Carrera, M.G. 2003 a. Sponges and bryozoans. En: J. L. Benedetto (ed.), *Ordovician fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba. pp 155-186.

Carrera, M.G. 2003 b. La primera esponja Devónica de la Precordillera Argentina. Reunión de Comunicaciones, Asociación Paleontológica Argentina, La Pampa, *Ameghiniana* 40 (4) Supl.: 82.

Carrera, M.G. y Rigby, J. K. 1999. Biogeography of the Ordovician sponges. *Journal of Paleontology* 73 (1): 26-37.

Carrera, M.G. y Rigby, J.K., 2004. Sponges. En: D. Barry Webby, Mary L. Droser, Florentin Paris y Ian G. Percival (Eds.), «*The great Ordovician biodiversification event*» . Columbia University Press.

Chen, J. y Zhou, G. 1997. Biology of Chengjiang fauna. *Bulletin of the National Museum of Natural Science*, Taichung, Taiwan, 10: 11-105.

Clarkson, E.N.K. 1998. Sponges. En: E. N. K Clarkson, *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. Blackwell Science. pp. 85-101.

Cuartas, E.I. 1994. Esponjas de Tierra del Fuego (Porifera). *Annali Museo Stori Naturale Genova* 90: 349-379.

D´Orbigny, A.D. 1849. Note sur la classe des amorphozaires. *Rev. et Mag. Zool*. 2: 545-550.

Debrenne, F. y Reitner, J. 2001. Sponges, Cnidarias and Ctenophores. En: A. Zhuravlev y R. Riding (ed.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press. pp. 301-325.

Dewel. R.A. 2000. Colonial Origin for Eumetazoa: Major morphological transitions and the origin of Bilaterian complexity. *Journal of Morphology* 243: 35-74.

Esteban, S. y Rigby, J.K. 1998. Hexactinellid sponges from the Lower Tremadocian Volcancito Formation, Famatina range, NorthWestern Argentina. *Brigham Young University Geology Studies* 43: 1-7.

Finks, R. 1970. The Evolution and Ecologic history of sponges during Paleozoic times. En: W. G. Fry (ed.), *Symposium Zoological Society of London* 25, Academic Press London. pp. 3-22.

Finks, R. 1983. Fossil Hexactinellida. En: T. W. Broadhead (ed.), *Sponges and Spongiomorphs*, Notes for a Short Course. University of Tennessee, Department of Geological Sciences, Geology Studies 7: 101-115.

Flügel, E. y Steiger, T. 1981. An Upper Jurassic Sponge-algal buildup from the northern Frankenalb, West Germany. *European Fossil Reef models, SEPM Special Publication* 30: 371-397.

Fritzsche, C.H. 1924. Neue Kriedefaunen aus Sudamerika (Chile, Bolivia, Perú, Colombia), III-eine neocome Schwamm-und Korallen fauna aus Chile. *Neues Jahrburch fur Mineralogie, Geologie, Paleontologie* L 1924: 313-334.

Gehling, J.Y. y Rigby, J.K. 1996. Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of the South Australia. *Journal of Paleontology* 70 (2): 185-195.

Grueber, G. 1994. Phylogenetic relationships of desma-bearing demosponges (Porifera, «Lithistida»). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 172: 293-297.

Hartman, W.D. 1969. New genera and species of coraline sponges from Jamaica. *Postilla* 137: 1-39.

Hartman, W.D. 1986. Astrorhiza, mamelons and symbionts of recent sclerosponges. *Palaeontographica Americana* 54: 305-314.

Hartman, W.D. y Goreau, T.F. 1970. Jamaican coralline sponges: Their morphology, ecology, and fossil relatives. *Symposium Zoological Society London* 25: 205-243.

Hartman, W.D., Wendt, J. y Wiendenmayer, F. 1980. *Living and fossil sponges (notes for a short course).* Sedimenta VIII, University of Miami. pp. 274.

Hopper J. y Van Soest, R. 2002. *Systema Porifera, A guide to classification of Sponges*. Plenum and Kluwer Academic Press.

Kazmierczak, J. 1994. Confirmation of the poriferan status of favositid tabulates. *Acta Palaeontologica Polonica* 39: 233-245.

Keller, M. y Flügel, E. 1996. Early Ordovician reefs from Argentina: stromatoporoid *vs*. stromatolite origin. *Facies* 34: 177-192.

Kilng, S.A. y Reif, W.E. 1969. The Paleozoic history of amphidisc and hemidisc sponges: New evidence from the Carboniferous of Uruguay. *Jounal of Paleontology* 43 (6): 1429-1434.

Kruse, P. y Debrenne, F. 1989. Review of Archaeoscyath microstructure. *Memoirs of the Association of Australasian Paleontologists* 8: 133-141.

Li, C.-W, Chen J.Y.y Hua T.-E. 1998. Precambrian sponges with cellular structures *Science* 279: 879-882.

Mehl, D. y Reiswig, H.L. 1991. The presence of flagellar vanes in choanosomes of Porifera and their possible phylogenetic implications. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionforschung* 28: 312-319.

Mehl, D., Müller, I. y Müller, W.E. 1998. Molecular biological and paleontological evidence that Eumetazoa, including Porifera (sponges), are of monophyletic origin. En: Y. Watanabe y N. Fusetani (eds.), *Sponge Sciences. Multidisciplinary parspectives*. Springer-Verlag, Tokyo. pp.133-156.

Morris, P.J. 1993. The developmental role of the extracellular matrix suggest a monophyletic origin of the Kingdom Animalia. *Evolution* 47: 152-165.

Nitecki, M. y Forney. G. 1978. Ordovician *Receptaculites Camachoi* n. sp. from Argentina. *Fieldiana Geology* 37: 93-110.

Ott, E. y Volkheimer, W. 1972. *Paleospongilla chubutensis* n.g. et n.sp. Ein Susswasserschuamm aus der Kreide Patagoniens. *Neues Jahrbuch Geologie Palaeontologie Abh*. 140: 49-63.

Palmer, T.J. y Fürsich, F.T. 1981. Ecology of sponge reefs from the Upper Bathonian of Normandy. *Palaeontology* 24 (1): 1-23.

Pansini, M. y Sarà, M. Taxonomical and biogeographical notes on the sponges of the Straits of Magellan. En: W. E. Arntz y C. Ríos (eds), Magellan-Antarctic: ecosystems that drifted apart. *Scientia Marina* 63 (supl. 1): 203-208.

Poulsen, V. 1958. Contributions to Middle Cambrian Palaeontology and stratigraphy of Argentina. *Museum Mineralogie, Geology University Copenhague, Comm. Paleont*. 103: 1-22.

Principi, P. 1915. Spugne perforanti della Patagonia e di altri localitá del Territorio Argentino. *Atti R. Accad Lincei Rend*. 24: 341-347.

Rauff, H. 1938. Über einige Kalkschwamme aus der Trias der peruanischen Kordillere, nebst einen Anhang über *Stellispongia* und ihre Arten. *Paläeontologische Zentralblatte* 20: 177-214.

Reitner, J. 1992. «Coralline spongien» der Versuch einer phylogenetisch-taxonomischen Analyse. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen*, Reihe E 1:1-352.

Rigby, J.K. 1984. Permian sponges of Western Venezuela. *Journal of Paleontology* 58 (6): 1436-1462.

Rigby, J.K. 1986. Sponges from the Burgess Shale (Middle Cambrian) British Columbia. *Paleontographica Canadiana* 2: 1-105.

Rigby, J.K. 1991: Evolution of Paleozoic heteractinid calcareous sponges and demosponges: Patterns and records. En: J. Reitner y H. Keupp (eds.), *Fossil and Recent Sponges*. Springer Verlag, Berlin. pp. 83-101.

Rigby, J.K. y Stern, C.W. 1983 Sponges and spongiomorphs. En: T. W. Broadhead (ed.), *Sponges and Spongiomorphs, Notes for a Short Course*. University of Tennessee, Department of Geological Sciences, Geology Studies 7.

Rigby, J.K., Finks, R.M. y Reid, R.E.H. 2004. Porifera Part E vol. 3 (revised). En R. Kaesler (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America, University of Kansas. 902 pp.

Rigby, J.K., Budd, G., Wood, R. y Debrenne, F. 1993. Porifera. En: M. J. Benton (ed.), *The Fossil Record 2*. Chapman and Hall. London. pp. 71-99.

Robison, P.D. y Haslett, S.K. 1995. A radiolarian dated sponge microsclere assemblage from the Miocene of Dos Bocas Formation of Ecuador. *Journal of South American Earth Sciences* 8: 195-200.

Rowland, S.M. 2001. Archaeocyaths-a history of phylogenetic interpretations. *Journal of Paleontology* 75 (6): 1065-1078.

Ruppert, E. y Barnes, R.D. 1996. *Zoología de los invertebrados*. McGraw-Hill Interamericana, 6ta. edición. 1114 pp.

Rusconi, C. 1955. Fósiles cámbricos y ordovícicos del oeste de San Isidro, Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 8 (1-4): 3-64.

Salomon, D. y Barthel, D. 1990. External choanosome morphology of the hexactinellid sponge *Aurolossella vanhoeffeni* Schulze & Kirkpatrick 1910. *Senckenbergiana Maritima* 21: 87-99.

Senowbari-Daryan, B. 1994. Mesozoic sponges of the Pucará Group, Perú. *Palaeontographica* (Abt. A) 233: 57-74.

Sepkoski, J.J. 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology* 14: 221-234.

Sepkoski, J.J. y Sheehan, P. 1983. Diversification, faunal change and community replacement during the Ordovician radiation En: M. J. Tevesz y P. L. McCall (eds.), *Biotic interactions in Recent and Fossil Benthic Communities: Topics in Geobiology*. Plenum Press. New York. pp. 673-717.

Soest, R.W.M. van. 1990. Toward a phylogenetic classification of sponges. En: K. Ruztler (ed.), *New perspectives in sponge biology*. 3rd Internat. Conf. Biol. Spong. pp. 344-348.

Soest, R.W.M. van. 1994. Demosponge distribution patterns. En: Soest, Kempen y Braekman (eds.), *Sponges in time and Space*. Balkema Rotterdam. pp. 213-223.

Stock, C.W., 2001. Stromatoporoidea, 1926-2000. *Journal of Paleontology* 75 (6): 1079-1089.

Tabachnick, K.R. 1994. Distribution of recent Hexactinellida. En: Soest, Kempen y Braekman (eds.), *Sponges in time and Space*. Balkema Rotterdam. pp. 225-232.

Tabachnick, K.R., 1991. Adaptation of the Hexactinellid sponges to deep-sea life. En J. H. Reitner y H. Keupp (eds.), *Fossil and Recent Sponges*. Springer Verlag, Berlin. pp. 378-386.

Thomas, H.D. 1935. On some sponges and coral of Upper Cretaceous age from Toco Bay, Trinidad. *Geological Magazine* 73: 175-179.

Tilmann, N. 1917. Die fauna des unteren und mittleren Lias in Nord-und Mittel Perú. *Neues Jahrburch fur Mineral. Geol. Paleont.* XLI: 628-712.

Vacelet, J. 1970. Les éponges pharétronides actuelles. *Symposia of the Zoological Society of London* 25: 189-204

Vacelet, J. 1977. Une nouvelle relique de Sécondaire, représentant actuel de éponges fossiles Sphintozoaires. *Comptes rendus de l´Académie des Sciences* 285: 509-511.

Vacelet, J. 1985. Coralline sponges and the evolution of the Porifera. En: S. J. Conway Morris, R. Gibson y H. Platt (eds.), *The origins and relationships of lower invertebrates*. Systematic Association, Special Publication 28: 1-13.

Volkheimer, W. y Ott, E. 1973. Esponjas de agua dulce del Cretácico de la Patagonia. Nuevos datos acerca de su posición sistemática y su importancia paleobiogeográfica y paleoclimática. *Actas Quinto Congreso Geológico Argentino* 3: 455-461.

Volkmer-Ribeiro, C. y Reitner, J. 1991. Renewed study of the type material of *Paleospongilla chubutensis* Ott and Volkheimer (1972). En: J. Reitner y H. Keupp (eds.), *Fossil and Recent Sponges*. Springer Verlag, Berlin. pp. 121-133.

Wells, J.W. 1944. Cretaceous, Tertiary and Recent Corals, a sponge and alga from Venezuela. *Journal of Paleontology* 18 (5): 429-447.

Wood, R. 1990. Reef-building Sponges. *American Scientists* 78: 224-235.

Wood, R. 1999. *Reef Evolution*. Oxford University Press. 414 pp.

Wood, R. y Reitner, J. 1986. Poriferan affinities of Mesozoic stromatoporoids. *Palaeontology* 29 (3): 469-473.

Zittel, K.A., 1877. *Protachileum kayseri*. En: E. Kayser, Üeber Primordiale und Untersilurische Fossilien aus der Argentine Republick. *Palaeontographica* Suppl. 3, Lief. 2.

8 CNIDARIA

Mauricio O. **Zamponi**

INTRODUCCIÓN

Los cnidarios constituyen un phylum bien definido que comprende alrededor de 11000 especies vivientes y ocupan el ambiente acuático, principalmente los hábitats marinos. Los registros fósiles más antiguos datan del Precámbrico Tardío.

Son organismos eumetazoos que Hyman (1940) define «con un grado de construcción tisular». Esta frase sugiere relativo primitivismo, significando que funcional y morfológicamente hay células especializadas agrupadas en tejidos reconocibles, los cuales llevan a cabo variadas funciones pero no se integran en órganos. El mismo autor establece la distinción histológica entre **diploblástico** y **triploblástico**, considerando que la capa de tejido conectivo que yace entre los epitelios externo e interno de los cnidarios es equivalente al **mesodermo** de los animales superiores, excepto para los cnidarios de la clase Hydrozoa. Fautin (1992) considera que son organismos triploblásticos (incluyendo a los hidrozoos), por el hecho que los procesos embriológicos en los que se forman las capas del cuerpo, resultan iguales a los de los otros animales y la capa central puede ser más o menos desarrollada. Las dos capas epiteliales han sido conocidas como **ectodermo** y **endodermo** hasta que Hyman (1940) recomienda reemplazar esa denominación por los términos **epidermis** y **gastrodermis** respectivamente, sobre la base que los primeros son vocablos embriológicos. Posteriormente Hyman (1967) refuta su propia posición y reconoce que los términos ectodermo y endodermo fueron acuñados para indicar las hojas que constituyen las paredes del cuerpo de los cnidarios. Fautin (en Fautin y Mariscal, 1991) enfatiza y considera que deben usarse estos dos últimos términos teniendo en cuenta los antecedentes históricos. Los cambios en el uso resultan de la Teoría de la Recapitulación, en la cual la embriología de los animales vertebrados pasa por una etapa equivalente al de un cnidario adulto, por lo tanto ectodermo y endodermo pueden ser empleados como términos embriológicos; por lógica consecuencia, ellos son apropiados para indicar las capas del cuerpo de un cnidario adulto. La mayoría de la literatura contemporánea emplea estos dos términos, pero la moderna biología celular ha restringido el uso de ambos lo cual trae una confusión innecesaria. En consecuencia, los estudiosos de los cnidarios han adoptado el uso de epidermis y gastrodermis para designar las capas que integran el cuerpo de un cnidario.

Constituyen los primeros eumetazoos que organizan y disponen las partes del cuerpo siguiendo planos de simetría radial octámera, hexámera, tetrámera y radiobilateral, en consecuencia habría tantos planos como ejes radiales se consideren en relación al eje principal oral-aboral.

Se caracterizan por la presencia de una cavidad interna gastrovascular denominada **celenterón** que puede ser indivisa o dividida radialmente por tabiques o **mesenterios**, quedando relegado el término **septo** para los tabiques calcáreos de los esqueletos del orden Scleractinia. Esta cavidad cumple variadas funciones siendo la digestiva la principal, pero además, los cnidarios representan el primer grupo animal donde esta cavidad llena de agua puede comportarse como un esqueleto hidrostático y ayudar en la locomoción. Generalmente son de cuerpo blando, gelatinoso, aunque suelen tener un exoesqueleto duro y estar fijos a un sustrato, como así también ser libres y nadadores.

El phylum Cnidaria se caracteriza por tener dos tipos morfológicos denominados **pólipo** y **medusa**. En el subphylum Medusozoa ambas formas se hallan presentes, conocidas también como **hidropólipo** e **hidromedusa**, mientras que, en el subphylum Anthozoaria la forma pólipo es la única presente.

IMPORTANCIA ACTUAL

Los cnidarios al estar en la base troncal de los eumatozoos constituyen un grupo similar a un laboratorio de experimentación, donde la Naturaleza ha ensayado el empleo de diferentes modelos de estructuración y funcionamiento, para luego perfeccionar aquéllos más exitosos en los restantes phyla de la escala evolutiva.

En la actualidad son intensamente estudiados en todo el mundo y, a raíz de estas investigaciones, se conoce la función que cumplen en la economía del mar y su empleo en el campo biotecnológico. Tienen gran importancia debido a diversos factores, tales como los múltiples ciclos vitales que presentan y los variados aspectos de su ecología, entre éstos cobran importancia sus estrategias reproductivas que les permiten habitar diversos tipos de sustratos, incluyendo otros organismos, así como sus relaciones interespecíficas con otros grupos de invertebrados y vertebrados. Muchos cnidarios son los organismos dominantes, en especial en las comunidades de aguas templadas; por ejemplo las anémonas de mar, si bien no estructuran físicamente las comunidades que ocupan como lo hacen los corales hermatípicos, pueden condicionar a las mismas en las que muchos taxa viven asociados. Ciertos octocorales son los organismos dominantes en las comunidades rocosas submareales.

Los hidropólipos no tienen gran incidencia económica; a pesar de todo, ciertas especies juegan un papel nefasto como predadoras en la crianza de crustáceos y otras compiten por la alimentación. Algunos son predadores de peces, principalmente de sus alevinos, en cambio las hidromedusas constituyen un grupo importante de interés no despreciable para el hombre; en efecto, muchas de ellas son predadoras activas de larvas de peces y de los mismos peces. Algunas tienen importancia considerable como competidoras en la economía de la fauna pelágica, fuente de energía de la mayoría de los peces.

Las concentraciones elevadas de medusas en ciertas regiones del mar pueden desviar a los peces de sus rutas migratorias normales, implicando perturbaciones que llegan a provocar la mortalidad de los mismos.

Las medusas se mueven en determinados rangos de temperatura y salinidad lo que determina su condición de indicadores biológicos, de ahí la importancia de las mismas en la Oceanografía Biológica ya que conociendo las diferentes especies, se puede diagnosticar *a priori* el tipo de corriente marina y la calidad de sus aguas. La importancia de las **aguas vivas** no solo radica en el papel ecológico que desempeñan, sino que en los últimos años también han sido considerados animales de experimentación en la carrera espacial. En tal sentido, la experiencia espacial biomédica realizada en 1991 por los científicos de Cabo Cañaveral, de transportar 2400 medusas a bordo del transbordador Columbia es un ejemplo. Dichos animales, junto con 20 ratas, fueron transferidos al módulo espacial *Spacelab* después que el transbordador alcanzó su órbita. El empleo de las pequeñas medusas se debe al hecho que estos animales poseen una red nerviosa de estructuración muy simple, por lo que conocer las respuestas de este tipo de sistema nervioso permitirá profundizar el conocimiento y comprensión de otros sistemas nerviosos de alta complejidad, como el del hombre.

Muchas medusas (aguas vivas) tienen una merecida mala reputación como organismo ponzoñoso, ya que hubo aproximadamente 100 muertes debido a la acción urticante de la especie *Chironex fleckeri* durante los pasados 100 años en las aguas del norte de Australia. Las alteraciones por el incremento de medusas del género *Chrysaora* en la bahía de Chesapeake, en la década de 1960, obligó al Congreso de los Estados Unidos de América a adoptar el «Protocolo de las Aguas Vivas» donde se establecían las normas para la regulación de las poblaciones de este tipo de medusa; los resultados obtenidos de dicho protocolo generaron muchos nuevos conocimientos sobre la biología de las mismas. Las toxinas extraídas de los cnidocistos de aguas vivas de los géneros *Chironex* y *Chrysaora* producen una poderosa contracción en la musculatura esquelética, respiratoria y lisa, motivando parálisis que en escasos segundos originan la muerte; de ahí entonces que países ribereños arbitren políticas sanitarias para la prevención de pérdidas humanas y económicas.

Hay muchas otras áreas donde las actividades del hombre impactan en los cnidarios y estos sobre aquél; en algunos casos ambos experimentan consecuencias como las del 8 de diciembre de 1999 en el norte de Filipinas cuando colapsó la central eléctrica. Alta concentración de aguas vivas taponaron los sistemas de enfriamiento del agua, cerrando y bloqueando una inmensa área de la que fueron removidos 50 carradas de irritados cnidarios de los obstaculizados conductos. Dicha situación obligó al Presidente Estrada a concurrir a la televisión para explicar a la población, que el corte de energía no había sido realizado por un golpe de estado ni representaba un intento de desestabilización del gobierno.

En base a registros previos, las altas concentraciones de medusas en las aguas costeras interiores de determinadas zonas pueden indicar la inminencia de un terremoto. Efectivamente, la noche después del corte de electricidad tuvo lugar el terremoto de intensidad 6.8 en la escala Richter.

Un problema que no debe ser subestimado es el valor de los Cnidaria como potenciales fuentes de biofármacos. Muchos corales blandos producen agentes *antifouling* o antibióticos, los cuales son de interés para las compañías químicas. Por ejemplo, un gorgonáceo de la región caribeña produce un compuesto que reduce la inflamación de la piel y está indicado con fines cosméticos.

Al abordar las formas coralinas no se deben dejar de mencionar dos hechos fundamentales para la época actual y que traen aparejadas tantas influencias económicas: 1) a través del tiempo los corales han contribuido en la construcción de arrecifes coralígenos, hoy considerados sitios altamente favorables de acumulación de petróleo; 2) también han centrado su atención en los corales, las nuevas tecnologías reparadoras mediante el implante de prótesis biodegradables. Estas prótesis desaparecen del organismo en el momento en que las células humanas reconstituyen el órgano perdido. Según Coperías (1992) muchas de estas prótesis están fabricadas a base de coral por tener una estructura y composición química similar a la del hueso. Para Patat, impulsor de la cirugía ecológica, no todos los corales sirven para la fabricación de prótesis, hasta ahora solo 5 especies, de 2500 catalogadas por los zoólogos marinos, han sido seleccionadas por sus características biomecánicas muy próximas al tejido óseo. Según el mismo investigador, pareciera que los corales procedentes de los mares del sur son los más apropiados.

Las anémonas de mar producen un alto rango de toxinas de uso terapéutico, algunas de las cuales tienen efecto específico sobre los canales neuronales de sodio y potasio, por lo que son de considerable interés a los neurobiólogos. Beeton *et al.* (2001) describen el uso de un compuesto (Sh K) derivado de la toxina de una anémona del Caribe que tiene utilidad para el tratamiento de esclerosis múltiple. En este aspecto, es interesante mencionar el caso de diversas especies de anémonas que se emplean en ciertos ensayos con células humanas para prolongar la juventud. Algunas de ellas no muestran signos de envejecimiento y jamás pierden su colorido y belleza natural.

En busca de nuevos agentes terapéuticos, el Instituto Nacional del Cáncer en los Estados Unidos ha lanzado un programa muy agresivo con el fin de recolectar y examinar miles de organismos marinos como los cnidarios gorgonáceos, entre otros. El hallazgo en estos últimos de sustancias antitumorales abrirían nuevas esperanzas en la lucha contra enfermedades terminales.

Es evidente que una de las ramas de la tecnología como la Farmacología Marina, también ha puesto sus miras en este grupo zoológico. Esta disciplina ha registrado en menos de 10 años, la existencia de Zn, Cu y Ca en los cnidocistos de ciertas anémonas y quizás, algunos de estos elementos estén asociados a actividades hemorrágicas y proteolíticas de determinadas enzimas.

IMPORTANCIA PALEONTOLÓGICA

El Precámbrico estuvo dominado en toda su extensión por organismos procariotas autotróficos, particularmente bacterias formadoras de arrecifes y algas, que alcanzaron una razonable diversidad. Dichos organismos comenzaron a declinar en su abundancia hace aproximadamente unos 800 m.a. y fueron confinados a zonas intermareales y submareales de ambientes osmóticamente dificultosos; recién en el Véndico (650-545 m.a.) del Precámbrico Superior, hay claras evidencias paleontológicas de organismos metazoos. Esos animales están relativamente dispersos en rocas de aquella antigüedad y provienen de Asia, África, Europa y América del Norte, pero particularmente es en el sur de Australia donde importantes restos fueron encontrados en las montañas Ediacara. En América del Sur se hallan pocos conocidos.

La fauna de Ediacara tiene una antigüedad aproximada de 650 m.a. y fue descubierta en 1946, pero hace solamente tres décadas que ha comenzado a ser investigada. En consecuencia, muchos hallazgos aún esperan para una completa descripción, sin embargo los yacimientos del Véndico revelan algunas características sorprendentes, tales como presentar poca similitud con la fauna del Cámbrico que le sucedió 100 millones de años después.

Los yacimientos de Ediacara están dominados por formas semejantes a cnidarios, anélidos y quizás a algunos artrópodos; todos ellos filtradores, detritívoros y pocos o ningún predador ocupando los niveles altos de la cadena trófica. La gran diversidad de esta fauna muestra claramente que no constituyen los primeros metazoos, aunque ellos son el primer buen punto de vista disponible para estable-

cer la evolución de los organismos metazoos. No obstante una rápida guía de los animales hallados en este período origina algunos hechos interesantes; de los animales comunes en el depósito de Ediacara y que fueron revisados por Cloud y Glaessner (1982) y más detalladamente por Glaessner (1984), parece ser que los cnidarios constituyen el grupo más diverso. Huellas de medusas tipo Scyphozoa son particularmente abundantes, anthozoos tipo Pennatulacea e hidrozoos tipo Chondrophorae se hallan también presentes.

Muchos autores recientes han continuado identificando todas aquellas formas de cnidarios, aunque las dudas a menudo aparecen; por ejemplo, las formas medusoides son impresiones discoidales con marcas concéntricas o radiales que Fedonkin (1982) sugiere ubicarlas en un taxón de alto rango, y las formas de pennatúlidos igualmente relacionarlas a un actual phylum animal.

Las implicancias a partir de las diversidades filéticas y el valor de los registros fósiles indican como muy posible, que los cnidarios tengan un significativo origen temprano en relación a los otros grupos encontrados. Debido a la distribución en manchones de aquellos cnidarios de cuerpo blando, es casi seguro que dicho grupo ha existido previamente por un largo tiempo pero no han quedado registros fósiles.

Es probable que representantes de las clases de cnidarios actualmente existentes hayan estado presentes en el yacimiento Ediacara, si bien no hay claridad en la dirección de la evolución dentro del phylum o si fue precedido por una forma medusoide o polipoide, resultados que son relevantes en la discusión del origen de los metazoos. Las medusas son más diversas y abundantes que los pólipos, lo cual implica un ancestro radial para el grupo Hydrozoa-Scyphozoa. En toda la fauna fósil las medusas se conservan mejor y exceden en número a los pólipos solitarios, por lo tanto esto constituye una fuerte conclusión. Glaessner (1984) considera que el haber indicios de coexistencia de evolucionados hidrozoos Chondrophorae y Scyphozoa primitivos indica que una radiación hidrozoaria debe haber precedido a la escifozoaria.

En forma similar, los Anthozoa Octocorallia pueden haber sido los más comunes de su clase, originando la abundancia de las formas tipo pennatúlidos y aquí nuevamente hay indicios de una primera radiación; por lo tanto, los anthozoos e hidrozoos pueden situarse muy próximos a la **Forma Troncal Cnidaria** con un desarrollo posterior de los escifozoos. Sin embargo y a pesar de la certeza de los registros fósiles considerados, algunos de los cuales presentan dudosas afinidades, es difícil establecer taxativamente conclusiones filogenéticas relevantes sobre la evolución del phylum Cnidaria y el origen de los Metazoa. En este sentido, y al decir de Scrutton (1979) se estaría impulsando conclusiones al límite de la credulidad.

MORFOLOGÍA DE LAS PARTES BLANDAS

CARACTERIZACIÓN TISULAR

La principal característica primitiva plesiomórfica es que la gástrula solamente posee una capa celular externa denominada **ectodermo** (epidermis) y una capa interna, el **endodermo** (gastrodermis); esta última rodea a la cavidad digestiva (**arquenterón**) y el **blastoporo** actúa como boca y ano. Entre ambas capas se dispone una **mesoglea** gelatinosa.

La apomorfía más conspicua del phylum es la presencia de **nematocistos** (cnida), estructuras altamente complejas originadas en el interior de una célula intersticial o **cnidoblasto** (Figura **8**. 1), constituida por una pared capsular que encierra un mechón invaginado y cubierto apicalmente por un opérculo articulado; cuando el nematocisto es exitado, el opérculo se abre y el mechón se evierte. Las presas son paralizadas y muertas mediante toxinas introducidas durante la descarga del nematocisto.

BIOLUMINISCENCIA

La bioluminiscencia es un fenómeno bien conocido entre los cnidarios y una proporción sustancial de la luz del mar proviene de este grupo.

Las células luminiscentes denominadas **fotocistos** (10-20 μm de diámetro) son de origen endodérmico y ectodérmico, y se localizan adyacentes a la mesoglea con proyecciones citoplasmáticas (20 μm de longitud) que se extienden al celenterón. En años recientes dos aparentes sistemas distintos de bioluminiscencia han sido aislados de dos diferentes grupos de cnidarios: a) sistema *Renilla* y b) sistema *Aequorea*. En el primero hay un sustrato (iones $So_4^{=}$) inactivado que se activa enzimáticamente y luego por acción de una segunda enzima, es oxidado con emisión de luz, mientras que en el otro sistema se produce la activación de una

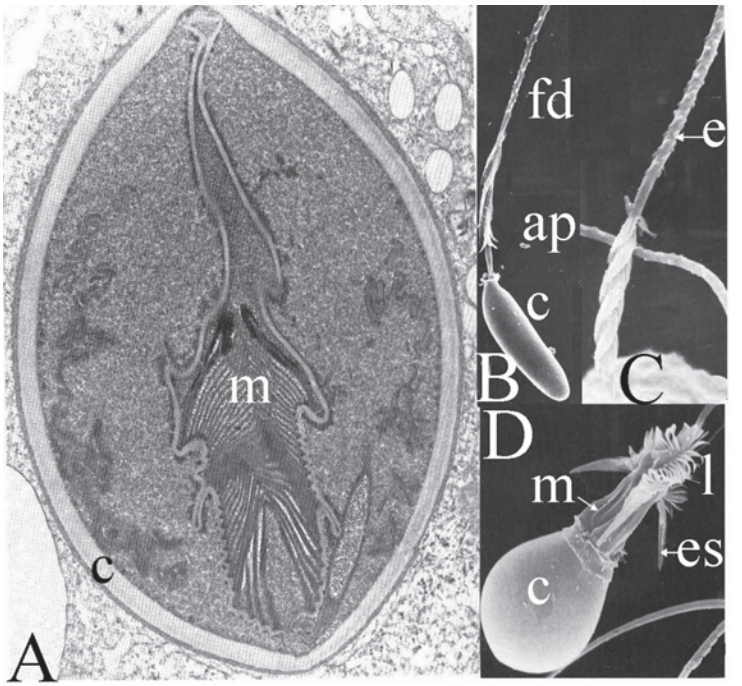


Figura 8. 1. A. detalle de un nematocisto con la cápsula (c) y el mechón (= filamento) (m); B y C. vista general de un nematocisto desenvaginado o sea, expulsado de la cápsula (c). Se observa al mechón (m) integrado por la armadura principal (ap) o parte basal del mechón, unida a la cápsula, y el filamento distal (fd), con espinas (e); D. vista de un tipo de nematocisto, denominado estenotele, el filamento desenvaginado, el mechón (m), el estilete (es) y la parte distal o lamela (1).

simple molécula por los iones Ca^{++} del medio originando también luz. La luz emitida es de color verde o azul y así como hay variedad en la distribución espacial de los fotocistos, también hay variedad en la forma que la luminiscencia es controlada y expresada. En general los tejidos luminiscentes están sujetos a controles impuestos por el organismo; así por ejemplo, en los pólipos Medusozoa la actividad luminiscente está acompañada por potenciales eléctricos grandes, mientras que los pólipos Anthozoaria no tienen tal asociación y es posible que sea conducida por una red nerviosa. En consecuencia hay rasgos que son casi universales en la luminiscencia de los cnidarios como: 1) los fotocistos presentan una marcada sensibilidad a la intensidad de la luz, medible fotométricamente con flashes sucesivos en respuestas a una serie de baja frecuencia eléctrica; 2) como consecuencia de esa facilidad, la luminiscencia alcanza un nivel máximo de respuesta la cual es seguida por una reducción gradual de intensidad; 3) la forma de la onda de cada flash luminiscente es similar en varios cnidarios, aunque la duración varía considerablemente de un organismo a otro; 4) la mayoría de los flashes tienen una duración total de menos de un segundo.

A modo de ejemplo, la distribución de los fotocistos en varios grupos de cnidarios puede sumariarse como se muestra en el **Cuadro 8.1**.

TIPOS MORFOLÓGICOS

Los cnidarios son frecuentemente polimórficos con dos principales formas: una bentónica, fija que constituye el **pólipo** y otra nadadora, libre y planctónica que se denomina **medusa**. El predominio de una u otra depende del subphylum considerado. En las formas pólipos

Cuadro 8.1 Distribución de los fotocistos.

Categoría	Especie	Posición de la luminiscencia
Anthomedusae	*Leukartiara octona*	región gonadal
Leptomedusae	*Obelia geniculata*	canal anular y bulbos tentaculares
Limnomedusae	*Crossota alba*	en toda la umbrela
Coronatae	*Periphylla periphylla*	tentáculo marginal y anillo umbrelar
Semaeostomeae	*Pelagia noctiluca*	exterior de la umbrela
Anthozoa	*Renilla kollikeri*	base de los tentáculos y región ventrolateral

se deben distinguir dos tipos, aquél que corresponde al subphylum Medusozoa y el que pertenece al subphylum Anthozoaria. El primero puede ser solitario o formar parte de una colonia (Figura 8. 2); está constituido por un **hipostoma** que rodea la boca, un ciclo de **tentáculos**, una **columna** o cuerpo (= región gástrica) y un **pedúnculo** o base. En las formas solitarias hay una zona basal en el extremo aboral y tentáculos adicionales pueden hallarse distribuidos en ciclos o bien estar dispersos sobre el hipostoma. Las formas coloniales pierden la zona basal y en su lugar aparece un **estolón** que se desarrolla desde la base y forma una red denominada **hidrorhiza**; en algunas formas el hipostoma y los tentáculos constituyen el **hidrante** que es una unidad claramente demarcada a partir del eje de la colonia. La superficie externa de los pólipos está cubierta de un polisacárido o glicogenol que algunos denominan **cutícula**; el estolón, el eje y los hidrantes de los pólipos también están cubiertos de un perisarco compuesto de quitina y escleroproteina.

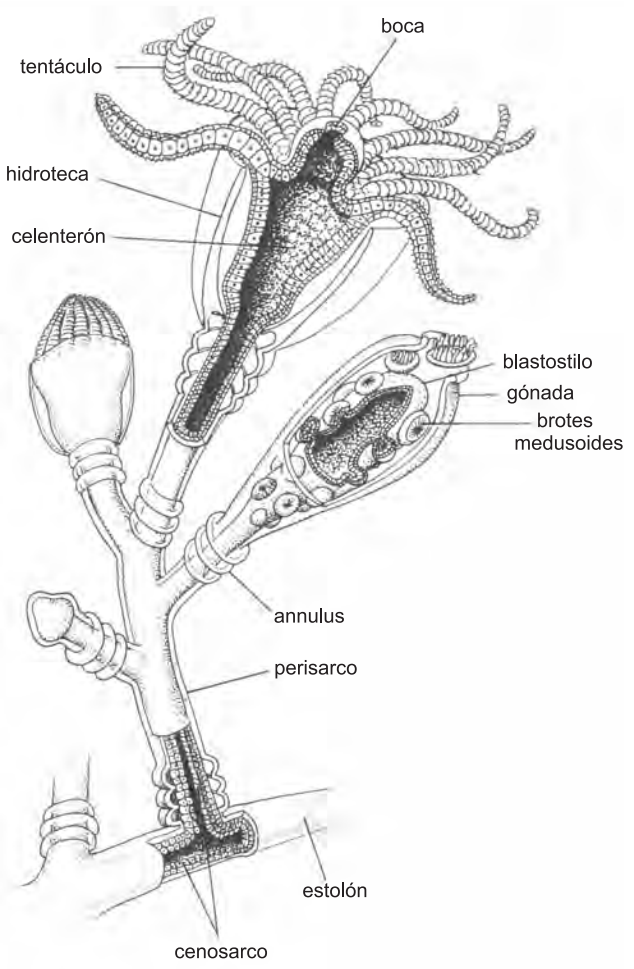


Figura 8. 2. Pólipo colonial del subphylum Medusozoa (modificado de Cornelius, 1995).

Los pólipos coloniales se caracterizan por su alto polimorfismo y acentuada división del trabajo, existiendo algunos encargados de la alimentación o **gastrozoides**, otros especializados en la defensa o **dactilozoides** y pólipos encargados de la reproducción o **gonozoides**. Las estructuras reproductivas varían ampliamente en estos tipos de pólipos, por ejemplo, en aquellos con un completo ciclo metagénico (con reproducción alternada), el pólipo no es sexualmente maduro pero origina un **gonóforo** por brotación asexual y éste es capaz de desarrollar en su interior una medusa que posteriormente, será libre y nadadora con producción de gametas. Los gonóforos pueden permanecer adheridos al pólipo como gonóforos sésiles, pero en las formas coloniales se reducen por perdida de tentáculos y boca y se transforman en un **blastostilo** (Figura 8. 2), una estructura con aspecto de racimo que exclusivamente forma medusas o gametas. En los pólipos solitarios no hay gonóforos y las gametas surgen de células intersticiales de la pared del cuerpo.

Los pólipos pueden originarse de muy variadas formas que incluyen: metamorfosis de una larva plánula, modificación gradual de una larva actínula, brotación a partir de un estolón, eje u otro pólipo, y desarrollo directo a partir del cigoto.

Los pólipos correspondientes al subphylum Anthozoaria son predominantemente marinos y sésiles, existiendo solitarios y coloniales.

El cuerpo de un pólipo (Figura 8. 3) es cilíndrico y se denomina **columna** cuyo extremo forma el **disco oral**; en el centro del mismo se encuentra la boca que se extiende hacia el interior en un tubo delgado llamado **estomodeo** o **actinofaringe**, y termina en una cavidad conocida como **celenterón**. La superficie interna de la actinofaringe forma dos canales ciliados denominados **sifonoglifos** que llevan el agua al celenterón. Esta corriente de agua sirve a la respiración y para aumentar la presión hidrostática del cuerpo. Los pólipos octocorales poseen un solo sifonoglifo, mientras los hexacorales tienen dos sifonoglifos y excepcionalmente puede haber más. El celenterón está dividido por una serie de paredes de tejido de disposición radial denominados **mesenterios**, que se hallan adheridos a la superficie interna de la columna y el disco; algunos de ellos alcanzan la actinofaringe. Aquellos mesenterios que llegan a unirse a la actinofaringe son los perfectos y los otros imperfectos, y las líneas de adhesión

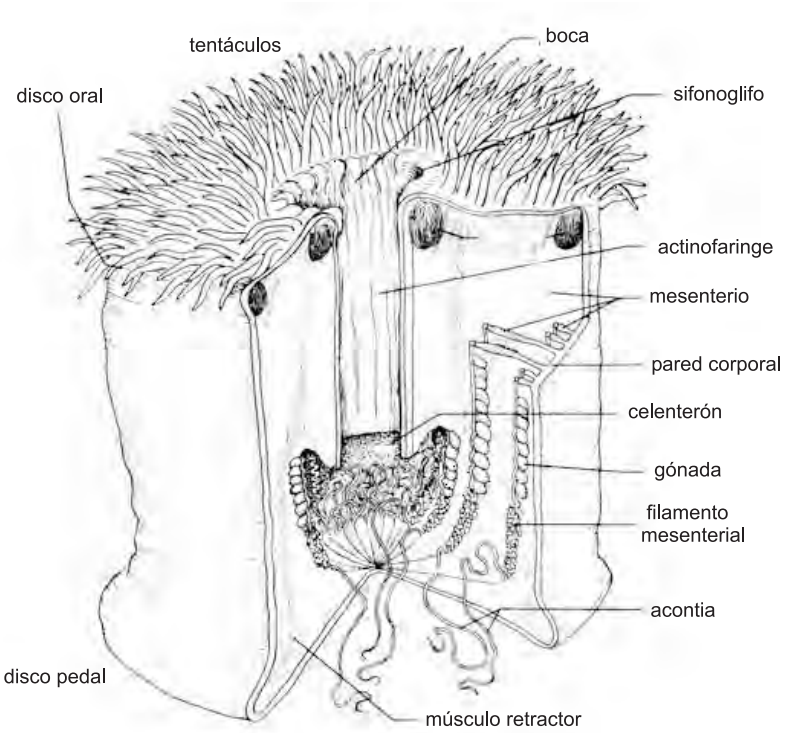


Figura 8. 3. Pólipo del subphylum Anthozoaria (modificado de Fautin y Mariscal, 1991).

a la columna y disco oral que a menudo son visibles constituyen las inserciones mesenteriales. Los espacios triangulares entre las inserciones mesenteriales del disco oral se denominan **radios** y a partir de cada uno, se originan los **tentáculos** que son la continuidad del celenterón; en algunos hexacorales más de un tentáculo surge de cada radio. Los tentáculos de los octocorales llevan fibras paralelas y opuestas de **pínnulas** que no existen en los hexacorales.

El extremo aboral o basal de un pólipo anthozoario es variable en la forma: en especies coloniales está incluido en una masa tisular común, el denominado **cenénquima**, mientras que en los pólipos solitarios constituye un verdadero **disco basal** o **pedal** que se adhiere al sustrato o bien, puede enterrarse en el mismo según el modo de vida de la especie.

La mayor o menor concentración de fibras musculares y su disposición, hace que los mesenterios posean en sus caras laterales al **músculo retractor** (Figura 8. 3), a los **músculos parietobasilar** y **basilar**, en la unión del mesenterio con la columna, y al **músculo esfínter** en la del mesenterio con el disco oral.

En todo Anthozoaria los mesenterios tienen una disposición simétrica bilateral, a ambos lados de un plano de simetría dado por el eje directivo (eje oral-aboral). Los mesenterios se sitúan de a pares y cada uno posee en sus laterales el ya mencionado músculo retractor; los pares de mesenterios se disponen en ciclos y el número de estos indica el grado de desarrollo del organismo.

Cada mesenterio es una proyección interna a partir de la mesoglea de la pared del cuerpo, por lo tanto el endodermo cubre su superficie. En ciertas regiones dicha superficie se diferencia en áreas relacionadas con la reproducción, digestión y circulación del agua.

En algunos pólipos el mesenterio posee una porción terminal libre denominada **acontia**, que se caracteriza por poseer extraordinaria cantidad de nematocistos.

La forma medusa es exclusiva del subphylum Medusozoa; en este punto hay que distinguir dos tipos de medusa, aquella que corresponde a la clase Hydrozoa y la perteneciente a la clase Scyphozoa. Las primeras son también denominadas **medusas craspédotas** por la presencia de un **velo** (músculo que ocupa el borde umbrelar y sirve para la natación) o **polimedusas**, por representar la etapa sexual de una alternancia de generaciones con pólipos asexuados. Poseen simetría radial de carácter tetrámero. En su forma típica presentan un cuerpo cóncavo-convexo (**umbrela**) con una superficie externa o **exumbrela** y otra interna o **subumbrela**, que adopta la forma de campana,

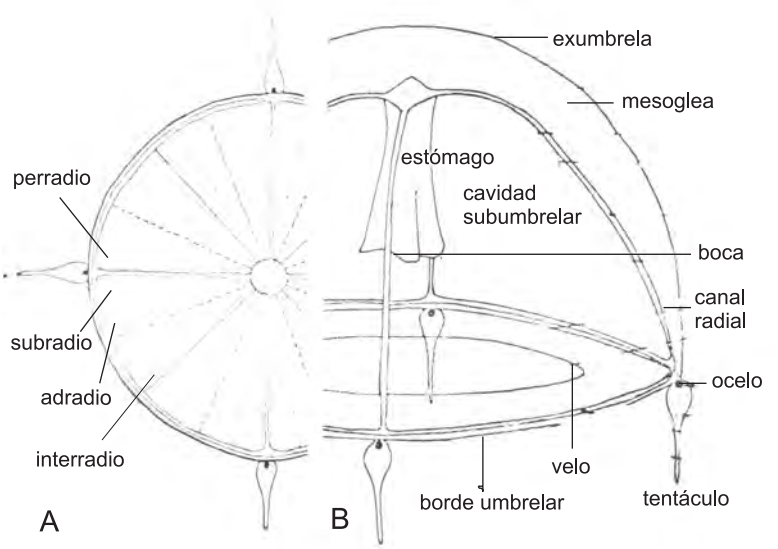


Figura 8. 4. Detalle morfológico de una medusa de la clase Hydrozoa. A. vista oral; B. vista lateral (modificado de Ramirez y Zamponi, 1981).

o bien de semiesfera, o un aspecto deprimido semejante a un reloj. Del centro pende el **manubrio** que constituye una formación tubular de largo variable y sección cilíndrica o cuadrangular, el cual típicamente representa el esófago con la abertura bucal en su extremo y el estómago en su base. La boca puede presentar un borde liso o crenulado o bien, dar nacimiento a tentáculos en número variable, simples o dicotómicamente ramificados. El estómago se conecta con una red de canales internos que constituyen el **sistema gastrovascular**, cuya finalidad es la distribución del alimento. Dicho sistema está constituido por canales radiales que pueden ser simples o ramificados, por lo general en número de 4 o más, y que siempre comunican con un canal periférico que corre en forma paralela al margen de la campana. Dicho canal circular puede continuarse con la cavidad de los tentáculos cuando éstos son huecos, o bien con divertículos ciegos de diferente longitud denominados **canales centrípetos** (Figura **8**. 4).

En el margen se hallan los **tentáculos**, frecuentemente en número de 4, aunque en algunos grupos existen 8, 12, 16, 32 o un número indefinido que se incrementa con la edad. Por lo general son huecos, a veces sólidos; nacen de un bulbo basal ubicado sobre la cara externa del borde umbrelar (abaxiales) o en la cara interna del mismo (adaxiales). En algunos grupos hay más de un tentáculo implantado en cada bulbo, constituyendo manojos compuestos de tentáculos. Los tentáculos pueden presentarse limitados en algunos géneros a 1 o 2, en cuyo caso nacen en la terminación de un canal radial. Sirven para la captura de alimento, por lo que su superficie se halla revestida de nematocistos dispuestos en formaciones de diversos tipos, como verrugas, anillos o crestas. En algunos casos especiales su base está provista de espolones con función adhesiva. El margen umbrelar es asiento de otras estructuras de función sensitiva como los tentáculos secundarios, bulbos marginales, **cirros**, **ocelos**, **cordilos** y **estatocistos**.

Las medusas de la clase Scyphozoa (Figura **8**. 5) difieren notablemente de las anteriores por su anatomía y ciclo de vida, todas son marinas, pelágicas y holoplanctónicas, excepto un solo orden (Stauromedusae), representado por medusas sésiles y pedunculadas. Es un grupo sumamente pequeño constituido por organismos, en su mayoría costeros, que poseen células urticantes para la captura del alimento, siendo considerados activos depredadores.

Las escifomedusas poseen un manubrio que da entrada a una cavidad gástrica, entera en los individuos jóvenes, pero que posteriormente el crecimiento centrípeto de los 4 septos divide en otros tantos sacos gástricos. En la pared de los septos se encuentran excavadas 4 fosetas subumbrelares de función aún discutida. Cuando no hay septos aparecen, en igual posición, 4 depresiones poco profundas del piso de la cavidad gástrica; tales depresiones subgenitales toman su nombre de la relación que tienen las gónadas desarrolladas en el piso de dicha cavidad. Debido a la débil pared del piso gástrico, las gónadas maduras pueden parecer suspendidas del techo de la depresión, pero funcionalmente no hay relación alguna. Los productos sexuales son expulsados hacia la cavidad gástrica y eliminados por la boca.

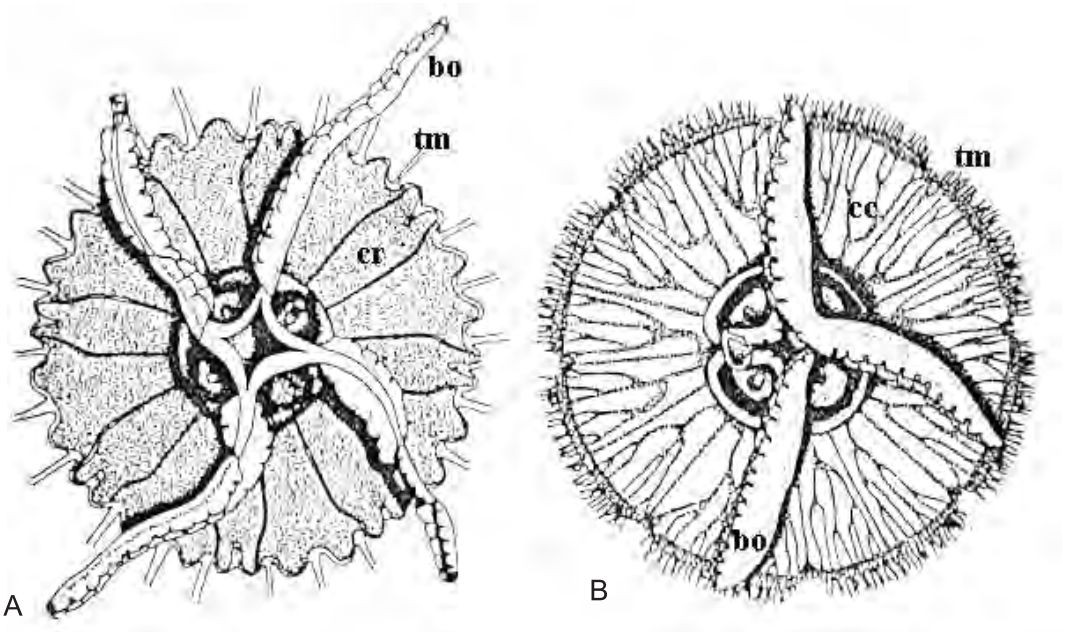


Figura 8. 5. Medusas de la clase Scyphozoa. A. vista oral: bo. brazos orales, tm. tentáculos marginales, cr. canal radial; B. vista aboral: cc. canal centrípeto (modificado de Mianzan, 1989).

En los órdenes Semaeostomeae y Rhizostomeae, las bolsas gástricas son pequeñas, en relación al tamaño de la campana, y de posición central. Los productos de la digestión son llevados hasta el margen por canales radiales; en ciertos grupos existen además canales marginales o anulares. En los otros órdenes, los 4 sacos gástricos pueden llegar prácticamente hasta el borde de la campana, como bolsas amplias y chatas, destacables de la mesoglea por el color de su pared que lleva células cargadas con productos de la digestión.

Desde el punto de vista sensitivo existen órganos sensoriales o **rhopalios** protegidos por lóbulos desarrollados a partir del margen de la campana. Sin embargo, los ganglios no están reunidos entre sí por nervios, sino simplemente a través de la red nerviosa subumbrelar. No hay anillos nerviosos desarrollados como en la clase Hydrozoa y la sensibilidad y respuestas parecen ser mucho más localizadas en estas medusas. Existen cúmulos de células nerviosas que no llegan a formar ganglios definidos, y también parecen faltar los complejos plexos gastrodérmicos. En definitiva, es un sistema nervioso con organización más sencilla que la que suele hallarse en Hydrozoa. Morfológica y funcionalmente, la homogeneidad de la clase Scyphozoa es alta.

ALIMENTACIÓN

En la mayor parte de los pólipos del subphylum Medusozoa, las presas son capturadas por el contacto accidental con los tentáculos extendidos en el período de reposo; al primer contacto los cnidocistos de la zona son evaginados y contribuyen a paralizar y sostener la presa. Los tentáculos reaccionan en conjunto rodeando la presa y acercándola al hipostoma, luego ésta desciende a la cavidad gástrica donde será digerida. En las especies polimórficas puede existir o no una pequeña coordinación en la reacción de los pólipos gastrozoides y dactilozoides en el momento de la captura, como fuera observado por Kruijf (1977) para el género *Millepora*, mientras que en *Stylaster* no se nota igual comportamiento. Los hidropólipos son esencialmente carnívoros y se nutren principalmente de presas vivas, a excepción de aquellas formas como *Corymorpha* y *Euphysora* que ingieren los detritos que cubren los fondos donde viven. En aguas agitadas dichas formas exhiben un comportamiento nutritivo similar al descripto anteriormente, pero en aguas calmas presentan una reacción particular: el **hidrocaulo** o eje principal del pólipo, se pliega mientras que la boca y sus tentáculos se fijan distalmente al fango, luego el hidrocaulo se endereza y el material nutritivo adherido a los tentáculos es conducido a la boca.

El régimen alimentario de los hidropólipos es muy variado, mientras que las formas marinas se alimentan principalmente de pequeños crustáceos, poliquetos, nematodes, moluscos y larvas de estos grupos, también pueden consumir bacterias y protozoarios; las formas de agua dulce o salobre lo hacen de algas, bacte-

rias, protozoarios, anélidos, crustáceos, nematodes, platelmintos tricládidos, larvas de insectos y peces. Son extremadamente voraces, por ejemplo una colonia de *Hydractinia* es capaz de consumir en 24 horas, 47 nematodes, 6 copépodos y 18 juveniles de ofiuros. Los mecanismos de captura y traslado de las presas han sido estudiados experimentalmente por varios autores y principalmente, en pólipos del género *Hydra*. Loonis (1955) establece que existen sustancias depositadas en los tejidos de la presa, como el ácido glutámico, que produce la excitabilidad de los nematocistos originando que éstos se desenvaginen, provocando la abertura de la boca y los movimientos de los tentáculos; Loonis y sus colaboradores denominan a esta conducta «reacción de nutrición» (*feeding reaction*).

Las hidromedusas son organismos esencialmente carniceros nutriéndose de diversos componentes del plancton, principalmente de pequeños crustáceos, poliquetos pelágicos, rotíferos, quetognatos, nematodes, pequeños peces, diversos tipos de larvas (larvas de peces, poliquetos, moluscos, equinodermos y tunicados) y más excepcionalmente de ctenóforos, sifonóforos y otras hidromedusas. Como ejemplo sintetizador de lo expresado, se muestra, en la Figura **8**. 6, una cadena trófica estudiada por Zamponi (1985) con diversas especies de medusas de la plataforma bonaerense.

Ciertas medusas se pueden nutrir de bacterias, protozoarios y fitoplancton. Constituyen los depredadores más importantes del plancton, principalmente en las regiones costeras, y son organismos muy voraces que capturan más presas que lo que puede contener su manubrio, por ejemplo un ejemplar del género *Cladonema* ingiere 12 artemias en 15 minutos, un individuo de *Staurophora mertensi* en 15 días puede llegar a comer 21 larvas de peces, 200 copépodos, 2 anfípodos, 2 larvas zoea y 0.29 grs de *Mytilus*, y ejemplares de *Liriope tetraphylla* llegan a capturar e ingerir peces tres veces más grandes que su propia talla. Se estima que cada hidromedusa marina es capaz de consumir entre 50 y 250 larvas de peces durante su vida.

La mayoría de las hidromedusas son poco sensibles a la presencia de presas en su vecindad y en apariencia incapaces de detectar su proximidad, no obstante exhiben un comportamiento activo de captura, ya que pasivamente flotan o nadan con sus tentáculos totalmente extendidos preparados al contacto de sus eventuales presas. Producido éste, las mismas son arponeadas y anestesiadas por los nematocistos presentes en los tentáculos y en el acto se desencadena todo un mecanismo de descarga.

Según el tipo de nematocisto, el filamento puede enrollarse alrededor de la presa, adherirse a ésta o bien inyectar una toxina. Purcell (1984) y Zamponi y Arca-Tellechea (1988) analizaron el papel de los distintos tipos en pólipos, medusas y sifonóforos, estableciendo la correlación de los diferentes nematocistos con la presa.

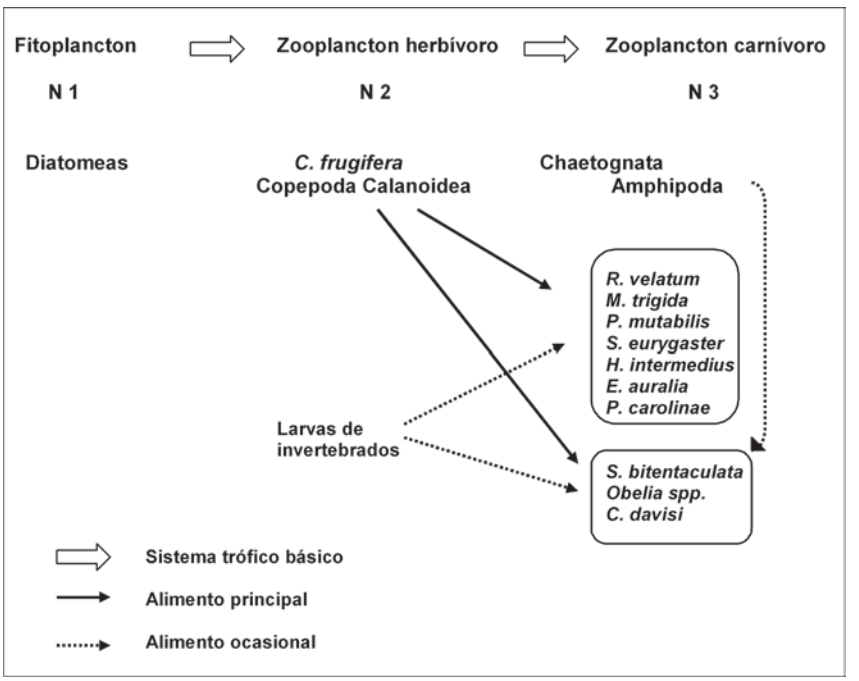


Figura 8. 6. Cadena alimentaria en medusas de la clase Hydrozoa (de Zamponi, 1985).

Pareciera que las medusas del orden Leptomedusae poseen generalmente un comportamiento activo de natación para la captura de sus presas, mientras que las Anthomedusae están al acecho, para Leonard (1980), «¿una posible emboscada?». Quizá esta efectividad de la captura sea debido a lo que Zamponi y Mianzan (1985) denominan **cilindro de predación** (*feeding space*). Dicho cilindro está dado por la corona tentacular que en *Olindias sambaquiensis* posee 280 tentáculos de 24 cm cada uno, con una longitud acumulativa de 67,2 m lo que la convierte en una poderosa arma de captura, superando por completo a las demás especies del mar argentino. Es importante la geometría o disposición de estos tentáculos en el animal, naciendo todos del **margen umbrelar** y constituyendo en el ejemplar mencionado un cilindro de predación de 471,24 cm^3.

A veces en las medusas Scyphozoa el régimen alimenticio macrófago se hace exclusivamente micrófago, ya que la boca se obtura y es reemplazada por numerosos ostiolos como en el orden Rhizostomeae.

Las presas resultan paralizadas por el contacto de los tentáculos o los **brazos orales** y penetran al estómago donde se realiza la digestión; las enzimas glicogenasas, lipasas y proteasas son secretadas en la cavidad estomacal por los filamentos gástricos y células migratorias que participan en la alimentación. A partir del estómago, las presas entran a un sistema gastrovascular formado por un complejo sistema de canales donde los microorganismos siguen un circuito complejo y resultan degradados; las partes duras de la presa son regurgitadas por los extremos de los brazos orales y englobados por una secreción de mucus.

En la *Histoire des Animaux*, Aristóteles escribió «si cualquier minúsculo pez pasa por su puerta, ella (la actinia = el pólipo) lo retiene como si lo agarrara con la mano. Y también cualquier cosa que pasa a su puerta ella lo come». De esta manera se está definiendo el accionar carnívoro de las formas pólipos del subphylum Anthozoaria.

Estos pólipos son polífagos oportunistas (Acuña y Zamponi, 1995) alimentándose de zooplancton y también de aquellos organismos bentónicos que se localizan en las proximidades de la corona tentacular. La captura de la presa es similar a la descripta para las otras formas, pero se conoce con mayor detalle y precisión en Hexacorallia.

REPRODUCCIÓN

Campbell (1974) establece que la reproducción de los cnidarios provee algunos de los más significantes fenómenos para entender la evolución y función de la propagación sexual y asexual.

Las gónadas de los cnidarios son primordiales y el desarrollo embrionario es prototípico.

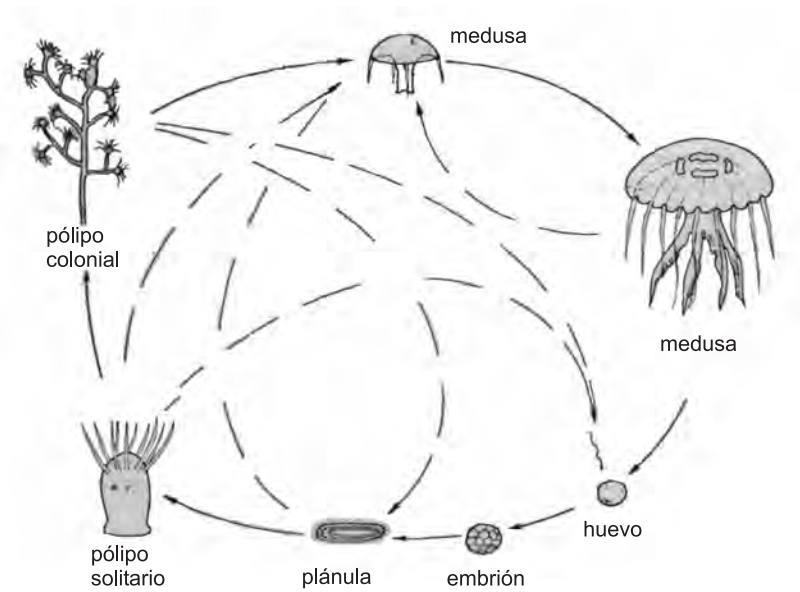


Figura 8. 7. Esquema de los posibles ciclos de vida entre generaciones asexuales y sexuales (modificado de Campbell, 1974).

Un factor importante mostrado por la reproducción de los cnidarios es el alto grado de reversibilidad de los procesos morfogénicos y sustancialmente, menor especialización celular y tisular que la hallada en el desarrollo de los phyla superiores (Zamponi, 2000 b).

La biología reproductiva de cnidarios es tan variable como procesos reproductivos existen y dicha variabilidad está determinada por las condiciones ambientales imperantes en razón del tiempo y espacio. En función de dichas variables resulta difícil caracterizar a una especie por su reproducción, aunque existe una tendencia hacia un tipo reproductivo determinado (Zamponi, 1993).

Para entender la diversidad de posibles combinaciones en los ciclos de vida de este grupo y la existencia o no de alternancia de generaciones (metagénesis), conviene partir del esquema ilustrado en la Figura **8**. 7 donde se muestran las posibles generaciones asexuales y sexuales.

Este esquema se diferencia de la alternancia de generaciones en el reino Vegetal, el cual incluye sucesivas formas haploides y diploides, mientras que en cnidarios el pólipo como la medusa son generaciones diploides; además en las plantas la forma sexual (gametofito) se origina a partir de una simple célula, mientras en la medusa se forma a partir de una población celular y en el sentido más estricto, es una transformación de una porción de la pared del cuerpo del pólipo. Algunos autores consideran que de esta manera, la forma pólipo debería ser vista como un estadio larval.

Los pólipos coloniales pueden ser sexuados o hermafroditas y las gametas son originadas en una variedad de estructuras gonadales que generalmente evacuan al medio ambiente; en algunos grupos los huevos pueden ser retenidos dentro de un **gonóforo** que funciona como cámara incubatriz. La fertilización y el desarrollo embrionario conducen a la formación de una cámara incubadora, a un embrión o a una larva plánula. Ésta es ciliada, radialmente simétrica y de forma ovoide o fusiforme. En dicha larva el principal tipo celular del epitelio es la célula epiteliomuscular que posee un simple flagelo y sus **mionemas** (diminutas fibras contráctiles) contienen prolongaciones que contribuyen a la movilidad larval permitiéndole cavar o nadar según la especie; otras células también del ectodermo y células intersticiales se distribuyen entre las células epiteliomusculares. La epidermis se halla separada de la gastrodermis por una delgada **mesolamela** y el endodermo se une al epitelio por medio de células intersticiales. Una cavidad gastrovascular puede desarrollarse antes de la metamorfosis, y durante la misma la larva plánula de la mayoría de los hidrozoos se adhiere por su extremo anterior y se transforma en una larva actínula o pólipo.

Al igual que los hidrozoos, las medusas Scyphozoa exhiben generalmente metagénesis; en este grupo una larva plánula sólida y móvil se transforma en un pólipo sésil y tetrámero denominado **escifistoma**. Este pólipo puede desarrollar diversas formas de reproducción asexual; bajo condiciones químicas y de temperatura apropiadas, el escifistoma se estrobila originando una o muchas premedusas o **efiras** (***ephyras***) móviles.

En pólipos anthozoarios las estructuras conocidas como gónadas son simplemente áreas gametogénicas originadas en la zona central del mesenterio por encima del músculo retractor, existiendo diferencias de morfología entre los órdenes. Las gametas se forman en la gastrodermis del mesenterio y de allí se mueven a la mesoglea donde maduran; todos o algunos de los mesenterios son gametogénicos y esto tiene valor sistemático. Algunos anthozoarios son gonocóricos (= dioicos = sexo separado) mientras que otros son secuenciales o simultáneamente hermafroditas. Al momento del desove las capas mesogleal y gastrodérmica se rompen permitiendo la expulsión del espermatozoide al celenterón y de allí al exterior a través de la boca del pólipo.

En la ovogénesis, los mesenterios fértiles contienen células en diferentes estadios de desarrollo. Los ovocitos previtelogénicos (basófilos) alcanzan un tamaño de 45 x 28 μm y los posvitelogénicos (acidófilos) tienen un diámetro de 74 μm promedio. En el proceso de vitelogénesis, los ovocitos presentan un **trofonema** (canal endodermal) dirigido hacia la cavidad gastrovascular con el núcleo enfrentado a esa estructura. Los óvulos son expulsados al exterior donde se realiza la fecundación.

Hay 4 tipos de reproducción asexual:

a. laceración pedal: los borde del disco basal se constriñen en pequeñas piezas que se separan del resto del disco.
b. fisión longitudinal: fisión en el sentido del eje aboral-oral o a ambos lados del cuerpo, pero el plano de la fisión siempre es paralelo al eje de la boca.
c. fisión transversal: fisión en el sentido perpendicular al eje aboral-oral.
d. brotación: engrosamientos locales del epitelio que generalmente, tienen lugar a lo largo de estolones en las formas coloniales y desde

los bordes del pólipo en las formas solitarias. En medusas los brotes se originan en el manubrio, margen umbrelar o bulbos tentaculares.

Chia (1976) establece que la reproducción sexual se puede clasificar en base al modo de fertilización, al tipo de nutrición larval y al hábitat larval. Según estos criterios se reconocen los siguientes ocho modelos:

a. ovíparo-pelágico-planctotrófico
b. ovíparo-pelágico-parásito
c. ovíparo-bentónico-detritotrófico
d. ovíparo-pelágico-lecitotrófico
e. ovíparo-incubamiento-lecitotrófico
f. larvíporo-pelágico-lecitotrófico
g. vivíparo
h. espermatóforo (Excoffon y Zamponi, 1999)

A la clasificación anterior, Fautin (1991) la considera muy taxativa en relación a los tres conceptos utilizados (fertilización, nutrición y hábitat) ya que una larva puede ser incubada y alimentarse de vitelo o ser planctónica y vivir, aunque sea parcialmente, sobre el carbón fijo producido por las algas Zooxanthellae.

MORFOLOGÍA DE LAS PARTES DURAS

Cuando se habla del esqueleto de un cnidario en términos de una simple estructura tal como un perisarco o un coralito, es mejor considerar a la totalidad del sistema de sostén como una unidad funcionalmente unificada, compuesta de productos celulares especializados.

Las funciones del sistema esquelético son antagonismo muscular, soporte y protección; así resulta difícil proteger a un pólipo sin darle algún soporte y es imposible proveer organización muscular sin desarrollar un mínimo de rigidez y soporte al mismo tiempo.

Las disposiciones estructurales que sirven a estas funciones, también son tres: 1) perisarco en su forma orgánica o mineralizada; 2) mesoglea yacente entre el ectodermo y el endodermo; 3) fluido entérico contenido por el desarrollo muscular. Por la posición que tienen en el organismo estos tipos de estructura esquelética, se denominan respectivamente **exoesqueleto, mesoesqueleto** y **endoesqueleto**. Desde el punto de vista semántico, los prefijos endo, meso y ecto sirven para indicar la posición y relación de los componentes del sistema esquelético y además, para recordar que el requerimiento básico puede ser satisfecho por una combinación de los tres tipos. Sin embargo, cuando se habla de estructuras duras, se refiere directamente al exoesqueleto y éste está presente únicamente en las formas pólipos de los subphyla Medusozoa y Anthozoaria.

MEDUSOZOA

El exoesqueleto de los hidropólipos se denomina **perisarco** (Figura **8**. 2), es secretado por el ectodermo y está desigualmente desarrollado en los diversos grupos; tiene la función de proteger y dar soporte al endoesqueleto hidrostático e introduce una barrera de protección entre el animal y el medio ambiente. El perisarco forma una capa continua a lo largo del estolón de todos los hidroides coloniales a excepción de ciertas formas epizoicas, parásitas o libres, y en los Hydrozoa no sobrepasa el nivel de la base de los hidrantes, ya que estos están recubiertos a menudo, de un periderma mucoproteico, que abraza íntimamente a la pared del hidrante.

Los principales componentes del perisarco son capas de polisacáridos (quitina) y proteínas (quinona) endurecidas por el Co_3Ca; no se conoce la identidad de los componentes proteicos.

El perisarco está relacionado, en la fijación del pólipo, al sustrato mediante estructuras específicas, y esa adhesión puede producirse por secreciones de mucus o mediante estructuras similares al perisarco.

Los pólipos son fijados a sus sustratos por:

a. secreciones de un disco o botón pedal; ejemplo: *Hydra, Protohydra, Moerisia*.
b. vaina gelatinosa; ejemplo: *Acaulis*.
c. filamentos de anclaje; ejemplo: *Euphysa, Corymorpha* y Tubulariidae solitarios.

Existen otros tipos de esqueleto, como en las familias Milleporidae y Stylasteridae, donde las colonias están sostenidas por un esqueleto impregnado de carbonato; la superficie del mismo está recubierta por un ectodermo común a la colonia y presenta poros que corresponden a los diferentes **zooides** o pólipos que lo integran. Hay poros de gran tamaño, conocidos como **gastroporos**, que contienen a los gastrozooides y poros más tenues, llamados **dactiloporos**, donde se ubican los dactilozooides; todos los pólipos de una misma colonia están reunidos a través de un complejo sistema de canales de cenozarco que recorre el

esqueleto. Los gastrozooides y dactilozoides se hallan provistos de tentáculos capitados; ambos zooides se reproducen a partir de medusas regresivas que se liberan, pero mueren a poca distancia de la colonia donde nacieron después de haber evacuado los elementos sexuales.

ANTHOZOARIA

La mayoría de los octocorales poseen **escleritos o espículas** (Figura **8**. 8) que constituyen pequeños depósitos calcáreos, de forma variable, embebidos en el tejido; en los órdenes Pennatulacea y Gorgonacea, dichos depósitos están apoyados en un eje axial interno o axis de sustancia córnea o calcárea. Esos ejes constituyen procesos de orientación vertical cuyo extremo superior es dilatado y grande, mientras que el basal es pequeño; dichos procesos están unidos a un sistema laberíntico de membranas verticales y también por un diafragma horizontal.

Las espículas, que son intracelulares, descansan en el cenénquima y se originan a partir de células especiales denominadas **escleroblastos**; éstas emigran del ectodermo a la mesoglea. El propio escleroblasto es una célula intersticial pequeña, redondeada y granulosa que, vista al microscopio electrónico, aparenta una célula mesenquimatosa; originalmente se sitúa en la base de las células ectodérmicas de la colonia.

Esas células pasan a la mesoglea y son denominadas escleroblastos; aumentan de volumen y llenan el citoplasma de granulaciones calcáreas amorfas que se agrupan en una concreción central que se va engrosando poco a poco hasta tener el tamaño de un núcleo. La concreción central va adquiriendo forma irregular y el centro se separa en dos mitades o núcleos mediante un eje protoplasmático.

La espícula está ahora formada y continúa la acumulación de calcita; poco a poco la cobertura protoplasmática se estira y el esclerito termina totalmente recubierto de una capa citoplásmica, ligeramente más importante en la vecindad de los núcleos.

Las espículas se hallan formadas por dos componentes esenciales, uno orgánico y el otro mineral, íntimamente relacionados entre ellos; en este complejo, el elemento mineral está constituido por una mezcla de microcristales de calcita asociados a una trama orgánica. Cuando se realiza la descalcificación por medio de ácidos clorados, los haces protoplasmáticos se visualizan en las extremidades de las verrugas.

En los cnidarios también existe el esqueleto de tipo córneo, que está desarrollado en el orden Antipatharia.

Koch (1878) estableció que el esqueleto de Antiphataria es producto de una excreción ectodérmica, y que la larva plánula después de la fijación, origina dicha excreción a partir del

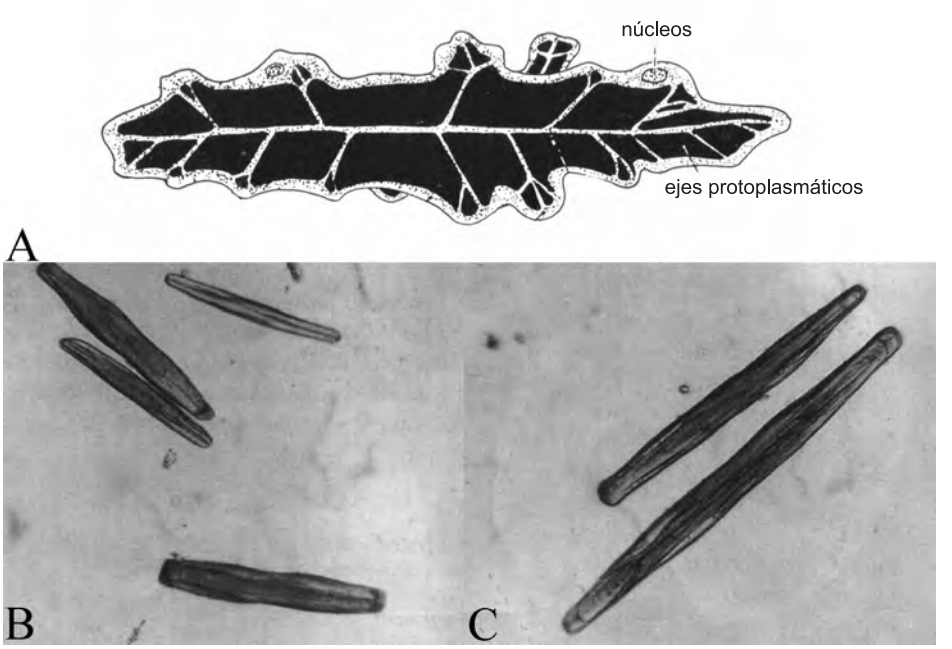


Figura 8. 8. A. detalle de una espícula de octocoral; B y C. aspecto de espículas.

borde de la placa basal, que en un joven pólipo se invaginaría y simultáneamente, una lamela de escleroproteina se depositaría en forma de cúpula. El proceso de invaginación y de excreción de lamelas de escleroproteina se repite periódicamente y finalmente, se forma un eje cilíndrico constituido por compartimientos abovedados.

Dicho esqueleto tiene reflejos córneos o azabache y su quebradura es plana o concoidal; contiene un bajo porcentaje de minerales. Algunos investigadores sostienen que la sustancia dura del esqueleto axial es la quitina y el mismo posee fuertes espinas que son interpretadas como ejes reducidos, las cuales están regularmente desarrolladas en las zonas distales de la colonia. Se distinguen dos tipos de espinas, unas cónicas de base redonda y las otras lateralmente aplanadas con base triangular. Generalmente la punta de las espinas no está sobre el centro de la base, más bien se halla algo desplazada en dirección al extremo de la colonia, y la superficie de la misma es por lo común lisa, pero en ciertos casos pueden tener papilas o protuberancias que le dan un aspecto rugoso. Las espinas están distribuidas en forma ortoestriada (hileras longitudinales paralelas al eje del esqueleto) y el número de hileras aumenta con el incremento de la circunferencia del pólipo, pero el máximo está fijado genéticamente.

Los esqueletos mejor conocidos pertenecen a los llamados corales pétreos (orden Scleractinia), formas coloniales (**coralio**) o individuales (**coralito**) (Figura **8**. 9), que constituyen receptáculos calcáreos o copas esqueletarias donde los pólipos pueden retraerse. El conjunto de estos receptáculos forma los conocidos **arrecifes de coral**, muy diversificados en las regiones tropicales.

Si bien la variedad de formas del esqueleto de coral son de importancia taxonómica (Vaughan y Wells, 1943), interés ecológico (Wells, 1957; Yonge, 1963 y 1968; Stoddart 1969) y significancia paleontológica (Wells, 1957; Scrutton, 1964; Stubbs, 1966), no obstante, el mecanismo de calcificación aún no es claro (Muscatine, 1971).

La calcificación comienza primariamente en el extremo basal (Figura **8**. 9) del pólipo, donde la epidermis está constituida por un epitelio escamoso (**calicoblasto**), profundo y lateralmente interdigitado. Aunque en otros cnidarios como Octocorallia, la deposición de CO_3Ca es interna e intracelular, no hay evidencias que así ocurra en corales. Al respecto existen dos teorías que difieren en relación al inicio y lugar de la calcificación; una sostiene que ésta comienza dentro de la célula de la epidermis altamente especializada (calicoblasto) y la otra, que la deposición de Ca^+ es extracelular e inmediatamente adyacente a los calicoblastos.

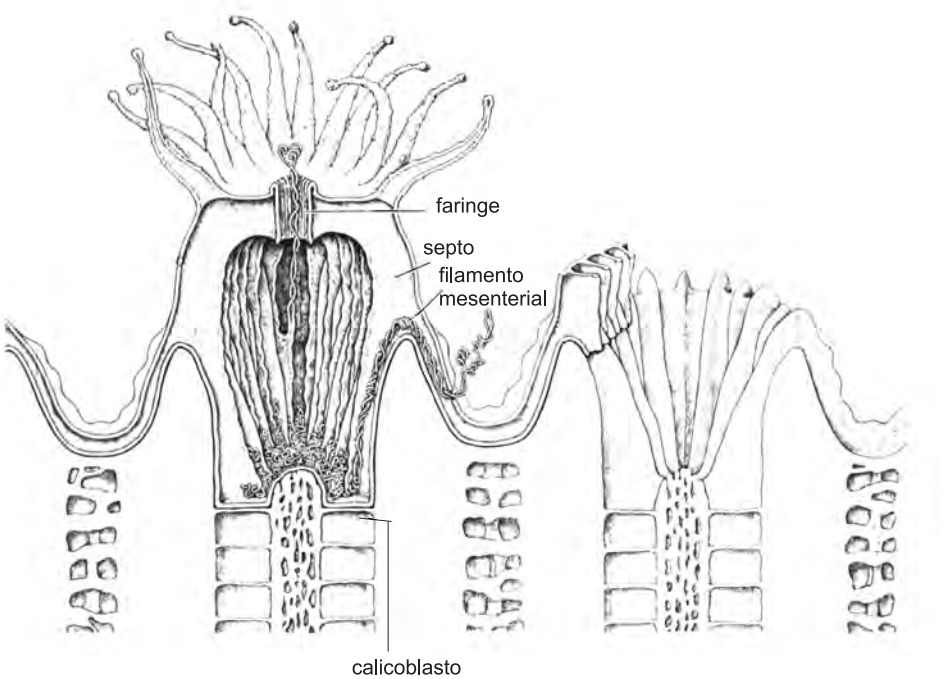


Figura 8. 9. Detalle del esqueleto de un coral pétreo.

Según Muscatine (1971), es probable que la fuente de carbonato tenga un origen externo e interno, pero el Ca^{+} obtenido procede del agua de mar. El CO_3Ca puede ser precipitado a partir de una solución solamente cuando su producto de solubilidad está excedido; este producto de solubilidad tiene un valor más bajo para la calcita que para la aragonita, pero no obstante la concentración de iones Ca^{+} e iones $CO_3^{=}$ da un producto iónico que generalmente, excede el producto de solubilidad de la aragonita y siempre excede al de la calcita, en consecuencia el agua de mar está altamente supersaturada con aragonita.

La temperatura afecta la composición mineralógica del CO_3Ca producido por los organismos vivos y de hecho, los esqueletos de aragonita son hallados principalmente en organismos de aguas cálidas. El crecimiento y la distribución limitada de los corales hermatípicos en aguas frías puede resultar en parte, de la inhabilidad de depositar suficiente aragonita. Las variaciones periódicas regulares en la tasa de deposición de Ca^{+} son inferidas por la presencia de bandas sobre la cubierta de tejido esqueletal o **epiteca**, que recubre externamente a muchos corales actuales y fósiles; esas bandas aparecen como bordes gruesos que representan incrementos anuales o mensuales y finas líneas, superiores a 60 por milímetro, que corresponden al crecimiento diario. El número de bandas por día entre cada banda anual en corales fósiles versus actuales ha sido usado para contar el número de días en un año; por ejemplo los corales del período Devónico promedian 400 bandas diarias entre cada banda anual, comparada a las 360 bandas en los corales actuales, lo que permite inferir que los días devonianos eran más cortos que los actuales.

Sobre la base de lo dicho cabe preguntarse ¿qué aspecto de la biología del coral origina crecimientos con tales incrementos? Es posible que la respuesta a este cuestionamiento esté relacionada con la periodicidad de la alimentación y el efecto de las algas Zooxanthellae. Así como dichas algas juegan un papel importante en la calcificación del arrecife, también influye la profundidad del océano y un interesante problema sobre el crecimiento arrecifal es el efecto de la intensidad de la luz sobre la masa y la forma del coral. En aguas costeras los corales crecen en forma esferoidal grande, mientras que se transforman progresivamente en más chatos y menos masivos a medida que aumenta la temperatura. En aguas profundas la selección natural parece favorecer a aquellos corales con un esqueleto delgado y frágil.

Estudios ecológicos muestran que la reducción en la intensidad de luz es un factor primario que controla los cambios de forma en la colonia, así especies que se distribuyen en áreas escasamente iluminadas tienen estructura frágil y no son buenos constructores de arrecifes, mientras que especies no constructoras se encuentran por debajo de los 40 m de profundidad.

SISTEMÁTICA

Existen diversos criterios y opiniones en lo referente al ordenamiento sistemático del phylum Cnidaria, y esa diversificación depende del peso que los autores asignan a las diferentes características anatómicas. Werner (1973), reconoce 5 clases de cnidarios: Anthozoa, Conulata, Cubozoa, Hydrozoa y Scyphozoa; mientras que Salvini-Plawen (1978) reagrupa las 4 últimas clases en la superclase Tesserazoa debido a que las mismas poseen simetría tetrarradial opuesta a la Anthozoa donde hay una clara simetría bilateral.

Petersen (1979) considera que los conceptos de Werner son a la hora actual los más lógicos, y propone una subdivisión de los cnidarios en 2 subphyla: Anthozoa, únicamente representado por la fase pólipo, jamás medusa, y Medusozoa o medusa reducida o libre que es el individuo adulto y sexuado, mientras que el pólipo correspondiente representa la etapa larval. Bouillon (1993) adopta esta posición, sin embargo, prefiere conservar el nombre Anthozoa para designar a la clase y propone en su lugar el término Anthozoaria para el nuevo subphylum correspondiente.

En base a lo antedicho y teniendo en cuenta los diferentes criterios, se han unificado las opiniones considerando a los autores citados y los conceptos de Manuel (1981), Hill (1981), Bouillon (1985), Semenoff-Tian-Chamsky (1987), Lafuste (1987), Cornelius (1995), Bouillon y Boero (2000) y aquellos otros que han empleado esquemas clasificatorios como Zamponi (1991 a, b) y Mianzan y Cornelius (1999), para adoptar la sistemática que se expone en el Cuadro **8**. 2.

No se incluyen en esta clasificación los órdenes Stauromedusae, Telestacea, Ceriantharia, Corallimorpharia, Zoanthiniaria, por aparecer sus primeros registros en el Holoceno.

PHYLUM CNIDARIA

Eumetazoos acuáticos, principalmente marinos, de cuerpo blando constituido por dos capas de tejido (epidermis y gastrodermis) que

Cuadro 8. 2. Sistemática del Phylum Cnidaria.

Phylum Cnidaria	
Subphylum Medusozoa	Orden Rhizostomeae
Clase Protomedusae	Clase Conulata
Orden Brooksellida	Orden Conchopeltida
Clase Dipleurozoa	Orden Conulariida
Orden Dickinsonida	Subphylum Anthozoaria
Clase Hydrozoa	Clase Anthozoa
Orden Trachylinida (*sensus latus*: Limnomedusae, Trachymedusae, Narcomedusae)	Subclase Octocorallia (= Alcyonaria)
Orden Hydroida (*sensus latus*: Anthomedusae, Leptomedusae)	Orden Stolonifera
Orden Milleporida	Orden Alcyonacea
Orden Stylasterida	Orden Helioporacea (= Coenothecalia)
Subclase Spongiomorphidae	Orden Gastraxonacea
Clase Cubozoa	Orden Gorgonacea
Orden Cubomedusae (= Carybdeida)	Orden Pennatulacea
Clase Scyphozoa	Orden Trachypsammiacea
Subclase Vendimedusae	Subclase Zoantharia (= Hexacorallia)
Orden Brachinida	Orden Antipatharia
Subclase Scyphomedusae	Orden Actiniaria
Orden Lithorhizostomatida	Orden Scleractinia (= Madreporaria)
Orden Coronatae	Subclase Tetracorallia (= Rugosa)
Orden Semaeostomeae	Orden Cystiphyllida
	Orden Stauriida
	Subclase Heterocorallia
	Subclase Tabulata

no constituyen órganos, y limitan una cavidad interior (celenterón), mayormente con funciones digestivas, que puede hallarse dividida radialmente por tabiques o mesenterios. Simetría radial o radiobilateral. Muchos con un exoesqueleto calcáreo fijo al sustrato, pero también existen formas libres y nadadoras. Boca rodeada por tentáculos, largos y huecos, dispuestos en uno o más ciclos, provistos de células urticantes o nematocistos. Dimorfismo representado por las formas pólipo (fija, asexual), y medusa (libre, nadadora y sexual). Precámbrico Tardío-Holoceno.

SUBPHYLUM MEDUSOZOA

Cnidarios que presentan fundamentalmente una fase medusa correspondiente al estadio adulto que es sexuado y una fase pólipo que representa el estadio larval, según algunos autores. A veces están reducidos exclusivamente a la fase medusa o a la fase pólipo. Los pólipos carecen de actinofaringe, tienen una cavidad digestiva tabicada por un par de septos y cuatro bolsillos gástricos, con o sin tentáculos. Las medusas nacen a partir de un pólipo por metamorfosis directa (Cubozoa), por estrobilización (Scyphozoa) o por brotación (Hydrozoa).

CLASE PROTOMEDUSAE

Cnidarios primitivos, altamente variables, con un cuerpo engrosado en bolsillos radiales divididos por profundos canales, comúnmente con lóbulos suplementarios intercalados entre los principales. Los órganos sensoriales marginales y los tentáculos están ausentes; el estómago es central, aboral y discoidal originando canales radiales simples que se disponen uno en cada lóbulo y un canal vertical axial que conecta el estómago con la cavidad central. El canal anular y la boca central se hallan ausentes; hay 4 o 5(?) brazos orales los cuales tienen un canal medio que nace desde la cavidad central, con un simple ostíolo en el extremo distal. Precámbrico (rocas proterozoicas de Arizona); Cámbrico Medio-Ordovícico.

La clase Protomedusae parece estar restringida al final de la era Proterozoica e inicio de la Paleozoica. En este sentido, formas del Cámbrico Medio así como otros procedentes de las rocas proterozoicas de Arizona, del Cámbrico Superior de Wyoming y de yacimientos del Ordovícico Inferior de Suecia y Francia fueron originalmente descriptas por Walcott (1896) y asignables a esta clase ahora bien conocida; en cambio los hallazgos referentes a *Laotira sp.* obtenidos en el Carbonífero (Pennsylvaniano) de

la península de Sinaí (Egipto) por Couyat y Fritel (1912) nunca han sido sostenidos por figuras o descripciones.

Orden Brooksellida

Los caracteres diagnósticos pertenecen a la clase Protomedusae. Precámbrico (rocas proterozoicas de Arizona); Cámbrico Medio-Ordovícico.

En el marco de las formas medusoides halladas se debe indicar que el género *Brooksella* (Figura **8**. 10) cuyo registro procede del Precámbrico, Cámbrico Medio-Ordovícico y quizás Pérmico, presenta la singularidad que la exumbrela es lobulada y cuando están presentes los lóbulos suplementarios se hallan fusionados siguiendo el eje axial del cuerpo.

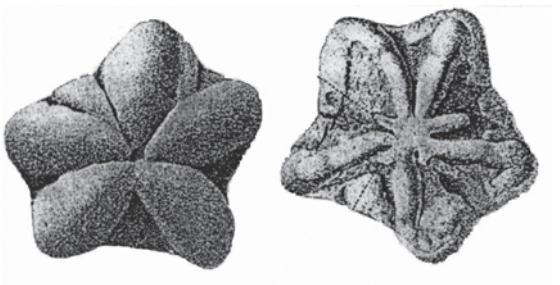


Figura 8. 10. Aspecto general de *Brooksella sp.*

CLASE DIPLEUROZOA

Cnidarios primitivos con un cuerpo en forma de campana y perfil elíptico; simetría bilateral marcada y diferenciada en las extremidades, con un surco mediano a lo largo del eje principal del cuerpo elíptico, originando numerosos segmentos separados, chatos y simples, que divergen lateralmente por un canal que llega a la periferia; borde festoneado en solapas muy cortas que poseen un simple tentáculo. Cámbrico Temprano (sur de Australia).

Los Dipleurozoa parecen hallarse restringidos al Cámbrico Inferior y son exclusivamente conocidos en el sur de Australia. Fueron introducidos por Harrington y Moore (1955) para ubicar a varios fósiles procedentes de ese período, y que habían sido descriptos por Sprigg (1947) bajo el nombre genérico de *Dickinsonia* (Figura **8**. 11). Dichos fósiles constituyen nítidas impresiones de pequeños cuerpos discoidales o elípticos que semejan a una umbrela medusoide con tentáculos marginales, pero caracterizada por una marcada simetría bilateral y extremos diferenciados, siendo el margen festoneado en solapas redondeadas y cortas con un simple tentáculo. Sprigg (*op. cit.*) sugiere que dichos restos podrían representar una nueva y extinguida clase de cnidarios, o bien por su simetría bilateral pertenecer a la subclase Siphonophorae.

Orden Dickinsonida

Los caracteres diagnósticos pertenecen a la clase Dipleurozoa. Cámbrico Temprano (sur de Australia), con el género *Dickinsonia*.

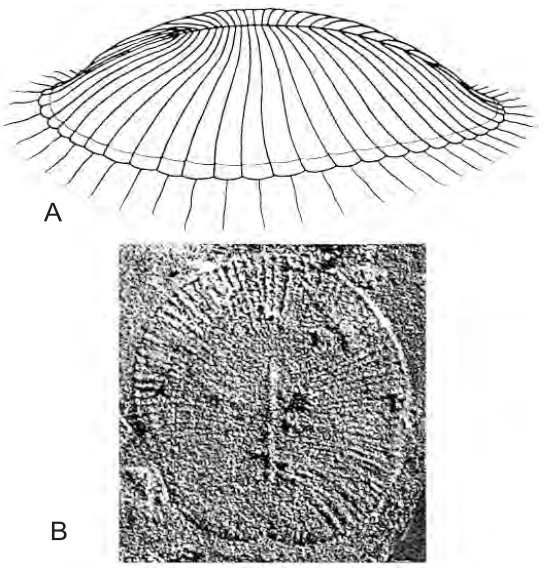


Figura 8. 11. A. *Dickinsonia spriggi*; B. *D. minima* (clase Dipleurozoa).

CLASE HYDROZOA

Cnidarios con simetría radial, tetrámera o polímera, raramente bilateral. Son polimórficos y presentan típicamente una alternancia de las fases pólipo y medusa; sin embargo, numerosas formas están representadas por una u otra fase. Los pólipos se reproducen asexualmente por brotación, de la que existen tres tipos: polipodial, por frústula y por medusas. Las medusas son libres o regresivas (gonóforos) y corresponden a la fase sexuada. Sexos separados aunque se conocen excepciones. La fase medusa está provista de un velo, de ahí que reciba el nombre de medusa **craspédota.**

Las hidromedusas (Leptolinae y Trachylinae) son ciertamente de origen precretácico; ésto sugiere que las Leptolinae, especies costeras, conocidas hoy como Anthomedusae y Leptomedusae, desaparecieron durante el Cretácico o que, las especies oceánicas Trachylinae (Limnomedusae, Trachymedusae y Narcomedusae) estuvieron presentes antes de aquel período. Esta desaparición presumiblemente ocu-

rrió en la frontera del Mesozoico-Cenozoico durante la masiva extinción general (Herman, 1979; Pierrot-Bults y van der Spoel, 1979) que también afectó a otros grupos planctónicos (Herman, *op. cit.*). Aunque el fenómeno de extinción masiva es conocido en los organismos marinos y terrestres, su explicación resulta aún controversial; por lo tanto en la mayoría de los grupos del plancton oceánico, algunas especies parecen haber sobrevivido a dicha extinción masiva y se debe aceptar que en esta última instancia las hidromedusas, ya sean neríticas u oceánicas, fueron de origen precretácico. De ese conjunto de formas hay escasos registros fósiles de Leptomedusae, Trachymedusae y Narcomedusae, con excepción de las formas halladas en el Cámbrico Inferior del sur de Australia; el resto de los taxa de hidromedusas son géneros europeos de una edad comprendida entre el Jurásico Medio y el Cretácico Temprano.

Orden Trachylinida

Hidrozoos caracterizados por una reducción o ausencia de la generación pólipo, teniendo típicamente un ciclo de vida plánula-actínula-medusa. La medusa es solitaria, de vida libre y pequeño a mediano tamaño, consistiendo de una campana gelatinosa similar a la Scyphomedusae. Un representante es el género *Kirklandia* del Cretácico Inferior de Texas y Alemania. Probablemente con representantes desde el Cámbrico y hasta el Holoceno (Figura **8**. 12).

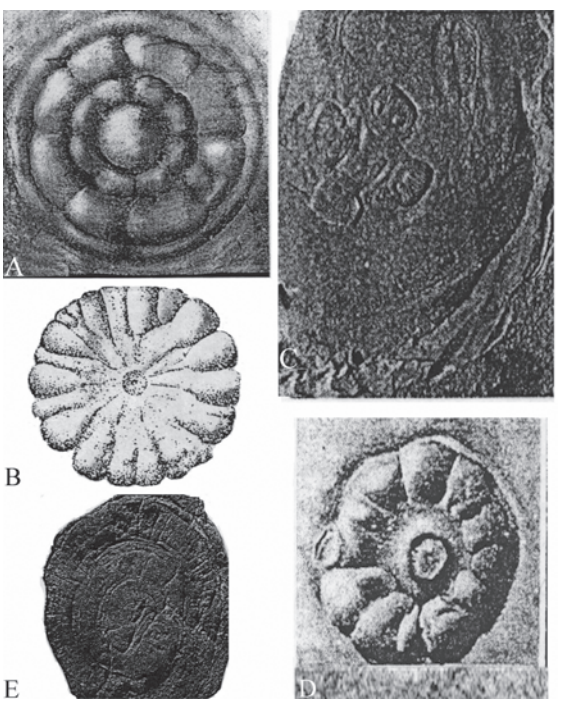


Figura 8. 12. Aspecto general de medusas Trachylinida. A. *Acraspedites antiquus*, Jurásico Superior; B. *Atollites zitteli*, Cretácico Inferior; C. *Hydrocraspedota mayri*, Jurásico Superior; D. *Palaeosemaeostoma geryonides*, Jurásico Medio; E. *Ediacaria flindersi*, Cámbrico Inferior.

Orden Hydroida

Predominantemente polipoides o coloniales. El pólipo posee una base que se eleva en un tallo terminado en una región denominada **hidrante**, con forma de vaso, que posee tentáculos huecos o sólidos. En las colonias arborescentes el **hidrocaulo** o tallo colonial se adhiere por medio de una **hidrorriza** formada por estolones o tubos. La colonia se origina a partir de la hidrorriza, o de la base del hidrante, o de la extremidad del tallo, teniendo un **crecimiento monopodial** (Figura **8**. 13 A-B) cuando el mismo surge de la extremidad del caulo o tallo, y **simpodial** cuando el crecimiento es alternado a lo largo de la longitud del tallo. Precámbrico-Holoceno.

A partir del Precámbrico australiano se registra el género *Protodipleurosoma* para aguas marinas, mientras que en las salobres se conoce el género *Protohydra* y en las dulces el género *Hydra*; éste último hace su aparición recién en el Eoceno, junto con *Hydractinia*. El primero es una forma solitaria y desnuda mientras que el segundo posee un esqueleto córneo pero que a veces, puede ser calcáreo.

Orden Milleporida

Hidrozoos de esqueleto calcáreo, individuales o coloniales. Los primeros o **coralitos** se unen por un depósito o **cenosteo** atravesado por un laberinto de canales interconectados, mientras que los pólipos de los segundos son de dos tipos: gastrozooides o alimentadores, que ocupan los **gastroporos** o perforaciones de mayor tamaño, y los dactilozooides, de función protectora, que ocupan los **dactiloporos**, de menor tamaño. Ambos tipos de poros llevan particiones transversales o **tábulas**. Además de los tubos zooidales existen ampollas o cavidades subesféricas que alojan una medusa simplificada. Cretácico Tardío-Holoceno. El género *Millepora* (Paleoceno-Holoceno) que vive en aguas cálidas hasta 30 m de profundidad, participa en la formación de los arrecifes (Figura **8**. 13 C-D).

Orden Stylasterida

Hidrozoos con gastrozooides y dactilozooides, los primeros poseen protuberancias redondeadas en los extremos tentaculares, mientras

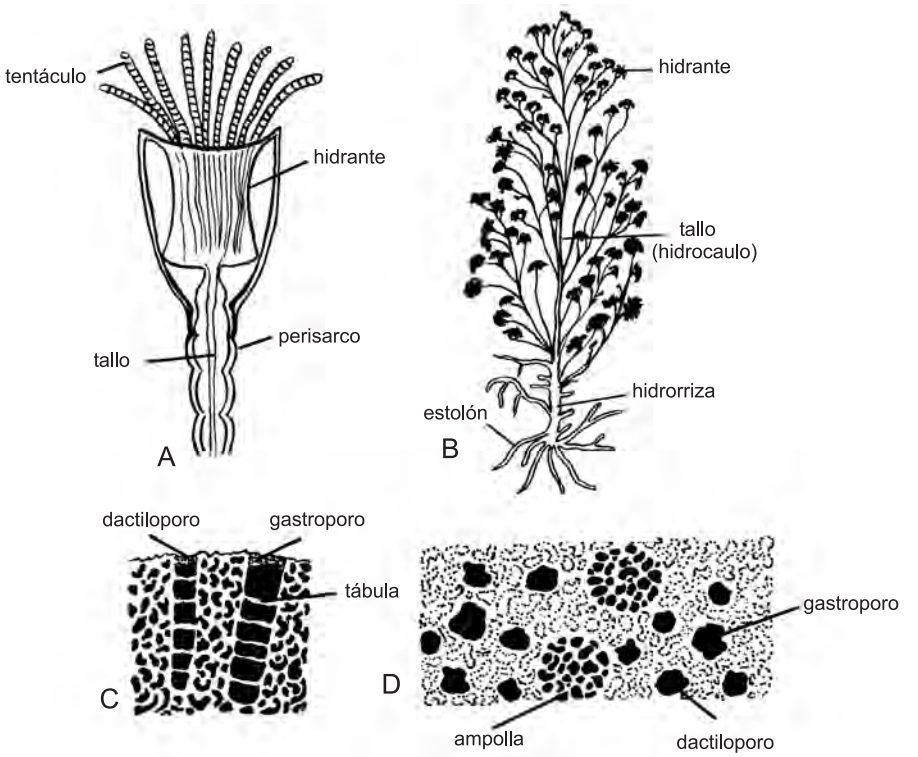


Figura 8. 13. A. esquema de un pólipo de *Obelia* (Hydroida); B. colonia de Hydroida mostrando crecimiento monopodial; C-D. cortes longitudinal y superficial de un millepórido mostrando las tábulas y distintos tipos de poros (A-B. de Hyman, 1940; C-D. de Boschma, 1950).

que los segundos carecen de tentáculos. Gastroporos cilíndricos ensanchados en su extremidad superior, con estilo central y generalmente sin tábulas; dactiloporos con estilo central o **dactiloestilo** formado por una hilera longitudinal de espículas. Paleoceno-Holoceno. Ejemplo: *Stylaster* (Eoceno-Holoceno).

SUBCLASE SPONGIOMORPHIDAE

Esta subclase tiene semejanzas muy próximas a Stromatoporidae (Porifera); su esqueleto está compuesto preponderantemente por filas radiales masivas unidas por engrosamientos anulares o de barras horizontales. Seis filas verticales pueden estar agrupadas de forma estrellada, constituyendo un espacio tubular surcado alrededor de una séptima fila. Triásico-Jurásico.

Los Spongiomorphidae incluyen una gran diversidad de formas pólipos y medusas fósiles, si bien esos taxa hoy se hallan ubicados en una posición incierta; no obstante se citarán al menos algunos de ellos como por ejemplo los hidropólipos: *Cassianostroma* y *Cryptospongia* que antiguamente eran una clase perteneciente a Porífera, *Keramosphaerina* que fue transferida desde Foraminiferida por Pavlovec en 1974, *?Ramellina*, *Rhizostromella*, *Yezoactinia*, *Mazohidra* (Foster, 1979). Existen registros que indicarían la posible existencia de Hydromedusae fósiles en el Triásico peruano: *Beltanelliformis*, *Bonata* llamada *Peytoia*, *Octomedusa*, *Paliella* llamada *Medusinites* y trazos de *Paramedusium*, etc.

CLASE CUBOZOA

Cnidarios con alternancia de generaciones; pólipo pequeño, solitario, con simetría radial y cavidad digestiva indivisa. Formación de la medusa por metamorfosis completa del pólipo; medusa con umbrela en campana o cúbica, faringe individualizada, velo y bolsillos gástricos separados en forma incompleta por 4 septos; gónadas endodérmicas. Tienen una mesoglea relativamente gruesa que actúa como esqueleto de soporte (Figura **8**. 14). Se la conoce popularmente como *jellyfish* aunque esta denominación también se hace a veces extensiva a otros cnidarios (hidromedusas,

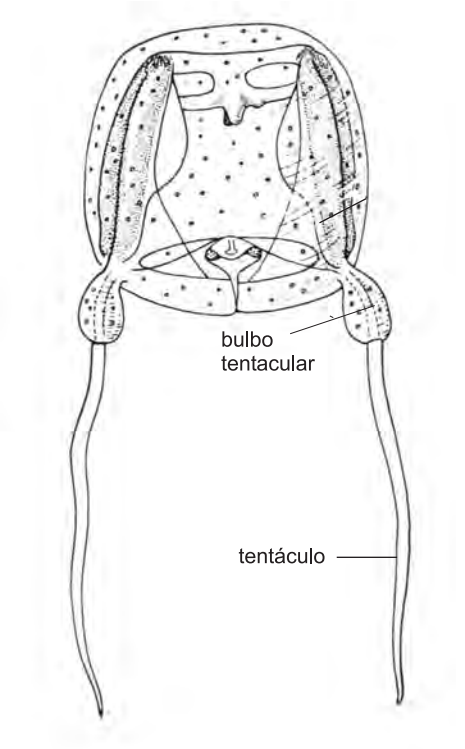


Figura 8. 14. Aspecto general de una medusa de la clase Cubozoa (modificado de Uchida, 1970).

sifonóforos), ctenóforos y salpas. Carbonífero Tardío-Holoceno.

El diagrama de Thiel (1966) parece confirmar que los Cubozoa representan una forma primitiva, ya que *Anthracomedusa turnbulli* del Carbonífero Superior de la zona de Essex (Illinois) es considerada como la Cubozoa fósil más antigua, por lo que la posibilidad de que los Conulata sean las formas derivadas está en reconsideración, antes de pensar que son pólipos más primitivos. Este supuesto podría quedar confirmado con el hallazgo de *Quadrimedusina quadrata* en los depósitos calcáreos del Jurásico Superior de Solnhofen; el ejemplar encontrado es de forma cuadrangular, y los trazos indican una medusa discoidal no cubomedusiforme, sin velario, pedalia ni gruesos tentáculos.

Orden Cubomedusae (Carybdeida)

Caracteres diagnósticos de la clase Cubozoa.

Constituyen un grupo distintivo de aproximadamente 15 especies, varias de las cuales atacan severamente al hombre. Jurásico Tardío-Holoceno. El género *Quadrimedusina* hallado en esquistos sedimentarios del Jurásico Superior se caracteriza por presentar la exumbrela dividida en 4 cuadrantes delimitados por los canales radiales.

CLASE SCYPHOZOA

Cnidarios marinos, fundamentalmente tetrámeros, en los que el ciclo de desarrollo metagénico salvo excepciones, comprende esencialmente: 1) fase asexuada, el pólipo, también denominado **escifistoma**, **escifopólipo**, en razón de la capacidad de originar una segmentación simple o múltiple en su extremo superior (cálice) o del centro del propio pólipo (estróbilo); 2) fase sexuada, la medusa, constituye el término final de la evolución de los brotes formando las **efiras** o esférulas que se separan del **estróbilo**. Cada efira se desarrolla en una nueva medusa que puede ser macho o hembra. Un simple escifistoma producirá varias a muchas medusas; no poseen velo ni anillo nervioso marginal y el sistema gástrico está constituido por un estómago compartimentalizado periféricamente en bolsillos gástricos, los cuales se abren al exterior por una boca cuadrangular que lleva el manubrio.

En la clase Scyphozoa solamente los pólipos de Coronatae, ya sean solitarios o coloniales, producen una teca tubulosa de tipo quitinoso reconocible en el estado fósil. Las más antiguas son del Cámbrico Inferior, pero la fauna precámbrica de Ediacara contiene las improntas de *Conomedusites*. Aunque el material original no es conocido, parece ser que estructuralmente tendría semejanza con el orden Conchopeltida; se hallaron dos *Conomedusites* que presentan los tentáculos uniformemente dispuestos en el borde de la campana al igual que dos *Conchopeltis* con la misma disposición. Esta similitud estrecha más la certeza de un parentezco entre Conulata y Coronatae hace sugerir a Glaessner (1971) que los *Conomedusites* son menos rígidos (menos ricos en fosfato de calcio) que las formas ulteriores. Si bien el mismo autor ha hecho una guia crítica y sostenido el concepto que los Conulata fueron los ancentros de los actuales Scyphozoa, también ha negado que ellos mismos sean Scyphozoa.

En este contexto, la clase Scyphozoa se halla actualmente dividida en las subclases Vendimedusae y Scyphomedusae de las cuales la primera se ha extinguido, mientras que la segunda es más numerosa y representativa con formas fósiles y actuales.

SUBCLASE VENDIMEDUSAE

Medusa de talla mediana o grande con numerosos canales gástricos dicotomizados; la boca puede ser circular sobre el estómago y sin manubrio o sobre un corto manubrio cónico, el

cual está bordeado de procesos musculares separados por hendiduras con surcos divergentes. Gónadas incompletas en sacos anulares o semi-anulares. Tentáculos muy finos, numerosos en el margen subumbrelar del disco; el margen umbrelar entero, lobulado o ausente. Precámbrico (Véndico Tardío), sur de Australia.

Orden Brachinida

Disco con un surco coronal que lo divide en disco central y disco externo no subdividido; boca redonda. Precámbrico (Véndico Superior de Ediacara, sur de Australia) (Figura **8**. 15). La especie *Brachina delicata*, procedente del mismo yacimiento, es la más grande y se estima que su diámetro podría superar 0,5 m, pero sus estructuras internas son desconocidas, mientras que a *Hallidaya brueri*, también hallada en el Véndico Superior, no se le observaron tentáculos y posiblemente, los brotes medusoides se dispongan en masa en el interior del saco gástrico.

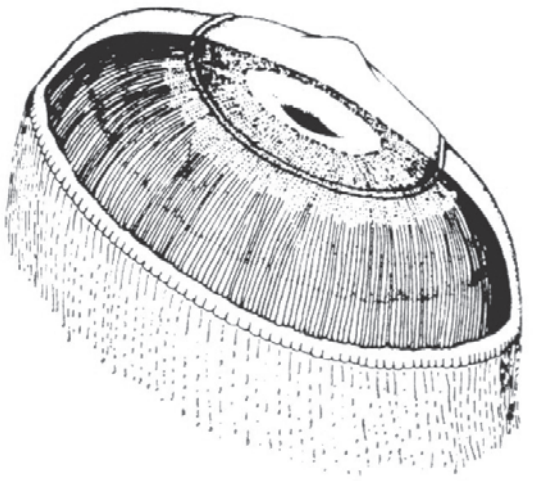


Figura 8. 15. Aspecto general de una medusa del orden Brachinida, del Véndico Superior, sur de Australia.

SUBCLASE SCYPHOMEDUSAE

Caracteres diagnósticos de la clase Scyphozoa, pudiéndose agregar que, al igual que en la clase Cubozoa, la mesoglea es gruesa y cumple la función de un esqueleto de soporte. Existen aproximadamente 200 especies exclusivamente marinas, pelágicas o bentónicas.

Esta subclase comprende: un orden (Lithorhizostomatida) exclusivamente fósil; 3 órdenes (Coronatae, Semaeostomeae, Rhizostomeae) con miembros fósiles y vivientes, y el orden Stauromedusae, solo con formas actuales, por lo que no es incluido en este texto.

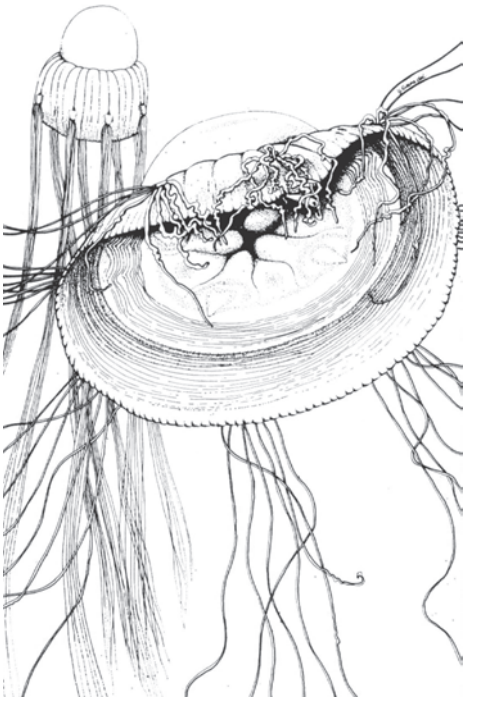


Figura 8. 16. Aspecto general de medusas del orden Lithorhizostomatida, del Jurásico Superior de Solnhofen (Alemania).

Orden Lithorhizostomatida

Disco oral ocupando las dos terceras partes de la exumbrela y bordeado por un surco coronal.

En las dos terceras partes del surco coronal se forma una zona de 16 lóbulos grandes (Figura **8**. 16) dispuestos alternadamente. El borde umbrelar está compuesto de 128 pequeños lóbulos espatulados; sin rhopalios visibles; boca cruciforme.

Tuvo su desarrollo entre el Cámbrico Temprano y Jurásico Tardío, aunque se duda si dichos fósiles corresponden al Véndico Tardío. Entre las especies de este orden halladas en el Tithoniano de Solnhofen (Alemania) se encuentra *Rhizostomites admirandus*, que en general es considerada una medusa Coronatae, de ahí entonces que el orden en cuestión sea interpretado como intermediario entre los órdenes Cubomedusae y Coronatae.

Orden Coronatae

Este orden parece ser el más primitivo de la subclase Scyphomedusae y deriva directamente de los Conulata (Cámbrico Temprano-Triásico Tardío). Comprende medusas con la umbrela deprimida por un surco coronal, que la divide en un disco central y otro coronal con un borde lobulado, sobre los cuales hay surcos radiales delimitando tentáculos pedales. Entre los lóbulos marginales se diferencian los

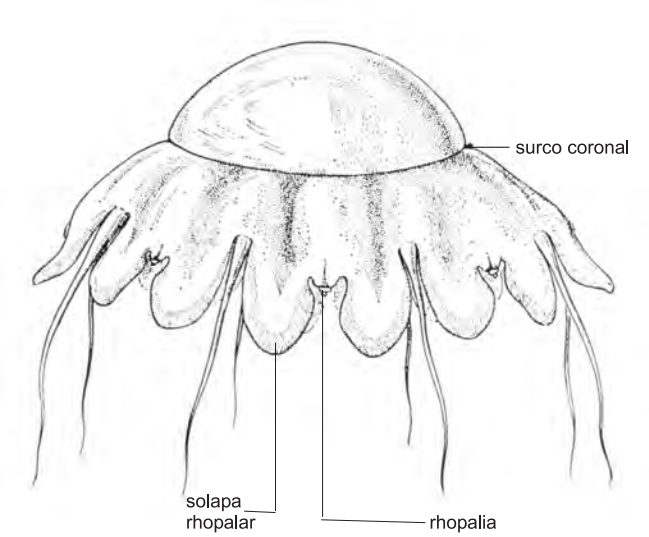


Figura 8. 17. Aspecto general de una medusa del orden Coronatae.

tentáculos y los rhopalia, de tal forma que, entre dos rhopalia se intercalan 1, 3, 5 o 7 tentáculos (Figura **8**. 17). El orificio bucal es cuadrado o en cruz rodeado de labios simples que abren en el extremo de un manubrio largo y cuadrangular. Cuatro sacos subumbrelares más o menos profundos dividen el espacio gástrico en un estómago central, un estómago coronal y dos cavidades, comunicadas por cuatro ostios gástricos. Hay 4 gónadas desarrolladas sobre los septos interradiales que también llevan los filamentos gástricos. Los pólipos son solitarios o ramificados, con una teca peridérmica en la base de fijación que protege al animal y abre en el extremo distal, donde aflora la porción cefálica con una boca central y corona de tentáculos. En el momento de la estrobilación una formación opercular obtura cierto tiempo la abertura, mientras que el pólipo puede retraerse en la teca. El número de efiras puede ser muy grande. Jurásico Tardío-Holoceno.

El pólipo *Byronia* consiste en un pequeño tubo de pared orgánica anular que se fija por una formación adhesiva. Este tubo se compone de dos zonas de material orgánico teniendo la interna un tenor variable en fosfato de calcio, por lo que se podría decir que éste es un escifopólipo apto para estrobilar. Otros taxa son *Octomedusa* que a diferencia de la anterior, es una pequeña medusa conocida por los centenares de especímenes hallados; *Epiphyallina distincta* y *Cannostomites*.

Orden Semaeostomeae

Umbrela sin surco coronal y el borde dividido en lóbulos que llevan los tentáculos marginales y los rhopalia. En ciertos géneros los tentáculos nacen sobre la pared subumbrelar; la

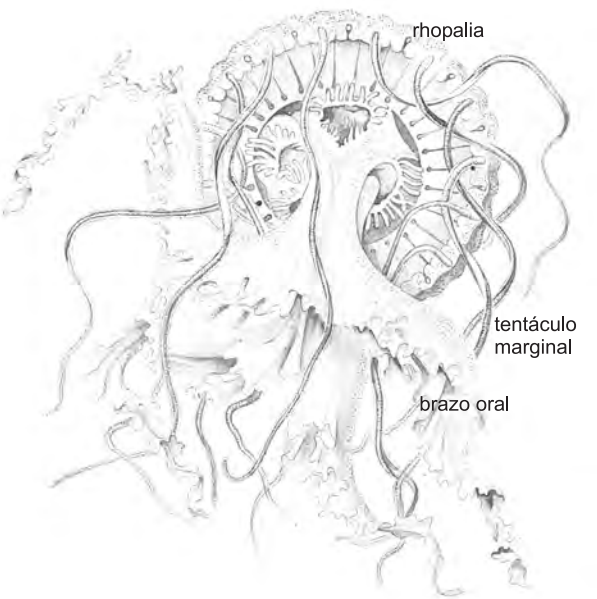


Figura 8. 18. Aspecto general de una medusa del orden Semaeostomeae.

boca es central y simple y los labios desarrollados en brazos orales. Las gónadas consisten en sacos plegados, visibles generalmente desde el exterior y están incluidas en la pared endodérmica de la subumbrela. La fase pólipo es fija, pero ausente en el género *Pelagia*. Jurásico Tardío-Holoceno (Figura **8**. 18).

Orden Rhizostomeae

Medusas desprovistas de tentáculos marginales, donde el manubrio comprende 4 labios divididos en 8 brazos orales. Boca abierta en

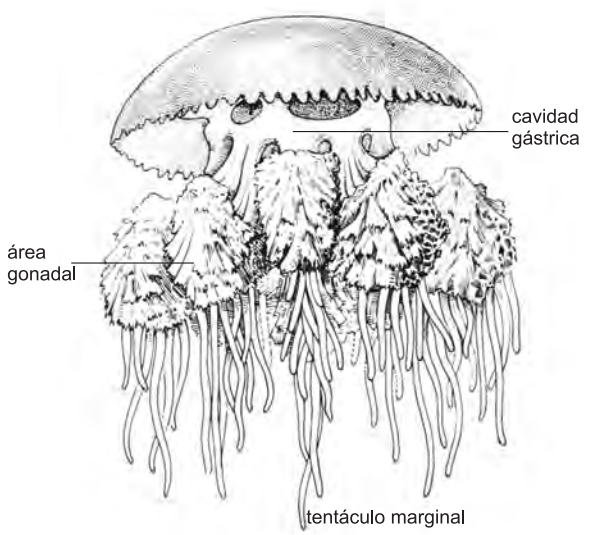


Figura 8. 19. Aspecto general de una medusa del orden Rhizostomeae.

los juveniles. Escifistoma conocido en parte y que se transforma en un estróbilo monodisco. Jurásico Tardío-Holoceno. Unico representante de este orden sería *Leptobrachites trigonobrachiatus*, descripto sobre la base de un ejemplar mal conservado del Jurásico Superior de Solnhofen (Figura **8**. 19).

CLASE CONULATA

Organismos principalmente tetrámeros de forma cónica a piramidal elongados o subcilíndricos, que tienen un peridermo quitinoso fosfatásico delgado el cual posee marcas longitudinales y transversales, pero puede ser liso; a veces poseen un disco de adhesión en el extremo aboral aguzado; el extremo oral puede estar protegido por pliegues interiores curvados de peridermo; margen oral con tentáculos al menos en algunas formas y probablemente en todas. Cámbrico Temprano-Triásico Tardío.

Los Conulata, largamente conocidos por sus fósiles, representan un grupo de invertebrados marinos claramente abundantes desde el Cámbrico al Triásico. Kiderlen (1937) y Knight (1937) fueron los primeros en considerarlos ancentros de los actuales Scyphozoa debido a su marcada simetría tetrámera. Dichos autores llegan a esta conclusión sin conocer al actual género *Stephanoscyphus*; éste representa el exclusivo escifopólipo con un tubo peridérmico firme que envuelve completamente al cuerpo blando, y ésta es una característica primitiva por la cual dicho pólipo puede estar ligado directamente con el extinguido grupo de los Conulata. Comparando los detalles de la morfología, particularmente de la estructura peridérmica de los Conulata por un lado, y de *Stephanoscyphus* por el otro, Werner (1966, 1967 y 1971) ha aportado una buena evidencia para la validez de aquella teoría y dicho género puede ser ahora considerado directamente derivado de los fósiles ancestros. El actual pólipo es visto como un fósil viviente que ha perdido ciertos *links* de algunas caraterísticas esenciales de los Conulata a través de cambios importantes que tuvieron lugar durante la evolución. La existencia de *Stephanoscyphus* confirma la teoría que los Conulata deben ser considerados realmente ancestros de Scyphozoa y más, ya que ahora se tiene mucho conocimiento para entender los hábitats de vida de aquel extinguido grupo (Figura **8**. 20).

Esta clase comprende 2 órdenes: Conchopeltida y Conulariida. Este último orden es tratado en detalle por Nora Sabattini en el Cuadro **8**. 2.

Orden Conchopeltida

Formas cónicas y bajas con una marcada simetría tetrámera, peridermo delgado y probablemente formado por sustancias quitinosas pero en cuya composición no se ha observado calcio fosfatásico; numerosos tentáculos a lo largo del margen oral; este último, al cerrarse puede perder algunas marcas donde se flexiona internamente. El ancho del cono es aproximadamente tres veces más grande que la altura. Ordovícico Medio (Trenton Falls, Nueva York).

En este contexto, la especie *Conchopeltis alternata* del Ordovícico Medio hallada en Trenton, Nueva York y Minnesota es el único registro fósil para el orden Conchopeltida (Figura **8**. 21).



Figura 8. 21. Vista general de *Conchopeltis alternata*.

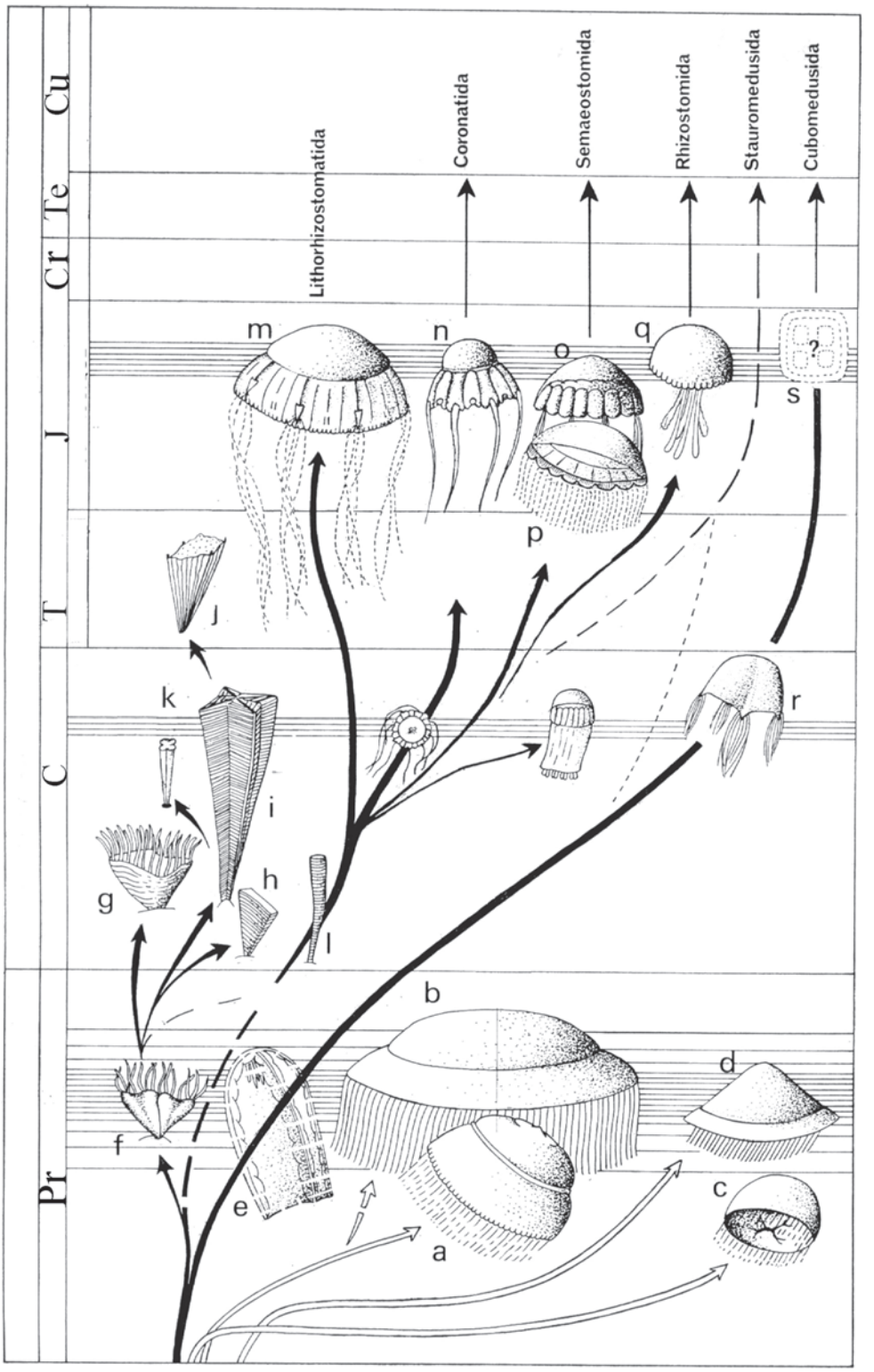


Figura 8. 20. Diagrama filogenético de las clases Cubozoa, Scyphomedusae y Conulata. a. *Brachina delicada*; b. *Ediacaria flindersi*; c. *Hallidaya brueri*; d. *Rugoconites enigmaticus*; e. *Kimberella quadrata*; f. *Conomedusites lobatus*; g. *Conchopeltis alternata*; h. *Conubariella robusta*; i. *Conulariina*; j. *Conulariopsis*; k. *Circonularia eosilurica*; l. *Byronia annulata*; m. *Rhizostomites admirandus*; n *Epiphyallina distincta*; o. *Eullithota fasciculata*; p. *Semaeostomites zitteli*; q. *Leptobrachites trigonobrachius*; r. *Anthracomedusa tumbulli*; s. *Quadrimedusina quadrata* (modificado de Wade, 1994).

Cuadro 8. 2. Conulariida.

Conuláridos
Organismos de posición sistemática incierta

Nora **Sabattini**

INTRODUCCIÓN

Los conuláridos constituyen un grupo extinto (Cámbrico Temprano-Triásico Tardío) de invertebrados, descripto en la literatura desde hace aproximadamente 200 años, habiéndose registrado hasta el presente, más de 400 especies, subespecies y variedades, y aproximadamente 40 géneros. Se los halla exclusivamente en facies marinas, sugiriendo un modo de vida bentónico sésil. En general, se considera que para su preservación debieron darse condiciones tafonómicas muy especiales, en particular un rápido enterramiento y temprana diagénesis.

Estos organismos son conocidos casi exclusivamente por su exoesqueleto quitino-fosfático, cuyas peculiares características hasta ahora han impedido asignarlos con certeza a alguno de los phyla vivientes, si bien existe cierta tendencia, entre los especialistas, a considerarlos cnidarios. Así, Miller y Gurley (1896), introdujeron un orden Conulariida, mientras Moore y Harrington (1956), los ubicaron en la clase Scyphozoa, subclase Conulata. Años más tarde, Babcock y Feldmann (1986 a), al dar a conocer nuevos detalles morfológicos, propusieron incluirlos en el phylum Conulariida.

MORFOLOGÍA

Los conuláridos se caracterizan por su exoesqueleto de forma piramidal alargada (Figura **8**. 22 A), con paredes constituidas por un integumento probablemente flexible, integrado por numerosas capas de fosfato de calcio y proteína, denominado **peridermo**. Normalmente, la longitud de este esqueleto oscila de 2 cm a 20 cm, pero se conocen formas de hasta 40 cm. Las 4 **caras** que lo componen generalmente son planas y se hallan ornamentadas con **costillas** transversales, regularmente separadas por **interespacios** o espacios intercostales los cuales pueden ser lisos o con delicadas estrías longitudinales. Babcock y Feldmann (1986 a) interpretan a las costillas como varillas compuestas de fosfato de calcio, de sección subcircular, inmersas o embebidas en el peridermo y que actuarían como estructuras de soporte, alargadas, que cruzan las caras transversalmente.

Las costillas o varillas pueden portar nodos, tubérculos o espinas (Figura **8**. 22 B) proyectadas adaperturalmente y/o adapicalmente. Las caras disminuyen su amplitud hacia la zona apical donde terminan en un punto, el **ápice** (Figura **8**. 22 A), o bien se hallan truncadas y tienen su terminación cubierta por la **cara apical**, también llamada **diafragma** o *schott*, la cual es convexa y lisa (Figura **8**. 22 C). Las caras están recorridas longitudinalmente por la **línea media**, **facial** o **parietal**, evidenciada por la curvatura, interrupción o alternancia de las costillas, la presencia de un surco delicado o de una línea ligeramente elevada (Figura **8**. 22 D-G). Interiormente, en coincidencia con la línea facial, algunos conuláridos presentan 4 **septos** o **carenas** interradiales (Figura **8**. 22 H-J), los cuales pueden bifurcarse (Kiderlen, 1937; Bischoff, 1978). Jerre (1994) esquematiza las 3 primeras etapas en el desarrollo de dichas estructuras (Figura **8**. 22 H-J). Los distintos tipos de estructuras internas correspondientes a la línea media fueron clasificados por Van Iten (1992 a), destacando la similitud de algunas de ellas con los septos gástricos de los Scyphozoa (Figura **8**. 22 K). Según Babcock y Feldmann (1986 a) dichas estructuras internas, serían espesamientos que representarían una invaginación del peridermo, del lado interno del exoesqueleto, en la zona correspondiente a la línea media.

Las aristas determinadas por el encuentro entre dos caras, generalmente se hallan representadas por **surcos marginales** que constituirían una invaginación longitudinal del esqueleto (Figura **8**. 22 L), si bien en por lo menos dos géneros las aristas carecen de surcos. Interiormente, el surco puede presentar una carena (Van Iten, 1992 a).

No se observan líneas de crecimiento pero sí **constricciones** exoesqueletales (Figura **8**. 22 M), consistentes en suaves depresiones transversales, continuas a través de las 4 caras, en la misma posición relativa, que evidenciarían el incremento en el crecimiento. La **abertura** es subcuadrada y opuesta a la zona apical. Según Moore y Harrington (1956 b), la misma se cerraría por la prolongación, en forma subtriangular, de las caras (figura **8**. 22 N-O) pero para Babcock y Feldmann (1986 a), estos dobleces de las caras se deberían a un fenómeno tafonómico producido por el colapso del esqueleto después de la muerte del organismo.

Muy poco es lo que se conoce de las partes blandas. Según Kiderlen (1937), Knight (1937), Moore y Harrington (1956 a, b) y Werner (1966, 1967, 1969), los conuláridos habrían tenido tentáculos y Caster (1957) menciona un ejemplar de la Universidad de Cornell, con tentáculos marginales preservados. Sin embargo, Babcock y Feldmann (1986 a) dudan de la existencia de dichos tentáculos, pues la misma se hallaría sustentada en la presumida homología de conuláridos y cnidarios. En cambio, la observación de especímenes preservados tridimensionalmente, permitió a dichos autores, distinguir un simple tubo alargado extendido longitudinalmente en la cavidad central y una (Babcock y Feldmann, 1986 a) o dos (Babcock, 1991) estructuras globulares cerca de la abertura. Estos elementos podrían representar, según los mencionados autores, remanentes de sistemas orgánicos que se preservaron como restos de materia alimenticia parcialmente digerida y/o sedimento residual en el tracto intestinal cuando el organismo murió.

PALEOECOLOGÍA

Algunos autores han propuesto para los conuláridos, un hábito bentónico y ciertos hallazgos indicarían que estos organismos habrían pasado, al menos parte de sus vidas, fijos por su ápice al fondo del mar o a esqueletos de otros invertebrados. Así, se hallan formas fijas al sustrato por espinas o por un ápice abierto (Kozlowski, 1968); sujetas por una especie de tallo a esqueletos de Hyolitha, después de la muerte de estos (Babcock *et al*., 1987 a, b); y asociados a un esqueleto de *Sphenothallus* (Van Iten *et al*.,1996). Además, algunos conuláridos, como *Paraconularia chesterensis*, presentan una estructura tubular quitinoidea, flexible, de sección circular, fija cerca del ápice, interpretada como un tallo de fijación por Babcock y Feldmann (1986 a) (Figura **8**. 22 P). También otros conuláridos habrían vivido

Continua en la página 198

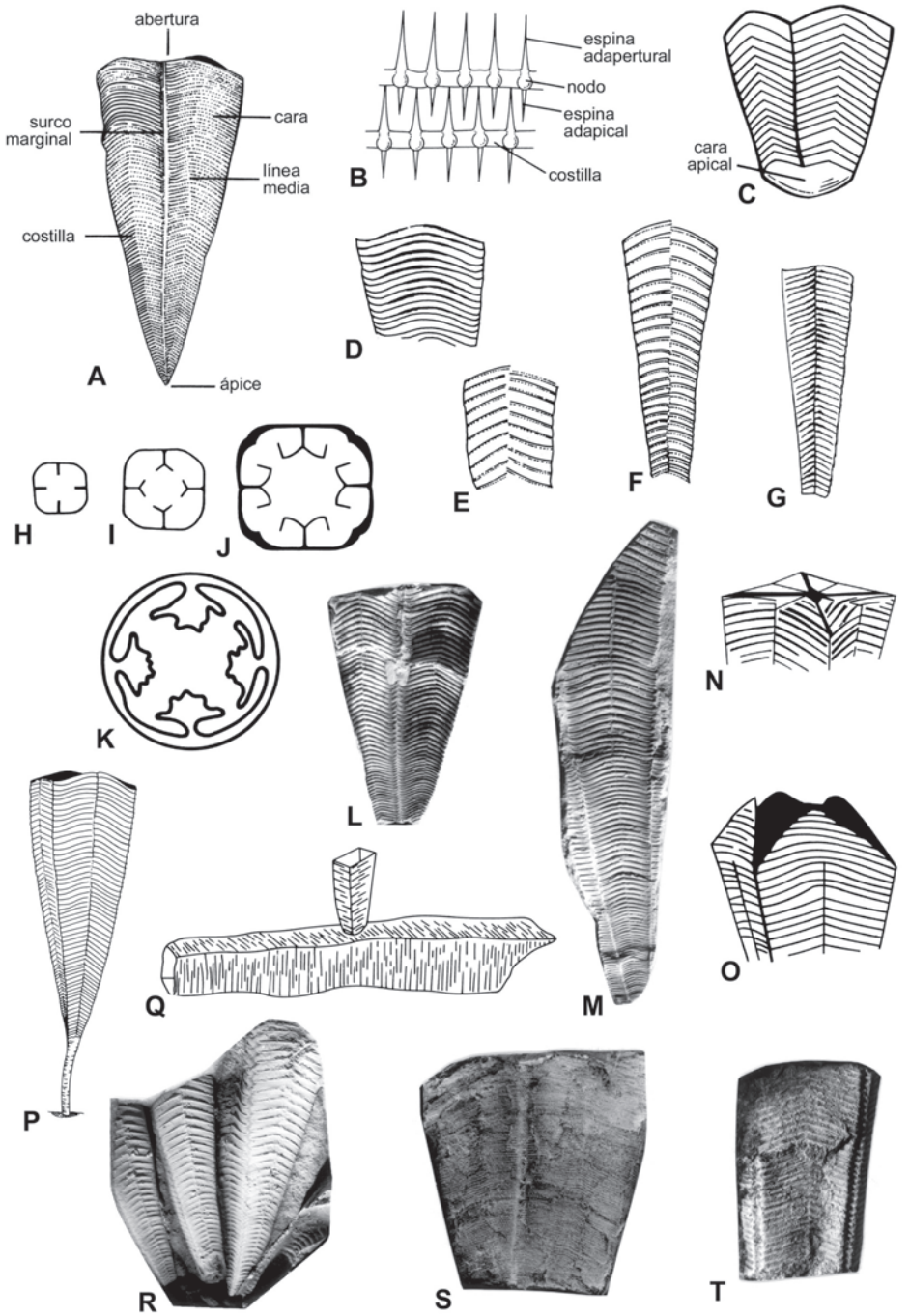


Figura 8. 22. A. morfología general del esqueleto de un conulárido; B. detalle de las costillas; C. vista de la cara apical o diafragma. D-G. diferentes tipos de línea media: D. representada por una deflexión de las costillas; E. interrupción y alternancia de las costillas; F. ligera elevación y alternancia; G. surco medio; H-J. etapas en el desarrollo de los septos; K. sección transversal de *Craterolophus tethys*; L. surco marginal en *Paraconularia* sp.; M. vista lateral de *Paraconularia acuminata*, mostrando constricciones; N-O. región apertural de un conulárido exponiendo las prolongaciones de las caras que podrían haber cerrado la abertura; P. prolongación apical a modo de tallo de fijación; Q. reconstrucción de un conulárido más pequeño fijo a otro de mayor tamaño; R. agrupamiento radial en *Paraconularia ugartei*; S. vista lateral de *Conularia quichua*; T. vista lateral de *Paraconularia anteloi* (B. de Babcock y Feldmann, 1986 a; D-G. modificado de Moore *et al*., 1952; H-J. de Jerre, 1994; K. modificado de Moore y Harrington, 1956; P. modificado de Babcock, 1991; Q. de Mc Kinney *et al*., 1995).

fijos o inmersos en el esqueleto de poríferos, en vida de los mismos (Finks, 1955, 1960; Van Iten, 1991 c).
Los epibiontes de conuláridos incluyen a braquiópodos, briozoos incrustantes y equinodermos edrioasteroideos. La fijación de epizoicos ha sido interpretada tanto producida en vida de los conuláridos (Finks, 1955; Moore y Harrington, 1956 a), como después de la muerte de los mismos (Babcock y Feldmann, 1986 a).
Harland y Pickerill (1987), al analizar un conulárido del Ordovícico de Québec, con epizoicos fijos a su peridermo concluyen, sobre la base de la inclinación en el sedimento de aguas profundas donde se halló enterrado el fósil, que lo más probable es que los conuláridos hayan sido organismos filtradores y miembros del bentos sésil.
Kiderlen (1937) y Moore y Harrington (1956 a) han ilustrado casos de individuos de mayor tamaño que tenían sujetos mediante discos basales, posiblemente quitino-fosfáticos, otros más pequeños y, también, se conocen conuláridos, presumiblemente de vida libre, al menos en algún momento de su existencia, con el ápice convexo, truncado mediante una pared apical o diafragma (Figura **8**. 22 C). Ello motivó que se pensara en la presencia, durante diferentes etapas del ciclo biológico, de individuos juveniles fijos y adultos libres. No obstante, Van Iten (1991 b) atribuye la presencia de diafragma (*schott*) en algunos conuláridos, a daños por las corrientes, por lo que dicho elemento representaría una cicatriz producida al ser seccionada la parte adapical. En el mismo sentido opinan Leme *et al.* (2003), ya que los estratos con los restos estudiados por ellos fueron depositados bajo condiciones de alta energía y por lo tanto, el *schott* presente correspondería a una cicatriz dejada por la reparación del daño causado por las corrientes.
Según Babcock y Feldmann (1986 a, b) la asociación de ciertos conuláridos con restos vegetales, tal vez algas, indicaría que los mismos pudieron haber vivido fijos o entrelazados con algas planctónicas y su hábito habría sido seudoplanctónico. Pero también, teniendo en cuenta la amplia distribución de algunas especies, es probable que se dispersaran mediante larvas planctónicas (Babcock *et al.*, 1987 b).
Poco se conoce acerca del tipo de reproducción de estos organismos. McKinney *et al.* (1995) hallaron un conulárido de mayor tamaño en conexión con otros más pequeños (Figura **8**. 22 Q), lo que podría sugerir la existencia de gemación, y además dieron a conocer secciones que mostrarían incremento asexual por escisión individual. Agrupaciones radiales de conuláridos fueron interpretadas por Van Iten y Cox (1992) como gemación clonal. Por otra parte, para Babcock y Feldmann (1986 a), dichas agrupaciones de numerosos individuos, usualmente de la misma especie, indicarían que los conuláridos habrían sido gregarios, al menos durante parte de su ciclo de vida. En Argentina agrupamientos de conuláridos fueron registrados en 3 especies (Sabattini y Hlebszevitsch, 2004) (Figura **8**. 22 R).

AFINIDADES SISTEMÁTICAS

Los conuláridos constituyen un grupo extinguido de organismos, de ubicación sistemática y afinidades filogenéticas discutidas durante más de 160 años. Al respecto, se han formulado dos hipótesis. La primera sustenta su afinidad con los representantes de la clase Scyphozoa (phylum Cnidaria), particularmente con los de la subclase Scyphomedusae (órdenes Stauromedusae y Coronatae). Sus sostenedores (Kiderlen, 1937; Moore y Harrington, 1956 a, b; Bischoff, 1978; Van Iten, 1991 a, b, 1992 a, b; Van Iten y Cox, 1992; Jerre, 1994; McKinney *et al.*, 1995) se basan en:
a. espesamientos internos de la línea media, considerados homólogos a las particiones del endodermo (septos gástricos) de los Scyphomedusae vivientes (Figura **8**. 22 K);
b. naturaleza ectodérmica del peridermo y los septos;
c. en relación con los Coronatidae el modo de crecimiento, la microestructura del esqueleto, la ornamentación externa y el método de reparación de daños en el peridermo;
d. agrupamientos monoespecíficos radiales que podrían representar gemaciones clonales (Figura **8**. 22 R);
e. agregados donde se observan individuos pequeños fijos a uno de mayor tamaño, lo cual también sugeriría gemación y la existencia de ejemplares en cuyas secciones se evidenciaría incremento asexual por escisión longitudinal.
f. modo de vida sésil.
Babcock y Feldmann (1986 a, b) y Babcock (1991) a su vez, opinan que los conuláridos representan un phylum de Bilateria aparte, monofilético, sin relación con ningún otro viviente. Además describen partes blandas que presumiblemente corresponderían a sistemas orgánicos. Los citados autores también afirman que serían dudosas las supuestas evidencias de espesamientos o engrosamientos a modo de «septos» internos y, por otra parte, explican los agrupamientos de conuláridos, como causados por el comportamiento gregario de los mismos, el que motivaría la fijación de dos o más larvas próximas unas a otras.

BIOESTRATIGRAFÍA

Registros indiscutibles de conuláridos existen desde el Cámbrico Inferior (Tommotiano) de China hasta el Triásico Superior (Rhetiano) de Alemania. Caster (1957) cita con ciertas reservas, un conulárido, en el Precámbrico Superior de Sud África, mientras que, en el Véndico Superior de la Plataforma Rusa, se halla una forma primitiva, *Vendiconularia triradiata* (Ivantsov y Fedonkin, 2002; van Iten *et al.*, 2005).
En la Argentina, el registro más antiguo de este grupo corresponde a *Teresconularia argentinensis* del Ordovícico Inferior (Tremadociano) de Salta (Leme e*t al.*, 2003). En el Silúrico existen varias menciones de especies del género *Conularia* en las provincias de Jujuy y Salta. En el Devónico se conocen Parac*onularia africana*, *C. quichua* (Figura **8**. 22 S) y *Mesoconularia aff. ulrichana.* En el Carbonífero Inferior de la cuenca Río Blanco (provincia de San Juan) se cita a *Paraconularia anteloi* (Sabattini *et al.* 2001) (Figura **8**. 22 T), y el Pérmico Inferior de la cuenca Tepuel-Genoa (provincia del Chubut) proporcionó *Paraconularia tepuelensis*, *P. acuminata* (Figura **8.** 22 M), *P. sueroi*, *P. pulcheria* (Mariñelarena, 1970) y *P. ugartei* (Cúneo y Sabattini, 1987) (Figura **8**. 22 R).
Otras especies de conuláridos se hallan en sedimentos paleozoicos sudamericanos, especialmente del Devónico Inferior de Bolivia, Brasil, Perú y Uruguay, tales como *Conularia africana* y *Mesoconularia ulrichana*.

SUBPHYLUM ANTHOZOARIA

Los caracteres diagnósticos pertenecen a la clase Anthozoa.

CLASE ANTHOZOA

Cnidarios representados exclusivamente por el estadio pólipo que corresponde a la fase adulta y sexuada. Los pólipos poseen una faringe ectodérmica o **actinofaringe** (= **estomodeo** o tubo faríngeo) que comunica la boca con la cavidad gástrica y a menudo, provista de uno o más canales denominados **sifonoglifos**. La cavidad gástrica está dividida radialmente por tabiques denominados **mesenterios** (= septos gástricos = sarcoseptos), que incluyen fascículos de fibras musculares y sobre sus bordes libres se diferencian los **filamentos septales** (= filamento mesenterial) (Figura **8**. 3). Los tentáculos se hallan ordenados en uno o varios ciclos y son septales periféricos y coronales; la mesoglea encierra elementos celulares; generalmente son dioicos y las gónadas de origen endodérmico se desarrollan en el seno de los mesenterios. Presentan simetría hexámera, octámera, birradial e inclusive radiobilateral; son marinos, coloniales o solitarios y generalmente fijos con o sin esqueleto.

SUBCLASE OCTOCORALLIA

Exclusivamente marinos, se presentan bajo la forma de pólipos aislados, y en la gran mayoría como colonias generalmente sedentarias, donde los individuos se comunican entre sí por canales endodérmicos conocidos como **solenia.** Los pólipos coloniales nacen en forma diferente según los órdenes: ya sea de estolones o de membranas basilares (Stolonifera), de paredes laterales de pólipos primordiales (Telestacea), de una masa viva más o menos importante como el cenénquima (Alcyonacea, Helioporacea, Gorgonacea) o de un pólipo inicial (Pennatulacea). Los pólipos son visibles por la porción superior más o menos retráctil denominada **anthocodio**; tienen simetría octámera bilateral y el disco oral está rodeado de 8 tentáculos pinnados mientras que la cavidad gastrovascular, espaciosa, se halla dividida en 8 cámaras radiales por 8 tabiques longitudinales completos, delgados y no calcáreos. Faringe lateralmente aplanada, de origen ectodérmico, transporta la ingestión de alimento y posee un sifonoglifo **(sulcus**) originando una ligera corriente inhalante en la cavidad gástrica. Ocho mesenterios diferentes unos de otros bordean los 8 septos: 2 mesenterios sulcales alargados, ectodérmicos, de función respiratoria; 4 filamentos laterales y 2 filamentos asulcales cortos, endodérmicos, de función digestiva. Los septos musculares poseen sobre la cara asulcal una débil musculatura transversal endodérmica. Las gónadas, desarrolladas en el endodermo de los 6 septos sulcales y de posición lateral bajo la forma de masas esféricas o racimosas, penden libremente en las cavidades gastrovasculares. Colonias dioicas o monoicas; **protandria y protogina** existen en las colonias hermafroditas. Larva tipo plánula. Las colonias son frecuentemente coloridas y la pigmentación está localizada en las espículas y a veces, también en el tejido epitelial.

Los octocorales viven en todos los océanos, pero son raros en los mares poco salados y particularmente abundantes en las aguas cálidas intermareales. El centro de dispersión indiscutiblemente está situado en el dominio Indo-Pacífico y la mayoría de las especies en las zonas litorales. Hay representantes vivos en las zonas abisales a escasa profundidad y raros son en las aguas que superan los 3000 m. Participan en la formación de arrecifes.

Orden Stolonifera

Pólipos que se originan simplemente a partir de un estolón estrecho y rastrero, sin brotamiento (*cf.* Alcyonacea); estolón a veces expandido formando una membrana incrustante. Colonias que constituyen redes incrustantes

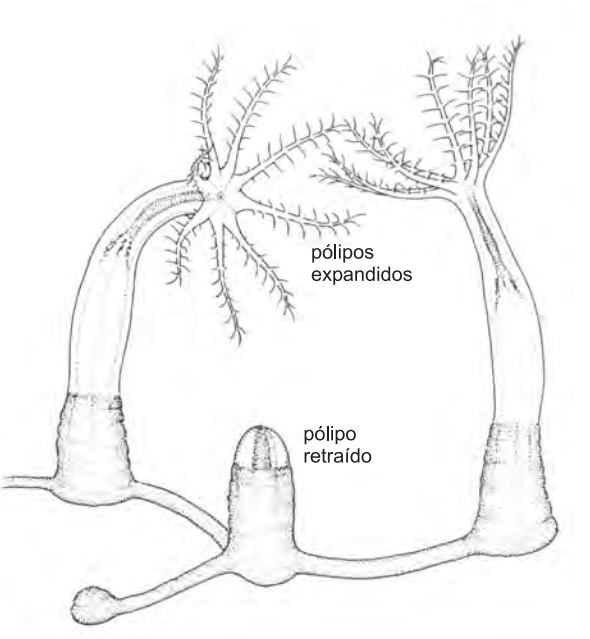


Figura 8. 23. Aspecto parcial de una colonia del orden Stolonifera.

por ramificación y anastomosis, ocasionalmente se hacen coalescentes originando láminas membranosas. Estolón y anthosteles cubiertos a menudo por un peridermo córneo y delgado. Escleritos presentes o ausentes; cuando existen tienen forma de varilla delgada o espinosa. Cretácico-Holoceno (Figura **8**. 23).

Orden Alcyonacea

Colonias formando láminas incrustantes o masas blandas erectas que a menudo se ramifican. Anthosteles incluidos en un cenénquima más o menos extensivo que contiene numerosos escleritos. Pólipos primarios largos que se extienden de la base al ápice de la colonia, y brotes de pólipos secundarios a partir de los pólipos primarios o que se originan independientemente desde la solenia. Jurásico-Holoceno (Figura **8**. 24).

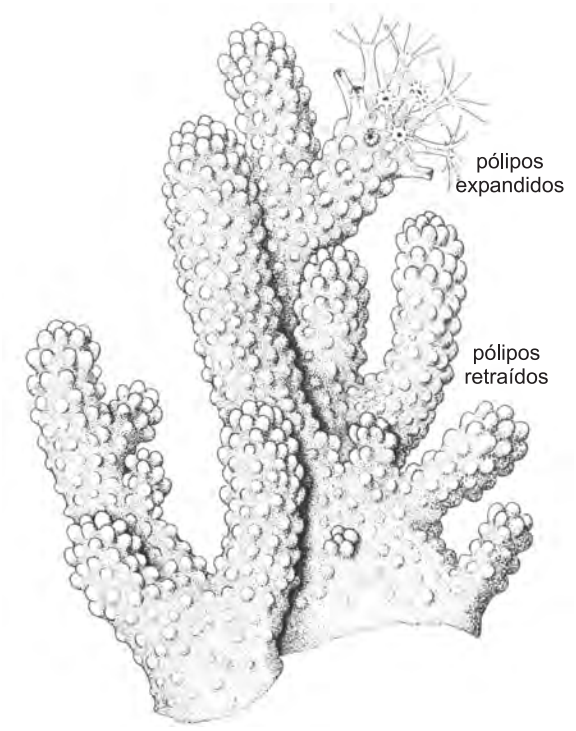


Figura 8. 24. Aspecto general de una colonia de tamaño moderado, del orden Alcyonacea.

Orden Helioporacea

Octocorales con un esqueleto calcáreo rígido compuesto de cristales hexagonales de aragonita, totalmente desprovistos de espículas soldadas. Colonias con pólipos monomórficos enteramente retráctiles, en la masa calcárea compacta o unidos entre ellos por rígidos estolones. Cretácico-Holoceno (Figura **8**. 25).

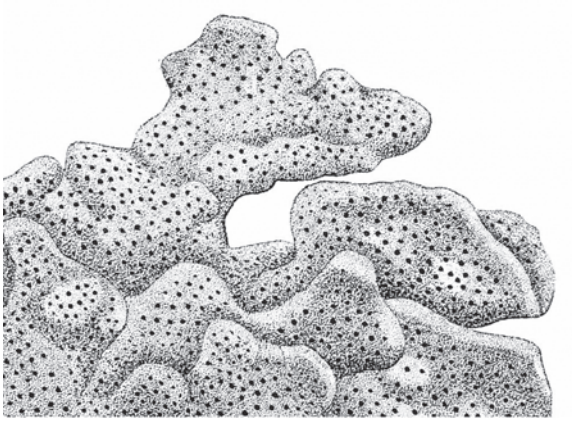


Figura 8. 25. Aspecto general de una colonia del orden Helioporacea.

Orden Gastraxonacea

Octocorales con colonia no ramificada o raramente ramosa. Pólipo axial largo y zooides laterales cortos, ausencia de un eje córneo o calcáreo o de médula central espiculada. Sin estolón colonial. Cretácico-Holoceno.

Orden Gorgonacea

Octocorales con cavidades gástricas uniformemente cortas; colonias arborescentes, raramente lobuladas o incrustantes, que poseen un eje más o menos marcado, formado por una masa central cilíndrica córnea, calcárea, córnea calcárea, o por una zona medular de espículas calcáreas más o menos soldadas por una sustancia córnea o calcárea. ?Cretácico, Terciario-Holoceno. Incluyen formas muy populares y con valor económico, como el coral rojo (*Corallum rubrum*) y el abanico de mar (*Gorgonia*) (Figura **8**. 26).

Orden Pennatulacea

Octocorales no adheridos a la superficie del sustrato; la colonia tiene un eje sobre el cual se sostiene, y que está enterrado en el fango o arena. Cada colonia consiste de un pólipo axial que se divide en: 1) un pedúnculo proximal o eje que no posee pólipos secundarios y funciona como órgano enterrador; 2) un raquis distal del cual se originan numerosos brotes de pólipos secundarios; el pólipo axial está formado por un eje calcáreo delgado no ramificado. Hay dos tipos principales de pólipos secundarios: los **sifonozooides** que pierden los tentáculos y los **autozooides** tentaculados; estos últimos a menudo se fusionan en racimos de hojas que se disponen en dos filas laterales y opuestas. La superficie ventral de las colonias es aquella donde se localizan los autozooides. Espículas presentes o ausentes. Cretácico-Holoceno.

Los Pennatulacea son un grupo altamente especializado y muy distintivo que se distribu-

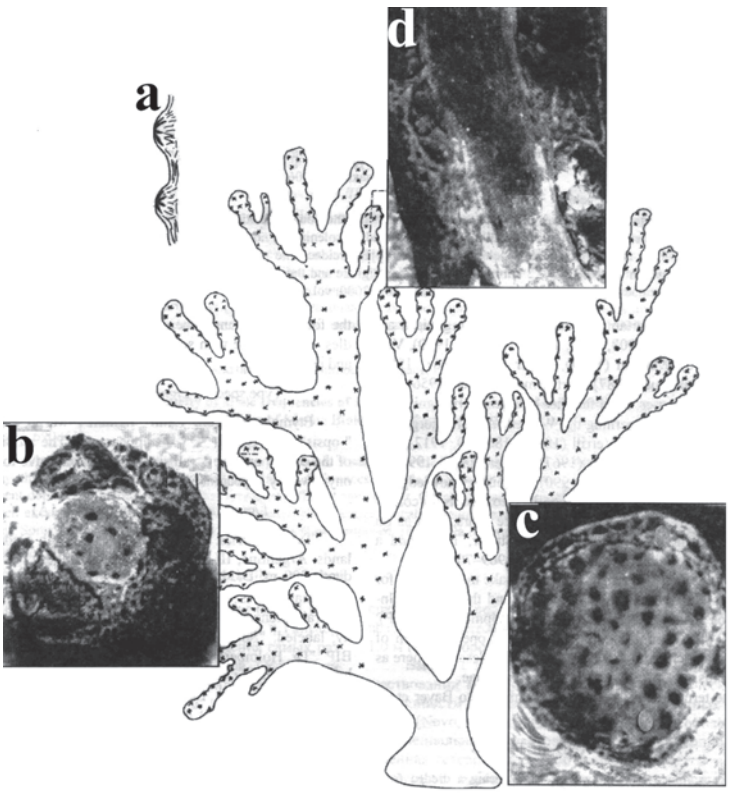


Figura 8. 26. Aspecto general y particular de una colonia del orden Gorgonacea: a. pólipos retraidos, b. sección transversal de una rama distal, c. sección transversal de la base de la colonia, d. sección longitudinal de una rama distal (modificado de Perez y Zamponi, 2000).

ye en los mares del mundo y en todas las profundidades (Hickson, 1909; Bayer, 1956; Williams, 1990; Zamponi y Perez, 1995); la mayor diversidad de taxa se halla en el Indo-Pacífico (Williams, 1997). Actualmente comprenden a las plumas de mar (*Pennatula).*

Se han mencionado aislados registros fósiles de pennatuláceos del Terciario, Cretácico y aun anteriores, como los géneros *Virgularia, Graphularia y Pteroides* del Silúrico (Bengtson, 1981), el género *Renilla* que, de acuerdo a Zamponi (2000) se remontaría al Cretácico, y otros taxa controversiales y problemáticos provenientes de la fauna de Ediacara (Bayer, 1956). *Graphularia beyrichi*, del Oligoceno Superior de Alemania, constituiría el primer registro de la presencia del eje de sostén de la colonia.

Una rica literatura, como la de Bergström (1991), Buss y Seilacher (1994), Conway Morris (1991), Retallack (1994) ha sido dedicada a describrir y establecer un estatus taxonómico para los fósiles precámbricos semejantes al tipo pennatuláceo de la fauna Ediacara. Dichos fósiles fueron definidos de formas variadas y, de los 32 géneros extinguidos de pennatuláceos, solo 6 (*Pennatula, Ptilosarcus, Gyrophyllum, Sarcoptilus, Crassophyllum y Pteroide*) tienen semejanzas con las formas ediacaranas.

Williams (1997), basado en evidencias paleontológicas y filogenéticas, estableció la hipótesis que los Pennatulacea de Ediacara, como el género *Thaumaptilon*, no serían pennatuláceos y correponderían a otras formas no relacionadas, pero con un linaje similar superficial, quizá extinguido al final del Cámbrico, y sin representación viviente. El mismo autor considera que, en la actualidad no hay evidencias para sostener que el orden Pennatulacea haya surgido antes del Mesozoico.

Los órdenes Pennatulacea y Gorgonacea parecieran tener un origen cercano, ya que entre los primeros, el género *Renilla* según Zamponi (2000) sería del final del Cretácico, mientras que para los segundos, los registros más antiguos se remontan al Terciario (Bayer, 1953). Dichos autores coinciden en que durante el período de comunicación interoceánica, la homogeneidad Atlántico-Pacífico permitió el desarrollo y evolución de ambos grupos.

Orden Trachypsammiacea

Octocorales con el cenénquima diferenciado en una zona medular y otra extramedular; la primera constituida por un laberinto de canales anastomosados y ramificados desde la cual surgen nuevos pólipos, la segunda formada de

láminas concéntricas, vesiculares que constituyen tubérculos exteriores y son atravesados por tabiques transversales. Pérmico de Italia y Timor.

SUBCLASE ZOANTHARIA (HEXACORALLIA)

Pólipos solitarios o coloniales. La cavidad interna del pólipo está dividida en mesenterios perfectos e imperfectos, en número de 6 o múltiplos de 6, excepcionalmente 8, los cuales constituyen los tabiques de la cavidad del cuerpo. Simetría radial que a veces puede estar alterada; se distinguen 7 órdenes en los mares actuales, de los cuales 3 tienen representación paleontológica.

Orden Antipatharia

Conocidos como corales negros, son coloniales sólidamente fijos a los sustratos duros; pólipos con simetría bilateral y de pequeña talla, aunque sus colonias pueden alcanzar 6 m de altura; esqueleto axial córneo que en sección transversal es circular y presenta una serie de lamelas concéntricas. Seis tentáculos y 6 mesenterios en la mayoría de las formas. Mesenterios perfectos y los músculos retractores nunca están muy desarrollados; esfínter ausente; dioicos. Mioceno-Holoceno (Figura **8**. 27).

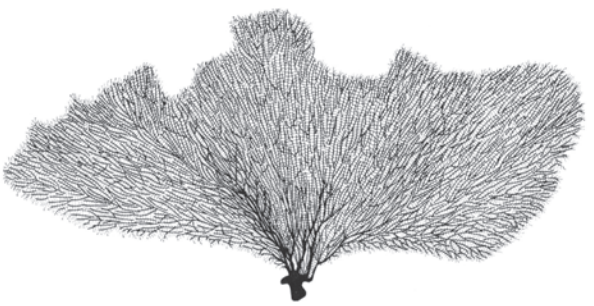


Figura 8. 27. Aspecto general de una colonia del orden Antipatharia.

Orden Actiniaria

Anthozoa con el extremo proximal redondeado (**physa)** o en forma de disco basal chato, con o sin músculos basilares. Columna lisa o provista de **verrugas**, **tenaculli**, **vesículas**, **esférulas marginales** o seudoesférulas u otras especializaciones de variable estructura, a menudo divisibles en diferentes regiones, en algunas ocasiones con **espirocistos** y baterías de cnidocistos y raramente con músculos ectodérmicos. Márgen indistinto o distinto que puede estar separado de los tentáculos por una fosa más o menos desarrollada; tentáculos retráctiles o no, generalmente dispuestos hexaméricamente en ciclos alternados pero a veces en series radiales. **Esfínter** presente o ausente, endodérmico o mesogleal; disco oral generalmente circular, que también puede ser lobulado con apariencia diversa. Actinofaringe (estomodeo) más corta o más larga con dos sifonoglifos, pero pueden variar de uno a varios; sifonoglifos conectados con los mesenterios directivos, en forma excepcional un solo sifonoglifo a veces separado de la actinofaringe. Pares de mesenterios dispuestos en ciclos, generalmente 6+6+12; músculos retractores de los mesenterios de variable apariencia; músculos parietobasilares más o menos fuertes; músculos basilares presentes o ausentes. Como regla hay tractos ciliados en los filamentos mesenteriales; acontia presente o ausente. Gónadas situadas al mismo nivel que los filamentos y su distribución es variable, ocasionalmente solo están presentes en los mesenterios del último ciclo. Cnidocistos presentes con distintas variedades (Figura **8**. 3).



Figura 8. 28. Aspecto general de un pólipo del orden Actiniaria.

Los Actiniaria incluyen a las llamadas anémonas de mar (Figura **8**. 28), debido a su aspecto de flor. Habitan preferentemente las grietas existentes en las costas rocosas y algunas especies que forman parte de arrecifes pueden alcanzar hasta 1 m de diámetro. Cámbrico-Holoceno.

Los primeros registros fósiles atribuidos a este orden son los géneros *Mackenzia* de la Formación Stephen del Cámbrico Medio en Canadá (Burgess Shale), *Palaeactis* del Ordovícico en

Francia y *Palaeactinia* también del Ordovícico de Estados Unidos de América; posteriores a estos taxa, son los icnofósiles correspondientes a anémonas cavadoras cuyas icnitas han sido localizadas en diversas formaciones geológicas de Argentina. Entre los hallazgos realizados se pueden citar aquellos que Lech (1986) encontró en la Formación Leoncito (Departamento de Calingasta, San Juan) y Lech y Buatois (1990) en la Formación Agua del Jagüel (Mendoza) y Formación Santa Elena (Uspallata, Mendoza). En la Formación Leoncito, la especie *Palaeoanemone marcuse* (Figura **8**. 29) se localiza en la cuenca carbonífero-pérmica del valle Calingasta-Uspallata (Amos y Rolleri, 1965) en lo que Keidel y Harrigton (1938) definen como nivel 18 del perfil estratigráfico, y cuyo registro pertenece al Namuriano temprano (Carbonífero Inferior) (Lech, 1986), Zona de *Levipustula* (Amos y Rolleri, 1965) y Namuriano-Westfaliano (González, 1981). Se caracteriza por poseer un cuerpo cilíndrico con 14 pliegues longitudinales irregulares y otros pequeños transversales compactos; presenta semejanza al género *Mackenzia* con la diferenica que éste último posee entre 8 y 10 pliegues que recorren toda la longitud del cuerpo.

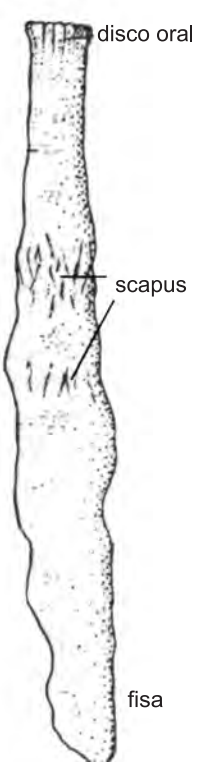


Figura 8. 29. Aspecto general de la anémona cavadora *Palaeoanemona marcuse* (modificado de Lech, 1986).

En otras dos formaciones fueron halladas las especies *Bergaueria hemispherica*, *Conostichus ornatus* y *Rosselia socialis*. La primera de amplia distribución en el Cámbrico-Ordovícico, aunque el hallazgo de Lech y Buatois (1990) constituye el primer registro para el Pérmico; el icnogénero *Bergaueria* había sido ya citado para el Cámbrico Superior por Aceñolaza (1978) y por Aceñolaza y Fernández (1978) para el Ordovícico Inferior. El icnogénero *Conostichus* se encuentra bien distribuido en el Carbonífero (Pennsylvaniano) de Estados Unidos de América y Libia, y en el Devónico de Bolivia y España (Branson, 1961; Massa *et. al.*, 1974; Barthel y Barth, 1972 y García Ramos, 1976). En Argentina esta icnita es mencionada por Aceñolaza *et al*. (1982) en las sedimentitas cámbricas del Grupo Mesón; su rango estratigráfico va desde el Cámbrico al Cretácico Inferior. El tercer hallazgo corresponde a *Rosselia*, un icnogénero de depósitos marinos someros y que se halla escasamente representado en ambientes marinos profundos; la especie *R. sociales* ha sido citada para el Carbonífero de los Montes Ouachita (Chamberlain, 1971), en el Pérmico del este de Australia (Mc Carthy, 1979) y en el Cretácico Superior de Utah (Howard y Frey, 1984); su rango estratigráfico se extiende del Cámbrico Temprano hasta el Eoceno Tardío.

Orden Scleractinia (Madreporaria)

Este orden reafirma el concepto de organismos marinos fijos, raramente libres; solitarios o coloniales, constituidos por pólipos de anatomía semejante a los Actiniaria, pero que secretan un esqueleto calcáreo externo (aragonítico), el **polipito** o **coralito**. Los escleractínidos son actiniarios con polipito. La organización general comprende dos partes: 1) la parte viva y contráctil formada de un solo pólipo si el animal es solitario o de muchos pólipos si es colonial; 2) el polipito o esqueleto calcáreo formado de uno o varios polipitos. El polipito comprende una parte inferior - **plato basal** - desde el que se eleva verticalmente otra cilíndrica o **muralla** (= teca); estos dos elementos limitan una cavidad - **lumen** (= **tecarium**) - dividida por tabiques calcáreos - **septos** o **tabiques** - que se prolongan al exterior de la muralla formando **costillas** longitudinales. Los septos constituyen elementos radiales en número de 6 o múltiplo de 6. La región axial del lumen se halla ocupada por una formación esquelética vertical o **columela** y en la parte superior una depresión - **cálice** o **cáliz** - sirve de alojamiento al pólipo**.** Poseen simetría bila-

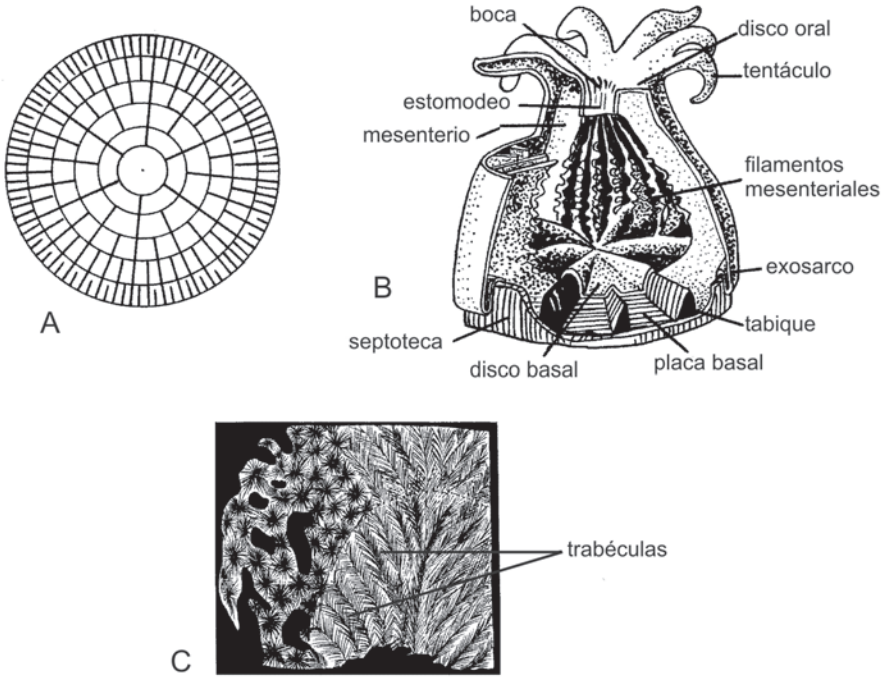


Figura 8. 30. Morfología de Scleractinia. A. inserción de los tabiques en diversos ciclos; B. esquema de un pólipo escleractínido; C. estructura septal de *Galaxea* mostrando los esclerodermitos. A la derecha el corte es longitudinal, mientras que a la izquierda es transversal (A. de Hill, 1935; B. de Moore *et al.*, 1952; C. de Ogilve, 1896).

teral y hexarradial y representan a los verdaderos corales y al orden más importante de los mares actuales. Triásico Medio-Holoceno (Figura **8**. 30).

La clasificación de los Scleractinia fósiles se basa principalmente en la formación de los ciclos de tabiques y las características de éstos. Los tabiques se originan a partir de la placa basal por las invaginaciones del ectodermo (Figura **8**. 30 B) y todos los septos que nacen al mismo tiempo integran un mismo **orden** y forman un **ciclo**. El crecimiento hacia arriba de los tabiques se efectúa en orden decreciente, desde la periferia hacia el centro, lo que da lugar a la formación del cáliz en la parte superior del polipito (Figura **8**. 31 D-E). Los tabiques del primer ciclo son los **protoseptos** y los restantes, **metaseptos**. Mientras los protoseptos son los tabiques que más se aproximan al centro del polipito, los metaseptos se van distanciando cada vez más del mismo a medida que pertenecen a ciclos más jóvenes (Figura **8**. 30 A).

La observación microscópica de un tabique muestra que éste se halla formado por fibras calcáreas que irradian desde un centro de calcificación constituyendo conjuntos de **esclerodermitos**; la disposición alineada y continua de varios de ellos, forma una **trabécula** (Figura **8**. 30 C). La reunión de trabéculas verticales, subparalelas y en un mismo plano, integra un septo o tabique. A veces, los esclerodermitos emergen sobre el plano septal formando **gránulos** que determinan una ornamentación bien visible sobre la cara del tabique.

Los primeros reprentantes del orden Scleractinia aparecen en el Triásico Medio, sin embargo el problema de su origen no está del todo resuelto; los autores actualmente sostienen dos hipótesis principales, a saber: 1) el orden Scleractinia deriva de anthozoos sin esqueleto que son sucesores probablemente de sus vecinos paleozoicos pero que no han dejado rastros de vestigios; 2) el orden Scleractinia es descendiente de un linaje mono o polifilético de anthozoos paleozoicos provistos de esqueleto que se hallarían próximos a los Tetracorallia. La mayoría de los autores coinciden en considerar a los Scleractinia cercanos a estos últimos.

En la era Mesozoica, la mayor parte de las familias que van a formar lo esencial de la fauna coralígena del Cretácico Tardío ya se hallan presentes en el Lias Superior del Jurásico Inferior, y ellas trazan su origen a partir de una primera etapa de diferenciación de los Scleractinia pospaleozoicos que se sitúan en el Triásico Medio-Superior (Ladiniano-Carniano) de Francia y Noriano inferior de Turquía, Pamir, Italia y Austria.

La distribución de este orden en el Mesozoico se puede dividir en cuatro grupos destacados:

a. Triásico: se conoce la fauna a partir del Triásico Medio y Superior de Austria, Tirol, Checoslovaquia, Polonia, Bulgaria, Sicilia, Grecia, Turquía, India, Italia, China, Japón, Timor, México, norte del Perú, Alaska, Oregon, California y Nevada, aunque probablemente no constituyan arrecifes verdaderos.

b. Jurásico Inferior (Lias): en ninguna región del globo se puede hablar de arrecifes verdaderos, excepto en el Lias Medio y Superior de Marruecos.

c. Jurásico Medio. Bajociano: los Scleractinia hermatípicos forman biomas en el seno de los mares epicontinentales poco profundos; los géneros son cosmopolitas pero las especies permiten ser distinguidas en 5 cuencas: anglo-parisina, Alsacia-Souabe-Jura, África del Norte, América del Norte y América del Sur; Bathoniano: los Scleractinia desaparecen de América del Norte y se asiste a una explosión de géneros y especies constructoras de arrecifes que permite distinguir 2 nuevas regiones: la europea y la indo-malgache; Calloviano: desaparecen los arrecifes de la cuenca anglo-parisina, no obstante el número de géneros aumenta y aparecen especies endémicas; Oxfordiano y Kimmeridgiano: la formación de arrecifes adquiere una extensión considerable, y se desarrollan a través de Europa, Groenlandia, Asia (incluyendo Japón y la isla Sakkaline), América del Norte, América del Sur, norte de África y Somalía. Esta distribución geográfica está dada por una abundancia de géneros y especies, de los cuales 150 géneros son citados para el Jurásico Superior, muchos de ellos cosmopolitas.

d. Cretácico. Hauteriviano: comienza una aparente reducción de la expansión de los arrecifes; Cenomaniano: desaparecen los corales de América del Norte por el arribo de nuevas corrientes provocadas por la apertura del mar en las costas del norte canadiense en dirección a la región ártica**;** Turoniano: repentinamente en la cuenca europea hay influencia de especies boreales; Coniaciano: hay recrudecimiento arrecifal que perdura hasta el Santoniano; Santoniano: se asiste a una exuberancia de géneros y especies; Campaniano: prosigue la extensión geográfica, pero el número de géneros constructores de arrecifes es más restringido que en la etapa precedente**;** Maastrichtiano y Daniano (Paleoceno): hay disminución en el número de géneros constructores y en consecuencia disminuye también el número de formaciones arrecifales.

Al final de la era Mesozoica y el comienzo del Terciario un gran número de Scleractinia se extinguen.

Los Scleractinia están bien representados en los depósitos mesozoicos y cenozoicos sudamericanos y corresponden a diferentes subórdenes, pudiéndose citar para el Mesozoico los géneros: *Astrocoenia* (suborden Astrocoeniina), *Isastrea* (suborden Fungiina), *Oppelismilia*, *Montlivaltia*, *Thecosmilia* (suborden Faviina); mientras que en el Cenozoico se registran: *Haimesastraea* (suborden Astrocoeniina), *Balanophyllia*, *Dendrophyllia* (suborden Dendrophylliina), *Oculina*, *Antillophyllia* (suborden Faviina), *Caryophyllia*, *Flabellum*, *Lithomyces* (suborden Caryophylliina) (Figura **8**. 31 A-F).

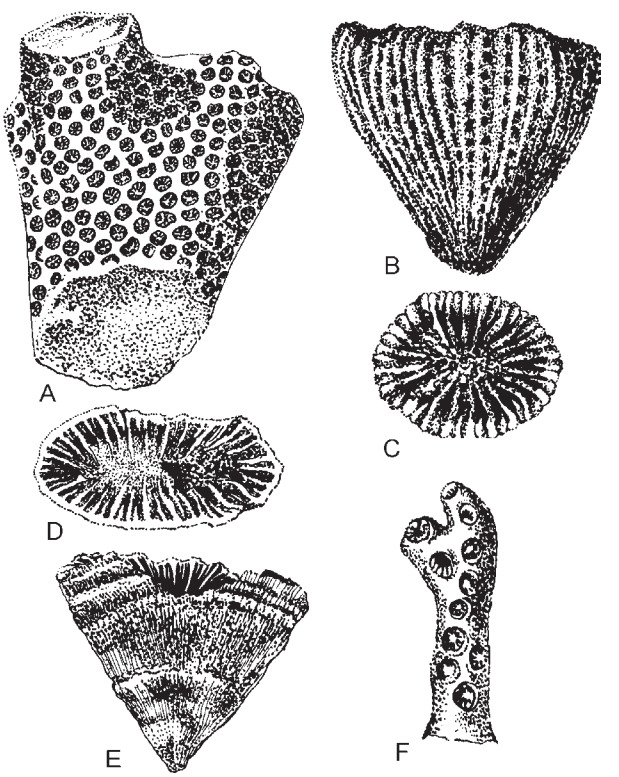


Figura 8. 31. Scleractinia fósiles de Argentina (A, D-F) y Antártida (B-C). A. *Columnastrea antiqua*, Neocomiano; B-C. *Bothrophoria ornata*, Cretácico Superior; D-E. *Flabellum* sp., Terciario; F. *Oculina remondi*, Terciario (A. de Weaver, 1931; B-C. de Felix, 1909; D-F. de Philippi, 1887).

SUBCLASE TETRACORALLIA (RUGOSA)

En contraste a la subclase Zoantharia, el modo de incrementarse los septos en esta subclase ha permanecido incierto a través de 200 años de investigación. El reconocimiento por Kunth (1870) que el incremento de los septos es en cuadrante fue una regla incuestionable por muchos años. La desviación a esa regla denominada «inserción de septos en sextantes» causó errónea interpretación o errónea orientación de los especímenes, a tal punto que Yü (1963) introduce un nuevo orden denominado Mesocorallia. Hoy la inserción de septos es indiscutiblemente reconocida en cuadrante y aceptada la Regla de Kunth.

Anthozoa solitarios o coloniales, provistos de un exoesqueleto calcáreo o polipito; simetría bilateral. El polipito en los individuos solitarios es cónico, trocoide, patelliforme, discoidal o cilíndrico, mientras que las formas coloniales están constituidas por brotaciones laterales periféricas o más raramente, axiales que pueden ser fasciculadas o masivas. El primer ciclo de septos se inicia con la aparición de un protosepto, coincidente con el plano de simetría bilateral, que inmediatamente se divide en dos fracciones desiguales: una mayor o **septo**

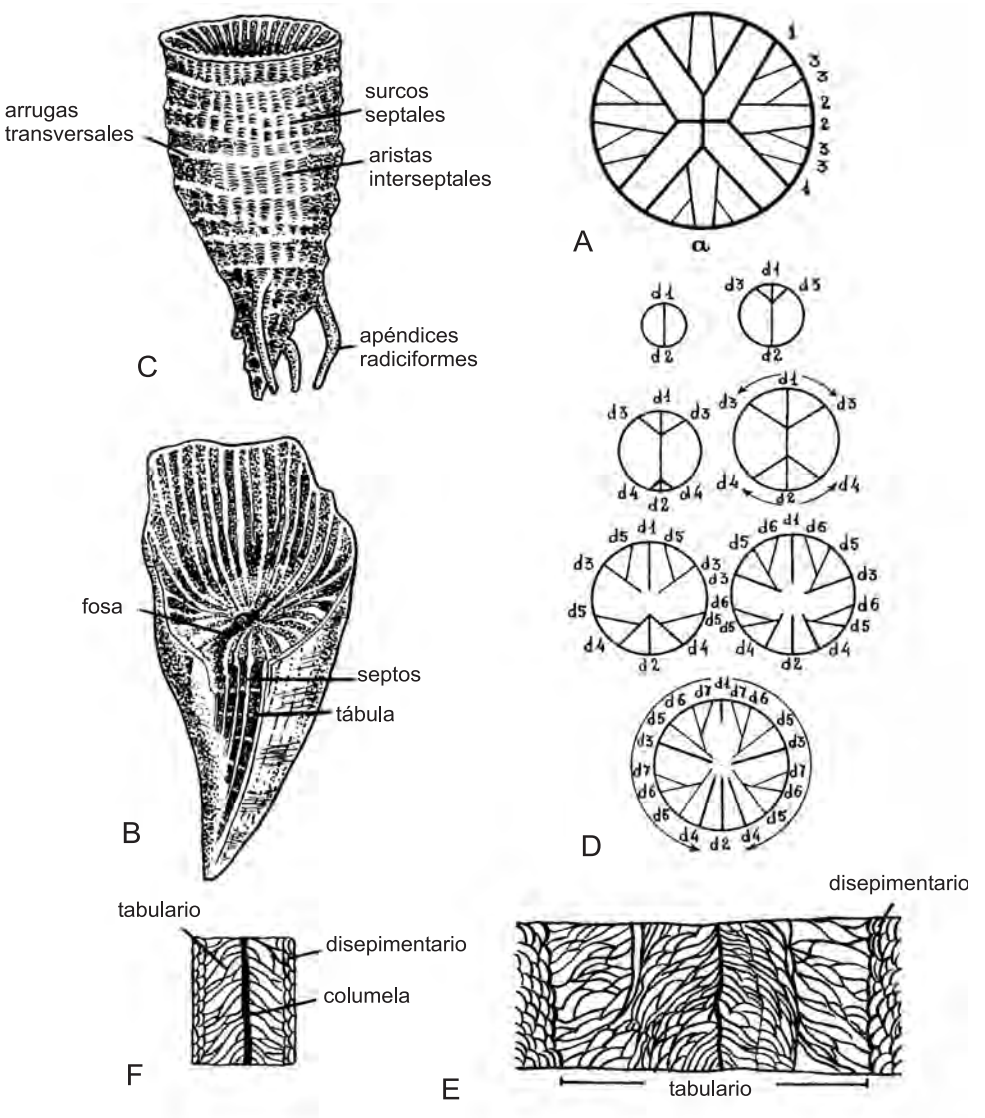


Figura 8. 32. Morfología de Heterocorallia (A) y Rugosa (B-F). A. ordenamiento septal en *Heterophyllia*; B. coral rugoso con septos y tábulas; C. caracteres epitecales de *Omphima subturbinata*; D. orden de aparición de los protoseptos (d_1, d_2, d_3) y metaseptos (d_4, d_5, d_6); E-F. secciones mostrando desarrollo de disepimentario y tabulario (A-B-C, E-F. de Hill, 1935; D. de Carruthers, 1906).

cardinal y otra menor o **contrasepto**. Seguidamente, a ambos lados del cardinal aparece un **septo alar** y a ambos lados del contrasepto, un **septo lateral**, que completa el ciclo de los protoseptos, quedando determinados tres pares de cuadrantes: **cardinal**, **antípoda** y **alar**. Los metaseptos se intercalan en forma pinnulada solo en los cuadrantes cardinales y antípoda y, entre ellos, aparecen **septos menores** (Figura **8**. 32 D).

La existencia de períodos de crecimiento o de actividad de secreción calcárea, alternando con otros de reposo, motivaba durante estos últimos, la formación de particiones transversales, horizontales, cóncavas o convexas, denominadas **tábulas** y desarrolladas en la parte central del polipito; el conjunto de las mismas se llama **tabulario**. Lateralmente, otras láminas pequeñas, curvadas - **disepimentos** - daban lugar a otra zona lateral o **disepimentario** (Figura **8**. 32 B-C, E-F). Ordovícico Medio-Pérmico Tardío.

Los Tetracorallia (Rugosa) incluyen a los órdenes Cystiphillida y Stauriida. Entre los primeros, se hallan *Calceola* y *Goniophyllum*, dos géneros solitarios, muy peculiares (Gudo, 2002), tanto por la inserción de sus mesenterios y septos, como por el hecho de ser operculados. *Calceola* (Devónico, Figura **8**. 33) tiene un opérculo semicircular, mientras que *Goniophyllum* (Silúrico, Figura **8**. 34) es de sección cuadrada y el opérculo se compone de 4 placas triangulares.

La primera gran diversificación de los tetracorales ocurrió en el Silúrico, cuando dominaron los Cystiphyllida, y en el Silúrico Medio y Tardío desarrollaron numerosos arrecifes en los que esta subclase participó junto con Stromatoporidae, Tabulata y algas; en el Devónico tuvo lugar una nueva etapa de desarrollo.

Los tetracorales son relativamente frecuentes en los terrenos devónicos-carboníferos de América del Sur, citándose especies de los géneros *Zaphrentis*, *Lonsdaleia* y *Stylastraea*, entre otros.

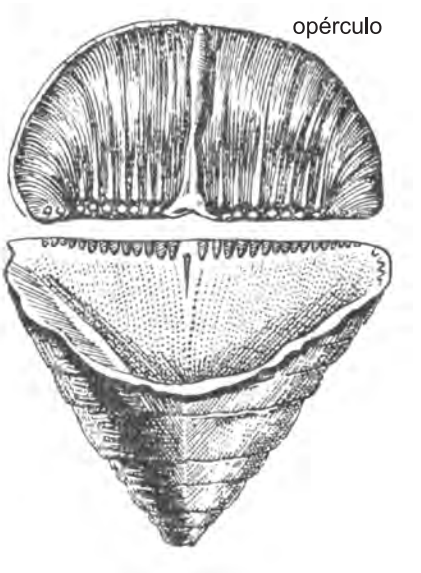


Figura 8. 33. Representación de *Calceola* mostrando el opérculo.

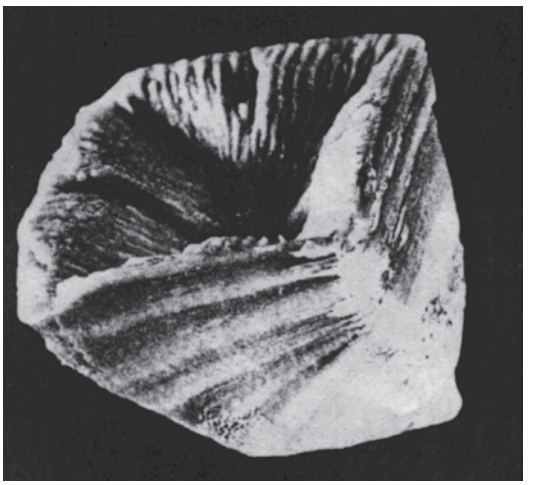


Figura 8. 34. Vista frontolateral del cáliz en *Goniophyllum piramidale.*

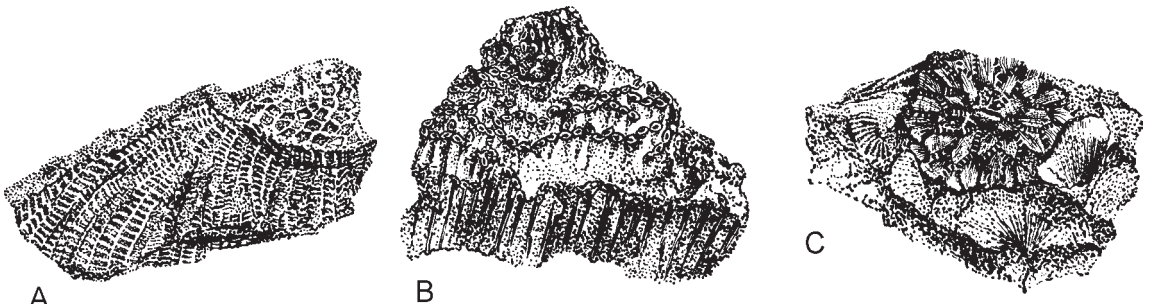


Figura 8. 35. Subclase Tabulata. A. *Favosites goldfussi*; B. *Halysites catenulani*; C. *Pleurodictyum problematicum* (molde interno de la colonia).

Orden Cystiphyllida

Pólipos solitarios, raramente coloniales; septos formados por gruesas trabéculas que pueden ser compactas y disociadas en el interior, o disociadas en espinas septales. Láminas completas y planas, o incompletas y curvas que forman una zona periférica o disepimentario vesicular. Ordovícico Medio-Devónico.

Orden Stauriida

Pólipos solitarios o coloniales con septos lamelares, en forma de fibra uniforme o trabecular con trabéculas no disociadas. Tabulario formado de láminas curvadas, puede estar ocupado por una estructura axial. Ordovícico-Pérmico Tardío.

SUBCLASE HETEROCORALLIA

Pólipos solitarios, de forma alargada y diámetro constante, sección poligonal, festoneada, más raramente redondeada. Láminas septales jamás libres. Cuatro septos primarios que se encuentran en el centro del polipito formando un ángulo aproximado de 90°, pero distalmente, cada uno de ellos se bifurca y, en el interior de las ramas bifurcadas aparecen nuevos tabiques secundarios (Figura **8**. 32 A). Devónico-Carbonífero.

Las formas más antiguas se encuentran en Polonia y tienen su desarrollo en el Carbonífero (Namuriano) de Europa, África y Asia. Se halla constituida por una sola familia con los géneros *Hexaphyllia*, *Heterophyllia* y *Oligophylloides*. Su simetría y el modo de acreción del esqueleto los acerca a la subclase Tetracorallia.

SUBCLASE TABULATA

Polipitos o exoesqueleto en colonias de individuos prismáticos o tubiformes rodeados o reunidos en un cenénquima. Septos en número de 12 constituidos por espinas o láminas continuas. Las paredes contiguas del polipito a veces están atravesadas por poros o túbulos, de contorno circular u ovalado, que sirven de comunicación entre los pólipos vecinos. Los tabiques no se proyectan exteriormente como en los Rugosa y forman un solo ciclo. Túbulos completos, incompletos o vesiculosos. Cámbrico-Pérmico.

Entre los géneros más difundidos de Tabulata se hallan: *Chaetetes* (Ordovícico-Pérmico), colonias macizas con polipitos sin tabiques ni poros, *Favosites* (Ordovícico Tardío-Devónico Medio) (Figura **8**. 35 A), con tabiques reducidos y poros, *Halysites* (Ordovícico-Silúrico) (Figura **8**. 35 B), en forma de empalizada y con polipitos tubiformes, sin tabiques y *Pleurodictyum* (Devónico) (Figura **8**. 35 C), colonia discoidal a veces formada alrededor de un tubo de verme, polipitos prismáticos con paredes gruesas y numerosos poros murales.

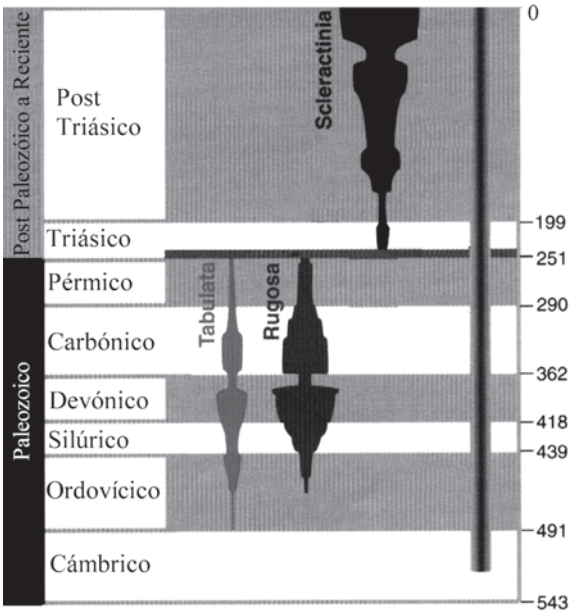


Figura 8. 36. Distribución de los corales y sus linajes a través del tiempo.

Considerando que Scleractinia (Madreporaria), Tetracorallia (Rugosa) y Tabulata, en el Paleozoico fueron los principales grupos con esqueleto calcáreo y constructores de arrecifes coralígenos, resulta interesante esquematizar (Figura **8**. 36) la distribución temporal de los mismos, así como su dominio y abundancia a través del tiempo geológico.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

La mayor parte de los cnidarios tienen antepasados marinos y han poblado la totalidad de dicho medio; algunas formas se encuentran en ambientes lacustres (ríos, lagos, lagunas). Estos últimos al superar las limitaciones que le impone un nuevo ambiente distinto al de su origen, y habiendo adaptado la osmorregulación a las nuevas condiciones, conquistaron los diversos cuerpos de aguas continentales proliferando en sus diversos hábitats. De esta manera, las formas pólipo conocidas como *Hydra*, *Calpasoma* y *Cordylophora* y algunas medusas como *Craspedacusta*, tuvieron éxito en esta nue-

va empresa hallándoselas en diversas comunidades como el plancton, perifiton y bafon; ocasionalmente pueden encontrarse en otras comunidades, dependiendo del ritmo fisiológico y la conducta migratoria de cada especie (Zamponi, 2001). Si bien es un grupo escasamente representado en el ambiente dulceacuícola, sus poblaciones son muy numerosas quizás debido al fenómeno de la brotación, ya que en ciertas regiones como por ejemplo el bentos del río Volga cerca de Kubychech, las hidras han sido halladas en una densidad poblacional de 8000 a 10000 individuos por metro cuadrado (Zamponi, 2001).

Los cnidarios son los organismos dominantes de los arrecifes coralinos; también forman parte del pleuston marino ya que proveen de alimento o sustrato a una variedad de invertebrados que viven en la interfase aire-agua. Como componentes del zooplancton son los principales depredadores, contabilizándose en un 30% el número de especies en relación con los otros componentes. En hábitats litorales y sublitorales, los pólipos son conocidos como animales sésiles con dos tipos diferentes de adaptaciones morfológicas, aquéllos que se adhieren a un sustrato firme y los que se entierran en el sedimento; algunos pueden representar formas de vida de transición, como las especies que habitan sobre moluscos y crustáceos constituyendo asociaciones de comensalismo. Todas esas formas permanecen sobre el sustrato que han logrado hallar durante el estadio larval y en el caso de las anémonas de mar (ordenes Corallimorpharia y Actiniaria), tienen la posibilidad de contraer violentamente el cuerpo reduciendo el tamaño y cubriendo las partes vulnerables, evitando ser dañadas por depredadores.

Los arrecifes coralinos pertenecen al piso infralitoral del dominio bentónico y se localizan entre los 30° N y 30° S a una temperatura media anual entre 23°-25°C, ya que las altas temperaturas facilitan la precipitación del CO_3Ca. Estos arrecifes ocupan unos 190000000 km^2, son estenohalinos, y dan lugar a una comunidad considerada para algunos como la más rica y variada con una biomasa elevada; la producción anual es equivalente a 12.5 veces la biomasa más alta del dominio bentónico.

En general, los arrecifes no llegan a profundidades mayores a 60 m y requieren aguas algo agitadas para evitar el depósito de partículas minerales. En las costas del litoral atlántico argentino no hay arrecifes, tal vez por la emergencia de aguas profundas de fondo y la falta de suficiente base rocosa.

Las formas medusas se localizan desde las regiones polares frías a los trópicos y desde las superficies soleadas a las oscuras profundidades y viven bajo diferentes condiciones. Las características físicas de la región y el hábitat influyen en la distribución de las especies y ellas pueden ser diferenciadas en los siguientes grupos ecológicos:

a. especies neríticas, que dependen de los hidroides adheridos al bentos de la costa continental.
b. especies de talud, que dependen de los hidroides que presumiblemente viven adheridos al bentos del talud continental.
c. especies oceánicas, las cuales no dependen de ningún hidroide y se subdividen en:
  c.1 especies epipelágicas
  c.2 especies batipelágicas

Los dos primeros grupos son denominados **medusas meropelágicas** (Anthomedusae, Leptomedusae y Limnomedusae), ya que las mismas pasan parte de su vida en el plancton. El segundo grupo, conocido como **medusas holopelágicas** (Trachymedusae y Narcomedusae), pasa la totalidad de su vida también en la comunidad planctónica.

Suele ocurrir que medusas meroplanctónicas tengan una distribución verdaderamente oceánica, entonces hay que considerar la posibilidad que los hidroides correspondientes, también vivan en el pelagical oceánico quizás adheridos a objetos flotantes de plástico que constituyen nuevos hábitats marinos utilizados por los hidroides tecados.

La gran mayoría de las Scyphomedusae se encuentran a poca distancia de la costa, sobretodo en estuarios o en sus vecindades; pero la etapa pólipo debido a sus pequeñas dimensiones escapa fácilmente a la investigación. Mianzan y Cornelius (1999) consideran que aproximadamente hay 200 especies de escifozoos exclusivamente marinas, siendo pelágicas y bentónicas. En este grupo deben reconocerse a las Stauromedusae que son pequeñas, bentónicas, las Coronatae que se distribuyen en aguas medianamente profundas, las Semaeostomeae abundantes en aguas costeras interiores y las Cubozoa que suelen hallarse en aguas intermedias.

Estos ejemplos ilustran la capacidad de los cnidarios para proliferar en un amplio rango de hábitats y sus éxitos no pueden ser atribuidos a un solo factor. Por un lado, han requerido considerable adaptación en términos de mecanismos de locomoción y flotación, y por el otro, el desarrollo de ciclos biológicos facilitado por los cambios estacionales, posibilita al organismo reunir las necesidades de una dispersión

de la especie y mantener una alta densidad poblacional en hábitats adecuados.

Los pólipos constituyen los elementos formadores y constructores de arrecifes; mientras que los primeros contribuyen a aumentar la diversidad del propio arrecife e incrementar la biomasa del mismo, estableciendo relaciones interespecíficas, los constructores, debido a la posesión de un esqueleto calcáreo fundan el arrecife y lo sostienen a través del tiempo. En consecuencia, es importante destacar cuáles eran las condiciones y modos de vida en que estas formaciones se desarrollaron.

Por analogía con los corales actuales, los Tetracorallia y los constructores de arrecifes vivientes podrían estar en simbiosis con Zooxanthellae o algas microscópias vecinas, hipótesis que actualmente está en controversia. La abundancia de formas solitarias adaptadas a fondos móviles, así como su vasta distribución geográfica, permiten adelantar que los Tetracorallia avanzaron con respecto a las exigencias ecológicas menos que sus equivalentes actuales. Los numerosos tipos de arrecifes que existieron desde el Silúrico al Pérmico, en la mayoría no son equivalentes en su morfología y asociaciones con los que se encuentran en la actualidad, como por ejemplo las construcciones arrecifales del Silúrico de Inglaterra y de Escandinavia formadas por los Tabulata, Stromatoporidae y Tetracorallia.

Los Tabulata han prosperado con gran variedad en sustratos sedimentarios y las formas masivas intervienen, a partír del Ordovícico, en la construcción de los arrecifes, considerando que las formas pequeñas o ramosas se hallaban en aguas más profundas y más frías. Un ejemplo interesante de poblamiento de fondos limosos es proporcionado por un yacimiento del Carbonífero de Portugal, donde los Tabulata se hallan representados por tres géneros que muestran adaptaciones según dónde se fijen. El género *Palaeactis* de pequeña talla, tiene la superficie inferior formada por trabéculas orientadas hacia la base, lo que es indicativo de la movilidad del grupo; en cambio los géneros *Sutherlandia* y *Cladochonus* viven fijos sobre crinoideos, siendo el primero un poco más esférico, mientras que el último se halla constituido por cálices en forma de trompeta.

A partir del Ordovícico Medio, los Tabulata comprenden géneros de morfología simple y Sokolov (1955) considera a la familia Lichenariidae como el tronco original de los Tabulata, aunque de aquella época también existen numerosas especies de constitución compleja, como los miembros de las familias Sarcinulidae, Lyoporidae o Calapoeciidae.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los cnidarios más antiguos son restos de perforaciones que empiezan a aparecer a finales del Precámbrico en rocas de edad inferior a los 700 m.a. Tanto las excavaciones largas y horizontales como las cortas y verticales pueden compararse en su tamaño, a las abiertas por muchos organismos marinos actuales. La capacidad de excavación implica que los animales habían desarrollado esqueletos hidrostáticos, es decir, espacios corporales llenos de fluidos de acción antimuscular, de suerte que el organismo pudiera hundirse en el lecho marino. Aunque algunos animales simples como las anémonas de mar, emplean el esqueleto hidrostático lleno de agua y excavan débilmente, las largas galerías horizontales sugieren la presencia de un animal más activo, probablemente dotado de un celoma que es la verdadera cavidad corporal. Los icnofósiles escasean hasta aproximadamente los 570 m.a, época en que cobran un notable incremento en número y tipos; son restos de cuerpos blandos que datan entre 650 y 545 m.a. y reciben el nombre de *fauna ediacaraense* en homenaje a la región australiana meridional de la misma denominación, por ser allí donde mejor está representada. Los phyla que pueden identificarse sin dudas con los modernos son las medusas y afines, las cuales se hallan en una etapa de construcción simple. Las primeras son medusoides posiblemente emparentadas a Scyphozoa mientras que los otros organismos radiales sugiere que Hydrozoa y corales duros también pueden haber existido. En el período Cámbrico hay icnitas atribuidas a anémonas enterradoras, corales Tabulata(?) posiblemente los primeros Tetracorallia y Conulata. Algunos grupos importantes, tales como hidroides y la mayoría de los Tetracorallia no son conocidos antes del Ordovícico.

Los arrecifes son uno de los ecosistemas más antiguos y diversos de la Tierra y, a partir de los estromatolitos precámbricos hasta la Gran Barrera Arrecifal de Australia, han captado la imaginación y la vida de los científicos. Su porosa litología también provee un reservorio para muchos de los depósitos mundiales de gas y petróleo. Sorprende lo poco que se conoce sobre la preservación de los mismos, como así también la cantidad de información que se ha perdido de los ecosistemas arrecifales actuales y extinguidos.

Los arrecifes se hallan constituidos fundamentalmente por corales y la mayoría de los géneros y especies se encuentran asociados a un particular tipo de roca, a pesar que también han sido encontrados en casi toda la

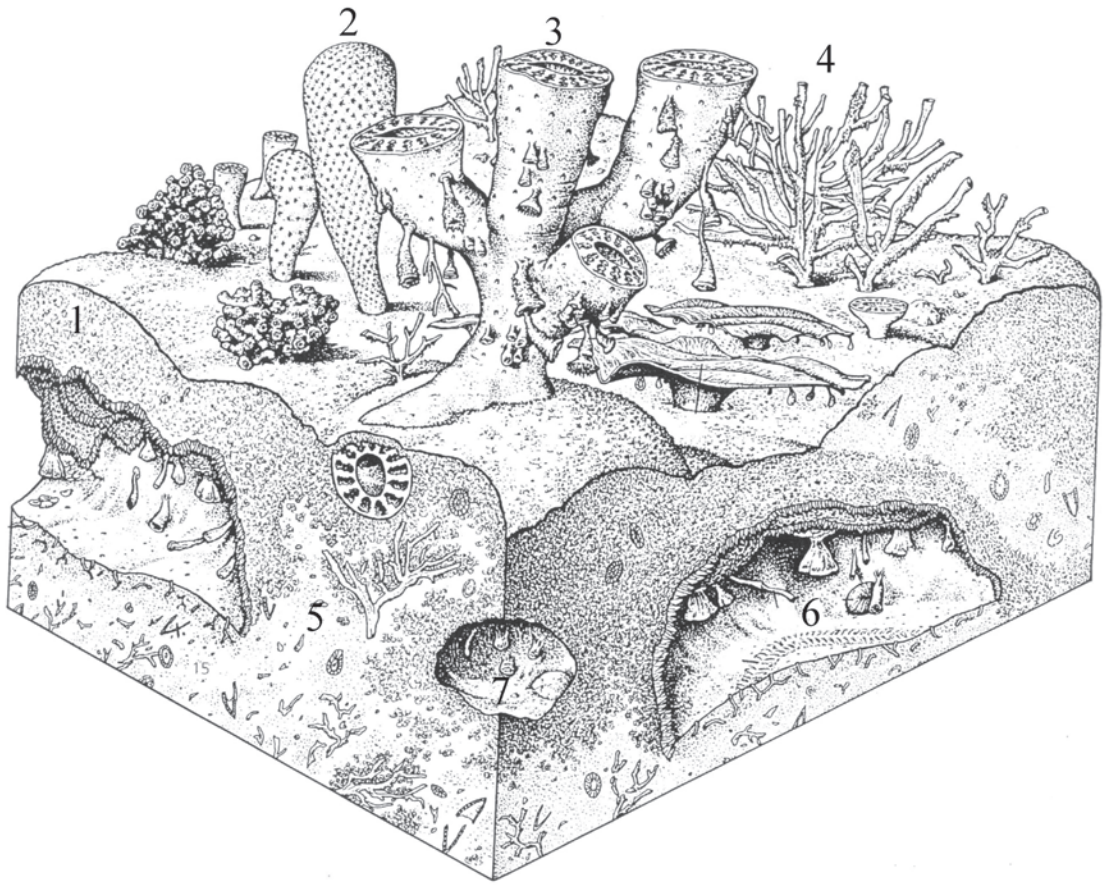


Figura 8. 37. Reconstrucción de una comunidad arrecifal del Cámbrico Inferior: 1. cemento y sedimento con restos de esqueletos; 2. esponjas arqueocíticas individuales; 3. esponjas arqueocíticas ramificadas; 4. formas coralígenas crípticas; 5. primeras formaciones de basamento; 6. pequeñas esponjas arqueocíticas individuales; 7. trazos de pequeñas galerías (modificado de Wood, 2001).

litología sedimentaria marina. Los corales pueden ser de plataforma y de profundidad; los primeros se hallan asociados con rocas carbonatadas mientras que los segundos con esquistos y/o pizarras. Los corales de plataforma constituyen asociaciones que incluyen especies de corales de alta complejidad estructural y la mayoría son coloniales, a menudo pueden ser divididos en asociaciones arrecifales y no arrecifales; mientras que los de profundidad son morfológicamente simples y pequeños.

Los primeros arrecifes formados por metazoos esqueletales aparecen expuestos en la base del piso Tommotiano del río Aldan (Siberia); estos constituyen un complejo ecológico representado por esponjas arqueozoicas ramificadas, una biota críptica de pequeños organismos arqueozoicos, cianobacterias calcificadas y una fauna asociada de diversos fósiles con exoesqueleto (Figura **8**. 37). Dicho complejo de esta manera integrado, y con la incorporación de nuevos grupos sésiles y organismos filtradores suspensívoros, se estabiliza globalmente a mediados del Cámbrico Temprano. La asociación así originada constituye uno de los más diversos y ecológicamente complejos ecosistemas arrecifales conocido a partir del Paleozoico.

La plataforma carbonatada de la Precordillera argentina del Ordovícico, conserva tipos arrecifales que registran la evolución orgánica y paleoecológica de la biota marina, como también los cambios globales y paleogeográficos que afectaron las condiciones oceanográficas y atmosféricas de los diferentes escenarios paleoambientales (Cañas y Carrera, 2003). El Ordovícico Temprano representa un período de reorganización de las comunidades arrecifales, en las cuales no hay metazoos dominantes como constructores de los arrecifes, pero desde el Ordovícico Medio se reconocen dos grupos (Stromatoporoidae y Bryozoa), en la formación de dichos arrecifes. Esta asociación se amplía cuando en la construcción arrecifal se incorporan aquellos organismos poseedores de un esqueleto duro como en el caso de los corales escleractiniarios que se convierten en dominantes.

Otro ejemplo de asociaciones es el grupo Helderberg (Devónico Inferior) de la cuenca Apalachina, donde pequeños agrupamientos de Rugosa y Tabulata constituyen áreas arrecifales extendidas entre 800 y 1200 km a lo largo de los Apalaches.

Así como las asociaciones de corales cubren grandes extensiones longitudinales, también se hallan aquellas que presentan diferentes rangos de profundidad, y por consiguiente tienen valor batimétrico. Un ejemplo de ello lo constituye la interpretación de facies procedentes del Cretácico Inferior (Albiano Superior) de Inglaterra, donde dos asociaciones de corales escleractínidos presentan la misma edad, por sus posiciones estratigráficas en relación a la zona de amonites, pero ambas difieren en la diversidad y composición genérica. Una de las asociaciones se distribuye en sedimentos marinos y es dominada por corales **hermatípicos**, mientras que la otra se halla en rocas fangosas constituida por corales **ahermatípicos**. Por analogía a los géneros actuales, la primera asociación representa a las formas que viven en aguas someras y costeras, mientras que los ahermatípicos corresponden a aguas profundas y sustratos fangosos.

Los corales son excelentes indicadores biogeográficos, debido a su bajo poder de dispersión mundial, lo que explica el carácter endémico de muchos taxa. Sin embargo, se han realizado pocos estudios biogeográficos relacionados con los sistemas geológicos. Como ejemplo, se puede citar el reconocimiento de paleoprovincias durante el Devónico, basado en las ricas asociaciones de Rugosa de esos tiempos, en los que el endemismo alcanza el 15%.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

La filogenia de los invertebrados inferiores fue problemática hasta la actualidad, debido a la escasa información proporcionada por los registros paleontológicos. En la mayoría de los casos, no existe otro medio de seguir los escalones de la evolución que por meticulosas investigaciones de la morfología y ciclos de vida de los actuales grupos, e inferir a partir de los estudios de sus homologías, las estructuras de sus ancestros. A menudo, sucede que los diferentes hechos pueden ser interpretados de formas distintas y en consecuencia, las teorías e hipótesis permiten establecer también diferentes esquemas evolutivos.

Los Cnidaria son un ejemplo de lo dicho, y como grupo más inferior de los Metazoa ha atraído el interés de los zoólogos, dando lugar a muchas teorías e hipótesis que detallan el papel de este phylum con respecto a la filogenia de los restantes invertebrados inferiores.

Los cnidarios, en su calidad de organismos celenterados, representan una de las principales líneas evolutivas del reino Animal y se originan de los primeros metazoos, en consecuencia han desarrollado estructuras notablemente características como la conformación «celenterada» y la condición «cnidaria». Grasshoff (1997) considera que todo se inicia a partir de contestar al interrogante ¿cómo comienza la evolución celenterada?, y esto depende de cómo fueron estructurados los primeros metazoos; según este autor, los primeros metazoos se habrían originado a partir de organismos eucariotas unicelulares.

El siguiente interrogante es ¿cuál fue la estructura del primer celenterado y cómo están los diferentes tipos estructurales relacionados entre sí? La respuesta a esta pregunta depende de la conformación de ese primer celenterado, y cómo en la evolución ciertas estructuras corporales ponen límites a subsecuentes transformaciones. En consecuencia, los organismos representan sujetos activos de evolución, no pasivos objetos de fuerzas externas (Weingarten, 1993).

Son numerosas las hipótesis propuestas sobre los fundamentos de la filogenia a partir de organismos unicelulares y, aunque ninguna aporta una decisiva respuesta, algunas pueden ser parcialmente satisfactoria. Entre este conjunto de hipótesis, la más actualizada es la denominada **Teoría de la Compartimentalización Celular** que explica la evolución de animales multicelulares como un proceso de diferenciación interna (Figura **8**. 38).

La evolución de los metazoos comenzó en aquellos eucariotas que han depositado polisacáridos y polipéptidos como sustancias de reserva en el interior del retículo endoplasmático. Dichos depósitos tienen propiedades fibrosas y gelatinosas, ya que la viscosidad corporal brinda soporte y estabilidad al cuerpo blando. Esta masa de gelatina y fibras en condiciones de expandirse gradualmente separa el citoplasma en muchas regiones, cada una de las cuales tiene un núcleo rodeado de citoplasma. Dado que el retículo endoplasmático es membranoso, las masas de citoplasma son rodeadas por membrana y así por definición, se constituyen las células. Finalmente, el cuerpo compartimentalizado en células y espacios intersticiales conteniendo sustancia gelatinosa y fibras (tejido conectivo) adquiere la construcción temporal típica de un metazoo (Figura **8**. 38 A). La presencia del tejido

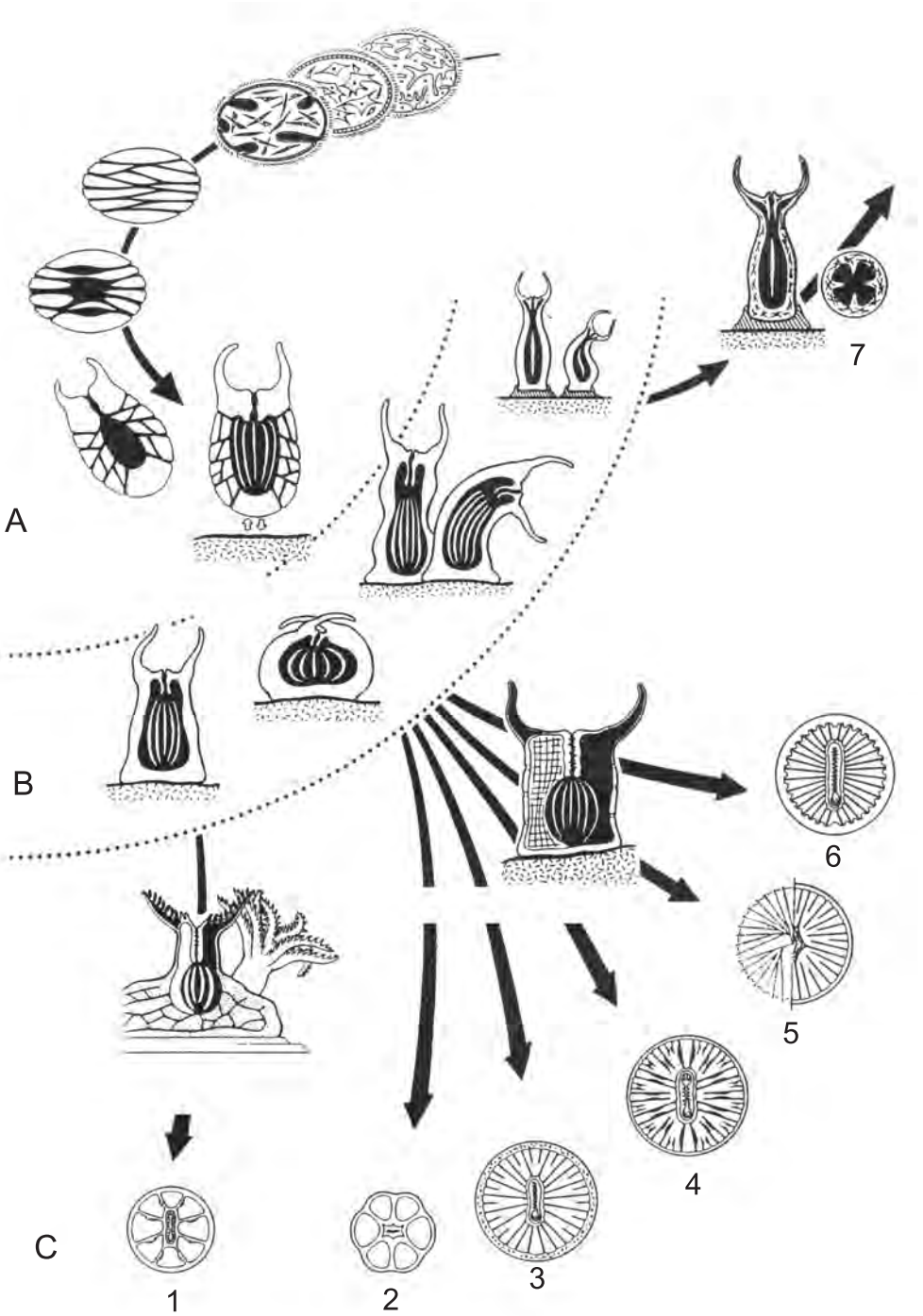


Figura 8. 38. Evolución de un pólipo Anthozoa y su radiación: A. etapa de construcción de las células y diferenciación de un metazoo; B. adquisición de diferentes formas corporales en los Cnidaria; C. radiación de los Cnidaria. 1. Octocorallia; 2. Antipatharia; 3. Zoantharia; 4. Actiniaria, Corallimorpharia, Scleractinia; 5. Rugosa; 6. Ceriantharia; 7. pólipo tetrarradial (según Grasshoff, 1997).

conectivo le permitió incrementar su tamaño y aumentar las posibilidades de nutrición, en relación a sus ancestros. Dicha estabilización, en conjunción con un sistema de fibras contráctiles (desarrollo de músculos) facilitó la adquisición de muchas formas corporales diferentes (Figura **8**. 38 B).

El desarrollo de canales y pliegues superficiales donde se habría realizado la captura, toma y digestión de los alimentos, marcó el comienzo de la conformación celenterada. Las partículas alimenticias, fagocitadas a través de las paredes de dichos canales y almacenándose en los sectores más dilatados de los mismos, bajo condiciones favorables, pudieron dar lugar a una diferenciación en células secretoras y otras encargadas de la fagocitosis y pinocitosis.

La condición cnidaria indudablemente estuvo relacionada con la presencia de cnidocistos y el desarrollo de los tentáculos.

El comienzo de la evolución de un cnidocisto se habría hallado en células tentaculares que pudieron haber secretado alguna sustancia adherente para ayudar en la captura de la presa, condición muy notable en los espirocistos y algún otro nematocisto.

A partir de la conformacióm celenterada se fue dando paso a la aparición de un pequeño pólipo tetrarradial, con 4 bolsillos gástricos (Figura **8**. 38 C, 7), que resultó clave para los futuros desarrollos evolutivos que conducirían a lo que colectivamente se denominaría Medusozoa. Temporariamente, estos pólipos pudieron adoptar un estado natatorio, aunque volviendo a fijarse y crecer en nuevos pólipos, hasta que lograda una extensión en su período natatorio, estuvieron en condiciones de desarrollar una medusa independiente. Esto fue complementado, en el pólipo, por un perfeccionamiento en el proceso de estrobilización, y en la medusa por la producción de pulsaciones natatorias, la aparición de gónadas y la posibilidad de que, por reproducción sexual, a partir del huevo fertilizado desarrolle nuevamente la forma pólipo, dando lugar al ciclo metagénico característico de los celenterados.

Los primeros celenterados en fijarse y adquirir la forma sésil fueron los octocorales (Figura **8**. 38 C, 1), cuya parte basal preserva una masa gelatinosa o cenénquima, que se extiende en el sustrato y origina a nuevos pólipos formadores de colonias. Solamente las paredes de estos contienen escleritos calcáreos que forman un verdadero esqueleto interno.

En la construcción tipo Actiniaria, observada en Corallimorpharia, Scleractinia y Tetracorallia la zona de crecimiento abarca a la casi totalidad del cuerpo cilíndrico. La sustancia calcárea cuando la hay como en los corales, se deposita en forma de septos radiales entre cada par de mesenterios si bien, los Tetracorallia, de acuerdo con su estructura esqueletaria, debieron tener mesenterios simples.

En el orden Antipatharia, no todos los pólipos tienen básicamente un crecimiento cilíndrico, por lo que algunos de ellos son de pequeña talla y están restringidos a 6 tentáculos y 6 mesenterios.

Simultáneamente a la hipótesis de la compartimentalización, existen otras posturas filogenéticas que si bien son discutidas y parcialmente aceptadas, merecen ser tenidas en cuenta porque también marcaron hitos en el conocimiento de la evolución de los celenterados. Básicamente hay dos opiniones contrastantes que tratan de explicar el origen metazoo: 1) **Teoría de la Gastraea** de Haeckel (1874) (= teoria colonial) y 2) **Teoría Sincicial** de Ihering (1877). La primera de ellas trata de explicar que los metazoos derivan de colonias flageladas con forma esférica similar a la hallada en los géneros *Volvox, Eudorina o Gonium*; de esta forma hipotética deriva por invaginación de un polo, una larva diploblástica en forma de saco o gastrea en la que la cavidad representa el intestino primitivo (arquenterón) y la abertura al exterior constituye la boca (blastoporo). La segunda teoría establece que los ancestros más probable de los metazoos serían los protistas ciliados multinucleados, que por celularización del citoplasma alrededor de cada núcleo originarían organismos pluriceluares. En este punto dicha teoría tiene contacto con la de la compartimentalización, aunque los más primitivos de los metazoos serían los platelmintos Turbelaria Acoela. El principal defensor de esta idea fue Hadzi (1944), quien sostiene que los organismos ciliados muestran una tendencia hacia la simetría bilateral, si bien el mismo autor imagina que en dicha celularización hay un desdoblamiento del ectodermo hacia la periferia y el endodermo en el interior, mientras que una cavidad digestiva se dispone en torno a una masa mesoblástica. Actualmente la teoría que hace derivar a los Cnidaria de los Turbelaria Acoela es desechada porque hay diferencias fundamentales en los sistemas nervioso, muscular y genital entre ambos grupos. Por ejemplo, los sistemas nervioso y muscular de los celenterados son esencialmente intraepiteliales, mientras que en los platelmintos son subepiteliales y organizados de diferente manera.

Jägersten (1955) corrige la teoría haeckeliana sosteniendo que el ancestro común de los

Metazoa es indiscutiblemente una larva gastrea, que originalmente presenta simetría bilateral constituyendo entonces, la denominada **Teoría Bilatero-Gastraea**. De acuerdo a este autor todos los metazoos derivan de una larva primaria pelágica (bilaterogastrea) y de un estado bentónico adulto; esta larva se fija y transforma en un organismo más o menos vermiforme que se apoya en el sustrato con la ayuda de flagelos y la función fagocitaria estaría limitada a las células de la zona ventral, que adquiriría una forma cóncava. Esta concavidad representa la primera indicación de un tubo digestivo. Dicha teoría tiene como corolario que los Cnidaria presentan una simetría bilateral y los Anthozoa serían más primitivos, mientras que los Medusozoa constituyen los más evolucionados.

Dos teorías se han desarrollado principalmente para intentar explicar el origen Medusozoa y la alternancia de sus etapas pólipo y medusa. La denominada **Teoría Polipoide** o de la división del trabajo, que fuera impulsada por Leuckart (1851) y notablemente apoyada por Huxley (1877), Gengabaur (1878), Balfour (1880-1881) y Hamann (1890), considera que los pólipos son los ancestros comunes de los hidropólipos e hidromedusas (Hydrozoa). Estos se originarían a partir de un estado de gastrulación que se fija por el polo aboral para desembocar en una estructura polipoide que, por multiplicación asexual (brotación), da lugar a una colonia donde los zooides por división del trabajo se transforman en polimórficos. Este polimorfismo se hace tan acentuado que algunos de ellos se especializan en la función reproductiva, originando formas de vida pelágica que serían las ulteriores medusas. Böhm (1878) refuta el origen polipoide de Hydrozoa y sugiere que el ancestro de dichos organismos es una larva actínula planctónica, dando lugar a la **Teoría Actinular o Medusa**. Claus (1880) establece que el pólipo representa la etapa larval, y la medusa es el estado adulto que proviene de la larva por brotación.

Actualmente los diferentes puntos de vista que consideran a la medusa como el primer celenterado y al pólipo como un desarrollo secundario, no son prácticamente muy defendidos. En base a diferentes resultados se puede sumarizar como hecho sobresaliente que los Hydrozoa son los más antiguos del phylum Cnidaria, y la forma corporal medusoide es primitiva. Los Cnidaria constituyen un phylum de animales radiales y aquí, la radiabilidad es un producto de evolución debido a la condición de existencia de aguas abiertas y no un producto de sensibilidad. Aún hoy, quedan por dilucidar múltiples incógnitas como por ejemplo ¿Por qué un huevo de una medusa libre y nadadora desarrolla una etapa intermedia sésil, es decir un pólipo?

BIBLIOGRAFÍA

Aceñolaza, F.G. 1978. El Paleozoico inferior de Argentina según sus trazas fósiles. *Ameghiniana* 15 (1-2): 15-64.

Aceñolaza, F.G. y Fernández, R.I. 1978. Trazas fósiles en el Ordovícico inferior de la Sierra de Cajas, Jujuy. *Acta Geológica Lilloana* (Supl.) 14: 33-37.

Aceñolaza, F.G., Fernandez, R.I. y Manca, N. 1982. Caracteres bioestratigráficos y paleoambientales del Grupo Mesón (Cámbrico medio-superior), Centro-Oeste de América del Sur. *Estudio Geológico* 38: 385 - 392.

Acuña, F.H. y Zamponi, M.O. 1995. Feeding ecology of intertidal sea anemones (Cnidaria, Actiniaria): food sources and trophic parameters. *Biociencias* 3 (2): 73-84.

Amos, A.J. y Rolleri, E.O. 1965. El Carbónico marino en el valle de Calingasta-Uspallata (San Juan-Mendoza). *Boletín Informaciones Petroleras* 368: 1-21.

Babcock, L.E. 1991. The enigma of conulariid affinities. En: A. M. Simonetta y S. Conway Morris (eds.), *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*. Cambridge University Press. pp. 133-143.

Babcock, L.E. y Feldmann, R.M. 1986 a. Devonian and Mississippian conulariids of North America. Part A. General description and Conularia. *Annals of Carnegie Museum of Natural History* 55: 349-410.

Babcock, L.E. y Feldmann, R.M. 1986 b. Devonian and Mississippian conulariids of North America. Part B. *Paraconularia, Reticonularia*, new genus, and organisms rejected from Conulariida. *Annals of Carnegie Museum of Natural History* 55: 411-479.

Babcock, L.E., Feldmann, R.M, Wilson, M.T. y Suárez-Riglos, M. 1987 a. Devonian Conulariids of Bolivia. *National Geographic Research* 3: 210-231.

Babcock, L.E., Feldmann, R.M, Wilson, M.T. y Suárez-Riglos, M. 1987 b. Conulariids (Phylum Conulariida) from the Devonian of Bolivia. *Memorias del 4° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, l987)* I: 201-215.

Balfour, F. 1880-1881. *A Treatise on Comparative Embriology*. London. 2 vols.

Barthel, K.W. y Barth, W. 1972. Palaecologic specimens from the Devonian of Bolivia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Mitteilungen* 1972: 573-581.

Bayer, F.M. 1953. Zoogeography and evolution in the octocoralean family Gorgoniidae. *Bulletin Marine Science Gulf Caribe* 3 (2): 100-119.

Bayer, F.M. 1956. Octocorallia. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, Coelenterata*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence. pp. 166-231

Bayer, F.M. 1981 a. On some genera of Stoloniferous octocoral (Coelenterata: Anthozoa), with descriptions of new taxa. *Proceedings Biological Society Washington* 94: 878-901.

Bayer, F.M. 1981 b. Key to the genera of Octocorallia exclusive of Pennatulacea (Coelenterata: Anthozoa) with diagnoses of new taxa. *Proceedings Biological Society Washington* 94: 902-947.

Beeton, C., Wulff, H., Barbaria, J., Clot-Faybesse, O., Pennington, M., Bernard, D., Cahalan, M.D., Chandy, K.G. y Beraud, E. 2001. Selective blokade of T. lymphocyte K channels ameliorates experimental autoinmune encephalomyelitis: a model for multiple sclerosis. *Proceedings National Academy Sciences* 98: 1342-1347.

Bengtson, S. 1981. *Atractosella*, a silurian alcyonacean octocoral. *Journal of Paleontology* 55 (2): 281-294

Bergström, J. 1991. Metazoan evolution around the Precambrian-Cambrian transition. En: A. M. Simonetta y S. Conway Morris (eds.), *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*. Proceedings International Symposium University of Camerino. 1989. Cambridge University Press. pp. 25-34.

Bischoff, G.C.O. 1978. Internal structures of conulariid tests and their functional significance, with special reference to Circonulariina n. suborder (Cnidaria, Scyphozoa). *Senckenbergiana Lethaea* 59: 275-326.

Blanquet, R.S. 1988. The chemistry of cnidae. En: A. David Hessinger y H. M. Lenhoff (eds.), *The biology of nematocysts*. Academic Press. Inc. New York. pp. 407-425.

Böhm, R. 1878. Hellgolander Leptomedusen. *Z. Naturw. Jena* 12: 68-203.

Boschma, H. 1950. Further notes on the ampullae of *Millepora*. *Zool. Meded. Mus. Leiden* 31: 49-61.

Boschma, H. 1956. Milleporina and Stylasterina. En: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F Coelenterata*. Geological Society of America and University of Kansas Press. Lawrence, Kansas. pp. 90-106.

Bouillon, J. 1985. Essai de classification des Hydropolypes-Hydroméduses (Hydrozoa-Cnidaria). *Indo-Malayan Zoology* 1: 29-243.

Bouillon, J. 1993. Embrachement des cnidaires (Cnidaria). En: P. P. Grassé (ed), *Traité de Zoologie*. Tome III, Fasc. 2. Masson et Cie. pp. 1-28.

Bouillon, J. y Boero, F. 2000. Phylogeny and Classification of Hydroidomedusae. *Thallasia Salentina* nº 24.

Branson, C.C. 1961. New records on the Scyphomedusan *Conostichus*. *Oklahoma Geological Notes* 21: 130-138.

Buss, L.W. y Seilacher, A. 1994. The phylum Vendobionta: a sister group of the Eumetazoa? *Paleobiology* 20 (1): 1-4.

Camacho, H.H. 1966. *Invertebrados Fósiles*. EUDEBA, Buenos Aires. 707 pp.

Campbell, R.D. 1974. Cnidaria. En: A. C. Giese y J. S. Pearse (eds.), *Reproduction of marine invertebrates. Vol. 1. Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans*. Academic Press. New York. pp. 133-139.

Cañas, F.L. 1995. Early Ordovician carbonate platform facies of the Argentine Precordillera: restricted shelf to open platform evolution. En: J. D. Cooper, M. L. Droser y S. C. Finnery (eds.), *Ordovician Odyssey*. The Pacific Section Society for Sedimentary Geology, Book 77. pp. 221-224.

Cañas, F.L. 1999. Facies and sequences of the Late Cambrian Early Ordovician carbonates of the Argentine Precordillera: a stratigraphic comparison with Laurentian platforms. En: V. A Ramos y J. D. Kippie (eds.), Laurentia-Gondwana connections before Pangea. *Geological Society of America, Special Paper* 336: 43-62.

Cañas, F.L. y Carrera, M.G. 2003. Precordilleran Reefs. En: J. Benedetto (Editor): *Ordovicians Fossil of Argentina*. Cap.5. Secretaría de Ciencia y Tecnología.Universidad Nacional de Córdoba. pp.131-142.

Cappola, V.A. y Fautin, D.G. 2000. All three species of Ptychodactiaria belong to order Actiniaria (Cnidaria: Anthozoa). *Journal Marine Biology Association* 80: 995-1005.

Carruthers, R.C. 1906. The primary septal plan of the Rugosa. *Annals Magazin Natural History* 7, 18: 356-363.

Caster, K.E. 1945. A new jellyfish (*Kirklandia texana* Caster) from the lower Cretaceous of Texas. *Paleontographica Americana* 3: 168-220.

Caster, K.E. 1957. Problemática. En: H. S. Ladd (ed.), Treatise on marine ecology and paleoecology. Volumen 2, Paleoecology. *Geological Society of America, Memoir* 67. pp. 1025-1042.

Chamberlain, C.K. 1971. Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita Mountains, Southeast Oklahoma. *Journal Paleontology* 45 : 212-246.

Chia, F.S. 1976. Sea anemone reproduction: patterns and adaptive radiation. En: G. O. Mackie (ed.), *Coelenterate Ecology and Behaviour*. Plenum Press. New York. pp. 261-270.

Claus, C. 1880. *Grundzüge der Zoologie*. 4º Edition, Marburg (ed). 2 vols.

Cloud, P. y Glaessner, M.F. 1982. The Ediacarian Period and System: Metazoa inherit the earth. *Science* 217: 783-92.

Conway Morris, S. 1991. Problematic taxa: a problem for biology or biologists? En: The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. *Proceeding International Symposium University of Camerino*. 1989. Cambridge University Press. pp. 19-24.

Coperias, E. 1992. De interés. *Muy Interesante* 80: 15-20.

Cornelius, P.F.S. 1995 a. North-West European Thecate Hydroids and their Medusae. Part 1. En: R. S. K. Barnes y J. H. Crothers (eds), *Synopsis of the British Fauna (New Series)* nº 50. H. Ling Ltd. at The Dorset Press, London.

Cornelius, P.F.S. 1995 b. North-West European Thecate Hydroids and their Medusae. Part 2. En: R. S. K. Barnes y J. H. Crothers (eds), *Synopsis of the British Fauna (New Series)* nº 50. H. Ling Ltd. at The Dorset Press, London.

Couyat, J. y Fritel, P. 1912. Sur de empreintes (Méduses, Algues) recueillies dans le Carbonifére des environs de Suez. *Comptes Rendus Academie Sciences.*, Paris, v. 155. 795 pp.

Cúneo, R. y Sabattini, N. 1987. Flora y fauna de la base de la Formación Río Genoa en la localidad de Ferraroti, Pérmico inferior de Chubut, Argentina. *Memorias del 4° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, l987)* I: 283-298.

Excoffon, A.C. y Zamponi, M.O. 1999. *Sagartia troglodytes* (Price, 1847) (Cnidaria: Sagartiidae) from the South-Western Atlantic Ocean and the first evidence of spermatophores in sea anemones. *Acta Adriatica* 40 (1): 77-86.

Ezaki, Y. 1998. Paleozoic Scleractinia: progenitors or extinct experiments? *Paleobiology* 24 (2): 227-234.

Fautin, D.G. 1991. Developmental pathways of anthozoans. *Hydrobiologia* 216/217: 143-149.

Fautin, D.G. 1992. Sexual differentiation and behaviour in phylum Cnidaria. En: K. G. Adiyodi y R. G. Adiyodi (eds.), *Reproductive Biology of Invertebrates*, vol. V. Oxford and IBH. Publ. Co. New Delhi. pp. 31-52

Fautin, D.G. y Mariscal, R.N. 1991. Cnidaria: Anthozoa. En: Frederick W. Harrison (ed), *Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 2. Placozoa, Porifera, Cnidaria and Ctenophora*. Willey-Liss, Inc. pp. 267-358.

Fedonkin, M.A. 1980. Novye Predstaviteli Dokembriyskikh Kishechnopolostnykh na Severe Russkoy Platformy (New Precambrian Coelenterata in the North of the Russian Platform). *Paleontologicheskiy Zhurnal* 2: 7-15

Fedonkin, M.A. 1982. Precambrian soft-bodied fauna and the earliest radiation of invertebrates. *Third North America Palaeontology Convention Proceedings* 1: 165-167.

Felix, J. 1909. Über die fossilien Korallen der Snow Hill Insel und Seymour Insel. *Swedisch Sudpolar Expedition 1901-1903, Wissenschaften Ergebnissen* 3: 1-15.

Finks, R.M. 1955. *Conularia* in a sponge from the west Texas Permian. *Journal of Paleontology* 29: 831-836.

Finks, R.M. 1960. Late Paleozoic sponge faunas of the Texas region. The siliceous sponges. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 120: 7-120.

Foster, M.W. 1979. Soft-bodied coelenterates in the Pennsylvanian of Illinois. En: Matthew H. Nitecki (ed), *Mazon Creek fossils*. Academic Press, New York. pp. 191-267

Frakes, L.A. 1979. *Climates thoughout geological time*. Elsevier, Amsterdam. 310 pp.

García Ramos, J. C. M. 1976. Morfología de trazas fósiles en dos afloramientos de areniscas de Naranco (Devónico medio) de Asturias (NO de España). *Trabajos Geológicos Facultad de Ciencias, Universidad de Oviedo* 8: 131-171.

Gengabaur, C. 1878. *Grundriss der vergleichenden Anatomie*. 2º Edition, Leipzig.

Glaessner, M.F. 1971. The genus *Conomedusites* Glaessner et Wade and the diversification of the Cnidaria. *Paleontologische Zeitschrift* 45: 7-17.

Glaessner, M.F. 1984. *The Dawn of Animal Life. A Biohistorical Study*. Cambridge University Press.

González, C.R. 1981. El Paleozoico marino de la República Argentina, bioestratigrafía y paleoclimatología. *Ameghiniana* 28 (1-2): 51-65.

Grasshoff, M. 1997. Outlines of Coelenterate Evolution based on principles of constructional morphology. En: J. C. Den Hartog (ed.), *Proceedings of the 6th. International Conference on Coelenterate Biology*. pp. 195-208.

Gudo, M. 2002. Structural-functional aspects in the evolution of operculate corals (Rugosa). *Palaeontology* 45 (4): 671-687.

Hadzi, J. 1944. Turbellarien-Theorie der Knidarier. Phylogenie der Knidarier und ihre Stellung in Tiersystem. Dela Slovenska Akad Znan. Umetn. *Ljubljana Nat. Prirod Razred* 3: 1-38.

Haeckel, E. 1874. Die Gastraea - Theorie die phylogenetische Klassification des Tierreich und die Homologie der Keimblätter. *Jena Z. Naturw* 8: 1-55.

Hamann, O. 1890. Üeber die Entstehung der Keinblatter. Monthly Internat. *Journal Anatomy Physiology* 7: 255-267, 293-311.

Harland, T.L. y Pickerill, R.K. 1987. Epizoic *Schizocrania* sp. from the Ordovician Trenton Group of Québec, with comments on mode of life of conulariids. *Journal of Paleontology* 61: 844-849.

Harrington, H.J. y Moore, R.C. 1955. Kansas Pennsylvanian and other jellyfishes. *Kansas Geological Survey Bulletin* 114 (5): 153-163.

Hausmann, K. y Holtein, T. 1985. Bilateral symmetry in the cnidocil-nematocyst complex of the freshwater medusa *Craspedacusta sowerbii* Lankester (Hydrozoa, Limnomedusae). *Journal Ultrastructure Researches* 90: 89-104.

Herman, Y. 1979. Plankton distribution in the past. En: S. van der Spoel y A. C. Pierrot-Bult (eds.), *Zoogeography and Diversity of Plankton*. Bunge, Utrecht. pp. 29-49.

Hickson, S.J. 1909. Coelenterata: Anthozoa. En: S. F. Harmer y A. E. Shifley (eds.), *The Cambridge Natural History*. Macmillan and Co., London. pp. 326-411.

Hill, D. 1935. British terminology of Rugosa Corals. *Geological Magazin* LXXII: 481-519.

Hill, D. 1981. Rugosa and Tabulata. En: R. A. Robinson (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Suppl. 1. pt. F, 2 vols. Lawrence Boulder. 762 pp.

Howard, J.D. y Frey, R.W. 1984. Characteristic trace fossils in nearshore to offshore sequences, Upper Cretaceous of east-central Utah. *Canadian Journal Earth Sciences* 21: 200-219.

Huxley, T. 1877. *A Manual of the Anatomy of Invertebrated Animals*. London.

Hyman, L.H. 1940. *The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. Mc. Graw-Hill. New York. pp. 400-497.

Hyman, L.H. 1967. *The Invertebrates: Mollusca. I*. Mc Graw-Hill Book Co. New York.

Ihering, H. von. 1877.*Vergleichen der Anatomie des Nervensystems und Philogenie der Mollusken*. Lepzig.

Ivantsov, A.Yu y Fedonkin, M.A. 2002. Conulariid – like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary. *Palaeontology* 45 (6): 1219-1229.

Jägersten, G. 1955. On the early phylogeny of the Metazoa. The bilaterogastrea theory. *Zool. Bird. Upps.* 30: 321-354.

Jerre, F. 1994. Anatomy and phylogenetic significance of *Eoconularia loculata*, a conulariid from the Silurian of Gotland. *Lethaia* 27: 97-109.

Johnson R. G. y Richardson, E. S. 1968. The Essex fauna and medusae. *Fieldiana Geology* 12: 109-115.

Keidel, J. y Harrington, H. 1938. On the discovery of lower Carboniferous tillites in the Precordillera of San Juan, Western Argentina. *Geological Magazin* 75 (885): 103-129.

Kieslinger, A. 1924. Meduse fossiles. *Fossilium Catalogus. I. Animalia*. Pars. 26: 1-20.

Kiderlen, H. 1937. Die conularien, über Bau und Leben der ersten Scyphozoen. *Neues Jahrbuch Mineral. Paläontologie* Beil. Bd. 77 B: 113-169.

Knight, J.B. 1937. *Conchopeltis* Walcott, and Ordovician genus of Conularidea. *Journal Paleonology* 11: 186-188.

Koch, G. von. 1878. Mittheilungen über Coelenteraten: Zur Phylogenie der Antipatharia. *Morphologische Jahrbuch* 4 Suppl.: 74-86.

Kozlowski, R. 1968. Nouvelles observations sur les Conulaires. *Acta Palaeontologica Polonica* 13: 497-535.

Kruijf. 1977. Bursting pacemaker activity in the solitary hydroid Tubularia solitaria. *Journal Experimental Biologie* 68: 19-34.

Kunth, A. 1870. Beitrage zur Kenntniss fossiler Korallen. *Deutsches Geologisches Gesellschaft Zeischrift* 22: 24-433.

Lafuste, J. 1987 a. Sous-Classe des Heterocoralliaires. En: P. P. Grassé. (ed), *Traitè de Zoologie. Cnidaires Anthozoaires*. Tome III, Fascicule 3. Masson et Cie. Paris. pp. 811-814.

Lafuste J. 1987 b. Sous-Classe des Tabulès. En: P. P. Grassé. (ed). *Traitè de Zoologie. Cnidaires Anthozoaires*. Tome II, Fascicule 3. Masson et Cie. Paris. pp. 815-821.

Lech, R.R. 1986. Anémonas cavadoras fósiles y su rastra de bioturbación en el Carbonífero Inferior marino de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 23 (3-4): 185-190.

Lech, R.R. y Buatois, L.A. 1990. Trazas fósiles del Pérmico marino de la precordillera mendocina. *V Congreso Argentino Paleontología y Bioestratigrafía* 1: 97-102.

Leme, J.M., Heredia, S., Rodrigues, S.C., Simoes, M.G., Aceñolaza, G.F. y Milana, J.P. 2003. *Teresoconularia* gen. nov. From the Lower Ordovician of the Cordillera Oriental of Salta (NW Argentina): the oldest conulariid (Cnidaria) from South America. *Revista Española de Micropaleontología* 35: 265-273.

Leonard, J.L. 1980. Temporal organization of swimming activity in *Sarsia tubulosa* M. Sars (Hydrozoa). *Journal Comparative Physiology* 136 (3): 219-225.

Leuckart, R. 1851. Über des Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinung des Arbeitsheilung in der Natur Giesen.

Loomis, W. F. 1955. Glutathione control of the specific feeding reactions of Hydra. *American New York. Academy of Sciences* 62 (9): 209-228.

Maas, O. 1902. Über Medusen ausdem Solnhofen Schiefer: *Palaeontographica* Band 48: 293-315.

Manuel, R.L. 1981. British Anthozoa. En: M. Kermack and R. S. K. Barnes (eds.), *Synopsis of the British Fauna (New Series)*, nº 18. Academic Press.

Mariñelarena, M.P. 1970. Algunas especies de *Paraconularia* Sinclair del «Sistema de Tepuel» (Chubut) y sus relaciones con faunas del hemisferio austral. *Ameghiniana* 7 (2): 139-150.

Massa, D., Termier, G. y Termier, H. 1974. Le Carbonifère de Libye occ., stratigraphie et paléontologie. *Notes Mém. Comp. Fr. Petrol.* 11: 139-206.

Mc Carthy, B. 1979. Trace fossiles from a Permian shoreface-foreshore environment, eastern Australia. *Journal Paleontolology* 53 (2): 345-366.

McKinney, F.K., Devolvé, J.-J. y Sobieraj, J. 1995. *Conularia* sp. from the Pyrénées: further support for scyphozoan affinities of the Conularida. *Lethaia* 28: 229-236.

Mianzan, H.W. 1989. Sistemática y zoogeografía de Scyphomedusae en aguas neríticas argentinas. Inv. Mar. *CICIMAR* 4 (1): 15-34.

Mianzan, H.W, y Cornelius, P.F.S. 1999. Cubomedusae and Scyphomedusae. En: D. Boltovskoy (ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Backhujs Publisher. The Netherlands. pp. 513-559.

Miller, S.A. y Gurley, W.F.E. 1896. New species of Paleozoic invertebrates from Illinois and other states. *Illinois State Museum of Natural History, Bulletin* 11: 1-50.

Moore, R.C. y Harrington, H.J. 1956 a. Scyphozoa. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F. Coelenterata*. Geological Survey of America and University of Kansas Press. Lawrence, Kansas. pp. 27-38.

Moore, R.C. y Harrington, H.J. 1956 b. Conulata. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F. Coelenterata.* Geological Survey of America and University of Kansas Press. Lawrence, Kansas. pp. 54-66.

Moore, R.C., Lalicker, C.G. y Fischer, A.G. 1952. *Invertebrates Fossils*. McGraw Hill Book Company.

Muscatine, L. 1971. Calcification in corals. En: H. Lenhoff, L. Muscatine y L. V. Davis (eds.), *Experimental Coelenterate Biology*. Univ. of Hawaii Press, Honolulu. pp. 227-238.

Ogilve, M.M. 1896. Microscopic coral systematic study of madreporian types of corals. *Royal Society of London, Philosophical Transactions* 187 B: 83-345.

Oliver, Jr. W.A. y Coates, A.G. 1987. Phylum Cnidaria. En: R. S. Boardman, A. H. Cheetham y A. J. Rowell (eds.), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications. pp.140-193.

Pavlovec, R. 1974. The Oligocene limestone with nummulites at Gorjusa near Ljubljana. *Geologija* 17: 253-259.

Perez, C.D. y Zamponi, M.O. 2000. A new Briadirae Gray, 1859 (Octocorallia, Gorgonacea) from South Georgia Island. *Biologiya Morya* 26 (2): 95-99.

Pesch, A.J. von. 1914. The Antipatharia of the Siboga Expediton. *Siboga Exped.* 17: 1-258.

Petersen, K. 1979. Development of coloniality in Hydrozoa. En: Larwood y Rosen (eds.), *Biology and Systematics of colonial organims*. Systematics Associations Special Volume nº 11. Academic Association Press. London. pp. 105-139.

Philippi, R.A. 1887. *Die Tertiären und Quartären Versteinerungen Chiles*. F. A. Brockhaus. Leipzig. 266 pp.

Pierrot-Bults, A.C. y Van der Spoel, S. 1979. Speciation in macrozooplankton. En: S. Van der Spoel y A. C. Pierrot-Bults (eds.), *Zoogeography and Diversity of Plankton*. Bunge, Utrecht. pp. 144-167.

Purcell, J.E. 1984. The functions of nematocysts in prey capture by epipelagic siphonophores (Coelenterate, Hydrozoa). *Biological Bulletin* 166: 310-327.

Ralph, P.M. 1960. *Tetrafilatia*, a coronate Scyphomedusan. *Proceedings Royal Society London* (Biol.) 152: 263-281.

Ramirez, F.C. y Zamponi, M.O. 1981. Hydromedusae. En: D. Boltovskoy (ed.), *Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con zooplancton marino*. Publ. Especial Instituto Nacional de Investigaciòn y Desarrollo Pesquero. Mar del Plata. pp. 443-469.

Reich, M y Schneider, S. 2002. Erster Nachweis einer Seefe der (Octocorallia, Pennatulacea) aus dem sternberger Gestein (Oligozän). *Geschiebekunde aktuell* 18 (1): 3-8.

Retallack, G.J. 1994. Revision of the common Octocorallia of the Mediterranean circalittoral. I. Gorgonacea. *Beaufortia* 24 (313): 63-104.

Ruedemann, R. 1896. Note on the discovery of a sessile Conularia. Article I. *American Geologist*: 158-165.

Sabattini, N. y Hlebszevitsch, J.C. 2005. Nueva evidencia sobre el modo de vida de los Conulariida. *Ameghiniana* 42 (3): 627-632.

Sabattini, N., Azcuy, C.L. y Carrizo, H.A. 2001. Invertebrados marinos de la Formación Malimán (Carbonífero inferior), y su relación con las asociaciones paleoflorísticas, Provincia de San Juan, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56 (1): 111-120.

Salvini-Plawen, L. 1978. On the origin and evolution of the Lower Metazoa. *Z. f. Zool. Syst. Evol. Forchung* 16: 70-87.

Scotese, C.R. y Sager, W.W. (eds.). 1989. *Mesozoic and Cenozoic plate reconstructions*. Elsevier, New York. 399 pp.

Scrutton, C.T. 1964. Periodicity in Devonian coral growth. *Comp. Biochem.* 5: 493-547.

Scrutton, C.T. 1965. Periodicity in Devonian coral growth. *Palaeontology* 7: 552-558.

Scrutton, C.T. 1979. Early fossil cnidarians. En: M. R. House (ed.), *The origin of Mayor Invertebrate Groups*. Academic Press. New York. pp. 161-207

Semenoff-Tian-Chansky, P. 1987. Sous-Classe des Tetracoralliaires. En: P. P. Grassè (ed), *Traitè de Zoologie. Cnidaires Anthozoaires*.Tome III, Fascicule 3. Masson et Cie. Paris. pp. 765-781

Siddall, M.E., Martin, D.S., Bridge, D., Desser, S.S. y Cone, D.K. 1995. The demise of a phylum of protists: Phylogeny of Myxozoa and other parasitic cnidaria. *Journal Parasitology* 81 (6): 961-967.

Slautterback, D.B. 1967. The cnidoblast-musculoepithelial cell complex in the tentacles of Hydra. *Z. Zellforsch.* 79: 296-318.

Sokolov, B.S. 1955. Tabulès palèozoiques de la partie europèenne de l'URSS. Introduction. *Trudy Vnigri* 85: 1-527.

Spoel, S. van der. 1991. Hydromedusan distribution patterns. *Hydrobiologia* 216/217: 489-496.

Sprigg, R.C. 1947. Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders ranges, South Australia. *Royal Society South Australia, Transactions* 71 (2): 212-224.

Stanley, G.D. y Fauntin, D.G. 2001. The origin of modern corals. *Science* 291: 1913-1914.

Stoddart, D.R. 1969. Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biological Review Cambridge. Philosophical Society* 44: 433-498.

Stubbs. P. 1966. Coral time keepers of the slowing earth. *New Science* 29: 828-829.

Sytova, U.A. 1977. On the origin of Rugosa Corals. *Mém. B. R. G. M.* 89: 65-68.

Thiel, H.J. 1966. The evolution of Scyphozoa. A review. En: W. J. Rees (ed.), The Cnidaria and their evolution. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 16, Acad. Pr. London. pp. 77-117

Tixier-Durivault, A. 1987. Sous-Classe des Octocorallaires. En: P. P. Grassè.(ed). *Traitè de Zoologie Cnidaires Anthozoaires*. Tome III. Fascicule 3. Masson et Cie. Paris. pp. 3-188.

Uchida, T. 1929. Studies on the Stauromedusae and Cubomedusae with special reference to their metamorphosis. *Japanese Journal Zoology* 2: 103-193.

Uchida, T. 1970. Revision of japanese Cubomedusae. *Publications Seto Marine Biological Laboratory* 17 (5): 289-297.

Van Iten, H. 1991 a. Evolutionary affinities of conulariids. En: A. M. Simonetta y S. Conway Morris (eds.), *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*. Cambridge University Press. pp. 145-155.

Van Iten, H. 1991 b. Anatomy, patterns of occurrence, and nature of the conulariid schott. *Palaeontology* 34 (4): 939-954.

Van Iten, H. 1991 c. Repositories of and additional comments on Permian sponge specimens containing molds of Paraconularia. *Journal of Paleontology* 65 (2): 335-337.

Van Iten, H. 1992 a. Morphology and phylogenetic significance of the corners and midlines of the conulariid test. *Palaeontology* 35 (2): 335-358.

Van Iten, H. 1992 b. Microstructure and growth of the conulariid test: implications for conulariid affinities. *Palaeontology* 35 (2): 359-372.

Van Iten, H. y Cox, R.S. 1992. Evidence of clonal budding in a radial cluster of Paraconularia crustula (White) (Pennsylvanian: ?Cnidaria). *Lethaia* 25: 421-426.

Van Iten, H., Fitzke, J.A. y Cox, R.S. 1996. Problematical fossil cnidarians from the Upper Ordovician of the North-Central USA. *Palaeontology* 39 (4): 1037-1064.

Vaughan, T.W. y Wells, J.W. 1943. Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia. *Geological Society America Special Paper* 44: 1-363.

Wade, M. 1993. Schyphozoa Fossiles: Vendimedusae, Cubomedusae, Schyphomedusae, Conulata. En: P. P. Grassè. (ed), *Traitè de Zoologie. Cnidaires (Hydrozoaires, Schyphozoaires, Cubozoaires). Ctenaires*. Tome III, Fascicule 2. Masson et Cie. Paris. pp. 923-942.

Wagner, G. 1932. *Beobachtungen am Meeresstrand: Aus der Heimat*, Band 45: 161-172.

Walcott, Ch.D. 1896. Fossil jellyfishes from the Middle Cambrian terrane. *U. S. National Museum Proceeding* 18: 611-615.

Walcott, Ch.D. 1898. Middle Cambrian holothurians and medusae. *Smithsonian Miscelaneous Collection* 57 (3): 41-61.

Weaver, C.E. 1931. *Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of West Central Argentina*. University of Washington Memoir 1. 594 pp.

Weber, C. y Schmid, V. 1985. The fibrous system in the extracellular matrix of hydromedusae. *Tissue Cell* 17: 811-822.

Weïnberg, S. 1976. Revision of the common Octocorallia of the Mediterranean circalittoral. I. Gorgonacea. *Beaufortia* 24 (313): 63-104.

Weingarten, M. 1993. Organismen, Objekte oder Subjekte der Evolution? *Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie*: 1-34.

Wells, J.W. 1957. Coral reefs. *Geological Society of America Memoir* 67: 209-632.

Werner, B. 1966. *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) und seine direkte Abstammung von der fossilen Conulata. *Helgoländer Wiss. Meeresunters* 15: 317-347.

Werner, B. 1967. *Stephanoscyphus* Allman (Schyphozoa, Coronatae), ein rezenter Vertreterder Conulata? *Paläontologische Zeitschrieft* 41: 137-153.

Werner, B. 1969. Neue Beitraege zur Evolution der Scyphozoa und Cnidaria. *I Simposio Internacional de Zoofilogenia*, Universidad de Salamanca. pp. 223-244.

Werner, B. 1971. Neue Beitraege zur Evolution der Schyphozoa und Cnidaria. *Simps. Inter. Zoofilogeni. Acta Salmant. I. Ciencias* 36: 223-244 I.

Werner, B. 1973. New investigations on systematics and evolution of the class Schyphozoa and the phylum Cnidaria. *Publication Seto Marine Biological Laboratory* 20: 35-61.

Westfall, J.A. 1970. The nematocyte complex in a hydromedusan, *Gonionemus vertens*. *Z. Zellforsch.* 110: 457-470.

Weyer, D. 1972. Zur Morphologie der Rugosa (Pterocorallia). *Geologie* 21: 710-737.

Williams, G.C. 1990. The Pennatulacea of Southern Africa (Coelenterata, Anthozoa). *Annals of the South African Museum* 99: 31-119.

Williams, G.C. 1997. Preliminary assessment of the phylogeny of Pennatulacea (Anthozoa: Octocorallia), with a revaluation of Ediacaran frond-like fossils, and a synopsis of the history of evolutionary thought regarding the sea pens. *Proc. 6th. International Conference Coelenterate Biology*, 1995. The Netherlands. pp. 497-509.

Wood, R.A. 2001. Evolution of Reefs. En: D. E. G. Briggs y P. R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*. Blackwell Science Ltd. Oxford. pp.57-62

Yonge, C.M. 1963. The Biology of coral reefs. *Advances Marine Biology* 1: 209-260.

Yonge, C.M. 1968. Living corals. *Proceedings Royal Society* Ser. B. 169: 329-344.

Yü, C. 1963. Two phylogenetic lines of coelenterates from the wiewpoint of symmetry. *Journal of the Faculty of Sciences, Ser. VI, Zoology* 15 (2): 276-282.

Zamponi, M.O. 1985. La alimentación de algunas especies de Hydromedusae. *Neotropica* 31 (86): 155-162.

Zamponi, M.O. 1991 a. Los Cnidaria. En: Z. A. de Castellano (ed.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Vol. 7. PROFADU (CONICET), Buenos Aires. 51 pp.

Zamponi, M.O. 1991 b. *Los Metazoa Inferiores. Cnidaria*. Librería Pardiñas. Mar del Plata. 126 pp.

Zamponi, M.O. 1993. El ambiente intermareal subtemplado frío como un posible «pool» de tipos reproductivos. *Physis*, Secc. A 51 (120-121): 13-15.

Zamponi, M.O. 1995. Finas joyas de la naturaleza. Las «aguas vivas». *Ciencia e Investigación* 48 (1-2): 16-20.

Zamponi, M.O. 2000 a. La distribución bioceánica y continua del género *Renilla* Lamarck, 1816 (Cnidaria, Pennatulacea) y su endemismo en el continente americano. *Physis* Secc. A. 58 (134-135): 7-9.

Zamponi, M.O. 2000 b. Síntesis sobre la biología reproductiva de los actiniarios intermareales de Mar del Plata (Argentina). *Revista Real Academia Galega de Ciencias* XIX: 43-53.

Zamponi, M.O. 2001. Los cnidarios de agua dulce y las posibles causas de su poblamiento en las aguas continentales. *Revista Real. Academia Galega de Ciencias* XX: 29-38.

Zamponi, M.O. y Arca-Tellechea, M.A. 1988. Los nematocistos y su relación con la captura del alimento. *Physis* Secc. A 46 (111): 73-85.

Zamponi, M.O. y Mianzan, H.W. 1985. La mecánica de captura y alimentación de *Olindias sambaquiensis* Müller, 1861 (Limnomedusae) en el medio natural y en condiciones experimentales. *Historia Natural* 5 (30): 269-278.

Zamponi, M.O. y Perez, C.D. 1995. Revision of the genus *Renilla* Lamarck, 1816 (Octocorallia, Pennatulacea), with descriptions of two new species from the Sub-antartic region. *Misc. Zool.* 18: 21-32.

9 BRYOZOA

Juan **López Gappa**
Nora **Sabattini***

*Autora del texto correspondiente a la clase Stenolaemata

INTRODUCCIÓN

El phylum de los briozoos posee actualmente más de 5000 especies, en su inmensa mayoría marinas, que suelen vivir en epibiosis sobre algas, o incrustando diversos sustratos duros como piedras, valvas de moluscos, caparazones de crustáceos, etc. Su existencia abarca desde el Ordovícico Temprano hasta la actualidad, estimándose que la biodiversidad del conjunto de las faunas fósiles es alrededor del cuádruple de las recientes. A pesar de la importancia de estas cifras, los briozoos no son muy conocidos a nivel popular, quizás debido a su pequeño tamaño.

Los primeros naturalistas los clasificaron junto con los hidrozoos en el grupo de los **zoófitos**, dudando incluso de su naturaleza animal. Estudios posteriores revelaron que los briozoos poseen un nivel de organización superior al de los **hidrozoos**, presentando un verdadero celoma y tubo digestivo completo.

El nombre con que debía designarse a estos invertebrados motivó interminables discusiones. Fueron llamados **Polyzoa** por los autores británicos y **Ectoprocta** por los norteamericanos. El término **Bryozoa**, utilizado inicialmente en Europa continental, ahora es aceptado por casi todos los especialistas.

MORFOLOGÍA GENERAL

Los briozoos son celomados acuáticos, sedentarios y coloniales. Cada **colonia**, también llamada **zoario**, está compuesta por módulos denominados **zooides**. La colonia se origina por un proceso de brotación asexual a partir de un zooide primario o **ancéstrula** (Figura **9**. 8). El tubo digestivo de los zooides es completo y está curvado en forma de U. La boca abre en el centro de una corona de tentáculos ciliados o **lofóforo**, mientras que el ano desemboca cerca de la boca pero fuera de la corona tentacular. El conjunto del lofóforo más el tubo digestivo suele denominarse **polípido** o **polipidio**. La parte anterior del cuerpo forma una cavidad en donde el lofóforo puede retraerse. No existen órganos excretores, ni tampoco sistema circulatorio o respiratorio. Los polípidos sufren ciclos de degeneración-regeneración, cuyos restos dan como resultado **cuerpos pardos**, que son expulsados o se acumulan en la parte basal del zooide. El sistema nervioso consiste principalmente en un pequeño **ganglio** situado entre la boca y el ano y un plexo nervioso.

La pared del zooide está formada, de adentro hacia fuera, por peritoneo, epidermis, una capa calcárea, quitinosa o gelatinosa, y cutícula, constituyendo una cámara o **zoecio**, donde se aloja el polípido. Durante el proceso de fosilización, todas las partes blandas son destruidas, y solo tienen posibilidad de perdurar los zoecios, en caso de que se hallen calcificados. De acuerdo a su posición en la colonia, las paredes pueden ser exteriores o interiores. Las exteriores suelen estar en contacto con el ambiente e incluyen una capa protectora de cutícula en su parte externa. Las interiores se forman como repliegues del peritoneo y la epidermis, no están en contacto con el ambiente y carecen de cutícula. En algunas especies existen **partes extrazooidales** cuyo esqueleto brinda soporte a la colonia; suelen ser más grandes que los zooides, poseen cavidades corporales y paredes, pero carecen de órganos de alimentación.

REPRODUCCIÓN

Las colonias son hermafroditas, pero no todos los zooides lo son, ya que en algunos géneros existen zooides exclusivamente masculinos o femeninos. Las gónadas son simples, sin ductos, derivadas del peritoneo; las gametas salen al exterior por poros en el celoma. El producto de la reproducción sexual es una larva ciliada de vida libre. Estas pueden poseer tubo digestivo completo y pasar un período prolongado alimentándose en el plancton (larvas

planctotróficas, Figura **9**. 1) o carecer del mismo, consumiendo sus reservas y fijándose rápidamente al sustrato (larvas **lecitotróficas**, Figura **9**. 2). Posteriormente la larva se asienta, sufriendo una metamorfosis que da lugar a la ancéstrula. En algunos grupos de briozoos existe un marcado polimorfismo, con zooides especializados en la reproducción, defensa, limpieza y sostén de la colonia.

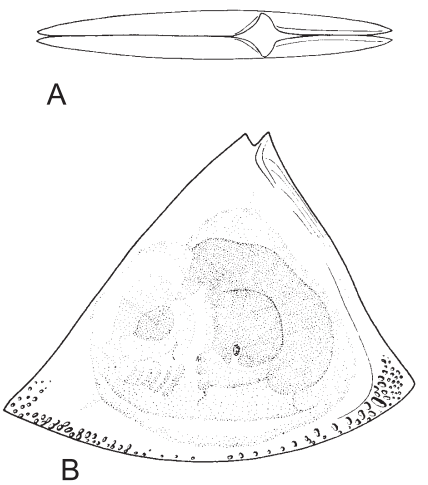


Figura 9. 1. Larva planctotrófica de tipo cifonauta. A. vista apical; B. vista lateral (modificado de Ryland, 1965).

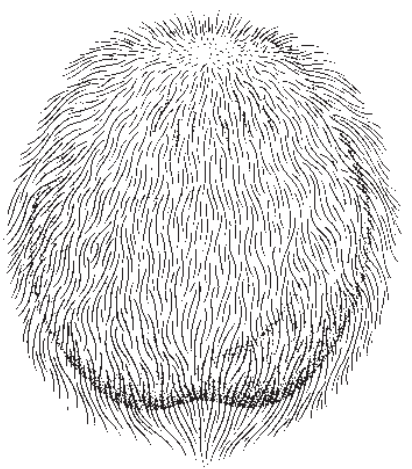


Figura 9. 2. Larva lecitotrófica (de Nielsen, 1970).

POLIMORFISMO

Una de las características más notables de los briozoos es la existencia de polimorfismo. Los zooides normalmente desarrollados, encargados de la alimentación y reproducción, se denominan **autozooides**, mientras que los modificados para llevar a cabo una determinada tarea son llamados **polimorfos** o **heterozooides**. Las cámaras en donde se alojan son los **autozoecios** y **heterozoecios**, respectivamente. Los **quenozooides** son polimorfos desprovistos de estructura interna, con funciones de sostén o soporte, como por ejemplo los que forman los estolones de algunos ctenostomados (Figura **9**. 17), o los rizoides de fijación de queilostomados arborescentes. Se encuentran tanto en los dos órdenes de gimnolemados como en los ciclostomados.

Las **avicularias** y **vibracularias**, en cambio, están restringidas a los queilostomados. El rasgo más característico de las avicularias es su mandíbula, una pieza quitinosa homóloga al opérculo, que se cierra por la acción de poderosos músculos. Los polípidos de estos polimorfos son vestigiales y cumplen solo funciones sensoriales. Las **avicularias adventicias** (Figura **9**. 3) están considerablemente reducidas y se desarrollan sobre las paredes frontales o laterales de los zooides. Cuando las avicularias reemplazan a un zooide en una serie lineal se denominan **vicarias** (Figura **9**. 4). Se han propuesto diversas hipótesis en cuanto al papel que desempeñan las avicularias. En algunos casos poseen funciones defensivas, capturando pequeños organismos que se desplazan sobre la colonia, aunque en la mayor parte de los queilostomados no existen evidencias sobre el papel que cumplen. Las avicularias de *Bugula* son capaces de moverse independientemente sobre un pedúnculo y poseen un notable parecido con la cabeza de un ave, de allí su nombre (Figura **9**. 5).

En las vibracularias (Figura **9**. 24) la mandíbula se alarga, transformándose en una seda quitinosa capaz de moverse en varios planos. Estos polimorfos contribuyen a la limpieza de la superficie de la colonia, y en algunos casos cumplen funciones de locomoción.

En la mayoría de los Gymnolaemata, los embriones se desarrollan en una **cámara de incubación**. Suele consistir en un espacio lleno de agua, delimitado por paredes corporales que dejan una abertura por donde entra el huevo fecundado y sale la larva al terminar su desarrollo. Tanto el zooide que deposita el huevo, llamado **zooide materno**, como el zooide distal a éste, cuyas paredes están modificadas para alojar a la cámara de incubación, son polimorfos. La estructura globular formada por las paredes expandidas del zooide se denomina **ooecio** (Figuras **9**. 3, 18 y 23).

El polimorfismo no suele estar muy desarrollado en el orden Cyclostomata. Los **rizoides**

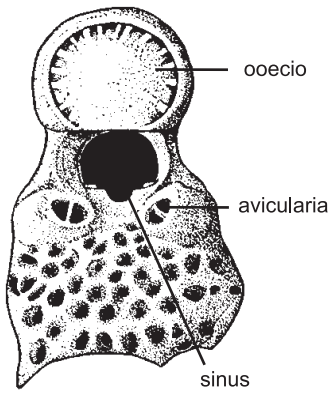


Figura 9. 3. Zooide de *Schizoporella* (Cheilostomata, Ascophora). Pueden observarse el ooecio y las avicularias adventicias ubicadas a ambos lados del sinus (modificado de Maturo, 1957).

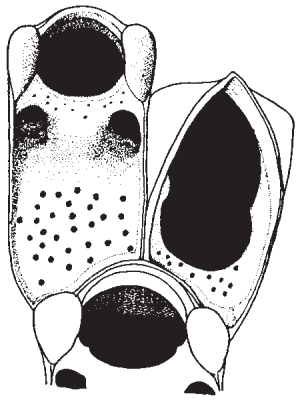


Figura 9. 4. Zooides (izquierda y abajo) y avicularia vicaria (derecha) en *Thalamoporella* (Cheilostomata, Anasca) (de Maturo, 1957).

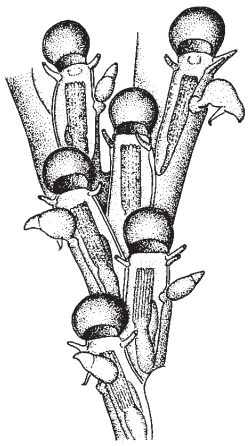


Figura 9. 5. Fragmento de una colonia de *Bugula* con sus típicas avicularias en forma de cabeza de ave (de Ryland y Hayward, 1977).

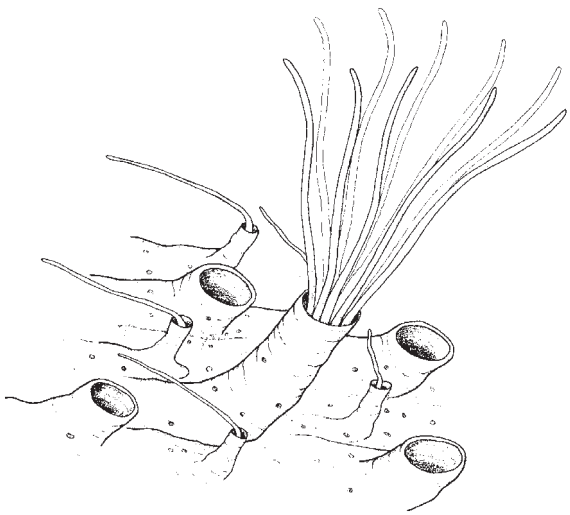


Figura 9. 6. Autozooides y nanozooides de *Diplosolen* (Cyclostomata) (de Silén y Harmelin, 1974).

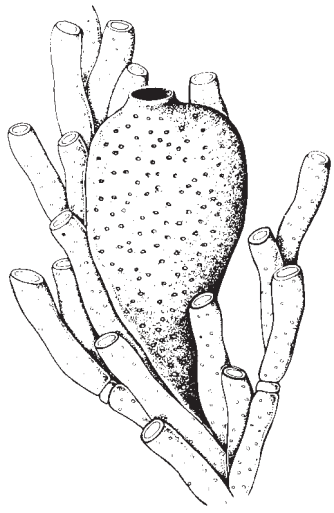


Figura 9. 7. Gonozooide de *Crisia* (Cyclostomata) (de Silén, 1977).

son polimorfos que sirven para anclar la colonia al sustrato. En algunos géneros, como *Diplosolen*, existen zooides diminutos llamados **nanozooides** (Figura **9**. 6), de función aparentemente limpiadora. Los **gonozooides** (Figura **9**. 7) son polimorfos de paredes ensanchadas que cumplen con la función de alojar a los embriones y están presentes en todos los Cyclostomata.

Un interesante ejemplo de convergencia se observa en los briozoos meliceritítidos (familia Eleidae), un grupo de Cyclostomata cuyo rango abarca desde el Cretácico al Paleoceno. Además de autozooides, quenozooides y gonozooides, la posesión de un opérculo calcificado les permitió el desarrollo de un polimorfismo equivalente al de los Cheilostomata. Los polimorfos característicos de este grupo se denominan en conjunto **eleozooides** y poseen diferentes morfologías. Un tipo particular de eleozooides son los **rostrozooides**, cuyo opérculo se alarga considerablemente, confiriéndoles un aspecto similar al de las avicularias.

COLONIALISMO

Luego de asentarse sobre el sustrato, la larva de los briozoos sufre metamorfosis, convirtién-

dose en un zooide primario o **ancéstrula** (Figura **9**. 8). En la mayoría de los gimnolemados, la ancéstrula es un zooide completamente desarrollado, aunque frecuentemente presenta una morfología diferente al resto de los miembros de la colonia. *Membranipora* posee la particularidad de que su ancéstrula consiste en un par de zooides gemelos. En algunos Ascophora, la ancéstrula no posee la pared frontal calcárea que caracteriza al grupo, sino una membrana frontal como la de los Anasca (Figura **9**. 8), sugiriendo que estos últimos pueden ser considerados ancestros de los Ascophora.

Los zooides son unidades modulares morfológicamente discretas análogas a un animal completo, que producen réplicas similares mediante un proceso de brotación asexual. El mecanismo por el cual la ancéstrula origina a una colonia se denomina **astogenia** (Figura **9**. 8). La brotación da como resultado la adición de zooides más nuevos en el borde o en la superficie de las colonias, cada vez más lejos de la ancéstrula. Esa dirección se conoce como **distal**, mientras que la más cercana al origen de la colonia, donde los zooides son más viejos, es la **proximal**. En una primera fase, o **zona de cambio astogenético**, las sucesivas camadas de zooides van experimentando variaciones morfológicas, que generalmente comprenden un aumento progresivo en tamaño y complejidad. Los zooides en la zona de cambio astogenético se denominan **neánicos**. A medida que prosigue el proceso de brotación asexual las camadas de zooides alcanzan una morfología definitiva. Esta fase se denomina **zona de repetición astogenética**, y los zooides que la constituyen se llaman **efébicos**. En esta zona existe también un gradiente superpuesto de **cambio ontogenético**, donde la complejidad aumenta desde el margen en sentido proximal, a medida que cada zooide se va desarrollando hasta alcanzar su morfología definitiva. En consecuencia, se reconocen en los zooides de una colonia cuatro causas de variación morfológica: la astogenia, la ontogenia, el polimorfismo y las variaciones microambientales, como por ejemplo irregularidades en el sustrato o amontonamiento por competencia con otras colonias.

Una nueva colonia también puede originarse por brotación a partir de fragmentos de colonias preexistentes, en cuyo caso carece de ancéstrula.

El fenómeno denominado **homosíndrome**, es decir la fusión de colonias originadas a partir de distintas larvas de la misma especie, está bien documentado en los briozoos y otros invertebrados coloniales. Su hallazgo en el fenestrado pérmico *Septopora* sugiere que las larvas que dieron origen a las colonias fusionadas pueden haber poseído un mismo genotipo, por haberse originado mediante el proceso de poliembrionía, el cual hasta ahora solo se conoce en el orden Cyclostomata.

Dado que una colonia originada por brotación se supone genéticamente uniforme, los briozoos son muy útiles para comprender las causas de las variaciones morfológicas, ya que en este caso no existe el problema de las diferencias genéticas debidas a la reproducción sexual, como en los organismos solitarios.

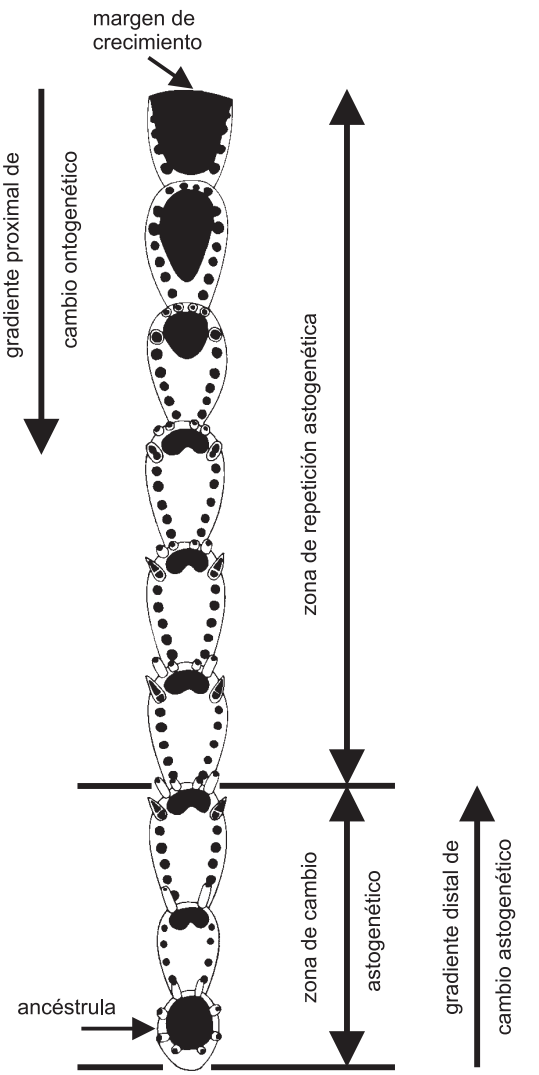


Figura 9. 8. Representación esquemática de la astogenia de una colonia (modificado de Boardman *et al*., 1969).

SISTEMÁTICA

Phylum Bryozoa
- Clase Phylactolaemata
- Clase Stenolaemata
  - Orden Trepostomata
  - Orden Cystoporata
  - Orden Cryptostomata
  - Orden Fenestrata
  - Orden Cyclostomata
- Clase Gymnolaemata
  - Orden Ctenostomata
  - Orden Cheilostomata

CLASE PHYLACTOLAEMATA

Los briozoos filactolemados son exclusivamente dulceacuícolas, habitando en ríos, arroyos y lagos. A pesar de no poseer gran biodiversidad, están ampliamente distribuidos ecológica y geográficamente, con alta proporción de especies cosmopolitas. No han desarrollado polimorfismo, de modo que sus colonias están constituidas por un solo tipo de zooides (Figura **9**. 9). Su lofóforo se diferencia del de los demás briozoos por poseer forma de herradura en vez de ser circular, presentando numerosos tentáculos dispuestos en dos series y unidos en su base por una **membrana intertentacular**. Una particularidad de esta clase es la presencia del **epistoma**, considerado como una estructura primitiva que los emparenta con los **forónidos** y que se ha perdido en el resto del phylum. Se trata de una proyección de tejido hueco ubicada sobre la boca, cuya cavidad celómica o **protocel** está separada del celoma del lofóforo o **mesocel** por un septo vestigial. Las cavidades corporales de los zooides suelen comunicarse libremente, existiendo a veces un solo celoma colonial. El tubo digestivo tiene forma de U y está unido a la pared ventral del cuerpo por un cordón de tejido mesenquimatoso llamado **funículo**. La pared del cuerpo se halla compuesta por la epidermis recubierta por una cutícula o por una gruesa capa gelatinosa. Debajo de la epidermis hay capas de fibras musculares circulares y longitudinales, y de peritoneo. El ganglio nervioso ubicado entre la boca y el ano emite fibras que se ramifican hacia los tentáculos y el resto del cuerpo. No existen órganos de los sentidos. El ovario está situado en la parte distal de la pared ventral del zooide, en cambio los testículos se desarrollan en el funículo. El huevo fecundado madura en un saco embrionario interno formado por una invaginación de la pared corporal. La eversión del lofóforo se lleva a cabo mediante la contracción de la musculatura circular, mientras que su retracción se produce gracias a la acción del **músculo retractor**.

El producto de la reproducción sexual es una larva que nada libremente durante un corto período. Sin embargo, el rasgo más notable de los filactolemados es su reproducción asexual, que consiste en la producción de brotes de resistencia denominados **estatoblastos** (Figura **9**. 10). Estos se originan como un cúmulo de células en el funículo, adquiriendo luego una cubierta protectora con una sutura ecuatorial que determina dos valvas: dorsal y ventral. La estructura de los estatoblastos varía considerablemente de un género a otro, siendo un carácter muy utilizado en sistemática. Algunos estatoblastos pueden flotar, ya que poseen un anillo con células llenas de aire (Figura **9**. 10 A). En géneros como *Cristatella* y *Pectinatella* el anillo posee espinas en forma de gancho (Figura **9**. 10 B) que les sirven para adherirse, por ejemplo, a las plumas de las aves, que los transportan en sus migraciones. Otros estatoblastos carecen de anillo y no flotan (Figura **9**. 10 C), pudiendo ser libres o estar cementados a los tejidos de la colonia madre. Algunos filactolemados producen enormes cantidades de estatoblastos, que como las gémulas de las esponjas de agua dulce, aseguran la persistencia

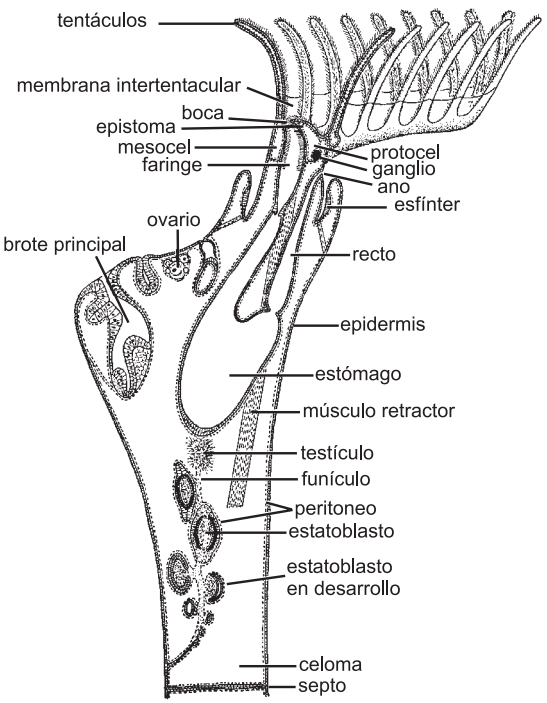


Figura 9. 9. Morfología de un filactolemado (modificado de Ryland, 1970).

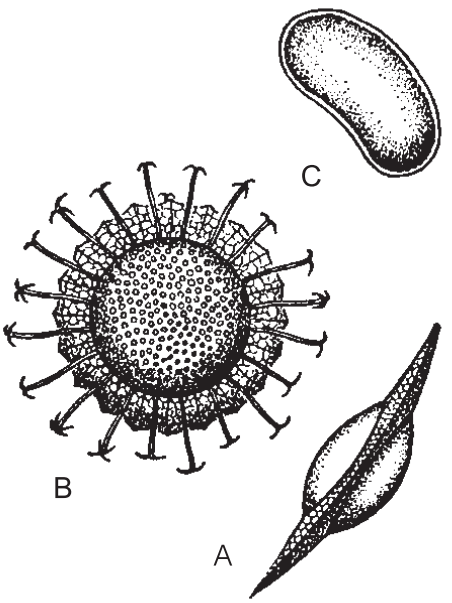


Figura 9. 10. Distintos tipos de estatoblastos. A. estatoblasto flotante de *Lophopus*; B. estatoblasto espinoso de *Cristatella*; C. estatoblasto sésil de *Fredericella* (de Ryland, 1970).

de la especie durante la estación menos favorable. Suelen ser liberados a fines del verano, para brotar en la siguiente primavera. Dado que los estatoblastos son excelentes medios de dispersión, la mayoría de las especies de filactolemados poseen distribuciones geográficas muy amplias. Las colonias originadas a partir de estatoblastos provenientes de la misma colonia madre se suponen genéticamente idénticas, pudiendo considerarse como clones.

La forma de la colonia es variable. En *Fredericella* y *Plumatella* los zooides son cilíndricos, produciendo una colonia ramificada. El zoario de *Pectinatella* es una masa gelatinosa y en *Cristatella* posee el aspecto de una babosa, pudiendo desplazarse sobre el sustrato. Desconocidos como fósiles, solo contienen especies vivientes.

CLASE STENOLAEMATA

Briozoos marinos con zooides polimorfos y zoecios calcíticos, excepto una especie aragonítica triásica. Abertura generalmente circular, puede ser terminal o estar desplazada hacia uno de los lados, denominado **frontal**. Tentáculos ordenados circularmente alrededor de la boca y eversión del lofóforo sin deformación de la pared corporal. Zoecios comúnmente con particiones interiores y exhibiendo homeomorfía externa: aspecto externo similar pero con características internas diferentes. Zoarios de distintos tipos. Ordovícico Temprano-Holoceno; abundantes en el Paleozoico, la casi totalidad extinguidos, pues los únicos actualmente vivientes son los Cyclostomata.

La abertura del zooide puede presentar un **peristoma,** un **lunario** (Figura **9**. 13 A, E) o un **opérculo**. El **peristoma** es el margen saliente de la abertura, si muestra un reborde en forma de medialuna se llama **lunario**, mientras que el **opérculo** actúa como una placa que cubre a la abertura. Solo en el género *Septatopora* (Fenestrata) la abertura se halla dividida por 8 particiones o **tabiques**.

Los zooides tienen paredes calcificadas inflexibles (la pared frontal puede faltar) e ininterrumpidas, excepto cuando presentan **poros de comunicación** o **poros murales**, que sirven para transferir alimentos entre zooides vecinos, como en algunos Cyclostomata.

La microestructura esqueletal puede ser: **laminada**, con capas de cristales aplanados, en su mayoría aproximadamente paralelos a la superficie esqueletal; **granular**, caracterizada por cristales subcuadrados, presente en parte o todo el esqueleto de la mayoría de los estenolemados; **hialina**, casi transparente, hallada en las paredes del cuerpo de un orden y partes menores del esqueleto de otros.

Los zoecios pueden presentar particiones transversales, membranosas o calcáreas, construidas durante el crecimiento zoecial, denominadas **diafragmas** (**tábulas**) (Figura **9**. 11 C) si se extienden a través de todo el tubo zoecial, **hemiseptos** (Figura **9**. 14 A, C) en el caso de que se trate de una proyección parcial desde la pared zoecial, y **cistifragmas** (Figura **9**. 11 C) cuando son convexas y adyacentes a dicha pared.

Muchos zoarios de estenolemados son denominados de **paredes libres**, de modo que la cubierta membranosa externa (pared membranosa que cubre exteriormente la colonia) no se halla fija a los extremos de las paredes verticales esqueletales de los zooides. Esta carencia de unión produce una confluencia de las cavidades externas del cuerpo conectando las superficies esqueletales más externas de los zooides de este tipo de colonia. En los zoarios de **paredes fijas** (Figura **9**. 16), las paredes que rodean al orificio están unidas a las paredes esqueletales, desapareciendo las áreas de confluencia de las cavidades externas del cuerpo. La mayoría de los Stenolaemata de paredes fijas tiene las paredes del orificio sujetas a paredes frontales. Las capas esqueletales de estas últimas se hallan unidas a los extremos de las paredes zoeciales verticales.

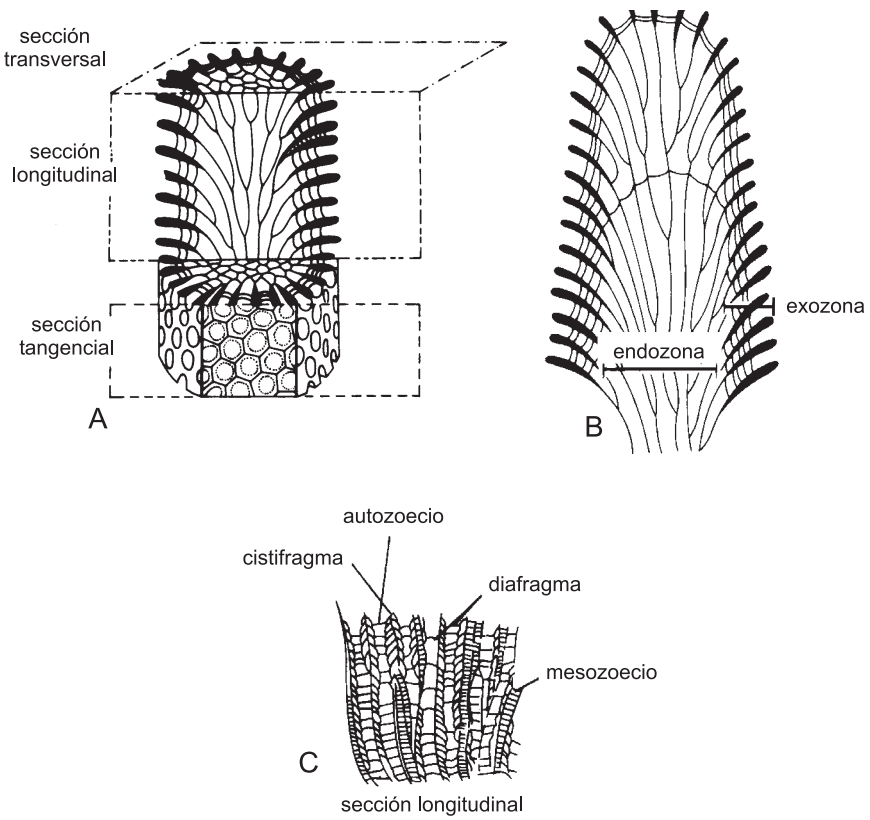


Figura 9. 11. A. segmento de la rama de una colonia de tipo dendroideo mostrando las secciones utilizadas en el estudio de los estenolemados; B. sección longitudinal de un trepostomado; C. sección longitudinal del trepostomado *Prasopora* (A y B. modificado de Boardman y Cheetham, 1987; C. modificado de Moore *et al*., 1952).

El zoario se divide en dos zonas (Figura **9**. 11 B) basadas en los cambios ontogenéticos de los zooides: **endozona**, región interna o **inmadura** conteniendo la parte proximal o inicial de los autozoecios, identificada por la presencia de paredes finas, diafragmas espaciados, relativa escasez de estructuras esqueletales intrazooidales y dirección de crecimiento zooidal de bajo ángulo; y **exozona**, área periférica externa o **madura** conteniendo a la parte distal o terminal de los zoecios, comúnmente caracterizada por paredes verticales espesas, concentración de estructuras esqueletales intrazooidales y dirección de crecimiento zooidal de alto ángulo.

Externamente, la superficie zoarial a veces exhibe elementos esqueletales en forma de varillas, llamadas **estilos**, además de proyecciones espinosas dispuestas casi paralelas a los zoecios adyacentes (Figura **9.** 14 A, C).

En las colonias más robustas es posible hallar **máculas** (agrupamientos algo espaciados de polimorfos), estructuras extrazooidales o una combinación de ambas, las que frecuentemente se observan como prominencias o depresiones sobre la superficie zoecial. También suelen existir masas centradas de esqueleto extrazooidal.

Los estenolemados desarrollaron distintos tipos de zoarios: dendroideos, con ramas de sección circular donde, en la mayoría, los zooides surgen de las paredes verticales de otros zooides (Cryptostomata); bifoliados, con dos capas de zooides que brotan, reverso contra reverso, de una pared media interna (Cystoporata, Cryptostomata); frondosos, con ramas aplanadas, en forma de hojas, con los zooides partiendo de las paredes verticales de otros zooides (Trepostomata); reticulados o fenestrados, donde la unión de las ramas con distintos tipos de conexiones forman un zoario reticulado (Fenestrata); pinnados, con una rama principal axial de la que divergen ramas más angostas, en direcciones opuestas pero en el mismo plano (Fenestrata). También existen colonias incrustantes (Cyclostomata) y macizas (Trepostomata).

El polimorfismo de los estenolemados es reducido, reconociéndose además de los autozooi-

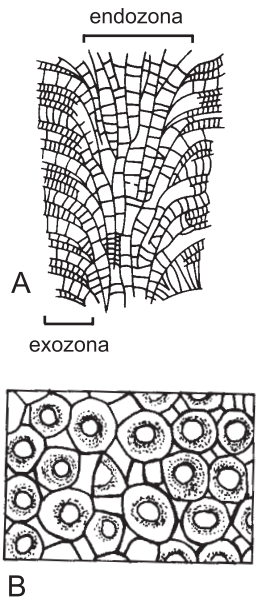


Figura 9. 12. A. sección longitudinal del trepostomado *Hallopora*; B. sección tangencial de *Prasopora* (A. modificado de Moore *et al*., 1952; B. modificado de Carrera, 2003).

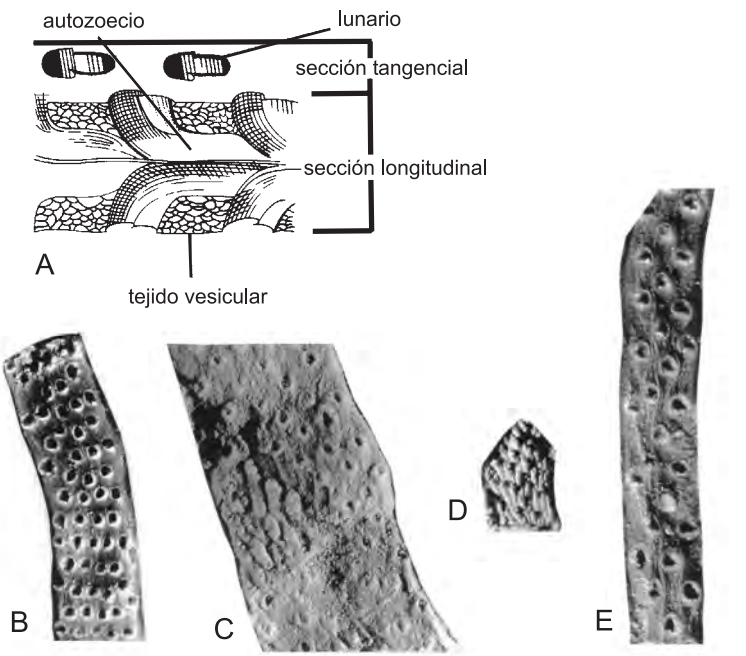


Figura 9. 13. A. morfología de *Sulcoretepora*; B-E. *Fistulamina* spp.: B. vista externa de un fragmento del zoario; C. desgaste tangencial mostrando los zoecios; D. detalle interno de la disposición zoecial; E. vista externa de un fragmento del zoario mostrando lunarios (A. modificado de Moore *et al*., 1952; B-E. de Sabattini, 2002).

des (alojados en autozoecios), nanozooides y gonozooides, en los Cyclostomata y Fenestrata (Figuras **9**. 6 y 7).

La homeomorfía motiva que para el estudio de esta clase de briozoos se requiera efectuar secciones delgadas orientadas (Figura **9**. 11 A): una longitudinal (paralela a la longitud zooidal), que permita apreciar las particiones transversales; otra tangencial (paralela a la superficie zoarial), que intercepte aproximadamente en ángulo recto a los autozoecios y mesozoecios (zoecios intercalados entre los autozoecios, pero de menor tamaño y con más diafragmas), a los efectos de determinar la sección y tamaño de los mismos, y una tercera, transversal (perpendicular a la dirección de crecimiento de la colonia).

Orden Trepostomata

Zoarios de forma y tamaño diversos, típicamente robustos, la mayoría dendroideos, algunos incrustantes o macizos y unos pocos frondosos. Colonias de paredes libres, tubos zoeciales largos, generalmente con diafragmas y estilos; aberturas próximas. Zonas madura e inmadura diferenciadas. Endozona de los autozoecios con paredes finas, diafragmas espaciados, cistifragmas escasos o ausentes; exozona de paredes gruesas, diafragmas próximos, usualmente con cistifragmas y pequeños mesozoecios que exhiben diafragmas cercanos, que pueden agruparse en máculas y esqueleto laminado. La brotación de autozooides ocurre, en la mayoría de los casos, en la autozona y a través de las paredes autozoeciales no existe comunicación; en la intersección de las paredes pueden presentarse estilos (Figuras **9**. 11 C y 12 A). Ordovícico Temprano (Tremadociano)-Triásico.

Los más antiguos son del Tremadociano chino; durante el Ordovícico Medio y Tardío alcanzaron su máxima diversidad, reduciéndose notablemente en el Silúrico, pero se recobraron parcialmente durante el Devónico y posteriormente, sufrieron una gradual declinación hasta desaparecer en el Triásico, cuando solo se registran 2 o 3 géneros. Se conocen aproximadamente 200 géneros.

En la Precordillera de la provincia de San Juan (Argentina) existen dos especies del género *Nicholsonella* (Carrera, 1995) y una especie de *Prasopora* (Carrera, 2003) (Figura **9**. 12 B).

Orden Cystoporata

Zoarios robustos, incrustantes o macizos o bien, delicados, foliados o dendroideos; de paredes libres. Autozoecios cilíndricos, cortos o largos, con paredes delgadas, aberturas circulares, sin opérculo; lunario (Figura **9**. 13 A, E)

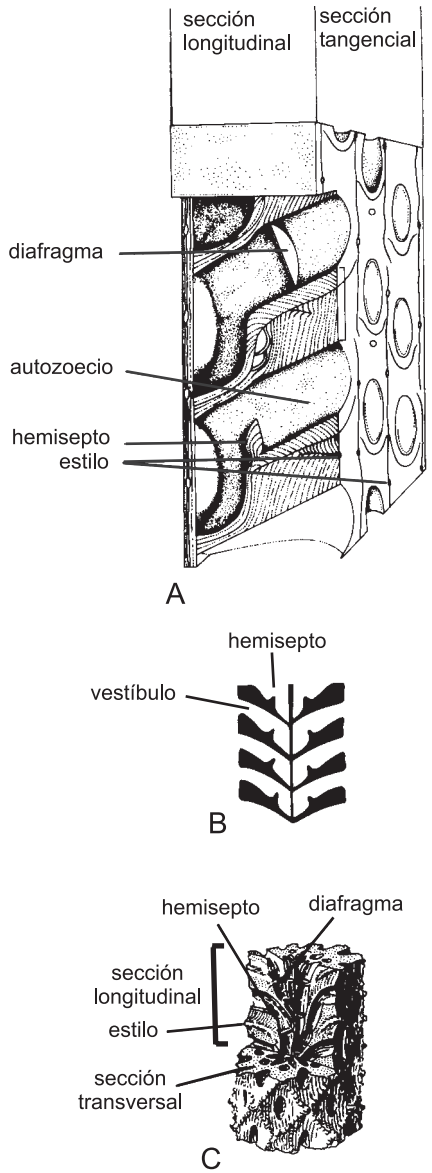


Figura 9. 14. A. sección longitudinal de *Stictopora*; B. sección longitudinal de un criptostomado bifoliado; C. secciones longitudinal y transversal de un criptostomado dendroideo (A. de Karklins, 1983; B. de Ryland, 1970; C. de Moore *et al*., 1952).

exclusivo de este orden. Zooides o grupos de zooides separados por vesículas esqueletales extrazooidales, de modo que las aberturas se hallan ampliamente espaciadas sobre la superficie zoarial. Estilos en pocos géneros, sin cámaras embrionarias. A veces con poros murales que comunican a los zooides. Diafragmas escasos o ausentes, pero pueden haber cistifragmas y hemiseptos. La mayoría con esqueleto granular, algunos con las paredes transversalmente laminadas en la exozona. La mayoría de los géneros con los polimorfos restringidos a las máculas. Ordovícico Temprano-Triásico, unos 100 géneros conocidos. Su diversidad se incrementa hasta el Devónico Medio, con aproximadamente 27 géneros, para luego declinar progresivamente hacia fines del Paleozoico, existiendo una sola especie en el Triásico. En el Carbonífero de la provincia del Chubut (Argentina) se hallan especies del género *Fistulamina* (Sabattini, 2002) (Figura **9**. 13 B-E).

Este orden fue propuesto para reunir los Stenolaemata paleozoicos previamente incluidos en los Cyclostomata. Algunos géneros presentan dudosas afinidades y el límite entre Cystoporata y Trepostomata es difícil de establecer (Taylor, 1993).

Orden Cryptostomata

Zoarios delicados, dendroideos o bifoliados; máculas en muchos zoarios bifoliados y pocos dendroideos. Zoecios de paredes libres, con aberturas ordenadas en hileras longitudinales o diagonales. Autozoecios típicamente cortos, en la región distal con un **vestíbulo** (Figura **9**. 14 B), parte de la cámara zoecial comprendida entre la abertura y el hemisepto. Diafragmas comúnmente ausentes. Estilos alineados, frecuentemente más de un tipo en los dendroideos, ausentes en la mayoría de los foliados (Figura **9**. 14 A, C). Los autozoecios suelen estar separados por esqueleto extrazooidal en las exozonas, motivo por el cual las aberturas se hallan ampliamente espaciadas y ordenadas con una distribución rómbica o longitudinal sobre la superficie zoarial. Esqueleto zoecial laminado en la exozona. Sin poros que comuniquen a los zooides. La brotación se produce desde las paredes centrales planas, en las colonias bifoliadas, o desde el eje linear en los zoarios dendroideos. Pueden existir polimorfos pequeños. Cámaras embrionarias ausentes. Ordovícico Temprano-Pérmico. Los dendroideos ya se presentan con unas pocas formas muy delicadas en el Ordovícico y Silúrico, alcanzando su máxima diversidad durante el Mississippiano, y extinguiéndose a fines del Pérmico. Los bifoliados lograron su máxima diversidad en el Ordovícico Tardío, disminuyendo rápidamente durante el Silúrico y extinguiéndose en el Pennsylvaniano. Se han registrado aproximadamente 90 géneros. En la Argentina se conoce solo una especie del género *Rhombopora*, en el Carbonífero del Chubut (Sabattini, 1972).

Orden Fenestrata

Briozoos cercanamente relacionados con los Cryptostomata, de los que fueron separados por sus aberturas dispuestas sobre un solo lado de las ramas. También se los relaciona con los Trepostomata, ya que algunas formas reticuladas primitivas poseen esqueleto comparable, en forma y estructura, con los representantes de este orden.

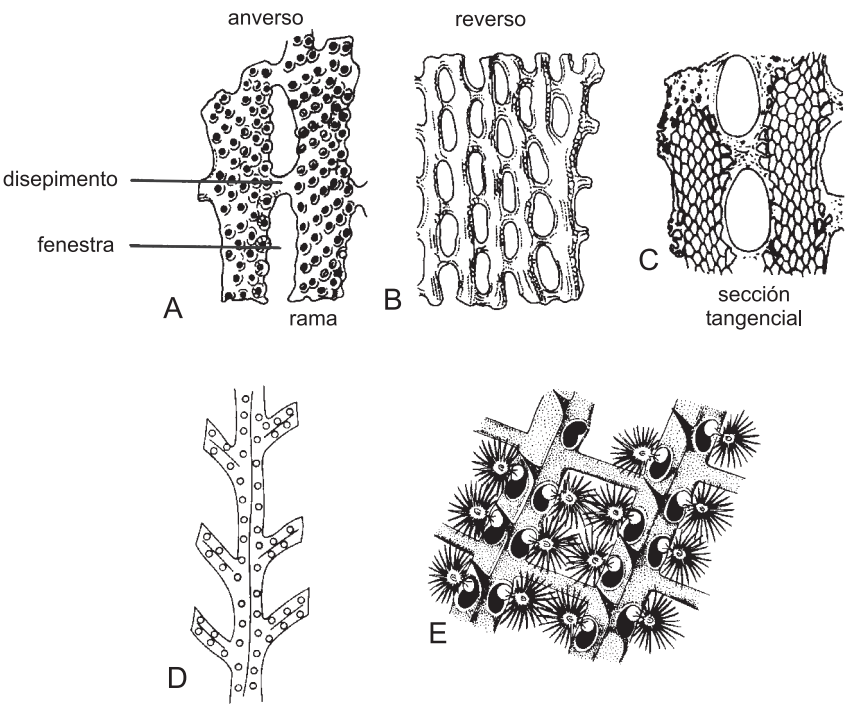


Figura 9. 15. A. anverso de *Polypora*; B. reverso de *Fenestella*; C. sección tangencial de *Polypora* mostrando la disposición interna de los zoecios; D. zoario pinnado de *Pennireteporа*; E. reconstrucción de parte de un zoario mostrando la ubicación de los lofóforos (A-C. modificado de Moore *et al*., 1952; D. de Sabattini, 1972; E. de Cowen y Rider, 1972).

Colonias en su mayoría fenestradas o reticuladas (Figura **9**. 15 A-C, E); en menor cantidad pinnadas (Figura **9**. 15 D). Zoecios de paredes libres, con aberturas solo en el lado frontal o anverso de la colonia y comúnmente dispuestas en hileras longitudinales. Brotación desde las paredes posteriores del zoario.

Los fenestrados están formados por ramas de sección subtriangular, conectadas transversalmente por barras denominadas **disepimentos** (Figura **9**. 15 A) que, en su conjunto, forman un zoario reticulado con espacios subrectangulares, llamados **fenéstrulas** o **fenestras**. En el anverso del zoario, las ramas exhiben dos o más hileras de aberturas; en el primer caso, ambas hileras pueden estar separadas por una carena, a veces con espinas, nodos o tubérculos, además de variada ornamentación. El reverso del zoario puede exhibir costillas, estrías, nodos, tubérculos o pústulas, con prolongaciones radiciformes que fijan la colonia al sustrato.

Los zoarios fenestrados crecen a partir de un anillo de zoecios, con las ramas desarrollándose hacia arriba y bifurcándose a intervalos regulares, de modo que las colonias pueden ser infundibuliformes o flabeliformes. La funcionalidad de estas colonias fue analizada por Cowen y Rider (1972): los zooides se disponían con los lofóforos regularmente espaciados y extendidos dentro de las fenestras (Figura **9**. 15 E), formando una red filtrante. La forma de copa o embudo y de abanico de las colonias fueron adaptaciones de estos briozoos para maximizar la eficiencia filtradora a nivel colonial. Los zooides generarían una corriente que dirigiría las partículas alimenticias hasta las fenéstrulas, donde los lofóforos extraerían el alimento. Los zoarios se disponían con el anverso en dirección al flujo de la corriente, es decir que en una colonia en forma de copa, si el frente de la colonia se halla en el interior de la misma, se crearían corrientes que entrarían centralmente y atravesando las fenéstrulas, saldrían del zoario al exterior lateralmente. Si las aberturas se encontraban en el exterior del embudo se crearía una succión en las paredes exteriores y luego, se evacuaría el agua a través de la cavidad central.

Los zoarios pinnados (Figura **9**. 15 D) están constituidos por una rama principal y otras secundarias o laterales, que divergen oblicuamente desde la principal. Las ramas laterales pueden comunicarse entre sí mediante disepimentos. En el anverso hay dos o más hileras de aberturas zoeciales y el reverso es liso u ornamentado. Las hileras de aberturas pue-

den estar separadas por costillas o carenas que suelen contener nodos o espinas.

Esqueleto extrazooidal en el reverso de la colonia y en el anverso, entre las aberturas zoeciales. Autozoecios cortos; hemiseptos presentes, a veces sin diafragmas (Figura **9**. 15 C) Estilos frecuentes, proyectados a través del tejido extrazooidal. Esqueleto tipo hialino o hialino y laminado.

Aberturas con peristoma u operculadas (Figura **9**. 15 A). Son los únicos briozoos donde se han registrado aberturas tabicadas, en el género *Septatopora*, el que cuenta con especies en Australia y Argentina (Engel, 1975; Sabattini, 1983).

Entre los polimorfos se han registrado gonozoecios (Tavener-Smith, 1966; Stratton, 1981; Bancroft, 1986 a) y nanozoecios (Bancroft, 1986 b), correspondientes a nanozooides cuya función habría sido la limpieza y defensa de la colonia. Ordovícico Temprano-Triásico.

Los fenestrados reticulados alcanzan su máximo desarrollo en el Mississippiano y unos pocos llegan al Triásico; los pinnados fueron más abundantes en el Paleozoico Tardío. Se conocen aproximadamente 100 géneros.

En Argentina varios géneros de reticulados se encuentran presentes en el Carbonífero de la cuenca Calingasta-Uspallata, de la provincia de San Juan, y Carbonífero-Pérmico de la cuenca Tepuel-Genoa (reticulados y pinnados) de la provincia del Chubut (Sabattini, 1972, 1983, 1990).

Orden Cyclostomata

Colonias erectas o incrustantes. Son los únicos estenolemados que pueden presentar zoarios de paredes fijas y frontales, aunque también incluyen a colonias con paredes libres e incluso, una combinación de ambos tipos. Zooides alargados, tubulares, de paredes finas, abertura terminal circular (a veces con peristoma) y sin opérculo. La pared corporal consiste en epidermis, cutícula y una capa calcárea interrumpida por numerosos **seudoporos**. Cuando el polípido está retraído, el orificio queda ocluido por una membrana terminal que se invagina en el centro para formar un **atrio**, cerrado en la base por un esfínter muscular. El polípido se encuentra envuelto por un **saco membranoso** que se fija basalmente a la pared del cuerpo mediante ligamentos, dividiendo a la cavidad corporal en dos compartimientos, uno externo o **cavidad exosacal** y otro interno o **cavidad endosacal**. Un detallado estudio morfológico comprobó que solo la cavidad endosacal sería un verdadero celoma. La eversión del polípido se lleva a cabo por contracciones de los **músculos dilatadores** del atrio y la relajación del **esfínter atrial**. Ésto empuja al atrio hacia la pared corporal, haciendo que el líquido exosacal se desplace proximalmente comprimiendo el saco membranoso. El aumento de la presión en el saco hace que la vaina tentacular se evagine y el lofóforo se evierta. El proceso inverso se realiza gracias a la contracción del músculo retractor del lofóforo y la relajación de los dilatadores del atrio. Una vez que el lofóforo se ha invaginado, el esfínter atrial se cierra (Figura **9**. 16).

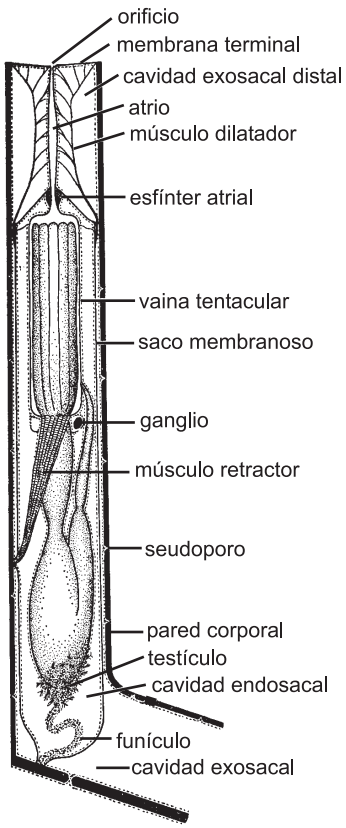


Figura 9. 16. Morfología de un ciclostomado (modificado de Ryland, 1970).

Pocos con diafragmas, sin cistifragmas ni (generalmente) hemiseptos. Esqueleto zooidal laminado, granular o laminado combinado con granular o hialino. Polimorfos con cámaras embrionarias comúnmente presentes (Figura **9**. 7), correspondientes a polimorfos grandes o bien, se encuentran en áreas extrazooidales y nanozooides, representados por un polípido rudimentario con un tentáculo (Figura **9**. 6).

La reproducción de los ciclostomados es notable por presentar un proceso de fisión embrionaria o **poliembrionía**, fenómeno solo observado en muy pocos grupos del Reino Animal. El embrión primario se fragmenta para

producir embriones secundarios y hasta terciarios, que llenan la cavidad del gonozooide. Se presume que todas las colonias adultas originadas a partir de un mismo embrión primario son clones, es decir que poseen la misma información genética. Ordovícico Temprano-Holoceno.

Fueron los únicos estenolemados que perduraron después del Triásico; insignificantes en número y diversidad hasta el Jurásico, dominaron en el resto del Mesozoico, logrando su máxima diversidad (aproximadamente 175 géneros) durante el Cretácico, para luego declinar y ceder el dominio a los Cheilostomata. Actualmente son los únicos estenolemados vivientes, con unos 250 géneros registrados.

En América del Sur, McNair (1940) menciona a los géneros *Cyclotrypa* y *Fistulipora* en el Devónico Medio de Colombia; Meyer (1914) cita una especie de *Cheilotrypa* en el Carbonífero Superior de Perú y Chronic (1953) para el Pérmico Inferior del mismo país, registra a *Goniocladia*. En Brasil, *Reptaria* fue citado para el Devónico (Katzer, 1903), *Fistulipora* para el Carbonífero (Derby, 1894, Katzer, 1903) y *Lichenopora* en el Mioceno (Barbosa, 1967 b).

En su estudio sobre los briozoos del Paleoceno Inferior (Formación Roca) de la Argentina, Canu (1911) menciona 18 especies asignadas a 8 géneros de Cyclostomata. Este mismo autor (Canu, 1904, 1908) también estudió la rica fauna de Cyclostomata del Patagoniano (Terciario Inferior) de las provincias del Chubut y Santa Cruz, reconociendo unas 26 especies y 18 géneros.

En el Terciario Inferior de Santa Cruz Ortmann (1902) registró los géneros *Reticulipora*, *Tennysonia* y *Heteropora*, mientras que Conti (1949) halló *Reptomulticava* y *Heteropora* en la provincia del Chubut. También en el Mioceno Superior del Chubut Canu (1908) reconoció la presencia de *Liripora* y *Lichenopora*. En sedimentos de edad equivalente, de la provincia de Entre Ríos (Formación Paraná), Muravchik *et al*. (2004) mencionan a *Tubulipora*.

Sin embargo, es necesario aclarar que la mayoría de los trabajos sobre Cyclostomata (y también Cheilostomata) fósiles sudamericanos fueron publicados hace ya varias décadas y no se realizaron revisiones posteriores. En los últimos tiempos, la sistemática de este grupo tuvo profundos cambios, principalmente por el empleo de la microscopía electrónica de barrido. En consecuencia, muchas de las determinaciones sistemáticas originales se hallan desactualizadas y seguramente, experimentarán modificaciones en las futuras revisiones.

CLASE GYMNOLAEMATA

Zooides cilíndricos o cuadrangulares. Lofóforo circular sin epistoma. La pared corporal puede ser calcificada, presentando tejidos pero no capas musculares. El carbonato de calcio se halla en forma de calcita, aragonita o ambas en un mismo esqueleto. El mecanismo de eversión del lofóforo depende de la deformación de la pared corporal mediante músculos. Los celomas de los zooides adyacentes están separados, pero se comunican entre sí a través de poros. Las generaciones de polípidos se suceden dentro de un mismo zooide mediante procesos de degeneración y regeneración. Polimorfismo presente, pudiendo alcanzar un gran desarrollo. La inmensa mayoría de las especies son marinas. Ordovícico Temprano-Holoceno.

Orden Ctenostomata

En este grupo (Figura **9**. 17) el polimorfismo está reducido, consistiendo solamente en **quenozooides** de sostén. Los zooides pueden ser cilíndricos o achatados, adoptando una disposición contigua, o comunicándose entre sí por quenozooides que forman estolones postrados sobre el sustrato. Pared del cuerpo membranosa o gelatinosa, nunca calcificada. La eversión del lofóforo se lleva a cabo por acción de **músculos parietales longitudinales** y **transversales**, y su invaginación se efectúa por acción del **músculo retractor**. Una **vaina tentacular** lo rodea cuando el zooide está retraído. El tubo digestivo presenta las características usuales del phylum, a excepción de un **proventrículo** muscular, cuya función es triturar los caparazones de las algas microscópicas del fitoplancton que constituyen su alimento. El **funículo** desciende desde el estómago y se continúa en el estolón, interconectando a todos los zooides. El ovario y el testículo se desarrollan a partir del peritoneo de la pared corporal. La maduración de un óvulo coincide con la degeneración del polípido, saliendo luego al exterior a través de un **poro supraneural**, ubicado en la base de los dos tentáculos más dorsales. El embrión se desarrolla en el **atrio**, una cavidad producida por la invaginación del zooide, que se cierra mediante un **esfínter**. En algunos ctenostomados como *Bowerbankia*, existe una estructura llamada **collar**, que bloquea la entrada del atrio. Ordovícico Temprano-Holoceno.

La biodiversidad de este orden no es muy grande, constituyendo una proporción relativamente pequeña de los briozoos recientes. La gran mayoría de sus representantes son marinos.

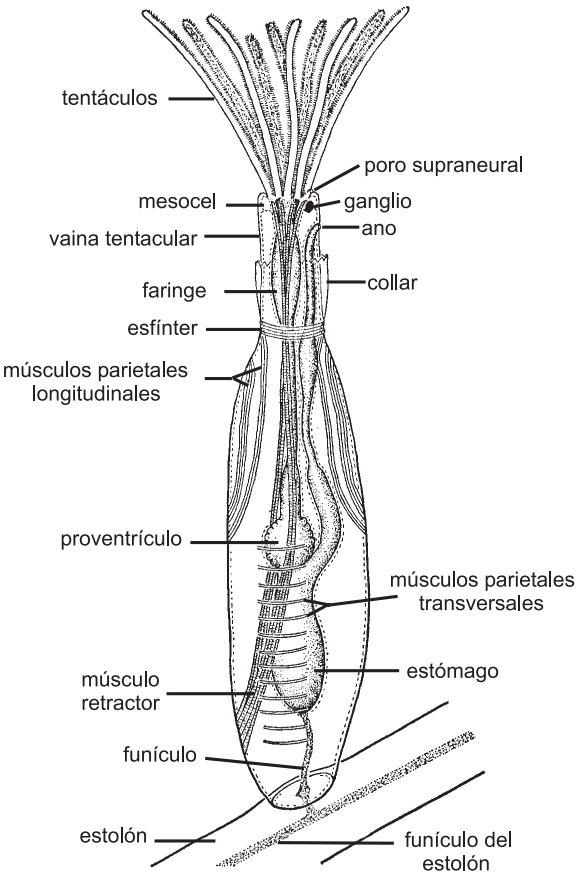


Figura 9. 17. Morfología del ctenostomado *Bowerbankia* (modificado de Ryland, 1970).

Sabattini (1982) halló al ctenostomado *Eliasopora* en el Carbonífero de la provincia del Chubut (Argentina).

Orden Cheilostomata

El rasgo principal que diferencia a los queilostomados de los ctenostomados es el mecanismo de cierre del orificio, que se realiza mediante un **opérculo**, tapa quitinosa accionada mediante **músculos oclusores**. La existencia del opérculo ha posibilitado el rasgo más importante de este grupo: el gran desarrollo de zooides especializados cuya función es la defensa y limpieza de la colonia. Los más frecuentes y característicos son las **avicularias**, donde el opérculo está transformado en **mandíbula**. En las **vibracularias** el grado de transformación del opérculo es aún mayor, convirtiéndose en una seda quitinosa. El desarrollo de los embriones suele tener lugar en **cámaras de incubación**, también llamadas **ooecios**. Los queilostomados generalmente poseen forma de caja, con seis paredes: basal, frontal, proximal, distal y un par de laterales. Los zooides están conectados por tejido funicular que atraviesa las paredes interzooidales. Las conexiones se realizan mediante **placas de poros** en las paredes laterales, o por estructuras más complejas, las **cámaras de poros**, pequeños compartimientos ubicados en la unión de las paredes verticales con la pared basal. Ambas han sido consideradas zooides abortivos, convertidos en conexiones interzooidales.

El mecanismo mediante el cual se lleva a cabo la eversión del lofóforo es un proceso fundamental que determina la morfología de la pared frontal del zooide y consecuentemente, se le ha dado mucha importancia en la clasificación suprafamiliar. La superficie frontal de los queilostomados presenta distintos grados de complejidad, que conviene considerar como niveles de organización más que como taxa: Anasca, Cribrimorpha, Gymnocystidea y Ascophora.

En los **Anasca** (Figuras **9**. 18 y 22 A), las paredes basal, distal, proximal y laterales suelen estar calcificadas, pero no la frontal, que conserva una estructura similar a la pared del cuerpo en los ctenostomados, denominándose **membrana frontal**. Series de **músculos parietales transversales** dispuestos oblicuamente se insertan por un extremo a la membrana frontal y por el otro en las paredes laterales. Su contracción deprime a aquélla, produciendo el aumento de la presión en el interior del zooide y la consiguiente eversión del lofóforo. La retracción del lofóforo se lleva a cabo mediante la contracción de un **músculo retractor** y un par de **músculos oclusores del opérculo** y la relajación de los parietales transversales. En algunos géneros de Anasca como *Membranipora*, la membrana frontal tapiza toda la superficie frontal de los zooides, lo que tiene el inconveniente de dejar que las partes blandas del zooide queden expuestas a los depredadores. Este problema se contrarresta parcialmente mediante el desarrollo de una pared frontal sólida que rodea proximal y lateralmente a la membrana frontal, denominada **gimnocisto** (Figura **9**. 19). También puede existir un **criptocisto** (Figura **9**. 20) o pared calcárea marginal ubicada por debajo de la membrana, que permite su libre movimiento pero logra un mayor grado de protección del zooide. Tanto el gimnocisto como el criptocisto suelen poseer espinas en número y grado de desarrollo variable, generalmente concentradas alrededor del orificio. Tithoniano-Holoceno.

En los **Cribrimorpha** (Figura **9**. 21) las espinas se arquean sobre la membrana frontal, fusionándose en la línea media. La protección brindada por este techo de costillas fusionadas re-

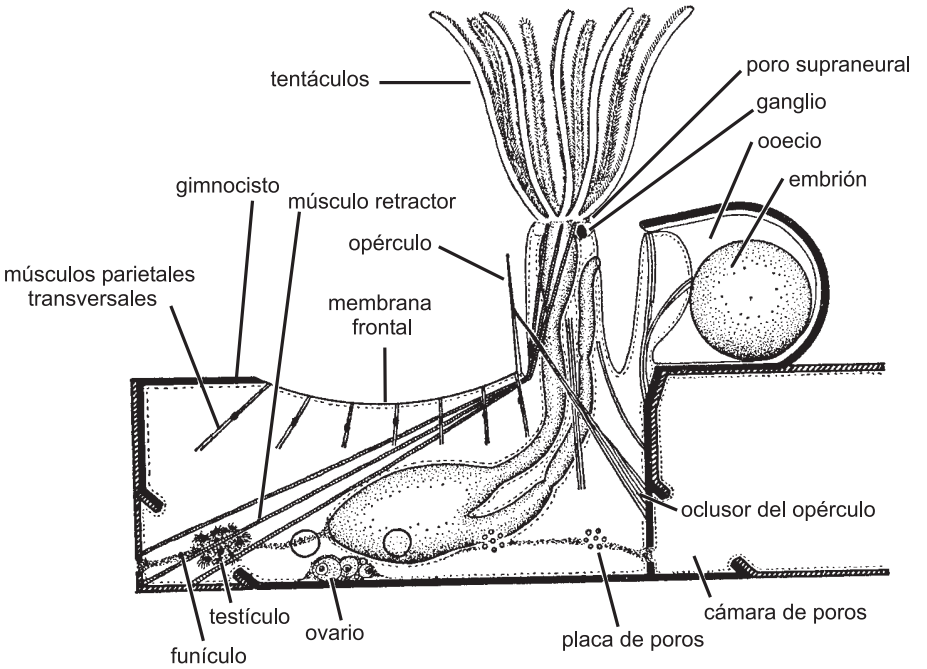


Figura 9. 18. Morfología de un queilostomado Anasca (modificado de Ryland, 1970).

presentó un claro avance sobre el nivel de organización de tipo Anasca. Por debajo del escudo defensivo, la membrana frontal sigue funcionando de la manera usual a fin de posibilitar la eversión del lofóforo. Cretácico Tardío-Holoceno.

En los **Gymnocystidea** (Figura **9**. 22 C), la superficie frontal del zooide está calcificada. Los zooides en desarrollo en el margen de la colonia poseen la estructura de los Anasca, con una membrana frontal rodeada por gimnocisto. Sin embargo, durante la ontogenia, pliegues de la pared del cuerpo crecen desde el gimnocisto hacia arriba y hacia adentro, arqueándose sobre la membrana. Estos pliegues terminan fusionándose y formando un techo abovedado y calcificado, separado de la membrana frontal por un amplio espacio en donde el agua circula libremente. El mecanismo de eversión del lofóforo funciona al igual que en los Anasca. Cretácico Tardío-Holoceno.

Los **Ascophora** (Figuras **9**. 22 B y 23) se caracterizan por la presencia de una pared frontal sólida, mientras que el control hidrostático depende de un saco subyacente, el **asco** o **saco compensador**, comunicado con el exterior por su extremo distal. Al igual que en los Anasca, los músculos parietales transversales se fijan por uno de sus extremos a las paredes laterales del zooide, pero por el otro al lado inferior del asco. Su contracción reduce el volumen del celoma y dilata el asco. Los tentáculos son evertidos cuando el agua llena el asco, compensando así la disminución en el volumen del celoma. Al ser una estructura membranosa, el asco no se conserva durante el proceso de fosilización, pero su existencia puede inferirse en base a la morfología del orificio de los Ascophora, que está típicamente dividido en dos zonas, una distal o **anter** y otra proximal o **poster**, que se continúa en el asco. Cuando el poster es estrecho, se lo denomina **sinus** (Figura **9**. 3). En algunos Ascophora, la pared frontal de los zooides está adicionalmente reforzada

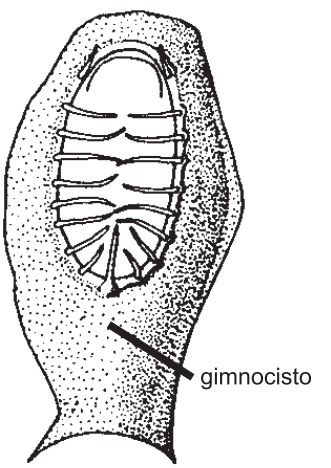


Figura 9. 19. Desarrollo del gimnocisto en *Electra* (Cheilostomata, Anasca) (modificado de Maturo, 1957).

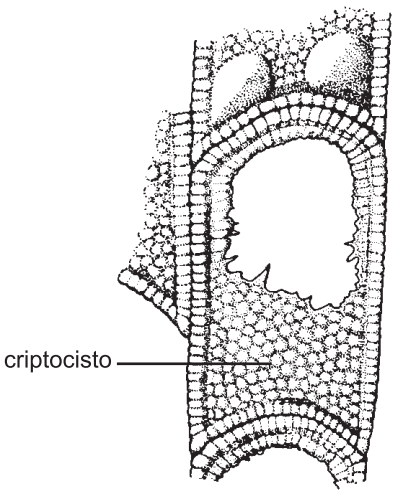


Figura 9. 20. Desarrollo del criptocisto en *Biflustra* (Cheilostomata, Anasca) (modificado de Maturo, 1957).

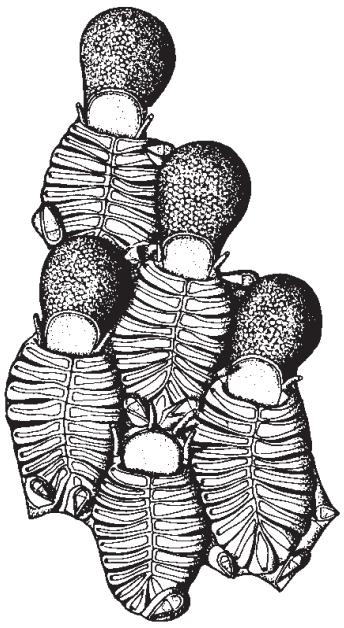


Figura 9. 21. El cribrimorfo *Membraniporella* (modificado de Ryland y Stebbing, 1971).

por calcificación secundaria. Cretácico Tardío-Holoceno.

La pared frontal calcificada de los Gymnocystidea y Ascophora ha sido un gran avance evolutivo con respecto a los Anasca, siendo los queilostomados mejor representados en las faunas marinas recientes (Figura **9.** 25).

Algunos ejemplos sudamericanos

Barbosa (1970) cita al género *Conopeum* para el Cretácico del Brasil.

La fauna de Cheilostomata del Paleoceno Inferior de Argentina (Formación Roca) fue estudiada por Canu (1911), quien registra la presencia de 51 especies que asignó a 19 géneros. Ortmann (1902) menciona a *Cellaria*, *Melicerita* y *Aspidostoma* para el Terciario Inferior de la provincia de Santa Cruz (Argentina) y Philippi (1887) a *Cellaria* y *Lunulites* en el Terciario de Chile.

Canu (1904, 1908) describió una variada fauna de Cheilostomata del Patagoniano (Terciario Inferior) de las provincias argentinas de Santa Cruz y Chubut, registrando la presencia de 90 especies pertenecientes a 26 géneros.

El mismo autor (Canu, 1908) cita a 3 especies de *Membranipora* en depósitos de la Formación Paraná (Mioceno), provincia de Entre Ríos (Argentina). Muravchik *et al*. (2004) retoman el estudio de los briozoos de esa formación, citando a los géneros *Acanthodesia*, *Microporella*, *Schizosmittina*, *Schizoporella* y a un representante de la familia Schizoporellidae. Closs y Madeira (1968) mencionan a los géneros *Cellaria*

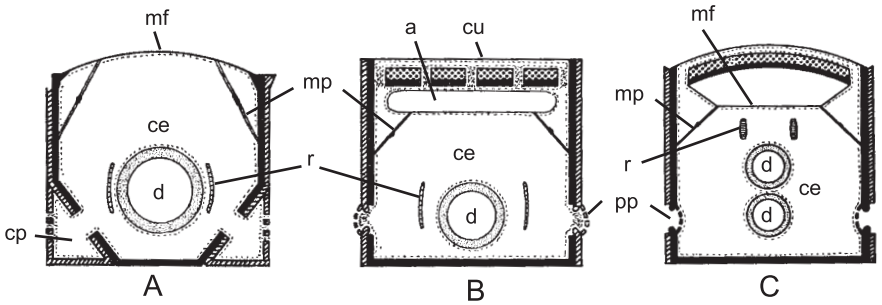


Figura 9. 22. Orden Cheilostomata. Corte transversal de la parte proximal de un Anasca (A), de un Ascophora (B) y de la parte distal de un Gymnocystidea (C). a: asco, ce: celoma, cp: cámara de poros, cu: cutícula, d: tubo digestivo, mf: membrana frontal, mp: músculos parietales, pp: placa de poros, r: músculo retractor (modificado de Ryland, 1970).

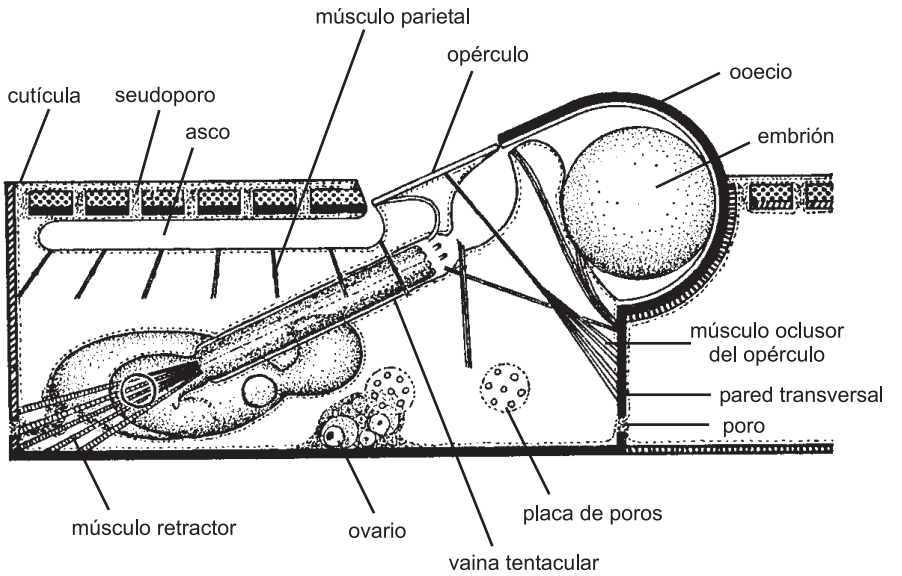


Figura 9. 23. Morfología de un queilostomado Ascophora (modificado de Ryland, 1970).



Figura 9. 24. Colonia lunulitiforme de *Discoporella* apoyada sobre el sustrato por medio de sus vibracularias marginales (de Cook, 1963).

y *Discoporella* en depósitos subsuperficiales de la Formación Camacho (Mioceno) en el extremo nordeste de Uruguay. Canu (1908) estudió a los Cheilostomata del Mioceno Tardío (Entrerriense) de la provincia del Chubut (Argentina), registrando la presencia de 13 especies pertenecientes a 7 géneros. En el Mioceno del Brasil se han registrado los géneros *Lunulites*, *Cupularia*, *Steginoporella*, *Biselenaria* y *Trigonopora* (White, 1887; Katzer, 1903, Maury, 1924; Barbosa, 1957; Barbosa, 1959 a, b, 1967 b).

En depósitos del Pleistoceno (Pampeano) y Holoceno (Pospampeano) del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina), Canu (1908) señala la presencia de 4 y 13 especies de Cheilostomata, respectivamente. Barbosa (1967 a) cita a *Conopeum* para el Pleistoceno u Holoceno del Brasil.

Dado que la mayoría de los estudios sobre Cheilostomata fósiles sudamericanos fueron realizados hace varias décadas, valen los mismos comentarios ya expresados en cuanto a las faunas fósiles de Cyclostomata.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

La gran mayoría de las especies de briozoos estenolemados y gimnolemados son marinas y estenohalinas, habitando en aguas de salinidad normal, aunque existe un elenco relativamente reducido de especies adaptadas a los ambientes salobres. Unos pocos ctenostomados y todos los filactolemados son exclusivamente dulceacuícolas.

En los mares actuales los briozoos habitan desde las regiones tropicales hasta las polares, y desde la zona intermareal hasta más de 8000 m de profundidad en las fosas oceánicas, aunque alcanzan su mayor diversidad en zonas poco profundas de la plataforma continental. El número de especies disminuye con la profundidad, y en las regiones abisales solo predominan las formas arborescentes, con colonias erectas y flexibles. Se presume que los briozoos abisales son filtradores de detrito en suspensión.

Suelen encontrarse en la cara inferior de rocas y rodados, ya que no necesitan de la luz y allí están protegidos de la sedimentación. También es frecuente hallarlos en epibiosis sobre

algas, moluscos, crustáceos o ascidias. La mayoría de los briozoos no suele tener una especificidad muy marcada en cuanto al sustrato, aunque hay algunas excepciones, como por ejemplo ciertas especies de *Membranipora*, que crecen sobre las frondes de grandes algas pardas, o *Hippoporidra* que incrusta las conchillas de gastrópodos habitadas por cangrejos ermitaños.

Los queilostomados incrustantes y en menor medida los ciclostomados, son abundantes y diversificados en los arrecifes coralinos actuales. Suele hallárselos en la superficie inferior del coral, donde cumplen la función de reforzar las estructuras esqueletales y rellenar parcialmente cavidades profundas dentro del arrecife. Los trepostomados y cistoporados participaron extensamente en los ambientes arrecifales del Paleozoico Temprano, mientras que los fenestrados predominaron en el Paleozoico Tardío.

Aunque la mayoría de los briozoos vive sobre sustratos duros, existen especies con colonias arborescentes adaptadas a la vida en el fango. En los briozoos lunulitiformes, como *Cupuladria* o *Discoporella*, se observa una interesante adaptación a la vida sobre sedimentos blandos. Sus colonias son discoidales y cónicas, del tamaño de una moneda, y no se encuentran fijas al sustrato, sino posadas sobre éste gracias a la acción de sus vibracularias marginales (Figura **9**. 24). Una adaptación aún más curiosa la constituye *Selenaria*, cuyas colonias utilizan sus vibracularias para desplazarse sobre el sustrato.

Algunos ctenostomados perforantes habitan en el interior de sustratos calcáreos como valvas de moluscos, tubos de poliquetos serpúlidos y placas de cirripedios. La colonia consiste en delgados estolones que se ramifican dentro del carbonato de calcio, de los que brotan zooides comunicados con el exterior a través de pequeños orificios. Los briozoos no horadan las valvas mecánicamente, sino mediante la secreción de ácido fosfórico en el extremo de los estolones.

La alimentación de los briozoos consiste principalmente en fitoplancton, que es capturado mediante la generación de corrientes de agua gracias a la acción de los tentáculos ciliados del lofóforo. Aunque en un principio se supuso que dichas corrientes eran producidas por cada zooide, posteriormente se comprobó que existe una coordinación, a nivel colonial, por la cual se originan «chimeneas» excurrentes en ciertas zonas del zoario en las que los polípidos degeneran. Las áreas modificadas para la salida del agua se denominan **montículos**, y su existencia ha permitido inferir este mecanismo de alimentación en distintas especies de briozoos fósiles.

Los briozoos pueden ser ingeridos incidentalmente por aves acuáticas o peces y forman parte de la dieta de los erizos de mar, que comen las colonias en epibiosis sobre las algas que constituyen su alimento principal. Algunos picnogónidos y moluscos nudibranquios, en cambio, se alimentan preferentemente de briozoos, habiendo desarrollado mecanismos muy especializados como aparatos de succión para ingerir a los polípidos. La presencia de nudibranquios induce el rápido desarrollo de espinas defensivas en la membrana frontal de *Membranipora*.

Los sustratos duros suelen ser un factor limitante para las poblaciones de organismos sésiles. La competencia por este recurso llega a ser intensa, tanto entre miembros de la misma o de distintas especies. El análisis de epifaunas de los períodos Silúrico y Jurásico que incrustaban bivalvos y otros sustratos ha demostrado que a pesar de las diferencias en cuanto a la composición taxonómica, los mecanismos utilizados en la competencia por el sustrato siguen siendo esencialmente los mismos hasta el presente. Algunas especies con colonias laminares adoptan estrategias confrontativas, como por ejemplo el desarrollo de espinas en los zooides marginales, mientras que los zoarios uniseriales ramificados suelen emplear una estrategia fugitiva, que les facilita expandirse rápidamente sobre el sustrato a pesar de ser recubiertos parcialmente por sus competidores.

La estructura de la colonia de las distintas especies de briozoos, halladas en un determinado yacimiento, permite realizar interpretaciones e inferencias acerca de las características físicas y químicas de dicho ambiente. Una de las clasificaciones utilizadas tradicionalmente por los paleoecólogos es la de Stach (1936), quien describió distintos tipos zoariales y sus relaciones con diferentes hábitats. Recientemente, Hageman *et al*. (1998) han propuesto una clasificación analítica del hábito de crecimiento de los briozoos, que puede utilizarse para efectuar una correlación más precisa entre las formas de crecimiento colonial y las condiciones ambientales en las que vivía dicho organismo. Los caracteres utilizados en este esquema son: orientación relativa al sustrato y fijación al mismo, construcción, ordenamiento de las series de zooides, ordenamiento de las superficies frontales, engrosamiento secundario del esqueleto, unidades estructurales, dimensiones de las unidades estructu-

rales, frecuencia de las bifurcaciones, dimensiones de la bifurcación y conexión de las unidades estructurales. Un ejemplo de la aplicación de las formas de crecimiento colonial de los briozoos, como indicador paleoambiental en la plataforma y talud continental del sur de Australia se encuentra en Hageman *et al*. (1997).

PALEOBIOGEOGRAFÍA

No son muchos los trabajos dedicados a la paleobiogeografía de las briozoofaunas fósiles. Los lectores interesados en el tema pueden consultar a Ross y Ross (1981), Ross (1981, 1985) y Bigey (1985). Moyano (1982) ha delimitado las regiones zoogeográficas marinas de América del Sur y Central en base a sus faunas recientes de briozoos. La distribución geográfica y los patrones de biodiversidad de los briozoos marinos recientes de Argentina han sido estudiados por López Gappa y Lichtschein (1988) y López Gappa (2000).

BIOESTRATIGRAFÍA

Los briozoos están representados en el registro paleontológico solo por los Stenolaemata y Gymnolaemata. Los primeros dominaron en el Paleozoico y, excepto los Cyclostomata, no superaron la crisis del final del Pérmico, si bien un número muy reducido de géneros llegó al Triásico.

Los Gymnolaemata fueron abundantes y diversificados desde fines del Mesozoico hasta la actualidad.

Todos los órdenes de Stenolaemata ya se hallaban presentes en el Ordovícico Temprano, aunque sus momentos de dominancia no siempre coincidieron: los Cryptostomata y Trepostomata se diversificaron mayormente en el Paleozoico Temprano, mientras que los Fenestrata lo hicieron en el Paleozoico Tardío. Los Cyclostomata experimentaron una explosión evolutiva durante el Cretácico, cuando alcanzaron su mayor diversidad, sufriendo luego una importante reducción en el Terciario (Figura **9**. 25).

La extinción ocurrida en el límite Cretácico-Terciario afectó más a los queilostomados que a los ciclostomados, pero las principales desapariciones tuvieron lugar en los niveles taxonómicos inferiores. De todos modos, los recambios faunísticos más notables (de faunas dominadas por trepostomados a fenestrados en el Paleozoico, y el desplazamiento de ciclostomados por queilostomados a partir del Cretácico) no estuvieron relacionados con extinciones masivas.

La historia geológica de los Cribrimorpha fue breve pero espectacular. Las especies más primitivas son del comienzo del Cretácico Tardío y de ellas surgieron numerosas familias que florecieron a mediados de ese período, aunque la mayoría se extinguió en el Eoceno, comenzando desde entonces una declinación que los llevó a estar escasamente representados en las faunas actuales.

En cambio, los Gymnocystidea y Ascophora continuaron diversificándose hasta alcanzar el éxito que experimentan actualmente y que se debería, en gran parte, a la calcificación de la pared frontal del zoecio.

Los Ctenostomata, en su gran mayoría marinos, constituyen una proporción relativamente pequeña de la fauna actual de briozoos. Poseen una larga historia fósil que se inicia en el Ordovícico Temprano, pero sus registros paleozoicos son esporádicos, consistiendo principalmente en perforaciones en sustratos calcáreos. Se presume la existencia de diversas formas no perforantes que no se preservaron fosilizadas. Los hallazgos son más frecuentes a partir del Jurásico, no quedando dudas de que precedieron a los queilostomados.

Dado que en los ctenostomados la pared corporal no posee carbonato de calcio, sus posibilidades de fosilización son muy reducidas. Sin embargo, en las últimas décadas se han registrado varios casos de colonias conservadas como moldes externos, preservándose el relieve de colonias blandas recubiertas por organismos calcáreos que crecían sobre un sustrato duro. Como ejemplos de este fenómeno pueden mencionarse a *Amathia immurata*, del Cretácico de Holanda, y *Arachnidium jurassicum*, del Jurásico de Alemania.

Los briozoos tienen escasa aplicación en la solución de problemas estratigráficos debido al amplio biocrón de las especies. En cambio, son más útiles como indicadores ambientales y faciales.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Los briozoos constituyen uno de los pocos invertebrados marinos con esqueleto que no se hallan presentes en la llamada «Explosión evolutiva cámbrica». Sus primeros hallazgos se remontan al Ordovícico Inferior, donde se registran principalmente varios órdenes de Stenolaemata.

Los briozoos, junto con los forónidos y braquiópodos, son clasificados en el grupo de los

lofoforados, considerándose que todos ellos poseen un ancestro común similar a un forónido. Estos últimos presentan características que los emparentan a los filactolemados, pero al no existir registros fósiles importantes de ninguno de ellos, las relaciones entre forónidos y briozoos son más bien especulativas.

Igualmente, las posibles vinculaciones filogenéticas con los **Entoprocta** tampoco pueden ser establecidas, dado que este pequeño grupo de invertebrados, cuyo tubo digestivo termina dentro de la corona tentacular (considerada no homóloga del lofóforo), también carece de representación fósil.

Los briozoos más primitivos serían los filactolemados, a juzgar por la forma cilíndrica de sus zooides, el lofóforo en herradura, la estructura musculosa de la pared del cuerpo, presencia de epistoma y ausencia de polimorfismo. Lamentablemente, son desconocidos como fósiles, excepto por la mención de estatoblastos en depósitos jurásicos, terciarios y cuaternarios.

Los primeros briozoos en aparecer en el registro paleontológico son los Stenolaemata, que rápidamente ocuparon gran variedad de ambientes, convirtiéndose en los grupos dominantes del Paleozoico (Figura **9**. 25), cuando también fueron componentes importantes de los arrecifes.

Las extinciones a fines del Ordovícico y el Devónico no los afectaron tanto como la ocurrida al final del Pérmico, la que tuvo un efecto devastador sobre este grupo de invertebrados, que sufrió la desaparición del 76% de las familias existentes, además del orden Fenestrata. A consecuencia de ese evento, la fauna triásica de estenolemados quedó considerablemente pauperizada con respecto a la del Pérmico, y los órdenes triásicos sobrevivientes desaparecieron a la culminación del período.

Durante el Jurásico, los briozoos estuvieron representados principalmente, por los Cyclostomata y Ctenostomata, mientras que los Cheilostomata aparecieron recién a fines de ese período. Los Cyclostomata experimentaron una radiación evolutiva en el Triásico y se constituyeron en el grupo dominante a través de todo el Mesozoico (Figura **9**. 25). A fines del Cretácico, los Cyclostomata sufrieron una drástica reducción. La mayoría de los ciclostomados se extinguieron, siendo reemplazados por los queilostomados, posiblemente originados a partir de ctenostomados incrustantes uniseriales. La diversidad de los queilostomados, baja en el Cretácico Temprano, aumentó rápidamente desde el Albiano o Cenomaniano hasta el Eoceno y desde entonces se ha mantenido estacionaria, en alrededor de 45-50 familias.

Las primeras evidencias esqueléticas de incubación larval datan de fines del Albiano, inmediatamente antes de la radiación adaptativa del grupo. Se supone que la aparición de larvas lecitotróficas (Figura **9**. 2) desencadenó un marcado aumento en la tasa de especiación alopátrica, debido a que su breve vida planctónica restringió el flujo genético entre poblaciones.

Entre los Cheilostomata, los Anasca pueden haber sido los ancestros de los Ascophora. Los queilostomados se convirtieron en el grupo dominante de briozoos marinos desde el Terciario hasta la actualidad, a expensas de los

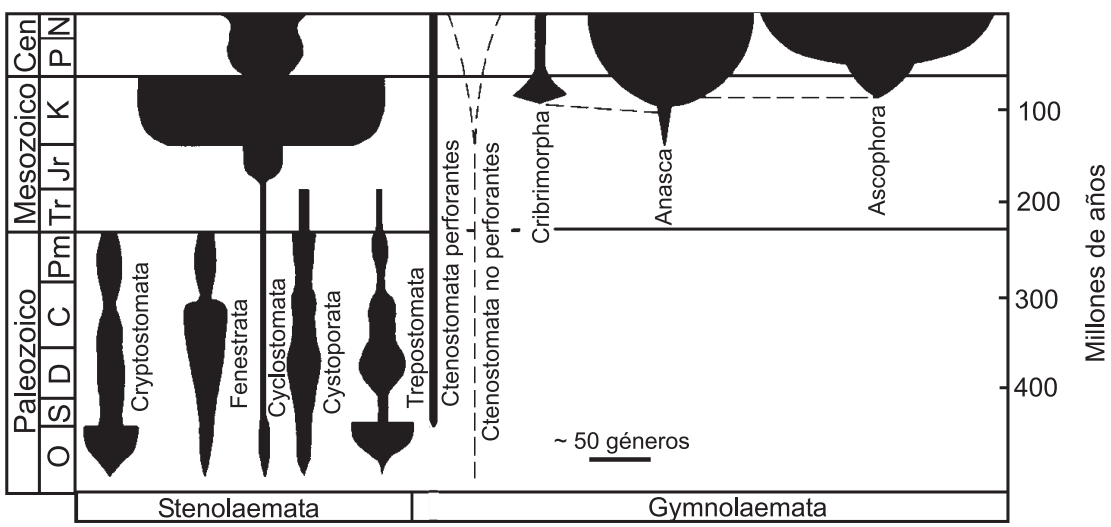


Figura 9. 25. Rango estratigráfico y diversidad genérica aproximada en los principales taxones de Stenolaemata y Gymnolaemata. Los Gymnocystidea aparecen incluidos en los Ascophora (modificado de McKinney y Jackson, 1989).

Cyclostomata, a los que aventajaron consistentemente en la competencia por el sustrato. Existen evidencias de esta superioridad competitiva tanto en faunas fósiles, a lo largo de 100 m. a., como en comunidades bentónicas actuales.

BIBLIOGRAFÍA

Bancroft, A.J. 1986 a. Ovicells in the Palaeozoic Bryozoan order Fenestrata. *Palaeontology* 29: 155-164.

Bancroft, A.J. 1986 b. Secondary nanozooecia in some Upper Palaeozoic Fenestrate Bryozoa. *Palaeontology* 29: 207-212.

Banta, W.C., McKinney, F.K. y Zimmer, R.L. 1974. Bryozoan monticules: excurrent water outlets? *Science* 185: 783-784.

Barbosa, M.M. 1957. Redescrição do exemplar-tipo de *Lunulites pileolus* White, 1887. *Boletim do Museu Nacional, n.s., Geologia* N° 24: 1-6.

Barbosa, M.M. 1959 a. Descrição de um novo briozoario da Formação Pirabas. *Boletim do Museu Nacional, n.s., Geologia* N° 29: 1-7.

Barbosa, M.M. 1959 b. *Steginoporella pirabensis* n.sp. de briozoário da Formação Pirabas, Estado do Pará - Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 31: 109-111.

Barbosa, M.M. 1967 a. *Conopeum commensale* K. & M., em depósito de Maré, na praia do Albardão, Santa Vitória do Palmar, RS (Bryozoa-Pleistoceno?). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 39: 279-280.

Barbosa, M.M. 1967 b. Briozoarios fósseis da bacia amazônica. I. *Atas do Simpósio sôbre a Biota Amazônica* 1: 75-82.

Barbosa, M.M. 1970. Lista dos Bryozoa recentes e fósseis do Brasil. *Publicações Avulsas do Museu Nacional* N° 54: 1-23.

Bassler, R.S. 1953. Bryozoa. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology Part G.* University of Kansas Press and Geological Society of America, Lawrence, Kansas. 253 pp.

Bell, M.A. 1997. Origin of metazoan phyla: Cambrian explosion or proterozoic slow burn? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 1-2.

Bigey, F.P. 1985. Biogeography of Devonian Bryozoa. En: C. Nielsen y G. P. Larwood (eds.), *Bryozoa: Ordovician to Recent*, Olsen & Olsen, Fredensborg. pp. 9-23.

Blake, D.B. 1983. The order Cryptostomata. En: R. A. Robison (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part G. Bryozoa - Revised* 1. University of Kansas Press and Geological Society of America, Lawrence, Kansas. pp. 440-452.

Boardman, R.S. 1984. Origin of the post-Triassic Stenolaemata (Bryozoa): a taxonomic oversight. *Journal of Paleontology* 58 (1): 19-39.

Boardman, R.S. y Cheetham, A.H. 1987. Phylum Bryozoa. En: R. S. Boardman, A. H. Cheetham y A. J. Rowell (eds.), *Fossil Invertebrates*, Blackwell Scientific Publications, Palo Alto. pp. 497-549.

Boardman, R.S., Cheetham, A.H. y Cook, P.L. 1969. Intracolony variation and the genus concept in Bryozoa. *Proceedings of the North American Paleontological Convention*, Part C. pp. 294-320.

Canu, F. 1904. Les bryozoaires du Patagonien. Echelle des bryozoaires pour les terrains tertiaires. *Mémoires de la Societé de Geologie de France, Paleontologie* 12: 1-30.

Canu, F. 1908. Iconographie des bryozoaires fossiles de l'Argentine. Premiere partie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, serie 3, 10: 245-341.

Canu, F. 1911. Iconographie des bryozoaires fossiles de l'Argentine. Deuxieme partie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, serie 3, 14: 215-288.

Carrera, M.G. 1995. El género *Nicholsonella* Ulrich (Bryozoa) en el Ordovícico de la Precordillera argentina. Su significado paleoecológico y paleobiogeográfico. *Ameghiniana* 32 (2): 181-190.

Carrera, M.G. 2003. The genus *Prasopora* (Bryozoa) from the Middle Ordovician of the Argentine Precordillera. *Ameghiniana* 40 (2): 197-203.

Chronic, J. 1953. Bryozoa. En: N. D. Newell, J. Chronic y T. G. Roberts (eds.), Upper Paleozoic of Peru. *Geological Society of America, Memoir* 58: 43-165.

Closs, D. y Madeira, M.L. 1968. Cenozoic Foraminifera from the Chuy drill hole, northern Uruguay. *Ameghiniana* 5 (7): 229-246.

Conti, S. 1949. I briozoi del Aonichense (Superpatagoniano) di S. José nella Peninsola Valdez (Argentina). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale, Genova* 63: 283-293.

Cook, P.L. 1963. Observations on live lunulitiform zoaria of Polyzoa. *Cahiers de Biologie Marine* 4: 407-413.

Cook, P.L. y Chimonides, P.J. 1978. Observations on living colonies of *Selenaria* (Bryozoa, Cheilostomata). I. *Cahiers de Biologie Marine* 19: 147-158.

Cowen, R. y Rider, J. 1972. Functional analysis of fenestelid bryozoan colonies. *Lethaia* 5: 147-164.

Cuffey, R.J. 1972. The roles of bryozoans in modern coral reefs. *Geologischen Rundschau* 61: 542-550.

Cuffey, R.J. 1977. Bryozoan contributions to reefs and bioherms through geologic time. *Studies in Geology* Nº 4: 181-194.

Derby, O.A. 1894. The Amazonian upper carboniferous fauna. *Journal of Geology* 2: 480-501.

Engel, B.A. 1975. A new bryozoan from the Carboniferous of eastern Australia. *Palaeontology* 18 (3): 571-605.

Hageman, S.J., Bock, P.E., Bone, Y. y McGowran, B. 1998. Bryozoan growth habits: classification and analysis. *Journal of Paleontology* 72 (3): 418-436.

Hageman, S.J., Bone, Y., McGowran, B. y James, N.P. 1997. Bryozoan colonial growth-forms as paleoenvironmental indicators: evaluation of methodology. *Palaios* 12: 405-419.

Harvell, C.D. 1984. Predator-induced defense in a marine bryozoan. *Science* 224: 1357-1359.

Karklins, O.L. 1983. Ptilodyctyoid Cryptostomata Bryozoa from the Middle and Upper Ordovician rocks of central Kentucky. *Paleontological Society Memoir* 14: 1-31.

Katzer, F. 1903. Geologia do Estado do Pará. *Boletim do Museo Paraense Emilio Goeldi* 9: 1-288.

Larwood, G.P. y Taylor, P.D. 1979. Early structural and ecological diversification in the Bryozoa. En: M. R. House (ed.), *The origin of major invertebrate groups*. Systematics Association Special Volume N° 12. Academic Press, London. pp. 209-234,

López Gappa, J. 1989. Overgrowth competition in an assemblage of encrusting bryozoans settled on artificial substrata. *Marine Ecology Progress Series* 51: 121-130.

López Gappa, J. 2000. Species richness of marine Bryozoa in the continental shelf and slope off Argentina (south-west Atlantic). *Diversity and Distributions* 6: 15-27.

López Gappa, J. y Lichtschein, V. 1988. Geographic distribution of bryozoans in the Argentine Sea (South-Western Atlantic). *Oceanologica Acta* 11: 89-99.

Maturo, F.J.S. 1957. A study of the Bryozoa of Beaufort, North Carolina, and vicinity. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 73: 11-68.

Maury, C.J. 1924. *Fósseis terciários do Brasil com descrição de novas formas Cretáceas*. Servicio de Geologia e Mineria do Brasil. 665 pp.

McKinney, F.K. 1981. Intercolony fusion suggests polyembryony in Paleozoic fenestrate bryozoans. *Paleobiology* 7: 247-251.

McKinney, F.K. 1995. One hundred million years of competitive interactions between bryozoan clades: asymmetrical but not escalating. *Biological Journal of the Linnean Society* 56: 465-481.

McKinney, F.K. y Jackson, J.B.C. 1989. *Bryozoan evolution*. The University of Chicago Press, Chicago. 238 pp.

McKinney, F.K., Lidgard, S., Sepkoski, J.J. y Taylor, P.D. 1998. Decoupled temporal patterns of evolution and ecology in two post-Paleozoic clades. *Science* 281: 807-809.

McLeod, J.D. 1978. The oldest bryozoans: new evidence from the Early Ordovician. *Science* 200: 771-773.

McNair, A.H. 1940. Devonian Bryozoa from Colombia. *Bulletins of American Paleontology* 25: 113-146.

Meyer, H.L.F. 1914. Carbonfaunen aus Bolivie und Peru. *Neues Jahrbuch für Minerie, Geologie und Paläontologie* 37: 590-651.

Moore, R.C. (ed.) 1953. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part G. Bryozoa.* University of Kansas Press and Geological Society of America, Lawrence. 253 pp.

Moore, R.C., Lalicker, C.G. y Fischer, A.G. 1952. *Invertebrate Fossils.* McGraw–Hill Book Company.

Moyano, H.I. 1982. Bryozoa marinos de Centro y Sudamérica: evaluación preliminar. *Cahiers de Biologie Marine* 23: 365-380.

Muravchik, M., Griffin, M. y Pérez, L.M. 2004. Bryozoans from the Paraná Formation (Miocene), in Entre Ríos province, Argentina. *Ameghiniana* 41 (1): 3-12.

Nielsen, C. 1970. On metamorphosis and ancestrula formation in cyclostomatous bryozoans. *Ophelia* 7: 217-256.

Nielsen, C. y Pedersen, K.J. 1979. Cystid structure and protrusion of the polypide in *Crisia* (Bryozoa, Cyclostomata). *Acta Zoologica (Stockholm)* 60: 65-88.

Ortmann, A.E. 1902. Tertiary invertebrates. *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia* 4: 47-332.

Philippi, R.A. 1887. *Die Tertiären und Quartären Versteinerungen Chiles*. F.A. Brockhaus, Leipzig. 266 pp.

Pohowsky, R.A. 1973. A Jurassic cheilostome from England. En: G.P. Larwood (ed.), *Living and Fossil Bryozoa*. Academic Press, London. pp. 447-461.

Pohowsky, R.A. 1978. The boring ctenostomate Bryozoa: taxonomy and paleobiology based on cavities in calcareous substrata. *Bulletins of American Paleontology* 73: 1-192.

Raup, D.M. y Sepkoski, J.J. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science* 206: 217-218.

Ross, C.A. y Ross, J.R.P. 1981. Biogeographical influences on late Palaeozoic faunal distributions. En: G. P. Larwood y C. Nielsen (eds.), *Recent and Fossil Bryozoa*. Olsen & Olsen, Fredensborg. pp. 199-212.

Ross, J.R.P. 1981. Late Palaeozoic ectoproct biogeography. En: G. P. Larwood y C. Nielsen (eds.), *Recent and Fossil Bryozoa*. Olsen & Olsen, Fredensborg. pp. 213-220.

Ross, J.R.P. 1985. Biogeography of Ordovician ectoproct (bryozoan) faunas. En: C. Nielsen y G. P. Larwood (eds.), *Bryozoa: Ordovician to Recent*. Olsen & Olsen. Fredensborg. pp. 265-271.

Ryland, J.S. 1965. *Polyzoa (Bryozoa). Order Cheilostomata. Cyphonautes larvae*. Conseil International pour l'Exploration de la Mer, Sheet 107: 1-6.

Ryland, J.S. 1970. *Bryozoans*. Hutchinson University Library, London. 175 pp.

Ryland, J.S. y Hayward, P.J. 1977. British Anascan Bryozoans. En: D.M. Kermack (ed.), *Synopses of the British Fauna (New Series)*, Academic Press, London. 188 pp.

Ryland, J.S. y Stebbing, A.R.D. 1971. Two little known bryozoans from the west of Ireland. *The Irish Naturalists' Journal* 17: 65-70.

Sabattini, N. 1972. Los Fenestellidae, Acanthocladiidae y Rhabdomesidae (Bryozoa, Cryptostomata) del Paleozoico superior de San Juan y Chubut. *Revista del Museo de La Plata (n.s.)* 6, *Paleontología* 42: 255-377.

Sabattini, N. 1982. *Eliasopora* Bassler (Bryozoa Ctenostomida) en el Carbónico del grupo Tepuel, Provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 19 (3-4): 259-262.

Sabattini, N. 1983. Especies de *Septatopora* Engel (?Bryozoa) del Carbónico de la Provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 20 (1-2): 61-71.

Sabattini, N. 1990. Nueva especie de *Penniretepora* d'Orbigny (Fenestrata, Bryozoa), del Carbonífero de la Cuenca Tepuel-Genoa (Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 27 (1-2): 185-187.

Sabattini, N. 2002. Los Cystoporata (Bryozoa) del Carbonífero de la cuenca Tepuel-Genoa, Provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 39 (2): 201-211.

Sepkoski, J.J., McKinney, F.K. y Lidgard, S. 2000. Competitive displacement among post-Paleozoic cyclostome and cheilostome bryozoans. *Paleobiology* 26: 7-18.

Silén, L. 1977. Polymorphism. En: R. M. Woollacott y R. L. Zimmer (eds.), *Biology of Bryozoans*. Academic Press, New York. pp. 183-231.

Silén, L. y Harmelin, J.G. 1974. Observations on living Diastoporidae (Bryozoa Cyclostomata), with special regard to polymorphism. *Acta Zoologica (Stockholm)* 55: 81-96.

Stach, L.W. 1936. Correlation of zoarial form with habitat. *Journal of Geology* 44: 60-65.

Stratton, J.F. 1981. Apparent ovicells and associated structures in the fenestrate bryozoan *Polypora shumardii* Prout. *Journal of Paleontology* 55 (4): 880-884.

Tavener-Smith, R. 1966. Ovicells in fenestrate cryptostomes of Visean age. *Journal of Paleontology* 40 (1): 190-198.

Taylor, P.D. 1979 a. Palaeoecology of the encrusting epifauna of some British Jurassic bivalves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 28: 241-262.

Taylor, P.D. 1979 b. The inference of extrazooidal feeding currents in fossil bryozoan colonies. *Lethaia* 12: 47-56.

Taylor, P.D. 1984. Adaptations for spatial competition and utilization in Silurian encrusting bryozoans. *Special Papers in Palaeontology* N° 32: 197-210.

Taylor, P.D. 1985. Polymorphism in meliceritit cyclostomes. En: C. Nielsen y G. P. Larwood (eds.), *Bryozoa: Ordovician to Recent*. Olsen & Olsen, Fredensborg. pp. 311-318.

Taylor, P.D. 1988. Major radiation of cheilostome bryozoans: triggered by the evolution of a new larval type? *Historical Biology* 1: 45-64.

Taylor, P.D. 1993. Bryozoa. En: M. J. Benton (ed.), *The Fossil Record* 2. Chapman & Hall, London. pp. 465-489.

Taylor, P.D. y Curry, G.B. 1985. The earliest known fenestrate bryozoan, with a short review of Lower Ordovician Bryozoa. *Palaeontology* 28: 147-158.

Taylor, P.D. y Larwood, G.P. 1988. Mass extinctions and the pattern of bryozoan evolution. En: G. P. Larwood (ed.), *Extinction and Survival in the Fossil Record*. Systematics Association Special Volume N° 34, Clarendon Press, Oxford. pp. 99-119.

Utgaard, J. 1983. Paleobiology and taxonomy of the Order Cystoporata. En: R. A. Robison (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part G. Bryozoa - Revised* 1. University of Kansas Press and Geological Society of America, Lawrence, Kansas. pp. 327-439.

Voigt, E. 1972. *Amathia immurata* n.sp., ein durch Biomuration erhaltenes ctenostomes Bryozoon aus der Maastrichter Tuffkreide. *Paläontologische Zeitschrift* 46: 87-92.

Voigt, E. 1977. *Arachnidium jurassicum* n.sp., (Bryoz. Ctenostomata) aus dem mittleren Dogger von Goslar am Harz. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlung* 153: 170-179.

White, C. 1887. Contribuçoes à paleontologia do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 7: 1-273.

Winston, J.E. 1984. Why bryozoans have avicularia - a review of the evidence. *American Museum Novitates* N° 2789: 1-26.

Yoshioka, P.M. 1982. Predator-induced polymorphism in the bryozoan *Membranipora membranacea* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 61: 233-242.

10 BRACHIOPODA

Miguel O. **Manceñido**
Susana E. **Damborenea**

INTRODUCCIÓN

Las especies vivientes del phylum Brachiopoda se hallan poco representadas en la fauna actual, aunque en el pasado otra fue la situación, ya que los fósiles demuestran que constituyeron uno de los grupos dominantes de los mares epíricos paleozoicos y aun, mesozoicos. Se trata de organismos marinos que habitan a diversas profundidades, principalmente entre el intermareal y el borde de la plataforma, pero los hay también abisales.

Tal vez por su baja diversidad presente, no cuentan con una denominación vulgar en castellano, si bien en países de habla inglesa se los conoce coloquialmente como *lamp-shells* («conchillas lámpara») por cierta similitud superficial con una lámpara de aceite, como las usadas en la antigüedad.

El nombre **Brachiopoda** (*brachion* = brazo, *pous*, *podos* = pie) fue formalmente publicado por Duméril en 1806 (evidentemente inspirado en una denominación no latina por Cuvier, 1804-1805) y, a pesar de aludir a presuntas implicancias homológicas y/o funcionales luego demostradas ser erróneas, se lo sigue usando universalmente para designar este phylum con preferencia a otras denominaciones posteriores (Muir-Wood, 1955).

Los braquiópodos son invertebrados celomados triplobásticos, con plan corporal oligómero, y se los ubica modernamente en el grupo de los lofotrocozoos; también se los ha reunido junto a forónidos y briozoos, en un superphylum lofoforados (Dutro y Boardman, 1981; Ruppert y Barnes, 1996).

Su cuerpo se halla contenido y protegido por dos piezas esqueletarias o **valvas** (una dorsal y otra ventral), secretadas por el **manto**, las cuales componen una estructura sólida, la **conchilla**, que por lo común es **equilateral** (bilateralmente simétrica respecto del plano sagital) e **inequivalva** (por desigualdad de tamaño y/o forma entre las valvas, Figura **10**. 1). El epitelio del manto tapiza el interior de cada valva (y sus proyecciones) y la distribución de tejidos divide netamente el espacio encerrado por las valvas en dos sectores: una **cavidad visceral o celómica**, situada en la parte posterior de la conchilla, dentro de la cual se hallan concen-

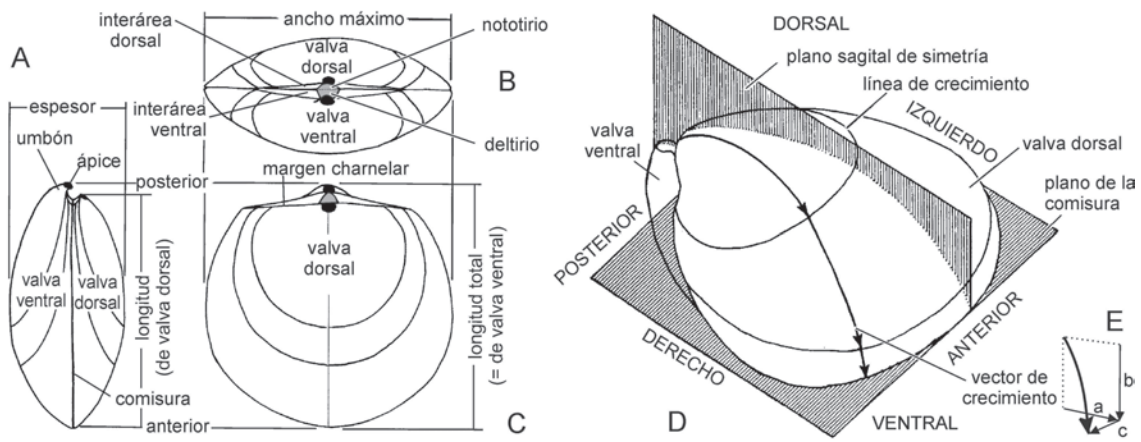


Figura 10. 1. Rasgos exteriores generalizados, orientación y principales dimensiones de la conchilla de un braquiópodo. A. vista lateral; B. vista posterior; C. vista dorsal; D. vista oblicua (dorsolateral); E. componentes del vector de crecimiento: a. anterior, b. ventral, c. lateral (tomados de Williams *et al.*, 1997).

tradas las vísceras; y una **cavidad del manto**, o espacio anterior delimitado por la pared anterior del cuerpo y abierto a la entrada del agua, en la que se aloja un órgano provisto de tentáculos filamentosos ciliados, el **lofóforo** (Figura **10**. 2).

Entre los braquiópodos de mayores dimensiones se destacan algunos géneros del Paleozoico como *Daviesiella* (chonetidino) y *Gigantoproductus* (productidino) que rondaron los 20 cm de ancho, mientras que de las especies vivientes, es *Magellania venosa* la de mayor tamaño, con 9,1 cm de longitud.

Según carezcan o posean estructuras limitantes de la articulación entre ambas valvas, se reconocen dos grados básicos o niveles de organización (Figura **10**. 2 A, B): **inarticulados** y **articulados**, a los cuales se les concediera otrora jerarquía taxonómica de clase (Williams *et al*., 1965; Camacho, 1966; Rudwick, 1970; Clarkson, 1979; Rowell y Grant, 1987; Ruppert y Barnes, 1996, etc.) y, si esa distinción aún se conserva con carácter informal, es por el valor didáctico que reviste.

A diferencia de otros grupos de invertebrados, los braquiópodos no tienen casi incidencia como fuente de alimentación humana, ya que el consumo de pedúnculos del inarticulado *Lingula* es más bien una curiosidad restringida a la cocina del sudeste asiático; en tanto los articulados poseen poco volumen de tejidos blandos cuyo sabor es además impalatable, no solo para el hombre, sino para algunos peces según muestran evidencias experimentales (MacKinnon *et al*., 1990).

Exceptuando un breve período de la ontogenia temprana, durante el cual la larva está capacitada para trasladarse con relativa libertad de un sitio a otro, estos organismos llevan una existencia básicamente sedentaria, la cual en general no afecta la simetría bilateral de sus partes. Se trata de animales solitarios (ya que nunca se han integrado en colonias), aunque es

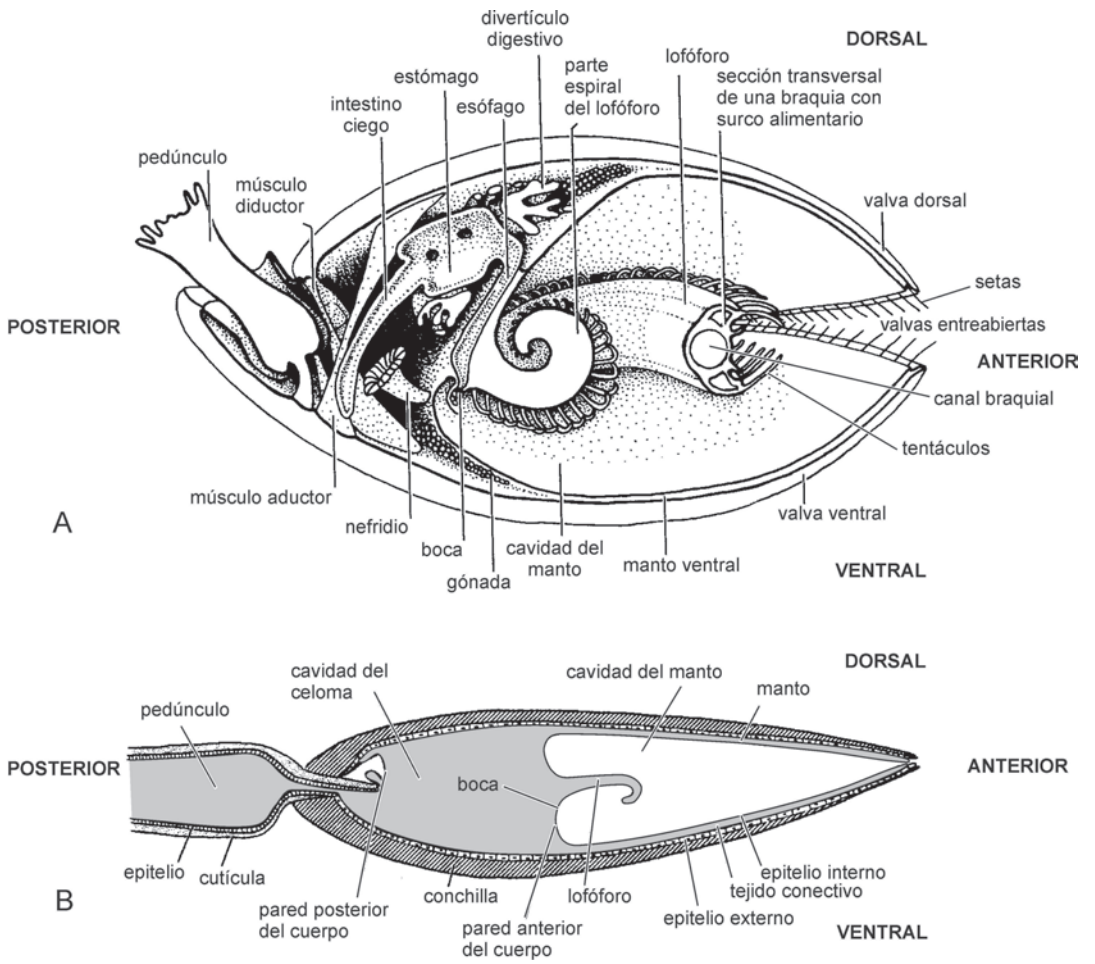


Figura 10. 2. Rasgos anatómicos fundamentales de los braquiópodos. A. corte sagital de un articulado actual, mostrando la disposición de los principales órganos; B. corte sagital esquemático de un inarticulado actual, mostrando distribución de cavidades (tomados de Williams *et al*., 1997).

frecuente que presenten hábitos gregarios apiñándose unos sobre otros. El modo de vida sésil limita severamente los recursos tróficos disponibles y los mecanismos de alimentación potenciales (siendo incapaces de perseguir activamente su alimento), por lo que están capacitados para asimilar nutrientes disueltos y recuperar partículas orgánicas que se hallan en suspensión en el agua de mar.

Actualmente se conocen unas 400 especies vivientes, que se asignan a más de un centenar de géneros y 5 órdenes, pero esta representación, aunque declinante, contrasta con el registro fósil amplio y diverso del phylum, y brinda información clave para la interpretación de los numerosos grupos extintos. Desde el Cámbrico hasta el Pleistoceno se han descripto casi 5000 géneros, y se supone que dicha cifra continuará en aumento; asimismo, se considera que el período de acmé fue el Devónico, cuando coexistieron la mayor cantidad y variedad de órdenes (al menos 15, sobre un total de 26).

Las investigaciones realizadas sobre los braquiópodos a lo largo del Fanerozoico, y en diversas cuencas, han demostrado que se trata de un grupo apto para llevar a cabo análisis morfológico-funcionales, interpretaciones paleoambientales, como así también aplicaciones bioestratigráficas y paleobiogeográficas.

ANATOMÍA

MANTO Y CELOMA

En todos los braquiópodos actuales la pared del cuerpo consiste en una capa de epitelio ectodérmico, que recubre a otra delgada de tejido conectivo revestido interiormente por epitelio celómico ciliado (peritoneo); este último posee, en los mantos, una distribución restringida a los canales celómicos que penetran en el tejido conectivo. El **epitelio externo** es responsable de la secreción del exoesqueleto biomineralizado (al cual subyace) y de todas sus proyecciones internas (a las que envuelve), mientras que el **epitelio interno** tapiza la cavidad del manto y se prolonga en continuidad con el epitelio ciliado del lofóforo. Ambos epitelios (externo e interno), son también continuos entre sí, a lo largo del margen del manto, y su contacto corre inmediatamente por dentro del borde de la conchilla, al fondo de un surco periférico (**surco periostracal**) situado entre dos repliegues asimétricos (los **lóbulos del manto**). Además, en casi todos los braquiópodos adultos, surgen asimismo del surco del manto una serie de **setas marginales** (o quetas quitinosas), implantadas en folículos, que se disponen equidistanciadas en hilera densa (Figura **10**. 2 A). También todas las larvas presentan setas finas y largas dispuestas en manojos superficiales (Figura **10**. 9).

Según los informes embriológicos tradicionales, el celoma de los articulados se genera por una forma modificada de enterocelia, mientras que en los inarticulados se originaría por esquizocelia; para poder dilucidar esa dualidad un tanto ambigua hacen falta nuevos estudios que aporten mayor información, también relevante para esclarecer la naturaleza del desarrollo de la boca con relación al blastoporo, ya que cierta evidencia zoológica comparada (afinidades con los deuterostomados) entra en conflicto con los recientes resultados genómicos moleculares (claros vínculos con protostomados).

PEDÚNCULO

El pedúnculo es la única parte de los tejidos blandos que se proyecta por fuera de la conchilla, y permite ajustar la posición de la misma respecto del ambiente exterior. Aunque la mayoría de los braquiópodos lo posee, no es un carácter unificador del phylum, ya que difiere considerablemente en cuanto a su origen y morfología, según se trate de braquiópodos articulados o inarticulados.

En los inarticulados, se desarrolla como una extrusión de la pared posterior del cuerpo de la valva ventral exclusivamente, y es altamente contráctil (Figura **10**. 3 A). En linguloideos, hay centralmente una extensión tubular de la cavidad celómica, tapizada por peritoneo, llena de líquido celómico, que termina distalmente en un bulbo celómico; ese lumen está rodeado por un anillo de fibras musculares longitudinales según un eje espiralado, e inmediatamente por fuera sigue una delgada capa de tejido conectivo, envuelta por el epitelio peduncular, cubierto éste a su vez por la cutícula (lateralmente continua con el perióstraco). En discinoideos, es similar, salvo que buena parte de la cavidad celómica se halla ocupada por músculos pedunculares internos.

En cambio, en los articulados, el pedúnculo separa a (y es continuación de) la pared del cuerpo de ambas valvas, carece de extensión celómica interna, y la contractilidad resulta mucho más reducida o nula (Figura **10**. 3 B). Su estructura básica presenta un núcleo de tejido conectivo, envuelto por epitelio peduncular, y

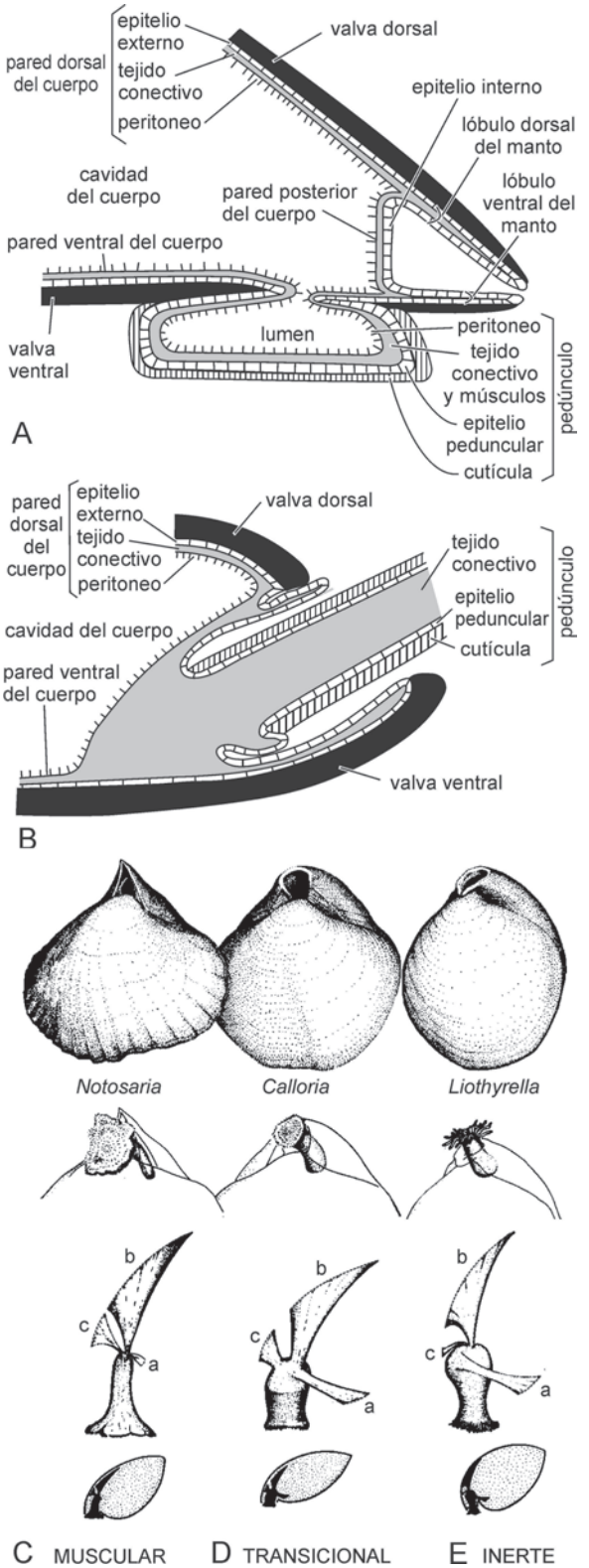


Figura 10. 3. Tipos de pedúnculo. A. sección longitudinal esquemática de la región posterior y pedúnculo de un inarticulado como *Discinisca*; B. sección longitudinal esquemática de la región posterior y el pedúnculo de un articulado como *Terebratulina*; C-E. de arriba hacia abajo, respectivamente: vista dorsal de la conchilla y foramen (pedúnculo omitido), detalle de la región umbonal mostrando el pedúnculo, detalle del sistema peduncular (con músculos asociados: a. adjustor dorsal, b. adjustor ventral, c. peduncular mediano) y su relación con ambas valvas (diagrama en corte sagital), para ejemplos representativos de pedúnculo fibroso-muscular (C), transicional (D) e inerte (E) (A-B. adaptados de varias fuentes; C-E. simplificados de Richardson, 1981).

exteriormente una espesa cutícula quitinosa que recubre la parte troncal, pero no la superficie distal que contacta al sustrato. Dentro de ese plan general se han distinguido tres tipos (Figura **10**. 3 C-E): **fibroso-musculares** (las fibras de los músculos externos asociados se continúan dentro del pedúnculo, constituyendo una unidad contráctil, y se fijan mediante cortas papilas), **inertes** (los músculos asociados están netamente diferenciados del pedúnculo que actúa como un pivote inflexible, puede terminar en papilas, raicillas o procesos) y **transicionales** (presentan rasgos intermedios, asemejándose a los primeros por una proporción importante de tejido fibroso y terminación en cortas papilas, y a los segundos por la disposición de los músculos asociados).

LOFÓFORO

Entre los dos lóbulos del manto, y ocupando gran parte del espacio intermedio, se sitúa un órgano encargado de procurar el alimento, el **lofóforo**. Éste constituye una extensión tentaculada que rodea a la boca, y está compuesto por dos **braquias** (que semejan «brazos» tubulares simétricos), recorridas en su línea media por un surco alimentario ciliado, que conduce a la boca y está flanqueado por tentáculos ciliados dispuestos en hilera a modo de empalizada. Como cada braquia se halla recorrida axial e internamente por el gran canal braquial (y otro menor del cual se desprenden extensiones celómicas dentro de cada tentáculo), la turgencia resultante del fluido celómico que contiene el canal basal mayor proporciona el soporte más básico para el lofóforo (Figura **10**. 2 A). En la mayoría de los braquiópodos articulados, existe en la valva dorsal un soporte rígido suplementario dado por el **braquidio** calcítico, y a veces también por **espículas calcáreas** secretadas dentro del tejido conectivo (Figura **10.** 31 G). En general, el lofóforo no es capaz de mucho movimiento extensivo, aunque en algunos Rhynchonelli-

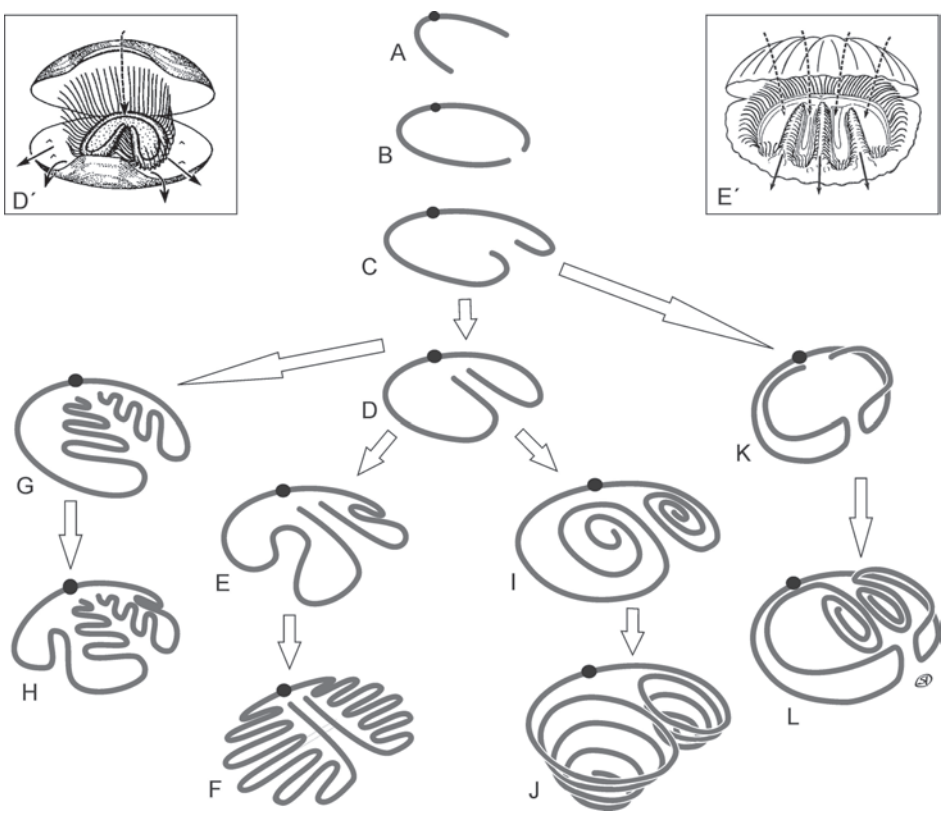


Figura 10. 4. Tipos de lofóforo. Cada dibujo muestra el recorrido de las braquias en perspectiva (se han omitido los tentáculos), y un círculo negro señala la posición de la boca. A. taxólofo; B. trocólofo; C. esquizólofo incipiente; D-D´. esquizólofo, en D´ se muestran las valvas, los tentáculos y las corrientes inhalante (flechas de trazos cortados) y exhalante (flechas de línea plena) en un pequeño terebratúlido (*Pumilus*); E-E´. pticólofo simple, en E´ se muestran las valvas, los tentáculos y el sistema de corrientes (misma convención que D´) en un terebratúlido (*Megathiris*); F. pticólofo multilobulado; G. pticólofo complejo; H. pticólofo complejo; I. espirólofo planoespiral; J. espirólofo conoidal; K. zigólofo; L. plectólofo. Las flechas blancas indican posibles trayectorias ontogenéticas (Adaptados de varias fuentes, principalmente Rudwick, 1970).

da vivientes se han registrado instancias excepcionales de extensión transcomisural, e incluso casos con auto-amputación accidental de porciones distales, seguidas de regeneración parcial. Esta curiosa actividad podría estar relacionada con una escasez de oxígeno, y existen indicios de su manifestación ya en Lingulida cámbricos.

Una de las principales limitantes fisiológicas del tamaño que pueden alcanzar los braquiópodos es la superficie areal efectiva del lofóforo adulto. A medida que el animal crece linealmente, el volumen de los tejidos corporales y cavidades asociadas incrementa cúbicamente. Como la superficie areal colectora de alimentos aumenta cuadráticamente, para poder abastecer los requerimientos metabólicos resultantes, el lofóforo debe complejizarse para incrementar su área alométricamente en compensación. Dado que la configuración y disposición del lofóforo además deben generar un flujo de agua eficiente dentro de la cavidad del manto, evolutivamente los braquiópodos han desarrollado diferentes soluciones funcionales para dicho problema (Figura **10**. 4). El estadio transitorio más simple es el **taxólofo**, con un par de braquias arqueadas que no llegan a formar un semicírculo, y pocos pares de tentáculos ciliados (Figura **10**. 4 A). A medida que ese lofóforo crece, en el extremo distal de cada braquia se agregan tentáculos de a pares, dorsal y anteriormente, manteniendo un espaciado constante, mientras se incrementa la cantidad y longitud de los tentáculos, hasta completar un círculo. Se alcanza entonces el estadio **trocólofo** (Figura **10**. 4 B), con los tentáculos proyectados hacia adelante, conformando una especie de campana, en la cual el agua ingresa por la abertura amplia para dirigirse hacia la boca y emerger lateralmente entre los tentáculos. Este es el lofóforo funcional más simple, representa una etapa compartida por todas las larvas y juveniles pequeños de braquiópodos, y excepcionalmente se encuentra en los adultos de muy pocos géneros de terebratúlidos vivientes. En el siguiente estadio, **esquizólofo**, los extremos distales de ambas braquias tuercen hacia adentro subparalelamente a la línea sagital, adoptando un plan bilobulado (Figura **10**. 4 C, D). Estructuralmente, cada lóbulo funciona como un trocólofo, salvo que las hileras de tentáculos centrales forman un seudotúnel para evacuar anteriormente el agua filtrada. Internamente, el gran canal braquial es obturado y aislado del celoma, constituyéndose en un esqueleto hidrostático. Como el tipo precedente, puede representar un estadio transicional de crecimiento del lofóforo, o bien ser su forma final en contados casos (ciertos discinoideos, thecideidos y terebratúlidos). Además, evolutivamente representa un punto de divergencia para el desarrollo ulterior de otras soluciones alternativas. A partir del tipo esquizólofo, se pueden desarrollar simétricamente invaginaciones laterales adicionales generando una estructura multilobulada, denominada **pticólofo**, que funciona como múltiples esquizólofos separados por seudotúneles exhalantes interpuestos. Los pticólofos pueden alcanzar diverso grado de complejidad mayormente bidimensional tetralobulados, octolobulados, y aún más complejos (Figura **10**. 4 E-H), ya que (al igual que el esquizólofo) permanecen fusionados a la pared del cuerpo y al manto dorsal. Otra alternativa que puede suceder al estadio esquizólofo, es el **espirólofo**, en cuyo caso los extremos de cada braquia crecen en forma divergente entre sí y alejándose de la superficie del manto, para formar un par de espirales libres (Figura **10**. 4 I, J).

En general, describen una espiral con envolvente cónica cuyo ápice suele apuntar dorsalmente (en rhynchonéllidos), hacia el medio (en lingúlidos) o ventralmente (en discinoideos). Los tentáculos de la primera vuelta (o proximal) contactan la superficie del manto, mientras que los de las vueltas sucesivas se arquean hacia arriba hasta alcanzar la vuelta inmediata, conformando un cono filtrante que encauza la corriente exhalante. Una opción diferente, está dada por la modificación de un estadio esquizólofo incipiente (Figura **10**. 4 C), donde los extremos anteriores de cada braquia se curvan apartándose de la superficie del manto dorsal y se reflejan lateralmente dando un segundo arco que se proyecta libremente en la cavidad del manto. Corresponde al estadio **zigólofo** (Figura **10**. 4 K), en el cual los tentáculos se proyectan lateralmente hasta rozar los bordes del manto de cada valva, delimitando los sectores inhalantes a modo de embudo.

Ocasionalmente llega a ser un lofóforo adulto aunque más comúnmente representa una etapa precursora del tipo **plectólofo** (que caracteriza a la inmensa mayoría de los Terebratulida adultos). Éste culmina cuando los extremos de las braquias rotan hacia adelante y generan centralmente, entre los lóbulos laterales, sendos tramos planoespirales paralelos al plano sagital (Figura **10**. 4 L). La secuencia trocólofo, esquizólofo, espirólofo simple se registra tempranamente en algunos Lingulida excepcionalmente preservados del Cámbrico Temprano (Atdabaniano).

SISTEMA RESPIRATORIO

Tanto en articulados como en inarticulados, el principal órgano respiratorio es el lofóforo, cuya gran relación de área superficial resulta ideal para el intercambio gaseoso.

El pigmento respiratorio (responsable del transporte o almacenamiento de oxígeno en los tejidos) solo se conoce para algunos inarticulados (*Lingula*), en los que se ha registrado hemeritrina (el más raro de los 4 pigmentos presentes en los metazoos).

El consumo de oxígeno entre los braquiópodos actuales es, en general, bajo y varias veces menor que el de otros invertebrados marinos de tamaño similar.

SISTEMA DIGESTIVO

En la base del lofóforo, donde se unen las braquias, está situada la boca (una hendidura transversal), y el tracto digestivo continúa con una corta faringe, un esófago tubular que desemboca en el estómago (porción distendida sacciforme acompañada por divertículos digestivos), separado por un esfínter del píloro tubular (que acaba ciego en los braquiópodos

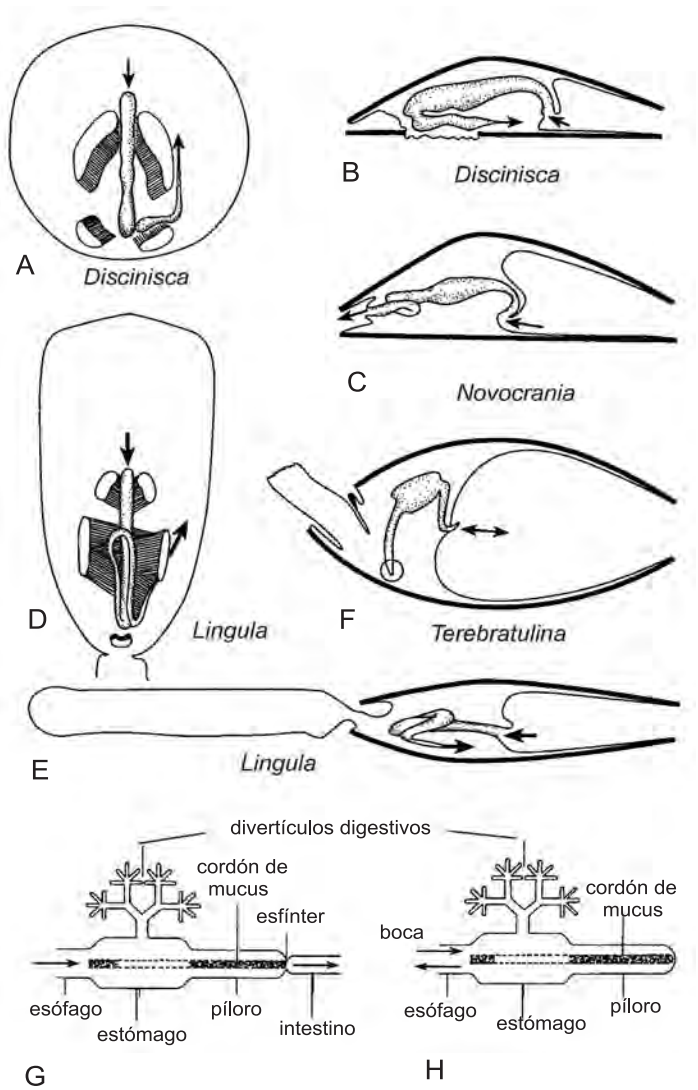


Figura 10. 5. Sistema digestivo. Esquemas mostrando la disposición del tracto digestivo en los principales grupos vivientes. A-B. *Discinisca* (en planta y sección); C. *Novocrania* (en sección); D-E. *Lingula* (en planta y sección); F. *Terebratulina* (en sección). Diagramas esquemáticos generalizados para: G. sistema completo de los inarticulados; H. sistema ciego de los articulados. En todos, las flechas indican la dirección de movimiento de las partículas ingeridas (Adaptados de Williams *et al*, 1997 y otras fuentes).

articulados); en los inarticulados, constricción mediante, sigue el intestino en U terminado en el ano que abre a la cavidad del manto y al exterior sobre un costado, controlado por otro esfínter (Figura **10**. 5). En los braquiópodos se combinan digestión extracelular e intracelular, dependiendo del tipo de alimentos ingeridos, y la actividad enzimática se concentra en las células de la glándula digestiva. Las heces son eliminadas, en los inarticulados, por movimientos peristálticos a través del ano, y en los articulados, por movimientos antiperistálticos a través de la boca.

SISTEMA EXCRETOR

El sistema excretor consiste en un par de metanefridios (excepcionalmente dos pares, como en Rhynchonellida), que también pueden actuar de gonoductos para la descarga de gametas desde el celoma hacia la cavidad del manto. La estructura de los metanefridios es similar en todos los braquiópodos, cada uno consiste básicamente en un embudo cuya superficie interior está densamente ciliada y corrugada, y la exterior cubierta por epitelio celómico. La orientación de los nefrostomas varía considerablemente entre inarticulados y articulados, en tanto el extremo tubular angosto abre a la cavidad del manto, mediante un pequeño nefridioporo, cerca de la línea media y ventralmente a la boca (Figura **10**. 2 A).

SISTEMA CIRCULATORIO

En el sistema circulatorio de los braquiópodos, la cavidad celómica principal se extiende y penetra los tejidos conectivos del manto mediante una serie de **canales del manto** ramificados. Típicamente, se desprenden del celoma uno o dos pares de canales o vasos troncales en cada manto, los cuales se dividen reiteradamente, disminuyendo su diámetro hacia el borde, y las finas ramas distales terminan en ciego, distribuidas alrededor del borde del manto con un espaciamiento bastante regular, conectándose con los folículos de las setas. Tales canales están tapizados por evaginaciones del epitelio celómico ciliado, responsable de la circulación del fluido celómico en ambos sentidos. En braquiópodos fósiles, sobre la cara interna de ambas valvas, suelen preservarse impresiones de los canales del manto, cuyos patrones de ramificación característicos pueden ser comparados con los de las formas vivientes (Figuras **10**. 6, 29 H1 y 30 B2).

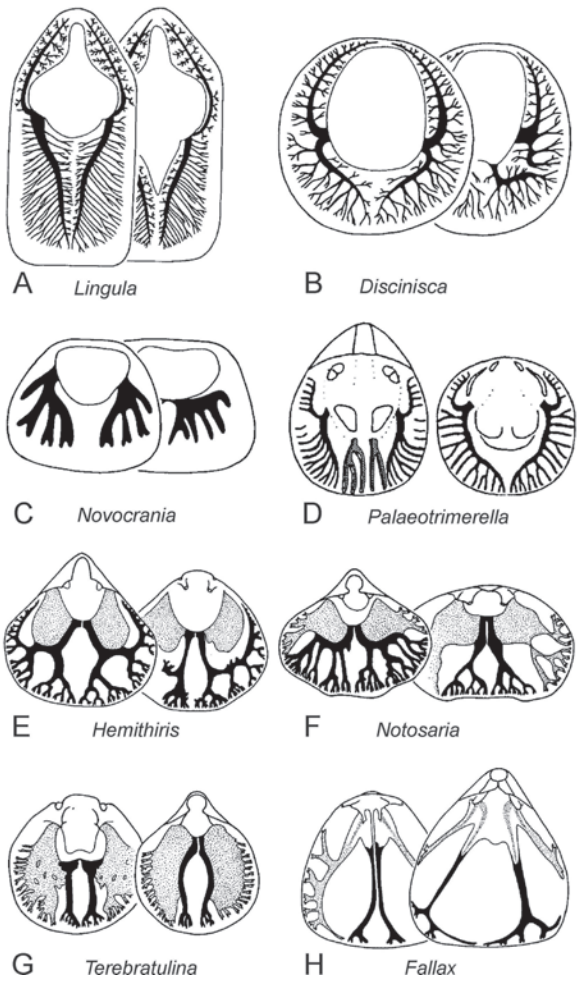


Figura 10. 6. Canales del manto, en inarticulados (A-D) y articulados (E-H). A,B. Lingulida; C. Craniida; D. Trimerellida; E,F Rhynchonellida; G, H. Terebratulida. En negro: vasos medianos y laterales; en punteado: vasos genitales y sacos gonadales (tomados de Williams *et al*., 1997 y otras fuentes).

SISTEMA NERVIOSO Y ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

Todos los braquiópodos poseen un sistema nervioso central. En el caso de los articulados, la principal masa de células nerviosas («cerebro») conforma un anillo periesofágico (o circunentérico), y los nervios emanan lateralmente de dos ganglios centrales principales, uno mayor **subentérico** y otro menor **supraentérico**. El lofóforo está inervado por uno o más nervios circunentéricos, mientras que del ganglio subentérico se desprenden nervios (principales y secundarios) que inervan el manto dorsal, el ventral, los músculos aductores y las inmediaciones del pedúnculo. Los nervios del manto se bifurcan radial y progresivamente para terminar a intervalos regulares junto

al margen, por lo que la sensibilidad del braquiópodo se encuentra confinada mayormente a los bordes extremos de los lóbulos del manto (Figura **10**. 7). Al carecer de órganos receptores especializados, parece ser que todas las células del borde del manto comparten una propiedad indiferenciada de sensibilidad a estímulos luminosos, táctiles y químicos. La respuesta inmediata a condiciones desfavorables, es el cierre rápido y hermético de las valvas por contracción de los aductores (posteriores), un reflejo que puede ser desencadenado por la aproximación de sombras, el contacto con granos de arena o pequeños animales que nadan, o por aguas salobres, o con alta turbidez, o pobremente oxigenadas. Los inarticulados adultos difieren por la carencia de ganglio supraentérico y además, los Lingulida vivientes poseen nervios marginales periféricos (en el manto dorsal y ventral), y el pedúnculo en sí también se encuentra inervado. Salvo raras excepciones (craniidos, thecideidos, megathyridos), los braquiópodos vivientes poseen **setas** (cerdas quitinosas), desarrolladas a partir de folículos equidistanciados a lo largo del margen del manto, las cuales extienden la sensibilidad táctil al proyectarse más allá de los bordes de las valvas. Los braquiópodos inarticulados larvales o juveniles poseen un par de **estatocistos** (que persisten en el adulto de *Lingula*), responsables del sentido de orientación y que permiten mantener una posición óptima dentro de los sedimentos blandos que habitan. Aunque deficientemente conocidos, en muchas larvas se han registrado además **ocelos**, que consisten en invaginaciones ectodérmicas a modo de copa, con humor vítreo y fibras nerviosas subyacentes, que sugieren capacidad fotosensible.

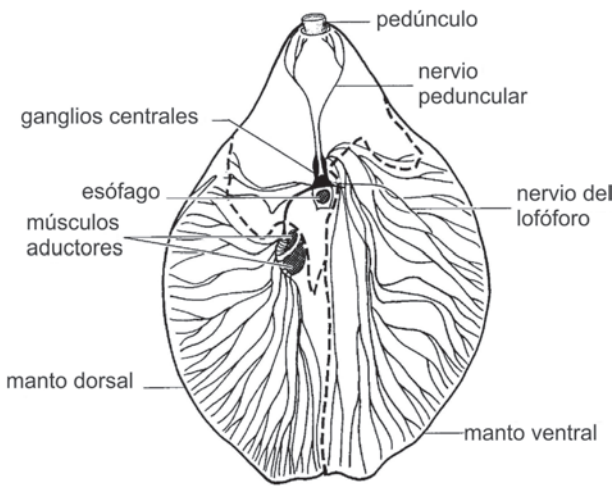


Figura 10. 7. Esquema del sistema nervioso de un articulado actual como *Magellania*. Vista dorsal, con las valvas decalcificadas, y sin el manto dorsal sobre el lado izquierdo del animal (en el dibujo, a la derecha de la línea de trazos) (tomado de Williams *et al.* 1997).

SISTEMA MUSCULAR

El tejido muscular de los braquiópodos se presenta como mioepitelio en el lofóforo, los lóbulos del manto, el lado interno del epitelio celómico, etc. o bien, como manojos discretos de fibras musculares que controlan el movimiento de las valvas, y puede contener miofilamentos lisos o estriados. Los músculos valvares principales se encargan de la apertura (**diductores**), cierre (**aductores**) y rotación de las valvas (una respecto de la otra y también con relación al pedúnculo, o entre sí). Presentan importantes diferencias entre los braquiópodos articulados e inarticulados.

Donde los músculos principales se fijan a la pared de la conchilla, el epitelio externo interpuesto consiste en una serie de células estriadas con tonofibrillas que penetran la capa secundaria. Comúnmente, esas áreas de fijación se aprecian sobre la cara interna de las valvas, como **impresiones musculares,** deprimidas, que resultan de una tasa de secreción más lenta de la capa secundaria por el epitelio modificado (Figura **10**. 8).

Debido a la ausencia de estructuras esqueletarias articulantes, los inarticulados presentan una amplia gama de movimientos posibles entre sus valvas, generalmente su sistema muscular es complejo, involucrando diversos juegos de músculos, varios de ellos implantados con recorrido diagonal entre ambas valvas. Además, la complejidad de la musculatura es mayor en los organofosfáticos (como *Lingula*, Figura **10**. 8 A), que en los calcáreos (como *Novocrania*, Figura **10**. 8 B).

En todos los articulados, hay un par de **músculos aductores** (u **oclusores**) responsables del cierre de las valvas al contraerse, los cuales se extienden a través del celoma, cerca de la pared anterior del cuerpo, más o menos ortogonalmente al plano comisural, y cuya línea de acción se ubica así netamente por delante del eje de articulación (Figura **10.**8 D); cada uno de ellos se bifurca hacia la valva dorsal, diferenciándose un manojo posterior, de fibras estriadas (y reacción rápida), de un manojo anterior, de fibras lisas (con respuesta más lenta, pero mayor persistencia y fuerza de oclusión). Para abrir las valvas, los músculos precedentes se distienden, y se contrae otro par de

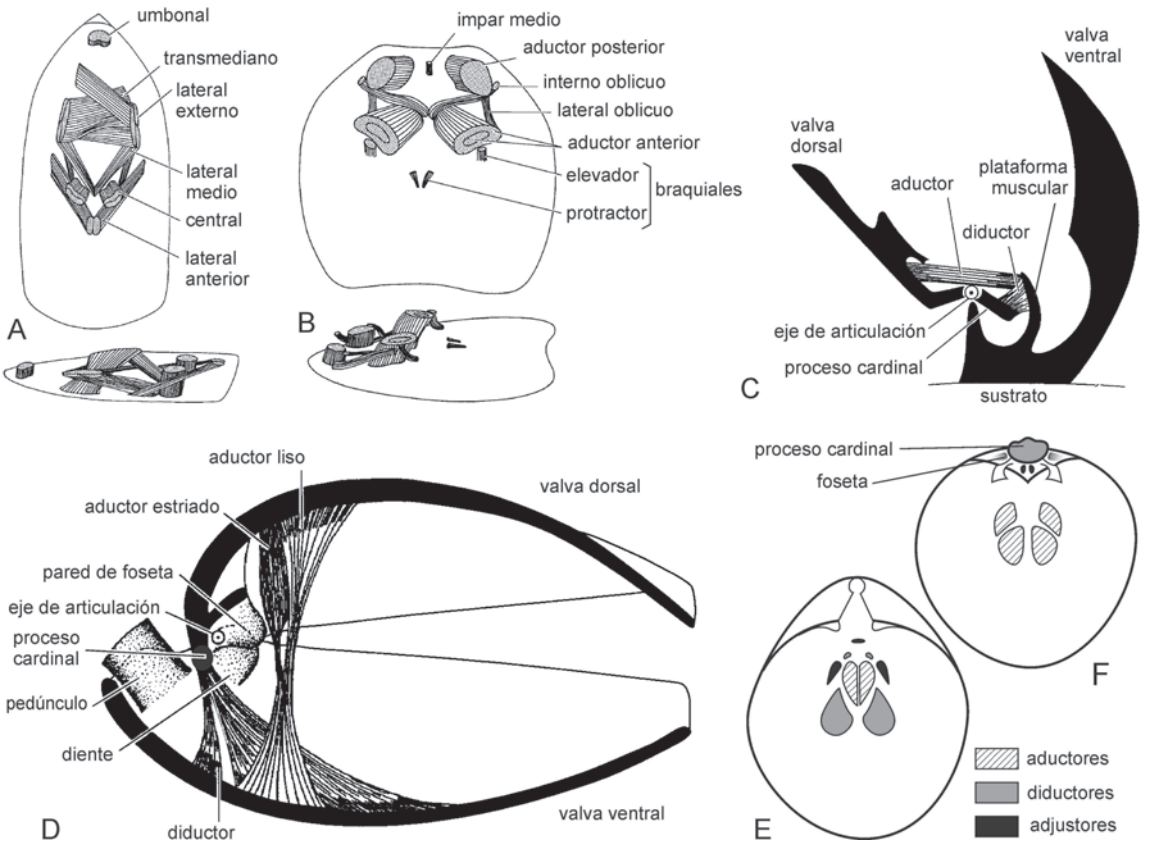


Figura 10. 8. Sistema muscular. A. vistas dorsal y lateral de un inarticulado pedunculado, con los músculos en perspectiva (*Lingula*); B. vistas dorsal y lateral de un inarticulado cementante, con los músculos en perspectiva (*Novocrania*); C. sección longitudinal de un articulado cementante, con músculos columnares insertos sobre una plataforma central elevada (*Lacazella*); D. sección longitudinal de un articulado pedunculado, con músculos tendinosos (*Calloria*); E-F. esquema de las impresiones musculares resultantes en el interior de una valva ventral (E) y dorsal (F) de un articulado semejante a D (Adaptados de Williams *et al*., 1997 y otras fuentes)

músculos diductores (o **divaricadores**), que corren oblicuamente a través del celoma, desde el piso de la valva ventral (a ambos lados de los aductores) para converger al medio en el extremo posterior de la valva dorsal; de tal modo, su línea de acción invariablemente pasa por detrás del eje de articulación, y al fijarse comúnmente sobre el **proceso cardinal**, ello aumenta el brazo de palanca. Dicho proceso puede estar ausente, y también haber un par menor de diductores accesorios por detrás. El patrón de impresiones musculares resultante es bastante característico, como se ve en la Figura **10**. 8 E, F. Este simple y eficiente sistema de dos juegos de músculos antagónicos, desarrolló además dos modificaciones evolutivas más económicas: músculos con un tramo medio tendinoso (no contraíble) de longitud variable, o bien la implantación de los músculos columnares sobreelevada del piso mediante plataformas musculares calcíticas (Figura **10**. 8 C).

En los articulados, la fijación interna y los movimientos para posicionar el pedúnculo (con respecto a la conchilla) están controlados por **músculos adjustores** (o **pedunculares**), un par dorsal, que se adhiere a alguna parte del cardinalio (generalmente, la placa charnelar) o bien al piso de la valva dorsal, otro par ventral (alineado con el eje del pedúnculo en vista lateral), que deja sus impresiones en la valva ventral por fuera de los aductores, y suelen existir además, cortos músculos pedunculares medianos, que se implantan por detrás de los segundos en el interior ventral (partiendo desde la cápsula peduncular) (Figuras **10**. 3 C-E y 8 E, F).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO ONTOGENÉTICO

La mayoría de los braquiópodos son de sexos separados, si bien se conocen actualmente muy pocas especies de articulados hermafroditas. Las gónadas maduras suelen dejar marcas características sobre la superficie interior de la

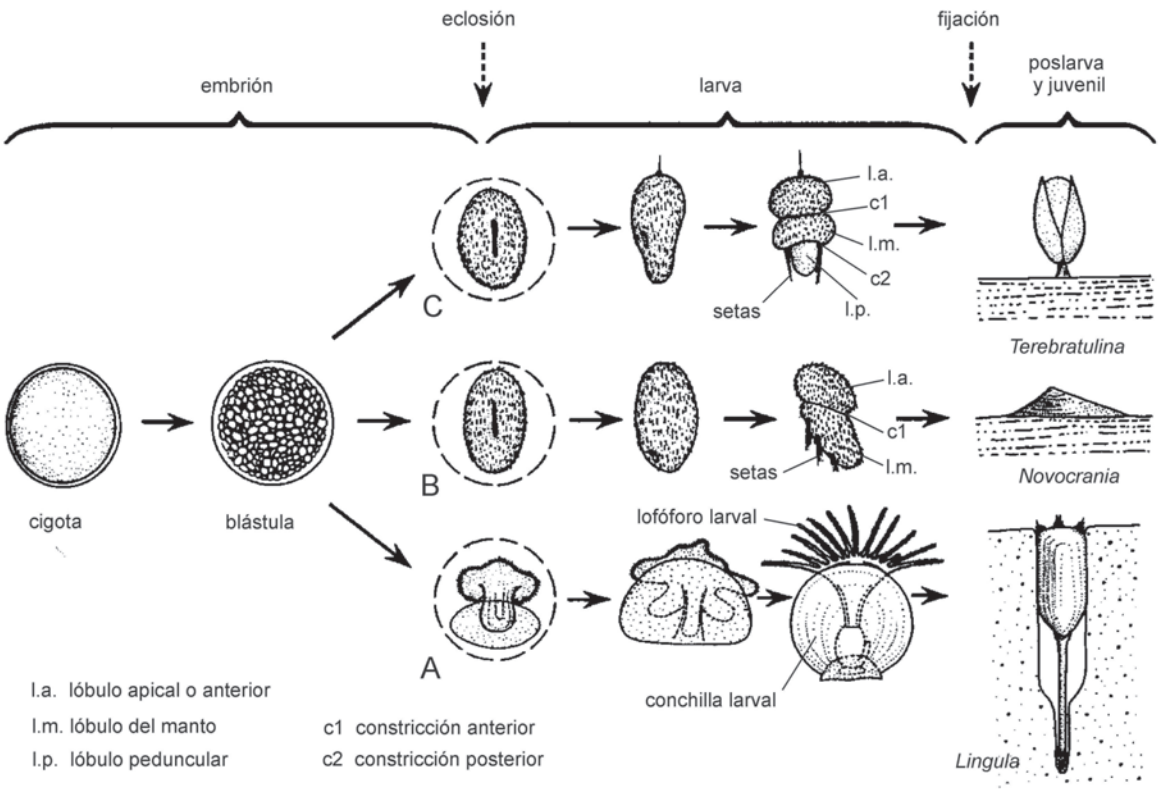


Figura 10. 9. Diagrama esquemático sintetizando el desarrollo embrionario, etapa aproximada de eclosión, y transición de larva nadadora libre a poslarva juvenil fija, para casos representativos de un linguliforme (A), un craniiforme (B) y un rhynchonelliforme (C) (tomados de Williams *et al.* 1997).

conchilla (**impresiones genitales**). La fecundación es por lo general externa, mediante la liberación de óvulos y esperma uniflagelado directamente a las aguas del mar, ya sea a lo largo de todo el año, o en un período limitado del mismo (estimulada por variaciones en la temperatura, el fotoperíodo y/o las mareas). En unas pocas especies vivientes los óvulos son fecundados en la cavidad del manto de la hembra, que luego incuba los huevos hasta estadios larvales tempranos, ya sea dentro de dicha cavidad o de estructuras incubadoras especializadas. El patrón de clivaje inicial de la cigota es similar en todos los braquiópodos (holoblástico, igual y radial). Luego de la eclosión, la larva lleva una vida libre planctónica; en el caso de los linguliformes, posee conchilla larval, lofóforo con pocos tentáculos y es planctotrófica, lo cual permite una duración de algunas semanas (Figura **10**. 9 A). En cambio, dicha fase carece de conchilla y de lofóforo, es lecitotrófica, y tiene existencia más breve (varias horas a pocos días), en el caso de craniiformes modernos (con una sola constricción) y rhynchonelliformes vivientes (con dos constricciones) (Figura **10**. 9 B, C). Tales constricciones separan segmentos bien diferenciados, el **lóbulo apical** (o anterior, que dará lugar a los órganos internos), el **lóbulo del manto** (que originará el manto y segregará la primera conchilla), y el **lóbulo peduncular** (posterior, que se convertirá en el pedúnculo). La fijación parece ser bastante selectiva, y después de ella tiene lugar una metamorfosis importante. La larva de los articulados se adhiere por el extremo del rudimento del pedúnculo, estructura que se halla bastante oculta por el lóbulo del manto (que ha crecido hacia atrás a modo de «faldón»). Luego sufre un proceso conocido como **reversión del manto**, ya que éste crece hacia adelante, y se da vuelta para englobar el lóbulo anterior (que, a su vez, empieza a transformarse en lofóforo) y además se produce la secreción del **protégulo** (primera conchilla) biconvexo y la formación de largas setas marginales (Figura **10**. 9).

CONCHILLA

Las valvas pareadas de los braquiópodos se cuentan entre los ejemplos de conchillas de invertebrados con registro de biomineralización más temprano.

MINERALOGÍA Y CRECIMIENTO

En las conchillas de los braquiópodos participan componentes orgánicos e inorgánicos. Entre los inarticulados, predominan los organofosfáticos, en cuya composición se asocian habitualmente compuestos orgánicos, como quitina, proteínas e incluso colágeno (que representan 30-50% del peso), interestratificados con un componente mineral dominante, carbonato-fluorapatita, en la que prima el fosfato de Ca (75-94%) sobre el de Mg; aunque se han detectado también cantidades minúsculas de sílice, como tabletas microscópicas, en algunas conchillas larvales actuales (Williams *et al*., 1998). En los pocos inarticulados calcáreos (y con excepción de algunas formas extintas posiblemente aragoníticas) la composición es calcítica (~ 88%) con algo de carbonato de Mg (hasta 8,5%). Por su parte, en todos los articulados, la mineralogía corresponde invariablemente a calcita de bajo tenor magnesiano (95-98% carbonato de Ca y < 1,5% de Mg), muy estable (aunque se registran minoritariamente también otros elementos, como Na, Sr, Mn, Cu), y ella va acompañada por proporciones menores de moléculas orgánicas (de localización inter- e intracristalina), tales como proteínas, lípidos y carbohidratos. A partir de biomoléculas extraídas de las conchillas actuales es posible aplicar métodos inmunológicos a fin de estimar grado de afinidad bioquímica entre diferentes taxones, los cuales pueden ser contrastados con los resultados de estudios genómicos recientes.

Cada valva crece por acreción a partir del **protégulo** o conchilla inicial (ya sea embrionaria y/o larval), carente de líneas de crecimiento; este estadio más el **bréfico** (conchilla juvenil con líneas de crecimiento) constituyen el **nódulo protegular**, que se diferencia netamente del estadio **neánico**, con el cual se inicia el desarrollo de la ornamentación característica del adulto (Figura **10**. 18). El protégulo se sitúa en el **ápice** de la valva adulta y la región convexa aledaña recibe el nombre de **umbón** (Figura **10**. 1 A). Sin embargo, la naturaleza pequeña y delicada del protégulo motiva que no siempre se conserve, ya que puede ser eliminado por reabsorción o desgaste ulterior (roce con el pedúnculo y/o abrasión contra el sustrato).

En diversos braquiópodos y aun en cada valva de un mismo animal, el crecimiento subsiguiente puede progresar de tres maneras diferentes:

- **holoperiférico:** el crecimiento se efectúa en forma continua a lo largo de todo el margen de la valva, de modo que en el adulto el ápice queda separado del borde, en posición más o menos subcentral (o algo excéntrico), generando una valva conoide hasta discoidal (Figura **10**. 10 A). Se presenta en cualquiera de las valvas de algunos inarticulados.
- **hemiperiférico:** el crecimiento se produce en los márgenes laterales y anterior de la valva, de manera que el ápice permanece en posición póstero-mediana y marginal, generando valvas de contorno espatulado hasta semicircular (Figura **10**. 10 B, C). Se lo encuentra en cualquiera de las valvas de algunos inarticulados y a menudo, en las dorsales de los articulados.
- **mixoperiférico:** es una variante del holoperiférico, en el que el ápice se sitúa en posición póstero-mediana, pero sobrepasando el margen charnelar; entonces la superficie posterior de una valva enfrenta e inclina anteriormente hacia la valva opuesta, generando un área triangular (plana o curvada), conocida como **área cardinal** (Figura **10**. 10 D). Es característico de los articulados, presentándose invariablemente en la valva ventral (a veces también en la dorsal) y excepcionalmente, en algún inarticulado.

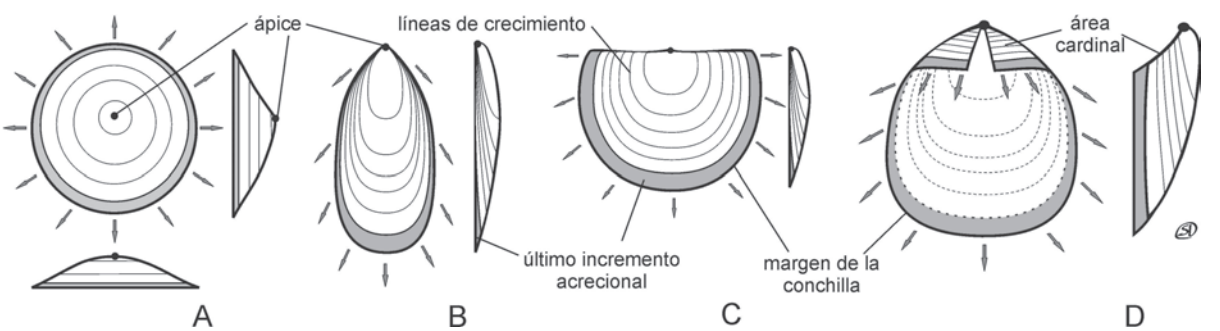


Figura 10. 10. Tipos principales de crecimiento de la conchilla (en vistas dorsales y laterales). A. holoperiférico en valva de inarticulado como un discinoideo; B-C. hemiperiférico, en valva de inarticulado como un linguloideo (B) y valva dorsal de articulado como un prodúctido (C); D. mixoperiférico en valva ventral de articulado como un órthido. Las flechas indican la dirección de varios vectores de crecimiento representativos, la banda en gris denota el último incremento acrecional

Si se considera cualquier vector de crecimiento sobre la superficie de la conchilla, se lo puede resolver en tres componentes (Figura **10**. 1 E): 1) anterior (paralela a la intersección de los planos sagital y comisural), 2) normal al plano comisural (en dirección dorsal o ventral), y 3) lateral (perpendicular al plano sagital). Además, el crecimiento naturalmente involucra aumento de tamaño. Mientras crece, las necesidades metabólicas del braquiópodo incrementan en función del volumen de su biomasa, en tanto que la capacidad del animal para satisfacer tales requerimientos lo hace en función de la superficie areal del lofóforo. En consecuencia, es común que los braquiópodos más grandes posean conchillas más esféricas que los menores y, dentro de una misma especie, también es habitual que experimenten cambios ontogenéticos anisométricos en la forma de su conchilla, de modo que la convexidad de las valvas (y el volumen interno) incrementan consistentemente, a medida que aumentan de tamaño (y edad). Otra tendencia similar (a reducir el volumen de la cavidad visceral con relación al de la cavidad del manto) se advierte, a grandes rasgos, en la progresión evolutiva del grado inarticulado al articulado.

ORIENTACIÓN Y MORFOLOGÍA EXTERNA

Para los fines descriptivos y su estudio, por convención, la conchilla de los braquiópodos siempre se orienta con la valva dorsal (braquial) hacia arriba, y la ventral (peduncular) abajo, independientemente de cuál haya sido la posición en vida del organismo (Figura **10**. 1 D). Asimismo, se estila mencionar o calificar la condición de la valva dorsal en primer término.

Uno de los primeros rasgos que se aprecia exteriormente es el contorno de la conchilla (en vista dorsal), empleándose adjetivos de uso corriente, con connotaciones geométricas, como: ovalado, ovoideo, espatulado, subtriangular, subpentagonal, subrectangular, semicircular, transversalmente alargado, alado, etc. También se considera el grado de convexidad relativo de las valvas, tomándose en cuenta la superficie externa en sección longitudinal (a lo largo del plano de simetría), con ambas valvas cerradas. El perfil más frecuente y generalizado es el **biconvexo**, con las variantes siguientes:

- **equibiconvexo**: ambas valvas con curvatura similar (Figura **10**. 11 B).
- **dorsibiconvexo**: valva dorsal más globosa que la ventral (Figura **10**. 11 A).
- **ventribiconvexo**: valva ventral más convexa que la dorsal (Figura **10**. 11 C)

Otras alternativas son:

- **plano-convexo**: valva dorsal plana y ventral convexa (Figura **10**. 11 D).
- **convexo-plano**: valva dorsal convexa y ventral plana (Figura **10**. 11 E).
- **cóncavo-convexo**: valva dorsal cóncava y ventral convexa (Figura **10**. 11 F).
- **convexo-cóncavo**: valva dorsal convexa y ventral cóncava (Figura **10**. 11 G).

Ocasionalmente, una conchilla cóncavo-convexa en su sector proximal (juvenil) deviene distalmente convexo-cóncava, con sección sigmoidal, resultando un perfil **resupinado** (Figura **10**. 11 H). Más raramente, por reducción brusca o cese de la componente radial de crecimiento, puede generarse una deflexión angulosa en una o ambas valvas y en direcciones opuestas o coincidentes, obteniéndose perfiles **geniculados** (Figura **10**. 11 I, J).

Otro tipo de enfoque alternativo es el morfológico-teórico. Con el auxilio de técnicas de computación se generan todas las geome-

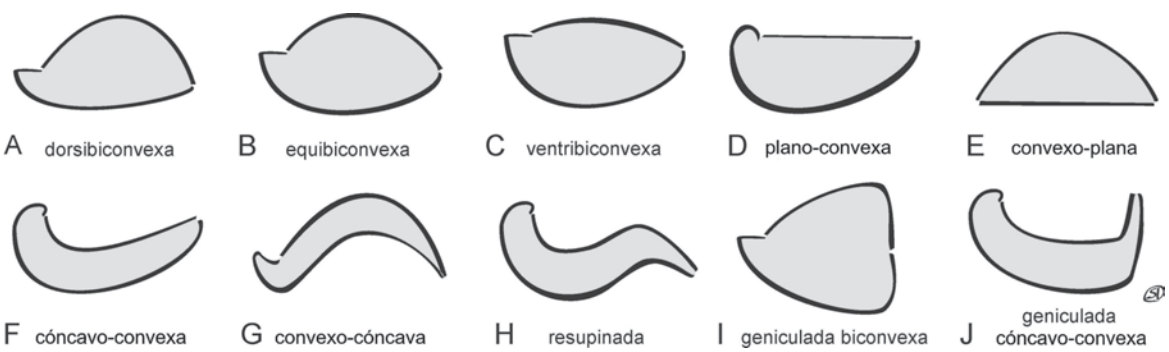


Figura 10. 11. Relación de la convexidad relativa de las valvas. Secciones longitudinales esquemáticas de conchillas orientadas con la valva dorsal hacia arriba y la parte posterior hacia la izquierda.

trías posibles que podría adoptar cada valva, asimilándolas a un cono curvado que crece según una espiral logarítmica. Tomando como marco de referencia ese amplio espectro de combinaciones hipotéticas, se analiza luego cuál es el rango de morfologías efectivamente desarrolladas y/o más frecuentes dentro de todo ese morfoespacio teórico. Esto ha sido aplicado a los braquiópodos articulados, obteniéndose resultados interesantes para apreciar las formas que caracterizan a los principales órdenes, y su probable significación adaptativa (Figura **10**. 32 A; McGhee, 1980; Alexander y McGhee, 1999).

COMISURA Y ARTICULACIÓN

La línea mediante la cual ambas valvas contactan entre sí al cerrarse, se llama **comisura** (por lo general determina un **plano comisural**). Se distinguen tramos de comisura posterior, lateral y anterior. Este último es útil en la determinación taxonómica y comprende a los siguientes tipos principales:

- **rectimarginada:** comisura recta (Figura **10**. 12 A), la más simple y difundida.
- **uniplegada:** comisura con un pliegue mediano dorsal y un surco ventral (Figura **10**. 12 F), de la cual derivan otras complejizaciones de la serie normal (Figura **10**. 12 G-I).
- **unisurcada:** comisura con un surco mediano dorsal y un pliegue ventral (Figura **10**. 12 J), de la cual derivan otras complejizaciones de la serie inversa (Figura **10**. 12 K-M).
- **multiplegada:** comisura con una sucesión alternada de pliegues y surcos radiales (Figura **10**. 12 E), que también puede presentar otras combinaciones

Las valvas de los braquiópodos articulados se mantienen unidas posteriormente mediante **dientes** y **fosetas**, y la línea imaginaria que pasa por la base de los dientes (y es perpendicular al plano sagital) se llama **eje de articulación** o **de rotación** (Figura **10.** 13); en consecuencia, al abrirse las valvas se separan más en el extremo opuesto (anterior).

Los braquiópodos inarticulados carecen de dientes, por lo que las valvas no están íntimamente vinculadas entre sí, lo que les permite una mayor amplitud de movimiento. Esta diferencia fundamental trae aparejadas otras, como en la musculatura, etc. (Cuadro **10**. 1).

Cuadro 10. 1. Principales características diferenciales entre braquiópodos inarticulados y articulados.

Característica	Inarticulados	Articulados
Articulación	Sin estructuras que la limiten	Con estructuras limitantes (dientes y fosetas)
Composición	Organofosfática, o calcárea (menos común)	Siempre calcítica
Pared de la conchilla	Con canalículos (en organofosfáticos), y a veces, punctos (en algunos calcíticos)	Pared impunctuada, punctuada o bien seudopunctuada (según el grupo)
Crecimiento de la conchilla	Holoperiférico o hemiperiférico (mixoperiférico menos fecuente)	Generalmente hemiperiférico en la valva dorsal y mixoperiférico siempre en la ventral (o aun en ambas valvas)
Estructuras calcificadas internas	Sin braquidio, ni espículas	Con o sin braquidio; manto y lofóforo a veces reforzados con espículas calcíticas
Deltirio	Nunca con deltirio expuesto	Deltirio expuesto en algún momento de la ontogenia, aunque parcial o totalmente tapado por diversas coberturas
Musculatura	Compleja, permite gran amplitud de movimientos	Simplificada, solo admite movimientos limitados (laterales casi ausentes)
Pedúnculo	Celomado (cuando presente)	No celomado (o bien atrofiado)
Desarrollo temprano	Sin reversión del manto	Con reversión del manto
Larva	Predominantemente planctotrófica y con conchilla (aun en organofosfáticos actuales), pero lecitotrófica y sin conchilla (en calcáreos modernos solamente)	Primigeniamente planctotrófica (solo en grupos primitivos) pero prevalece la lecitotrófica y sin conchilla en los avanzados (incluyendo todos los actuales)
Sistema digestivo	Completo (con ano en el adulto)	Ciego (sin abertura anal)
Sistema nervioso	Sin ganglio supraentérico	Con ganglio supraentérico

AREA CARDINAL

Se denomina **área cardinal** a la superficie en forma de triángulo isósceles desarrollada en las valvas con crecimiento mixoperiférico, que se extiende entre el umbón (como vértice) y la comisura posterior o **margen charnelar** (como base) y que está limitada lateralmente por las **aristas umbonales**.

Aquellas conchillas cuyo margen charnelar es un segmento de línea recta coincidente con el eje de articulación, se denominan **estróficas** y el área cardinal se conoce como **interárea**. Sobre ella, las líneas de crecimiento son paralelas entre sí y marcan posiciones anteriores del eje de articulación durante la ontogenia (Figura **10**. 13 B). Alternativamente, cuando el margen posterior es curvado, no resulta coin-

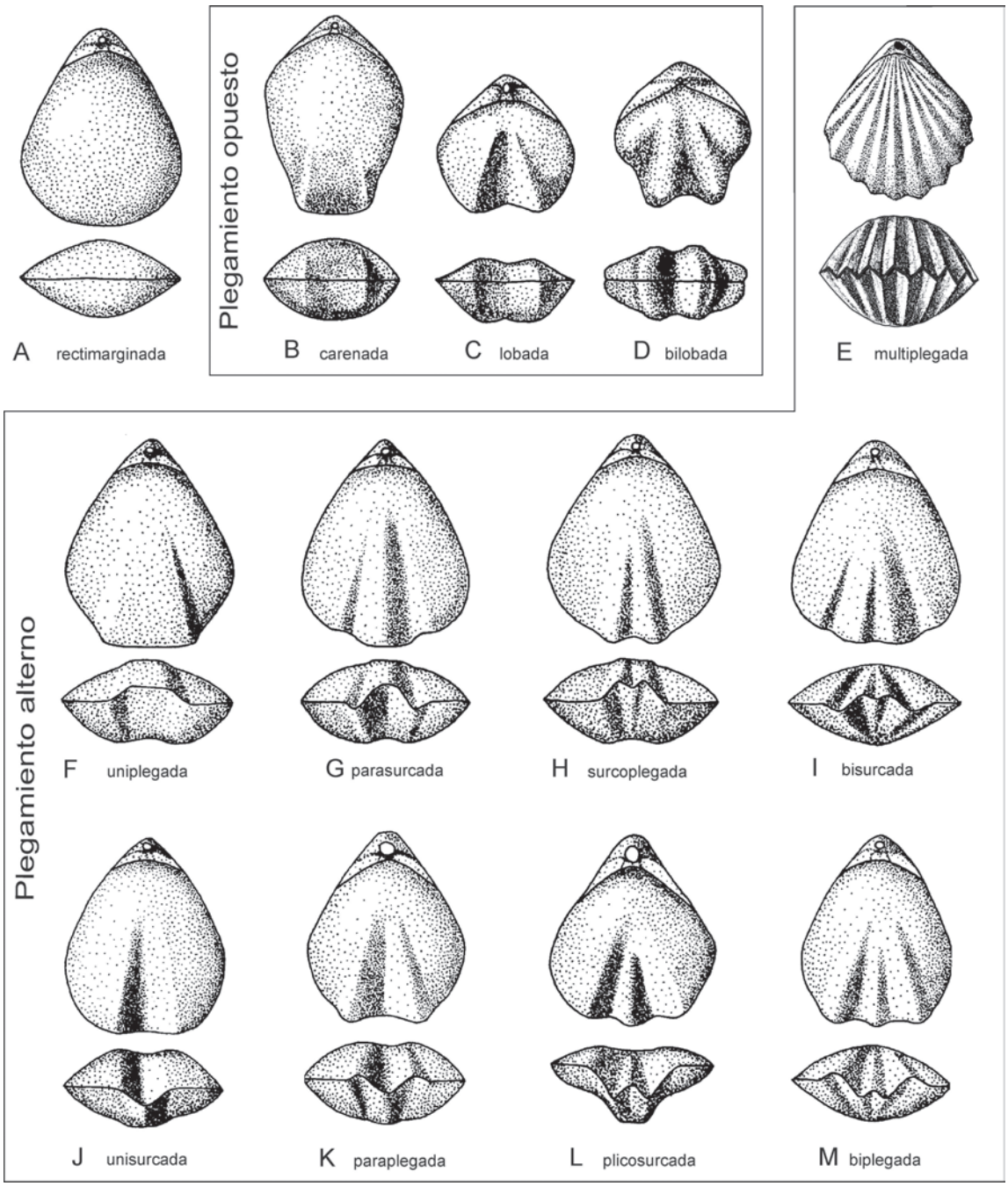


Figura 10. 12. Principales tipos de comisura anterior y de plegamiento. Esquemas de conchillas en vista dorsal (arriba) y anterior (abajo), mostrando la terminología vigente (adaptados de Williams *et al*., 1997 y 2000).

cidente con el eje de articulación (que representa la cuerda de aquel arco) y caracteriza a las conchillas **astróficas** (o no estróficas); en tal caso se conforma un área cardinal curvada en todas direcciones, cuyas líneas de crecimiento son divergentes, denominada **palíntropo** (Figura **10**. 13 A). En los inarticulados con crecimiento mixoperiférico, a dicha área se la conoce como **seudointerárea** (Figura **10**. 28 A-E).

Las áreas cardinales también pueden ser calificadas según su actitud con respecto al plano comisural, dando lugar a una terminología que se resume gráficamente en la Figura **10**. 14; algunos adjetivos se aplican a ambas valvas (cataclina, apsaclina, ortoclina, anaclina) y otros solamente a la dorsal (hiperclina) o a la ventral (proclina). En cuanto a la actitud del umbón ventral se emplean los calificativos: recto (apun-

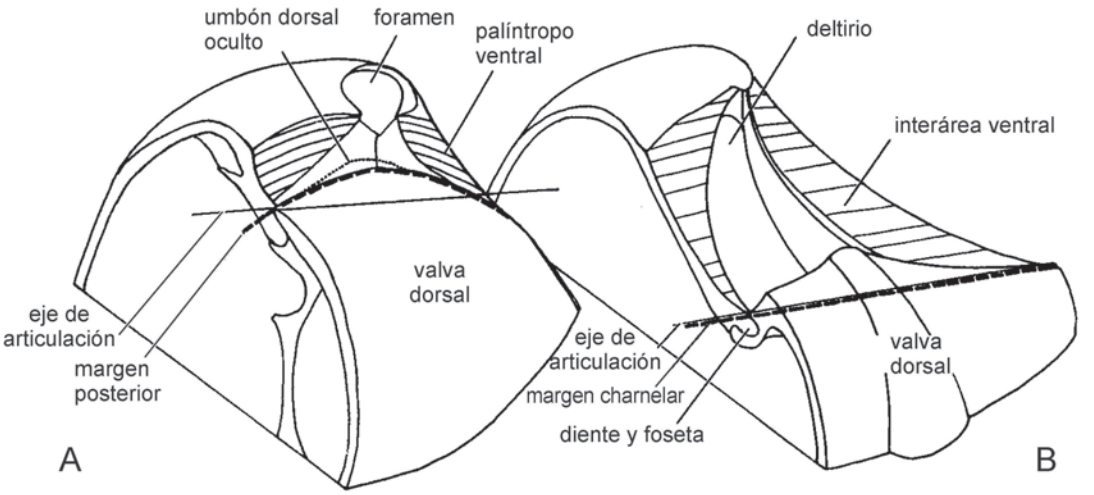


Figura 10. 13. Regiones posteriores en: A. conchillas astróficas; B. conchillas estróficas (tomado de Williams *et al*., 1997).



Figura 10. 14. Diagrama representando las diversas actitudes del área cardinal (inclinación con respecto al plano comisural, para cada valva) (adaptado de Williams *et al*., 1997).

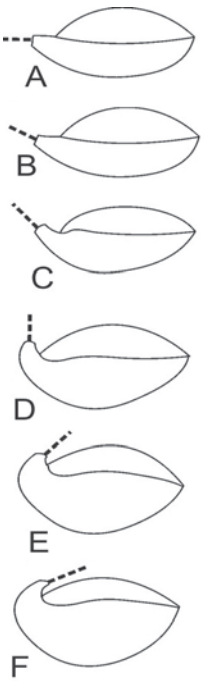


Figura 10. 15. Grados de curvatura del umbón ventral. A. recto; B. casi recto; C. suberecto; D. erecto; E. moderadamente incurvado; F. fuertemente incurvado (tomados de Williams *et al*., 1965).

ta derecho posteriormente, continuando más o menos el plano comisural), suberecto (entre dicha posición y la siguiente), erecto (apuntando dorsalmente, subperpendicular al plano comisural), incurvado (supera los 90º llegando a apuntar hacia adelante) (Figura **10**. 15 A-F).

DELTIRIO Y FORAMEN

El área cardinal ventral se halla bisectada por una escotadura mediana aproximadamente triangular (que recuerda a una △ mayúscula), denominada **deltirio**; dicha abertura proporciona espacio para que emerja el pedúnculo (en algún momento de la ontogenia), y para permitir el accionar de los músculos diductores sobre el proceso cardinal.

El deltirio se encuentra diversamente restringido por una variedad de **coberturas deltiriales** (Williams y Hewitt, 1977), consistentes en un par de **placas deltidiales** (discretas o tangentes), que crecen desde los bordes hacia el centro, a veces fusionadas en un **deltidio** (con línea de unión visible) o un **sinficio** (la línea media de unión se torna imperceptible) (Figura **10**. 16 A-C); tales placas están conformadas por una delgada capa primaria que suprayace

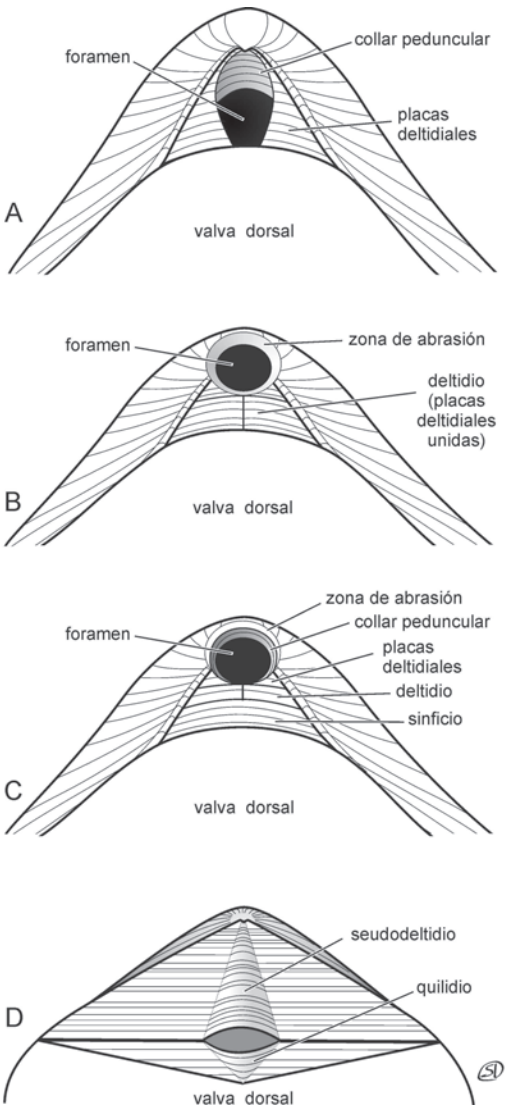


Figura 10. 16. Coberturas deltiriales. Esquemas de la región posterior de ambas valvas cerradas en vista dorsal. A. placas deltidiales discretas; B. deltidio (formado por la unión de placas deltidiales inicialmente discretas); C. sinficio (desarrollo ontogenético pasando por las dos condiciones precedentes); D. seudodeltidio y quilidio.

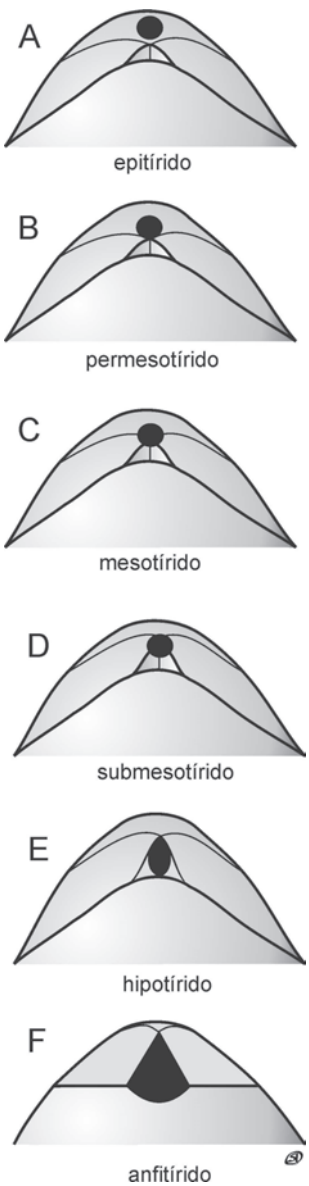


Figura 10. 17. Tipos de foramen según su posición respecto de las aristas umbonales. El foramen se representa en negro (modificado de Williams *et al.*, 1997).

a la capa secundaria fibrosa, y su secreción se produce a nivel de la unión entre el epitelio externo y el peduncular. Alternativamente, cuando el pedúnculo se atrofia, la cobertura puede constituir un elemento único, llamado **seudodeltidio**, cuyos límites laterales son apenas distinguibles, al haber sido secretado por el lóbulo mayor del epitelio externo, en continuidad con la interárea (Figuras **10**. 16 D y 28 F-H). Por su parte, una escotadura equivalente sobre el área cardinal dorsal se llama **nototirio** (o deltirio dorsal), y las piezas que lo limitan pueden ser un par de **placas quilidiales** (que se extienden lateralmente), o el **quilidio,** una placa impar convexa (que se extiende desde el vértice) (Figura **10**. 16 D). En el caso de algunos inarticulados que poseen seudointeráreas, las coberturas deltiriales están representadas por sendas placas triangulares convexas llamadas, respectivamente, **homeodeltidio** (ventral) y **homeoquilidio** (dorsal) (Figura **10**. 28 C, E).

Normalmente, el pedúnculo emerge a través del **foramen peduncular**, una abertura de contorno subcircular a subelíptico que parcialmente ocupa el deltirio, pero que incrementa su tamaño al crecer por reabsorción a expensas de otros sectores de la región umbonal. Los tipos de foramen se clasifican de acuerdo a su posición relativa respecto de las aristas umbonales (Figura **10**. 17): el **epitírido** se sitúa por detrás de ellas, en el **mesotírido** las aristas convergen en la mitad del foramen, el **hipotírido** se localiza enteramente por delante del ángulo que forman tales aristas (las posiciones intermedias se califican como **permesotírido** y **submesotírido**), y el **anfitírido** está tan extendido anteriormente como para erosionar también el umbón dorsal.

El epitelio externo, en su unión con el epitelio peduncular, también suele secretar en la superficie interna del umbón ventral un espesamiento anular (completo o no), el **collar peduncular**, que protege a la parte proximal del pedúnculo (Figura **10**. 16 A, C).

ORNAMENTACIÓN

Los rasgos superficiales regulares de menor escala (y de origen no patológico) que exhiben exteriormente las valvas se denominan colectivamente **ornamentación** (sin que el término signifique un carácter meramente decorativo o carente de función). Se distinguen esencialmente, la ornamentación concéntrica, o **comarginal** (que acompaña subparalelamente al margen de cada valva, Figura **10**. 18 A), y la ornamentación **radial** (que diverge de los umbones y es perpendicular a la precedente, Figura **10**. 18 B), aunque pueden presentarse además rasgos **oblicuos** (como arrugas, Figura **10**. 18 A). Aun aquellos braquiópodos cuya superficie esqueletaria puede parecer completamente lisa, al ser observados en detalle suelen presentar **líneas de crecimiento**, las cuales reflejan periodicidad en el proceso natural de acreción de la conchilla. Ocasionalmente, tal bandeado de crecimiento puede expresarse como lamelas, que llegan a adoptar un aspecto imbricado (como tejas), o bien aterrazado (como escalones, que revelan pausas más importantes en su crecimiento). A veces también se presen-

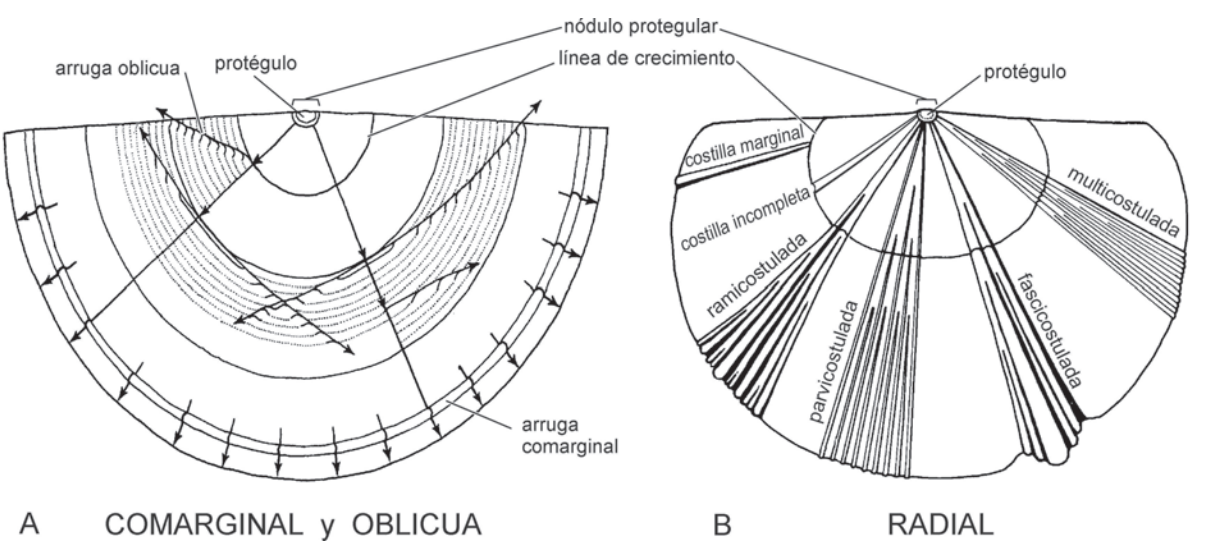


Figura 10. 18. Naturaleza de los principales elementos de ornamentación comarginal y oblicua (A) y radial (B). Esquemas sobre una valva hipotética semicircular (tomados de Williams *et al.*, 1997).

tan arrugas comarginales (que constituyen rasgos concéntricos de relieve positivo).

En cuanto a los rasgos radiales, es común que exista alternancia entre **costillas** (elementos de relieve positivo) y **surcos intercostales** (elementos de relieve negativo). Debido al inevitable aumento de perímetro derivado del crecimiento, las costillas tienden a incrementar su número hacia la periferia, ya sea por división dicotómica, intercalación o ramificación agrupada en fascículos. Además, la costulación, que habitualmente comienza a partir del nódulo protegular, puede mostrar diferentes variantes, ya sea en órdenes de magnitud (calificadas en grado decreciente como costillas, costellas y capilas), o puede quedar restringida únicamente al sector umbonal, o incluso desarrollarse tardíamente (solo sobre una franja marginal) (Figura **10**. 18 B). Sobre el sector central o mediano de las valvas, las deflexiones radiales mayores con relieve positivo (elevaciones), se denominan **pliegues**, en tanto sus equivalentes de relieve negativo (depresiones), **surcos**, y comúnmente suelen presentarse de modo alternado entre una y otra valva (Figura **10**. 12 E-M), aunque más raramente pueden hacerlo de manera opuesta (Figura **10**. 12 B-D).

Otros elementos que a menudo se disponen radialmente, aunque menos difundidos en todo el phylum, son las **espinas**, de las cuales se conocen diversos tipos. Las hay marginales, asociadas a comisuras en zigzag como dispositivos protectivos adicionales (proyecciones agudas de los surcos intercostales de una valva

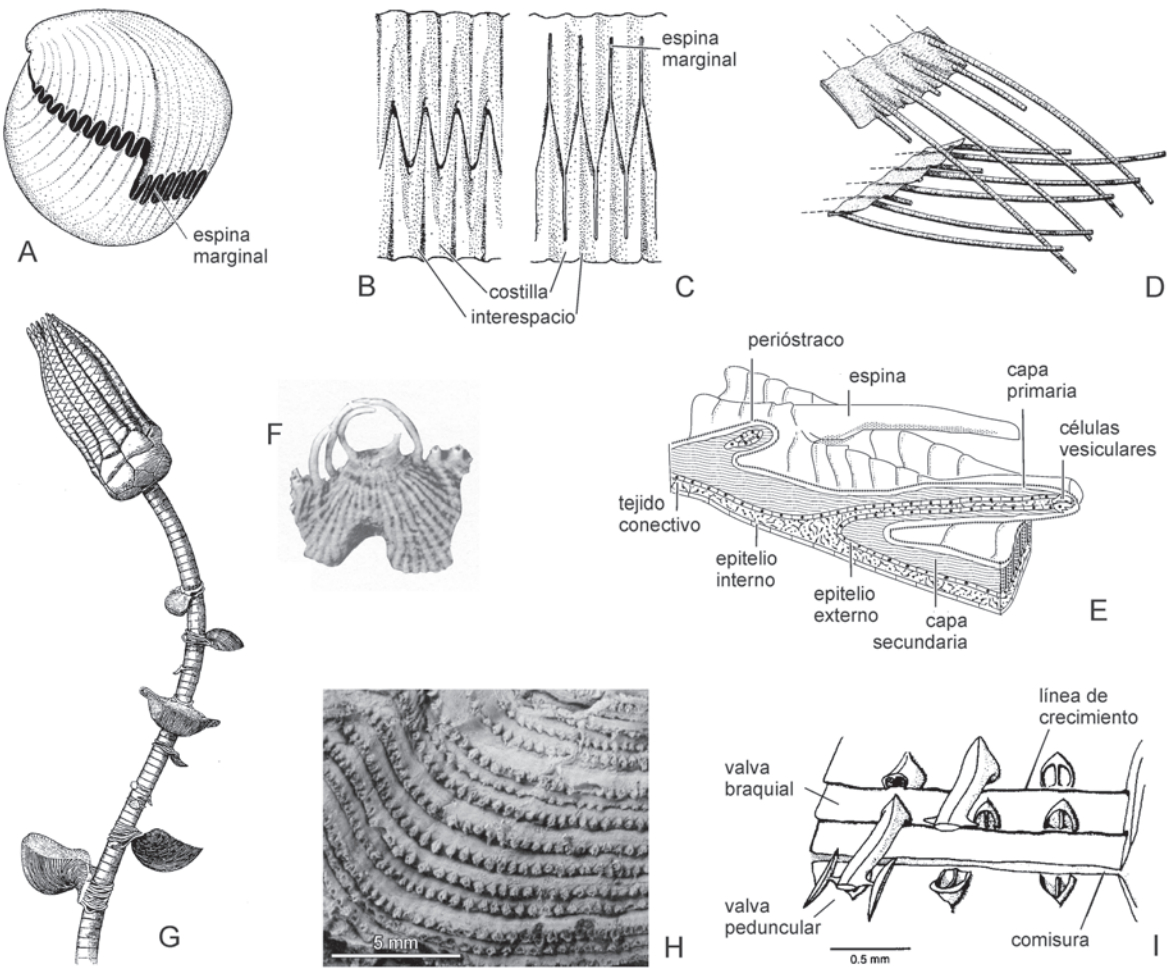


Figura 10. 19. Tipos de espinas. A-C. espinas marginales en la comisura de *Sphaerirhynchia* en vista general con las valvas entreabiertas (A) y detalles con las valvas cerradas (B. vista exterior, C. vista interior); D-E. reconstrucción de las espinas huecas de *Acanthothiris* mostrando la grilla de espinas que protege la abertura de las valvas (D) y la relación de las espinas con el manto (E); F-G. espinas de fijación en *Linoproductus*, mostrando el desarrollo de espinas cardinales arqueadas (F) y una reconstrucción de un crinoideo con conchillas adheridas de esta manera (G); H-I**.** espinas ornamentales formadas exclusivamente por capa primaria en espiriferidinos. Foto mostrando bases de espinas acompañando líneas de crecimiento (H), y detalle esquematizando espinas con canal doble, enteras y quebradas (I) (A-G e I. tomados de Williams *et al.*, 1997; H. foto original).

que, al cerrarse la conchilla, se alojan por debajo de las costillas de la otra, Figura **10**. 19 A-C). Las hay tubulares huecas (que se proyectan desde el margen anterior, o bien del posterior, o desde la superficie valvar), algunas con presunta función sensitiva (Figura **10**. 19 D, E), en tanto que otras participan en la fijación al sustrato, ya sea como estabilizadores (Figura **10**. 29 O), o apéndices cementantes rizoides (Figura **10**. 29 N), o «abrazaderas» umbonales convergentes (Figura **10**. 19 F-G). Otras, más diminutas, están constituidas solamente por capa primaria, y representan microornamentaciones (Figura **10**. 19 H, I).

DIMENSIONES

La **longitud** de la valva es la máxima distancia entre el umbón y el borde anterior, medida sobre el plano de simetría; el **ancho**, está dado por la mayor dimensión perpendicular a la longitud, entre dos puntos extremos situados sobre bordes laterales opuestos; y el **espesor** de la conchilla es la máxima distancia perpendicular a la longitud y al ancho, o al plano comisural entre puntos opuestos de ambas valvas (Figura **10**. 1 A-C).

MORFOLOGÍA INTERNA. APICALIO

El **apicalio** se refiere a un conjunto de estructuras de la región posterior de la valva ventral, vinculadas principalmente con la articulación y el sistema muscular. La **dentición** de los articulados es un rasgo bastante estable, salvo cuando ha existido pérdida secundaria (incluso puede ser sustituída por una hilera de pequeños dentículos de tamaño parejo). Típicamente consta de un par de **dientes** situados en la valva ventral, a ambos lados de la base del deltirio, que se proyectan anteriormente justo por delante del eje de rotación. Evolutivamente se distinguen dos clases de dientes:

- **deltidiodontes**: simples proyecciones del margen posterior ventral que crecen por mera adición de material distalmente (dejando tras de sí un par de trazas divergentes, flanqueando el deltirio); son más sencillos y primitivos, y menos resistentes a la desarticulación *postmortem* (Figura **10**. 20 A).
- **cirtomatodontes**: bulbosos o incluso a modo de gancho, combinan secreción y reabsorción diferencial para crecer (adoptando formas más complejas y desarrollando típicamente un surco que los separa del margen posterior); son más derivados y proporcionan un encastre más ajustado con las fosetas, requiriendo mayor esfuerzo para que las valvas sean desarticuladas (Figura **10**. 20 B).

A veces los dientes pueden estar reforzados por **placas dentales** (láminas de capa secundaria que se extienden entre cada diente y el piso de la valva ventral); entre dichas placas y normalmente a ellas puede haber una **placa deltirial** deprimida, confinada a los límites del deltirio (Figura **10**. 20 C) y quizás homóloga del collar peduncular.

Además, entre las placas dentales, en posición sagital y perpendicularmente al piso de la valva, puede existir una elevación laminar compuesta por capa secundaria, el **septo medio ventral**. En algunos grupos, se presentan asimismo **plataformas musculares**, de diversa

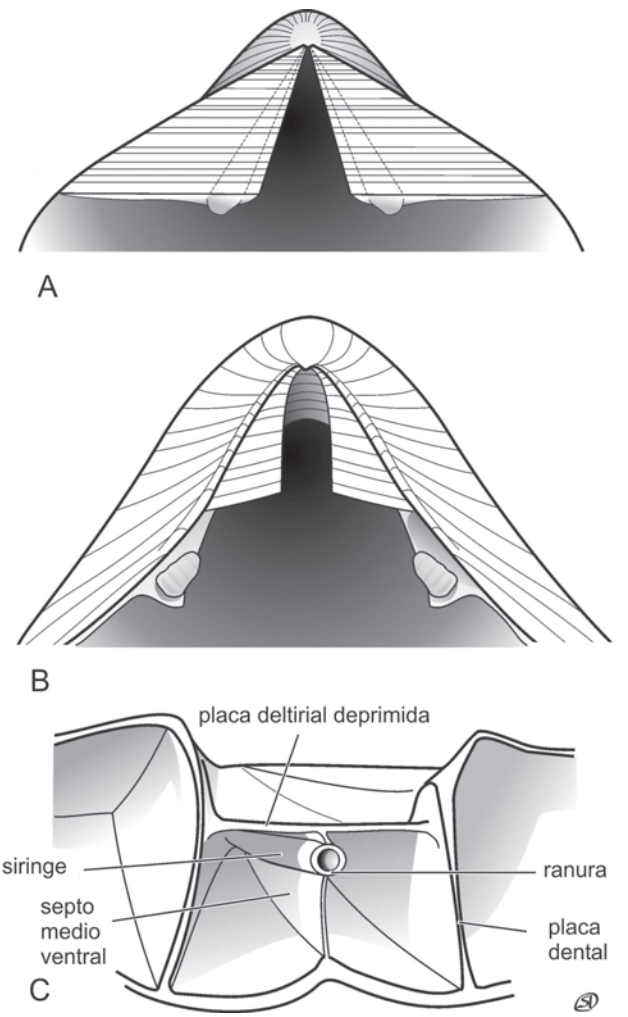


Figura 10. 20. Dientes y estructuras asociadas. A. dientes deltidiodontes; B. dientes cirtomatodontes, C. siringe y placas dentales.

forma, a modo de placas calcáreas fusionadas ya sea al piso de la valva, o al septo medio (Figura **10**. 8 C). Según el grupo, técnicamente pueden aplicarse diferentes términos, tales como: espondilio, hemiespondilio, seudoespondilio, etc. Ocasionalmente, aparece (ligada al septo medio, o pendiendo de la placa deltirial) una estructura impar, tubular, con ranura ántero-ventral, llamada **siringe**, la cual es probable que pueda haber servido para implante muscular (Figura **10**. 20 C).

CARDINALIO

El **cardinalio** abarca un conjunto de estructuras internas de la región póstero-mediana de la valva dorsal, relacionadas con la articulación, el sistema muscular y el sostén del lofóforo (Figura **10**. 21). Comprende: al **proceso cardinal**, elevación central sobre el extremo posterior dorsal, de forma variable (a menudo consta de una superficie de adherencia o **mióforo**, asentado sobre una **columna**, pero si ésta falta es sésil); sirve para la inserción de los músculos diductores, a los que proporciona brazo de palanca (Figura **10**. 8 C, D). Lateralmente y justo por delante del eje de rotación, se ubican las **fosetas dentales**, un par de depresiones (limitadas por sendas crestas externa e interna) en las cuales se alojan los dientes de la otra valva. Por dentro de las crestas internas y hacia el medio se extienden las **placas charnelares** (sus porciones externa e interna, separadas a cada lado de las bases crurales) en las que habitualmente se fijan los músculos adjustores dorsales. Desde las bases crurales se proyectan hacia el interior un par de procesos calcáreos que sirven de soporte al lofóforo (o al braquidio), llamados **cruras**, o **braquióforos** (proyecciones similares asociadas al borde interno de las fosetas dentales). Sobre el plano sagital, también puede desarrollarse una elevación laminar compuesta por capa secundaria, el **septo medio dorsal** (a veces, en su lugar puede haber apenas una cresta o **miofragma**). Otras estructuras no siempre presentes son: el **cruralio** (plataforma muscular formada por convergencia de las placas crurales) y el **septalio** (que semeja una bifurcación posterior del septo medio) (Figura **10.** 21 B).

BRAQUIDIO

El **braquidio** es una estructura delicada, a modo de cinta, constituida fundamentalmente por calcita fibrosa, que pende en continuidad de las cruras y cuya función es dar mayor sostén al lofóforo. Se conocen dos clases principa-

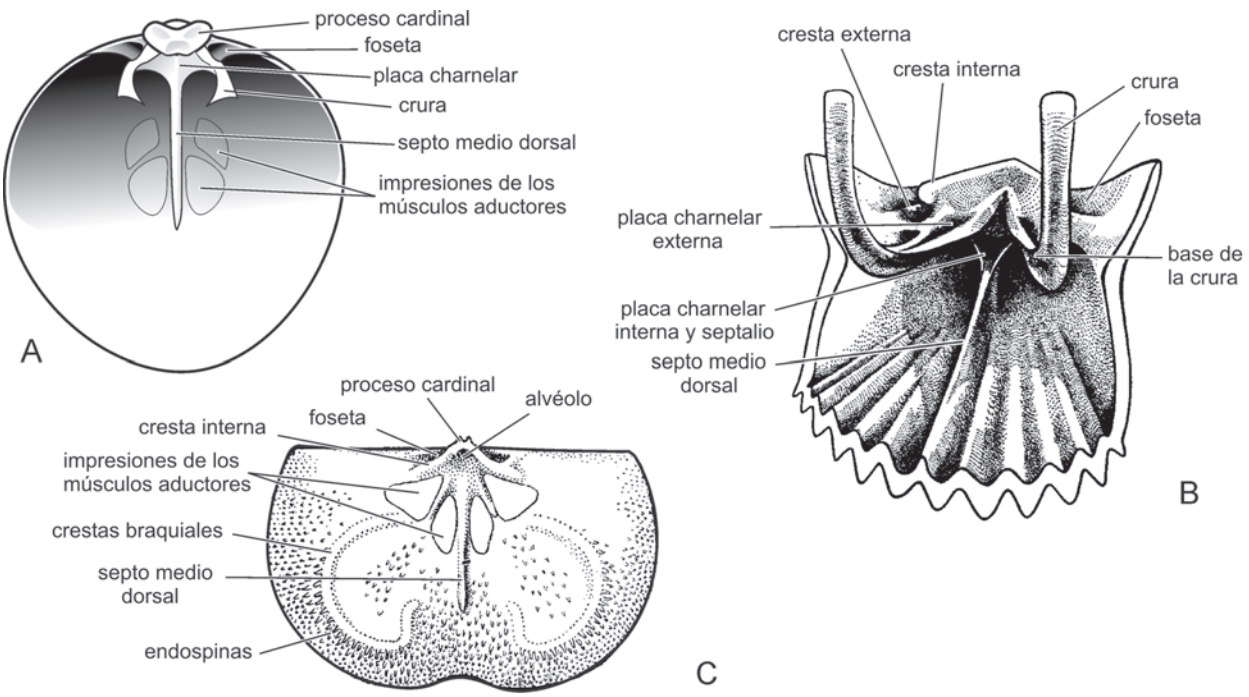


Figura 10. 21. Estructuras presentes en el cardinalio. A. un Terebratulida; B. un Rhynchonellida; C. un chonetidino (B. adaptado de Johnson y Westbroek, 1971; C. de Muir-Wood, 1962).

les: **en espiral** y **en bandeleta** (*loop*). Los braquidios espiralados están compuestos por un par de ramas o **espiralios**, cada uno de ellos conforma una helicoide tridimensional con envolvente cónica, y comúnmente ambas ramas están unidas transversalmente en la zona media por un **yugo** o procesos yugales. Se distinguen varios tipos, según los vértices de los conos apunten hacia el plano de simetría o dorsalmente (**atripoide**, Figura **10.** 22 C, D), hacia los márgenes laterales, a ambos lados, o ventrolateralmente (**atiroide,** Figuras **10.** 22 A, B y 30 I), y hacia el ángulo póstero-lateral o el interior del umbón ventral (**espiriferoide**, Figuras **10**. 22 E y 30 J2).

El tipo de braquidio en bandeleta más simple, característico de formas paleozoicas, es el **acuminado**, con un par de ramas descendentes, poco curvadas, que convergen anteriormente a modo de ojiva y en la unión puede desarrollar una placa puntiaguda (Figura **10**. 22 F). El tipo **deltiforme**, también simple, posee las ramas descendentes divergentes y unidas por una banda transversa; suele ser corto, y nunca se une al septo medio dorsal, aunque los ángulos laterales pueden proyectarse frontalmente (Figura **10**. 22 G, H). Más largo y complejo es el **teloforme**, con mayor desarrollo de las ramas descendentes, que se repliegan (hacia atrás) continuándose en las ramas ascendentes, conectadas entre sí por la banda transversa (Figura **10**. 22 I, J; para terminología adicional, véanse Richardson, 1975, Williams *et al*., 2006).

En aquellos braquiópodos carentes de braquidio, el lofóforo estaba sostenido directamente por la extremidad distal de las cruras (como en los Rhynchonellida), o de los braquióforos (en otros más primitivos) o bien, acompañaba el recorrido de las crestas braquiales, como en muchos estrofomenados (Figura **10**. 21 B, C).

MICROESTRUCTURA

El tegumento de los braquiópodos vivientes consiste en una epidermis más todas las capas protectoras que ésta secreta. La más exterior es el **perióstraco**, de naturaleza exclusivamente orgánica, dentro del cual se distiguen una **capa basal**, acompañada por **infraestructuras** (a menudo de naturaleza vesicular) que la subyacen y a veces, por **superestructuras** (ausentes en lingúlidos, craniidos, rhynchonéllidos, thecideidos) que la suprayacen (Figura **10**. 23 C). Muy raramente se halla fosilizado, aunque se conoce un remarcable ejemplo del Cretácico Tardío de Francia. A continuación y por debajo del perióstraco se ubican las **capas biomineralizadas**, comprendiendo una **externa** (o **primaria**), y otra más variable **interna**

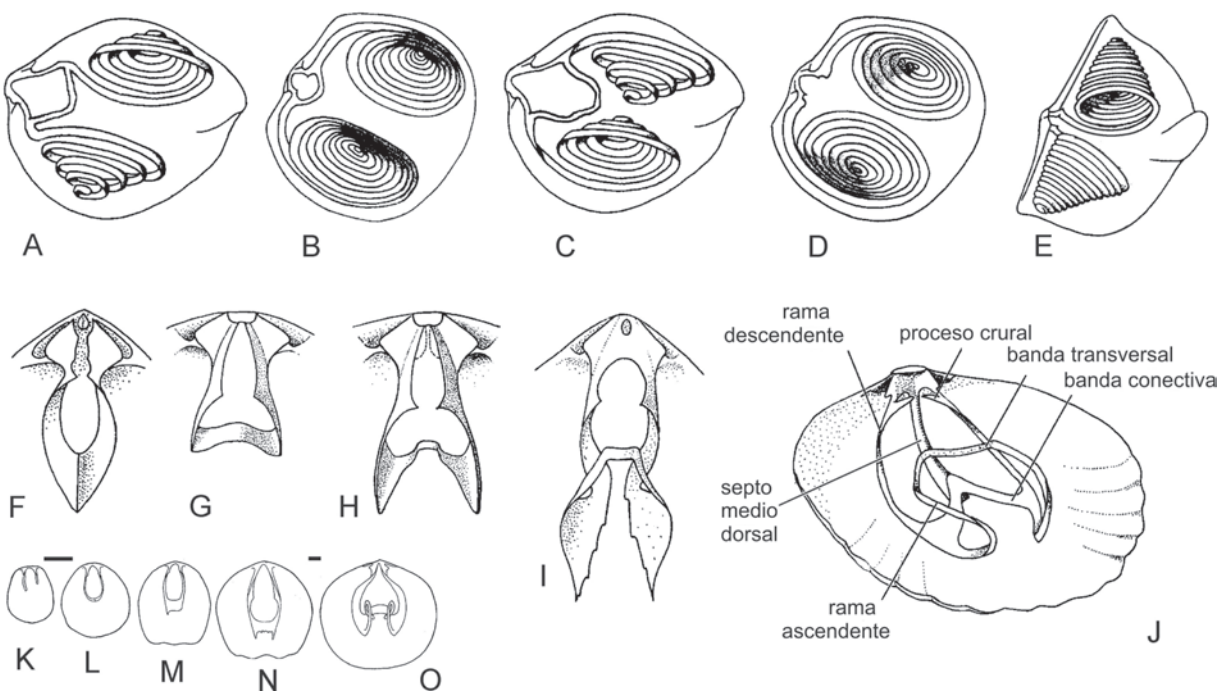


Figura 10. 22. Tipos de braquidio. A-E. braquidios espiralados: atiroides (A-B), atripoides (C-D), espiriferoide (E); F-J. braquidios en bandeleta: acuminado (F), deltiformes (G-H), teloformes (I-J); K-O. ontogenia del braquidio atripoide de *Protozyga* (nótese que una pérdida de las espiras en O, daría lugar a una bandeleta deltiforme; escala variable K-L *vs*. M-O, barra =0,2 mm, siempre) (tomados de Williams *et al*., 1965 y 1997).

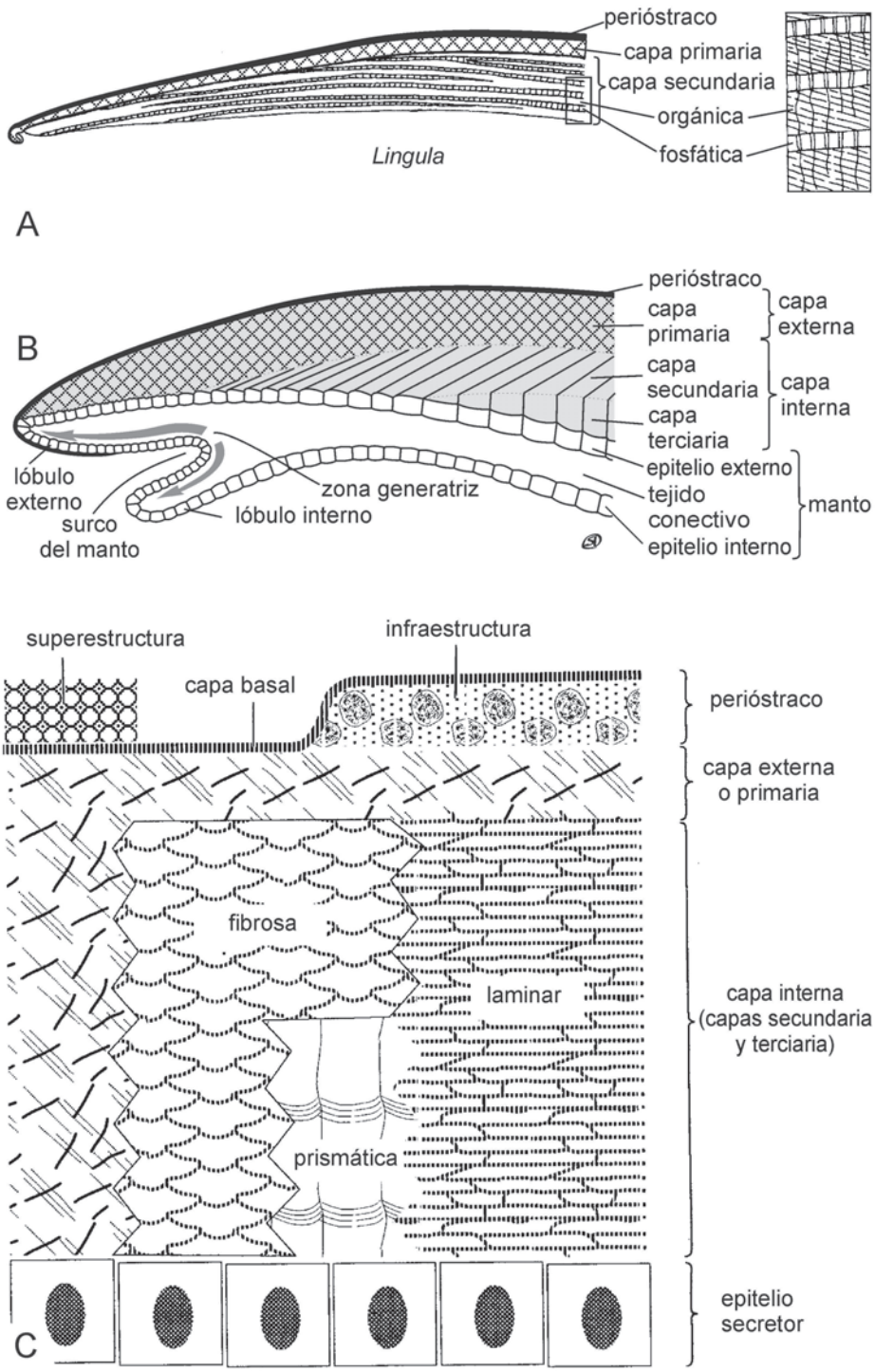


Figura 10. 23. Estructura general de la conchilla; en todos los casos el exterior de la valva se ha dibujado hacia arriba. A. corte transversal de la conchilla cerca de la comisura en un inarticulado linguloideo mostrando las capas primaria y secundaria (con capas orgánicas y fosfáticas alternadas); B. corte longitudinal de la conchilla calcítica cerca de la comisura en un articulado terebratuloideo, mostrando la relación entre la conchilla y el manto, y la migración de las células epiteliales externas durante la secreción de sucesivos componentes orgánicos y biominerales (perióstraco > capa primaria > capa secundaria > capa terciaria); C. representación esquemática de la sucesión de los principales componentes de la conchilla de los braquiópodos calcíticos (en corte transversal) (adaptados de Williams *et al.*, 1965 y 1997 y otras fuentes).

(que incluye siempre una **capa secundaria**, más una **terciaria**, cuando presente, Figuras **10**. 23 C y 24 C). En los inarticulados organofosfáticos (Figura **10**. 23 A), la capa externa es apatítica, microgranular, de unos 40 µm de espesor, en tanto la interna es organofosfática laminar, con alternancia estratiforme recurrente de láminas membranosas (quitinoproteicas) y de apatita (compacta, en mosaico, o botrioidal). En los braquiópodos calcáreos, la capa externa es calcítica cristalina, normalmente granular o acicular, incrementando su espesor a razón de unos 12 µm por cm de longitud superficial. La capa interna es siempre calcítica (en todos los articulados e inarticulados craniados), y la fábrica secundaria más característica y dominante es de **calcita fibrosa** (Figura **10**. 23 B, C). Cada fibra se halla envuelta por una vaina proteica y el conjunto se dispone en un ángulo agudo con respecto a la superficie, lo cual da lugar a patrones típicos en el mosaico interior y en la sección transversal (Figura **10**. 24 A, B). Las otras fábricas alternativas son la **tabular**, integrada por plaquitas subparalelas separadas entre sí por membranas proteináceas interconectadas, con crecimiento espiralado (en inarticulados craniados), y la **laminar entrecruzada**, con cada lámina formada por listones contiguos alineados (en articulados estrofomenados) (Figura **10**. 23 C). Algunos articulados llegan a desarrollar una capa más interna llamada **terciaria**, cuya fábrica es calcítica **prismática**, perpendicular, y responde a una repentina y significativa modificación (reversible) del régimen de secreción (Figuras **10**. 23 B, C y 24 C).

PERFORACIONES DE LA PARED DE LA CONCHILLA

Se conocen varios tipos de perforaciones: en los inarticulados lingulados existen diminu-

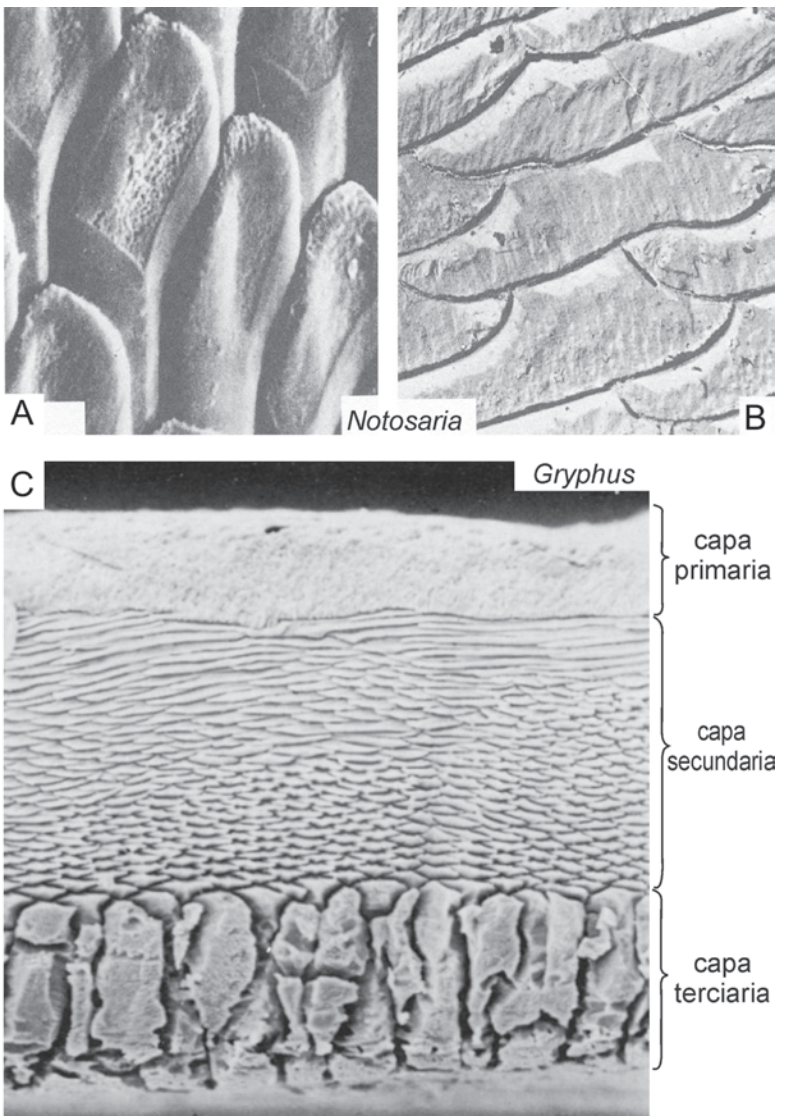


Figura 10. 24. Microestructura de la conchilla. Microfotografías tomadas con microscopio electrónico de barrido. A-B. fibras de la capa secundaria del interior de la valva de un Rhynchonellida actual, en mosaico (A. x 1500 aprox.), y en sección transversal (B. x 3000 aprox.); C. corte longitudinal algo tangencial con el exterior de la valva hacia la parte superior, mostrando la superposición de capas primaria, secundaria y terciaria de un Terebratulida actual, x 375 (A-B. tomados de Williams, 1968; C. tomado de Alvarez *et al.*, 1985).

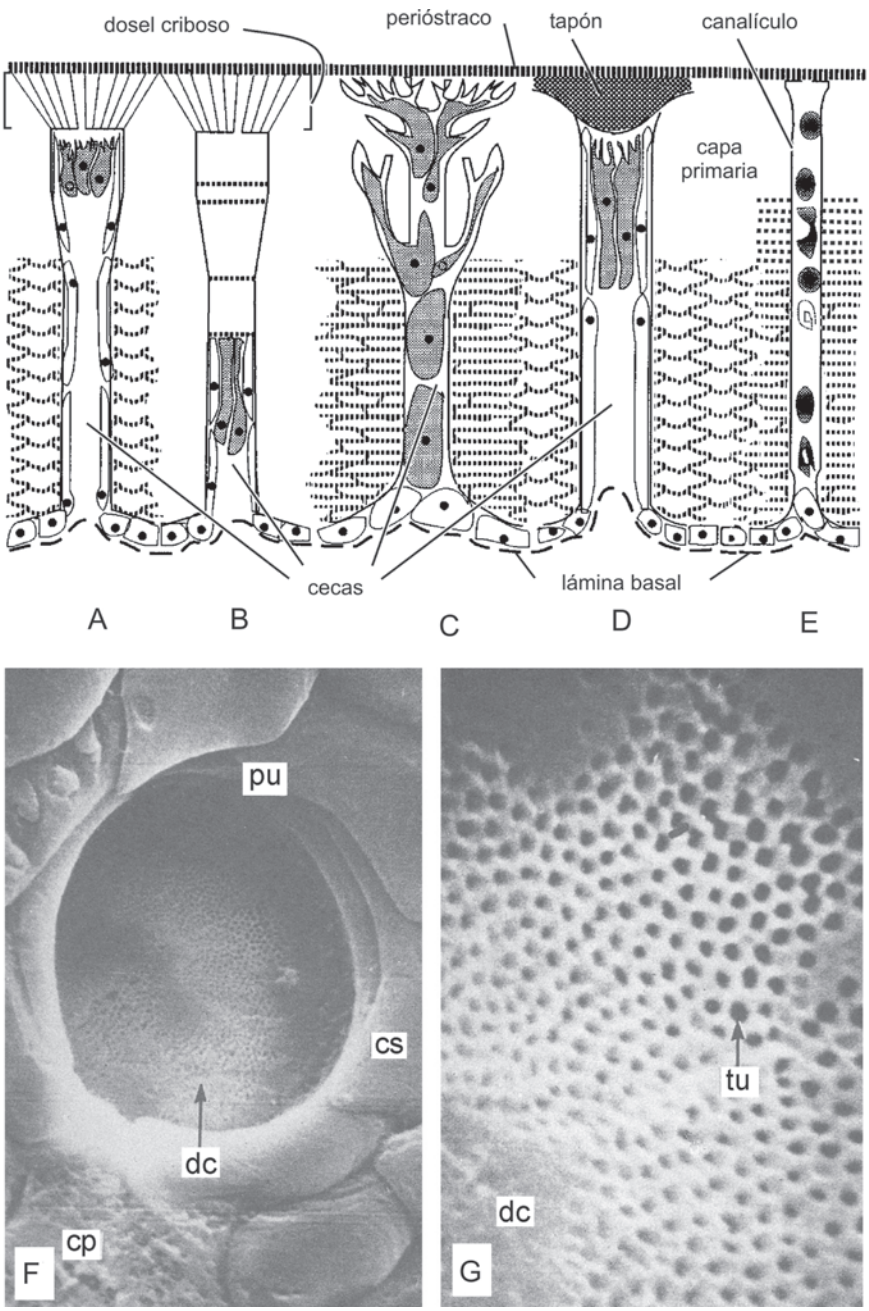


Figura 10. 25. Tipos de perforaciones de las conchillas de los braquiópodos. A-E. esquema generalizado de los distintos tipos de punctos; el exterior de la valva se encuentra hacia arriba: A. endopuncto con dosel criboso en un terebratúlido, cecas con células de almacenamiento en posición distal dentro del lumen; B. endopuncto con dosel criboso en un thecideidino, cecas con células de almacenamiento restringidas a la porción proximal del lumen; C. puncto ramificado en un cranioideo, cecas con células de almacenamiento en todo el lumen; D. puncto de un punctatrípido, con tapón formado por infraestructuras del perióstraco (inferido); E. canalículo en lingúlidos y discínidos sin extensiones del manto; F-G. microfotografías tomadas con microscopio electrónico de barrido (*Calloria*): F. puncto (pu) visto desde el interior de la conchilla, capa secundaria (cs), capa primaria (cp) y al fondo se distingue el dosel criboso (dc), x 1800 aprox.; G. detalle del dosel criboso (dc) perforado por túbulos (tu), x 8000 aprox. (tomados de Williams *et al.*, 1997 y de Owen y Williams, 1969).

tos **canalículos**, que atraviesan toda la pared pero no alojan ninguna extensión del manto, solo incluyen cuerpos secretados, y cuyo diámetro es menor a 1 µm (Figura **10**. 25 E). Difundida entre los articulados, es la presencia de **endopunctos**, de 5 a 40 µm de diámetro (Figura **10**. 25 F y A-D), que alojan evaginaciones del manto llamadas **cecas**, y a su alrededor las fibras calcíticas se deflectan a modo de conos perforados apuntando al exterior. Las cecas son extensiones papilosas del manto, tubulares, subcilíndricas, que llegan casi al exterior, conectándose con el perióstraco mediante un manojo de túbulos en forma de brocha, el cual atraviesa un delgado **dosel criboso** de capa primaria (Figura **10**. 25 A, B y F, G). Las cecas actúan como centros de almacenamiento de secreciones del manto (también se han propuesto presuntas funciones respiratorias o de inhibición de epibiontes). Otras dos variantes son puntos ramificados distalmente (como en craniados) o bien, con supuestos tapones de perióstraco (como en atrypidos) (Figura **10**. 25 C, D). Se denominan **seudopunctos** a ciertas microestructuras a modo de «cono en cono», que apuntan internamente y terminan en sendas protuberancias para la inserción de tonofibrillas del manto, llamadas **endospinas** (Figuras **10**. 26 A, B y 21 C). Los tipos básicos de seudopunctos son: **sin taléola** (común en estrofomenados primitivos), con las rosetas de láminas dispuestas cónicamente y carentes de núcleo con relleno distinto, y **con taléola** (común en estrofomenados evolucionados), los cuales poseen como núcleo una barra o tarugo de calcita microgranular, oblicua, llamada **taléola**, que suele disolverse diagenéticamente, y de allí deriva el nombre (fueron incluso interpretados como punctos calcificados, a mediados del siglo XIX). También se reconocen

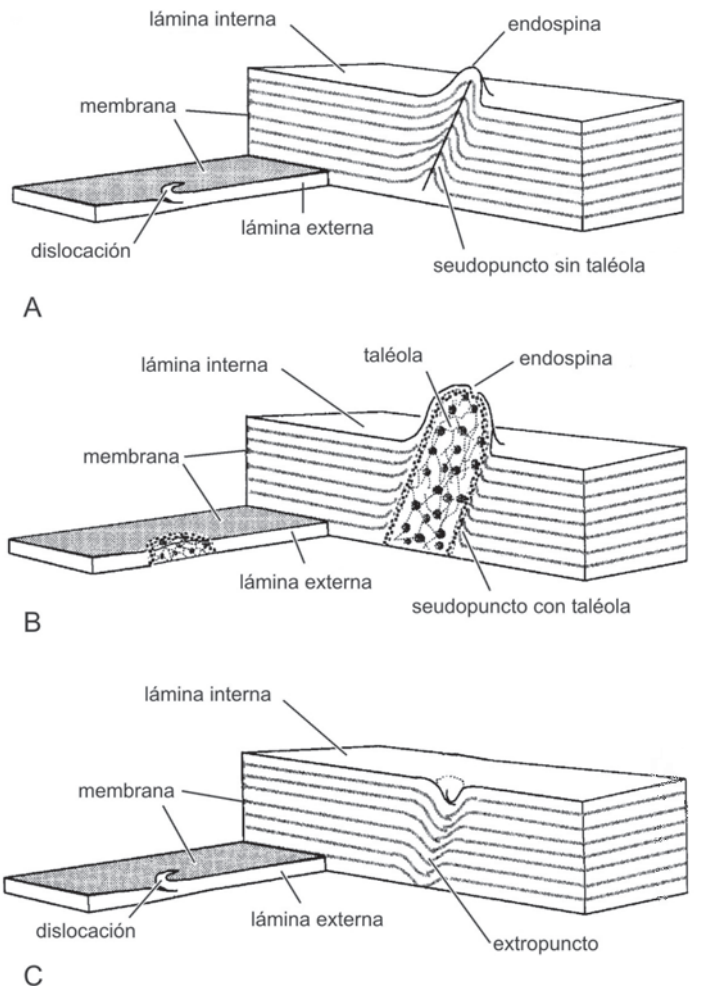


Figura 10. 26. Seudopunctos, dibujos esquemáticos con la superficie interna de la valva hacia arriba (y detalle de una lámina con dislocación espiral incipiente). A. seudopuncto sin taléola; B. seudopuncto con taléola; C. extropuncto (tomados de Williams y Brunton, 1993).

extropunctos (en ciertos orthotetidinos afines a *Schuchertella*), muy similares a los primeros, pero los conos están deflectados hacia fuera, formando depresiones crateriformes del lado interno (Figura **10**. 26 C).

Si no poseen ninguna de las estructuras antes mencionadas, se califica a la pared como **impunctuada**.

SISTEMÁTICA

La sistemática de los braquiópodos se fundamenta en el conocimiento de sus estructuras internas. Por esta razón, se debe recurrir a la preparación del material aplicando técnicas mecánicas (algunas más sofisticadas, como los aparatos que actúan por percusión, corrientes abrasivas, o ultrasonidos, otras veces mediante sustancias moldeables como el caucho sintético), o bien químicas (como el ataque controlado con ácidos diluidos para liberar de rocas calcáreas a fósiles quitinofosfáticos o silicificados).

Sin embargo, uno de los métodos más empleados con los braquiópodos que presentan ambas valvas cerradas, es someterlos al pulido seriado combinado con replicación en película de acetato (*peels*), lo cual permite obtener un registro permanente ilustrable de «secciones seriadas» (habitualmente transversales, pero que también pueden ser longitudinales).

El adecuado conocimiento de los rasgos internos de las valvas es fundamental para comprender cómo funcionaba el animal y para ayudar en su identificación taxonómica. En muchos casos, se conocen braquiópodos que son externamente similares entre sí, pero que difieren marcadamente en sus respectivas estructuras internas. Tales pares se denominan **homeomorfos**, y puede haber ejemplos dentro de una misma familia, o bien entre distintos órdenes, y en casos extremos, entre representantes de diferentes phyla como algunos richthofenioideos (braquiópodos Productida), con hippuritoideos (bivalvos rudistas) y ciertos corales Rugosa (cnidarios anthozoos). El grado de similitud externa involucrado en este fenómeno (Buckman 1895; Haas y Simpson, 1946; George, 1962; Manceñido, 1983) puede llegar a ser tal, que induzca a confusión a un naturalista poco experto. Además, se habla de homeomorfía **isócrona** cuando los organismos son coetáneos, como *Abyssothyris* y *Neorhynchia* (ambos actuales y abisales), o bien **heterócrona**, si corresponden a edades disímiles, como *Tetractinella* (Triásico Medio) y *Cheirothyris* (Jurásico Tardío) (Figura **10**. 27 A, B).

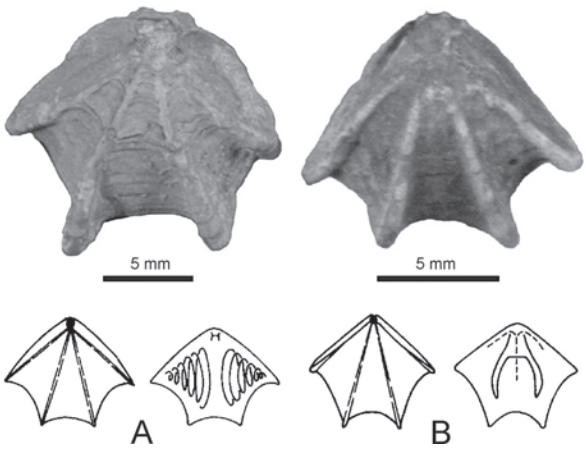


Figura 10. 27. Homeomorfía. A. *Tetractinella* (un atírido triásico, portador de espiralios internamente); B. *Cheirothyris* (un terebratúlido jurásico, portador de bandeleta internamente) (fotos originales).

La historia de la clasificación de los braquiópodos ha sido muy bien sintetizada por Muir-Wood (1955). Desde que, inspirado en propuestas previas de autores como Deshayes, Owen o Bronn, Huxley (1869) adoptara las clases Inarticulata y Articulata, esa división bipartita se mantuvo firmemente arraigada hasta años recientes, en que se reconoció que los primeros no representan un agrupamiento filogenéticamente homogéneo y que tal distinción refleja más bien, niveles de organización dentro del phylum. La tendencia actual (Williams *et al*., 1996, 1997-2006), hace hincapié en el patrón de biomineralización de la pared, y ha llevado a discriminar 3 subphyla, a saber: **Linguliformea** (abarcan básicamente un par de clases con conchilla organofosfática de grado inarticulado), **Craniiformea** (una única clase con conchilla calcárea de grado inarticulado) y **Rhynchonelliformea** (5 clases con conchilla calcítica de grado articulado).

El Cuadro **10**. 2 sintetiza el esquema clasificatorio de los Brachiopoda adoptado en este capítulo.

PHYLUM BRACHIOPODA

Invertebrados celomados, solitarios, bivalvados; bilateralmente simétricos según un plano de simetría mediano, perpendicular a la superficie de separación entre ambas valvas; conchilla organofosfática u organocarbonática, integrada por una valva ventral (o pedunculer), habitualmente la mayor, y una valva dorsal (o braquial), ambas revestidas interiormente por el manto, extensión de la pared del cuerpo penetrada por extensiones canalíferas del

Cuadro 10. 2. Sistemática del Phylum Brachiopoda

Phylum Brachiopoda	
Subphylum Linguliformea	Orden Productida
Clase Lingulata	Suborden Chonetidina
Orden Lingulida	Suborden Productidina
Superfamilia Linguloidea	Suborden Strophalosiidina
Superfamilia Discinoidea	Suborden Lyttoniidina
Orden Acrotretida	Clase Rhynchonellata
Orden Siphonotretida	Orden Protorthida
Clase Paterinata	Orden Orthida
Orden Paterinida	Suborden Orthidina
Subphylum Craniiformea	Suborden Dalmanellidina
Clase Craniata	Orden Pentamerida
Orden Craniida	Suborden Syntrophiidina
Orden Craniopsida	Suborden Pentameridina
Orden Trimerellida	Orden Rhynchonellida
Subphylum Rhynchonelliformea	Orden Atrypida
Clase Chileata	Orden Athyridida
Clase Obolellata	Orden Spiriferida
Clase Kutorginata	Suborden Spiriferidina
Clase Strophomenata	Suborden Spiriferinidina
Orden Strophomenida	Orden Thecideida
Suborden Strophomenidina	Orden Terebratulida
Suborden Orthotetidina	Suborden Terebratulidina
Orden Billingsellida	Suborden Terebratellidina

celoma (esquizocélico o enterocélico); normalmente portando un ribete marginal de setas quitinosas; con lofóforo dibraquiado y canal alimentario con ano o sin él; sistema nervioso subepitelial con ganglio principal subentérico; con un par (o a lo sumo dos) de metanefridios; mayormente dioicos, marinos, fijados al sustrato por un pedúnculo, o un acolchado cuticular, o secundariamente cementados o libres. Cámbrico Temprano-Holoceno.

SUBPHYLUM LINGULIFORMEA

Formas generalizadas con conchillas inarticuladas, organofosfáticas, desarrolladas sin la reversión del manto; larvas siempre planctotróficas con valvas variablemente ornamentadas; pedúnculo emergente entre las valvas o supraapicalmente, tracto digestivo con ano; lofóforo inicialmente provisto de un tentáculo medio que se pierde durante el desarrollo; tentáculos en doble hilera durante toda la ontogenia. Cámbrico Temprano-Holoceno.

CLASE LINGULATA

Conchilla larval lisa o foveolada (*pitted*); lóbulos del manto dorsal y ventral completamente separados en el adulto; setas marginales formando hileras continuas a lo largo del borde del manto; pared posterior del cuerpo habitualmente bien desarrollada; musculatura compuesta por aductores posteriores únicos o pareados, 3 o 4 pares de músculos oblicuos y aductores anteriores pareados; mecanismo hidráulico para la apertura de las valvas (intervienen músculos en la pared del cuerpo). Sistema digestivo abierto, recurvado y con el ano situado anteriormente; sistema nervioso con un solo ganglio subentérico y nervios periféricos del manto; gónadas confinadas a la cavidad del cuerpo; estatocistos en larvas y en adultos; canales del manto con vasos laterales a veces bifurcados (aunque a menudo sin bifurcar), y con vasos terminales dirigidos periféricamente hacia el medio (Figura **10**. 6 A, B). Cámbrico Temprano-Holoceno.

Orden Lingulida

Valva ventral poco convexa; microornamentación poslarval foveolada; impresión muscular umbonal bisectada por la del nervio peduncular; el pedúnculo emerge entre las valvas (surco) o bien por un foramen. Cámbrico-Holoceno.

Superfamilia Linguloidea. Valvas con seudointeráreas y área visceral bien definida en la mitad posterior, por lo común con crecimiento hemiperiférico, subequivalvas, poco convexas, ápice marginal; conchilla larval mayormente

lisa, excepcionalmente foveolada. Seis pares de músculos dispuestos simétricamente. Infaunales pedunculados. Ejemplos: *Lingula, Lingularia, Obolus, Broeggeria, Glottidia* (Figura **10**. 29 A). Cámbrico-Holoceno.

Superfamilia Discinoidea. Valvas con crecimiento holoperiférico, generalmente convexoplanas, ápice subcentral; abertura peduncular en la valva ventral; conchilla larval comparativamente grande, lisa, subcircular o transversalmente ovalada. Epifaunales pedunculados. Ejemplos: *Discinisca, Pelagodiscus, Orbiculoidea, Oehlertella* (Figura **10**. 29 B). Ordovícico-Holoceno.

Orden Acrotretida

Fuertemente inequivalvos; valva ventral subcónica con foramen apical pequeño; valva dorsal operculiforme, con ápice excéntrico e internamente con característico septo medio triangular portando una plataforma; conchilla larval pequeña y foveolada. Ejemplos: *Acrotreta, Hadrotreta, Torynelasma* (Figuras **10**. 28 A y 29 C). Cámbrico Temprano-Devónico.

Orden Siphonotretida

Conchilla inequivalva, habitualmente ventri-biconvexa, con espinas huecas; carente de microornamentación foveolada (ni larval, ni poslarval); valva ventral con crecimiento mixoperiférico u holoperiférico; foramen apical circular a subtriangular, parcialmente ocluido por una placa que puede continuarse como un tubo peduncular interno. Ejemplos: *Siphonotreta, Siphonobolus, Multispinula* (Figura **10**. 28 B). Cámbrico Medio-Devónico Temprano.

CLASE PATERINATA

Conchilla larval con pústulas; margen cardinal estrófico sin setas, posiblemente asociado con fusión de los lóbulos del manto; músculos aductores dorsales pareados; sistema de canales del manto generalmente con vasos genitales sin ramas terminales, raramente con canales radiales. Cámbrico Temprano-Silúrico Temprano.

Orden Paterinida

Valva ventral convexa a hemicónica, con seudointerárea dividida por deltirio triangular cubierto por homeodeltidio (o sin él); valva dorsal levemente convexa, con seudointerárea dividida por nototirio amplio cubierto por homeoquilidio. Ejemplos: *Paterina, Cryptotreta, Micromitra* (Figura **10**. 28 C). Cámbrico Temprano-Silúrico Temprano.

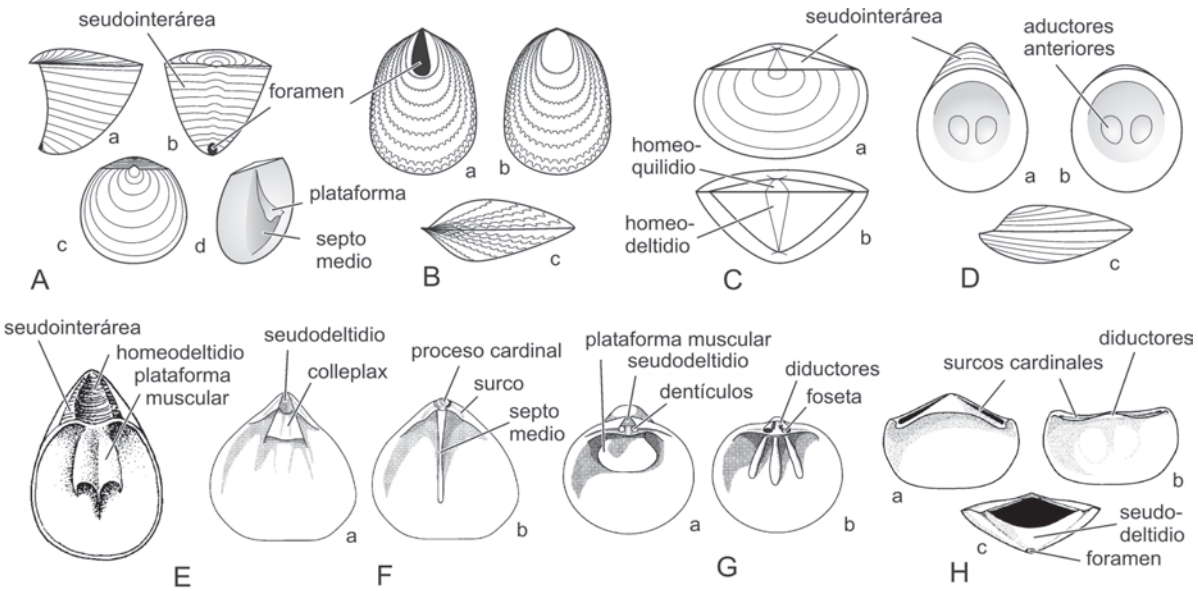


Figura 10. 28. Ejemplos selectos de inarticulados y grupos primitivos transicionales a articulados (representados en el Paleozoico Temprano). A. Acrotretida (basado en *Torynelasma*), vistas exteriores, lateral (a), posterior (b) y dorsal (c) e interior dorsal, oblicua (d); B. Siphonotretida (basado en *Multispinula*), vistas exteriores, ventral (a), dorsal (b) y lateral (c); C. Paterinida (basado en *Micromitra*), vistas exteriores, dorsal (a) y posterior (b); D. Craniopsida (basado en *Lingulapholis*), vistas interior ventral (a), interior dorsal (b) y exterior lateral (c); E. Trimerellida (basado en *Trimerella*) vista interior ventral; F. Chileata (basado en *Eodictyonella*) vistas interiores, ventral (a) y dorsal (b); G. Obolellata (basado en *Oina*) vistas interiores, ventral (a) y dorsal (b); H. Kutorginata (basado en *Kutorgina*) vistas interior ventral (a), interior dorsal (b) y posterior externa (c)(adaptados de Williams *et al*., 2000, de Clarkson, 1979 y de otras fuentes).

SUBPHYLUM CRANIIFORMEA

Conchillas inarticuladas calcíticas, pared laminar (tabular); valvas desarrolladas sin la reversión del manto; larvas primigeniamente planctotróficas (en el Paleozoico Temprano), pero lecitotróficas sin conchilla desde mediados del Mesozoico; pared posterior del cuerpo completa, pedúnculo no desarrollado, valva ventral fijada por el epitelio larval; sistema muscular con un único par de oblicuos internos y con músculos laterales externos pareados, fijados anteriormente a la pared del cuerpo; tracto digestivo más o menos axial, con ano; lofóforo inicialmente con un tentáculo medio que se pierde durante el desarrollo, tentáculos en doble hilera solamente en los estadios de crecimiento postrocólofos; ganglios pareados desarrollados; sistema de canales del manto con vasos terminales periféricos solamente, normalmente con canales radiales alojando gónadas (Figura **10**. 6 C, D). Cámbrico Temprano-Holoceno.

CLASE CRANIATA

Misma caracterización que el subphylum. Cámbrico Temprano-Holoceno.

Orden Craniida

Ambas valvas con crecimiento holoperiférico, generalmente convexo-planas o biconvexas, con ápice subcentral; valva dorsal siempre calcificada y punctuada, la ventral a veces sin capa secundaria (o solo de perióstraco), sin deltirio ni abertura peduncular en la valva ventral. Por lo común cementantes. Ejemplos: *Novocrania, Petrocrania, Crania* (Figura **10**. 29 D). Ordovícico Temprano-Holoceno.

Orden Craniopsida

Conchillas equibiconvexas, contorno oval elongado a subcircular, con ápice excéntrico hasta marginal posterior; seudointeráreas y plataformas viscerales presentes o ausentes; siempre calcíticas e impunctuadas. Cementantes o liberosésiles. Ejemplos: *Craniops, Lingulapholis* (Figura **10**. 28 D). Cámbrico-Carbonífero Temprano.

Orden Trimerellida

Conchillas grandes, gruesas, inequibiconvexas, hasta globosas; probablemente aragoníticas; ambas valvas generalmente lisas y con crecimiento mixoperiférico; homeodeltidio cóncavo en el centro de la seudointerárea ventral; articulación singular, mediante una placa charnelar dorsal y foseta cardinal ventral; con plataformas musculares conspicuas en una o ambas valvas. Liberosésiles, umbón hacia abajo. Ejemplos: *Trimerella, Palaeotrimerella* (Figura **10**. 28 E). Ordovícico Temprano-Silúrico Tardío.

SUBPHYLUM RHYNCHONELLIFORMEA

Conchillas articuladas calcíticas, básicamente fibrosas; el manto experimenta reversión embrionaria en los grupos avanzados; línea charnelar formada por el margen cardinal posterior de las valvas secretado por lóbulos del manto fusionados; las estructuras de articulación, constan esencialmente de un par de dientes ventrales y fosetas dorsales a cada lado de una escotadura mediana del margen cardinal (deltirio y nototirio, respectivamente); pedúnculo relleno por tejido conectivo, normalmente desarrollado de un rudimento, ocupando el área deltirial y controlado por músculos adjustores; músculos aductores agrupados, normalmente situados pósteromedialmente, diductores flanqueando los aductores en la valva ventral, insertados en la región nototirial dorsalmente; tracto digestivo sin ano; lofóforo sin tentáculo medio, tentáculos en doble hilera en los estadios de crecimiento postrocólofos; lofóforo sostenido en los grupos superiores por extensiones calcíticas de la línea charnelar dorsal ya sea en forma de cruras, espiralios o bandeletas; sistema de canales del manto de ramificación muy variable, alojando gónadas, sin senos marginales. Cámbrico-Holoceno.

CLASE CHILEATA

Conchillas biconvexas y estróficas (salvo contadas excepciones), con crecimiento mixoperiférico en la valva ventral y hemiperiférico en la dorsal; umbón ventral con perforación que se agranda anteriormente y suele estar restringido posteriormente por una placa (**colleplax**); los músculos oblicuos internos se implantan en la parte apical dorsal; canales del manto dispuestos radialmente. Ejemplos extrasudamericanos: *Chile, Matutella, Isogramma, Eodictyonella* (Figura **10**. 28 F). Cámbrico Temprano-Pérmico.

CLASE OBOLELLATA

Conchillas biconvexas, con pared foliada impunctuada; crecimiento hemiperiférico (o casi)

en ambas valvas, interáreas bajas, deltirio normalmente cubierto por seudodeltidio cóncavo, raramente convexo, o abierto, flanqueado por un par de dentículos ventrales bastante rudimentarios; músculos oblicuos internos cuyo implante dorsal es póstero-mediano; probable larva planctotrófica. Ejemplos: *Obolella, Naukat, Trematobolus, Oina* (Figura **10**. 28 G). Cámbrico Temprano-Medio.

CLASE KUTORGINATA

Conchillas ventribiconvexas, estróficas, con capa secundaria fibrosa, crecimiento mixoperiférico en ambas valvas; deltirio triangular ancho y alto, cubierto por seudodeltidio convexo; umbón ventral subcónico con foramen apical redondo y pequeño; sin proceso cardinal ni verdaderos dientes o fosetas, estructuras articulares incipientes en los bordes de las interáreas; exteriormente lisos o radialmente costulados; comisura anterior casi siempre rectimarginada. Ejemplos extrasudamericanos: *Yorkia, Nisusia, Kutorgina* (Figura **10**. 28 H). Cámbrico Temprano-Medio.

CLASE STROPHOMENATA

Conchillas con capa secundaria laminar «entrecruzada», excepcionalmente fibrosa en linajes ancestrales; comúnmente seudopunctuadas (con o sin taléolas), o extropunctuadas (algunos orthotetidinos), o impunctuadas (solo en los más primitivos); conchillas de contorno y perfil variable (especialmente entre los Productida), aunque muy comúnmente planoconvexo a débilmente cóncavo-convexo (en los Strophomenida); charnela estrófica, comúnmente con interárea ventral moderada a alta e interárea dorsal reducida; deltirio y nototirio variablemente cubiertos por seudodeltidio y quilidio; foramen supra-apical universal, aunque puede perderse en los adultos o en taxones estratigráficamente de menor antigüedad (algunos cementados umbonalmente); espinas tubulares únicamente desarrolladas en los Productida neopaleozoicos; dientes deltidiodontes simples (transversales o en punta) pero a veces atrofiados hasta perderse (como en estrofeodóntidos y productidinos posfamennianos), fosetas dentales por lo común definidas por crestas poco prominentes; bases dorsales de los músculos diductores insertadas sobre la plataforma nototirial o normalmente sobre un proceso cardinal prominente de morfología variada, bases ventrales fijadas lateralmente a las impresiones de los aductores situadas centralmente; raramente con soportes para el lofóforo, ya sea a modo de braquióforos o crestas dorsales sobreelevadas; sistema de canales del manto con vasos genitales sin ramas terminales, a veces solo con canales radiales (pobremente conocido en grupos de menor antigüedad, Figura **10**. 29 H1); larva presumiblemente planctotrófica. Cámbrico Medio-Pérmico, ?Triásico.

Orden Strophomenida

Conchillas inequivalvas, estróficas, con interáreas variablemente desarrolladas, vestigiales o aun ausentes; sin espinas, ni braquidio. Ordovícico-Pérmico.

Suborden Strophomenidina

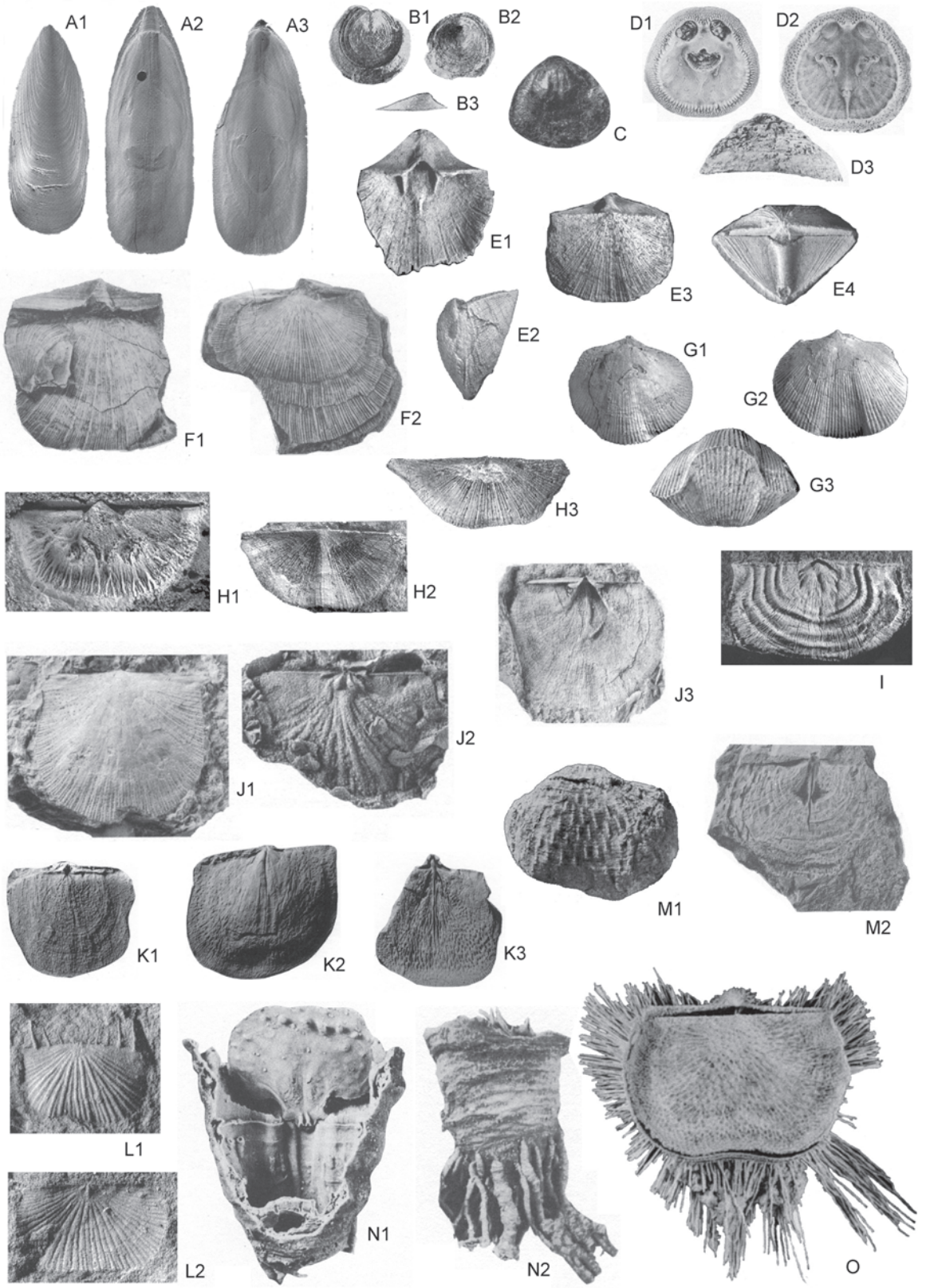
Conchillas seudopunctuadas; exteriormente con costillas radiales densas y/o constricciones (arrugas) concéntricas; interáreas moderadas a reducidas; proceso cardinal bífido o trífido. Liberosésiles semiinfaunales o epifaunales. Ejemplos argentinos: *Ahtiella, Eostropheodonta, Castellaroina, Leptella, Huacoella, Sowerbyella, Taffia* (Figura **10**. 29 H-J). Ordovícico-Carbonífero.

Suborden Orthotetidina

Conchillas ventribiconvexas, plano-convexas o resupinadas; con seudopunctos sin taléolas, o deflectados hacia afuera (extropunctuados), algunos impunctuados; interáreas y seudodeltidio bien desarrollados; proceso cardinal prominente, bilobulado a bifurcado; dientes ventrales conspicuos, comúnmente con placas dentales; exteriormente con costillas radiales o arrugas concéntricas. Por lo general cementantes (algunos semiinfaunales hincados). Hay quienes consideran este grupo como un orden independiente. Ejemplos sudamericanos: *Bicuspina, Triplesia, Streptorhynchus, Tapajotia, Derbyia, Schuchertella* (Figura **10**. 29 F, G). Ordovícico-Pérmico.

Orden Productida

Conchillas cóncavo-convexas, plano-convexas hasta cónicas, comúnmente con reborde (*trail*); espinas sobre una o ambas valvas, raramente restringidas a la región cardinal o ausentes; placas dentales ausentes; proceso cardinal prominente bilobulado, con mióforos variados hundidos; crestas braquiales por lo común presentes; canales del manto raramente marcados; pared laminada y seudopunctuada con taléolas. Ordovícico-Pérmico, ?Triásico.


A1
A2
A3
B1
B2
B3
C
D1
D2
D3
E1
E2
E3
E4
F1
F2
G1
G2
G3
H1
H2
H3
I
J1
J2
J3
K1
K2
K3
L1
L2
M1
M2
N1
N2
O

Suborden Chonetidina

Conchillas típicamente cóncavo-convexas (excepto alguna plano-convexa o resupinada), con interáreas en ambas valvas; pocas espinas tubulares sobre las aristas umbonales ventrales, dirigidas posteriormente; crestas braquiales débiles (o ausentes); exteriormente lisas o con débiles costillas radiales (o comarginales). Epifaunales, posiblemente nectobentónicos. Ejemplos sudamericanos: *Amosina, Chonostrophia, Pleurochonetes, Notiochonetes, Neochonetes, Sanjuanetes, Chilenochonetes, Rugosochonetes, Tivertonia* (Figura **10**. 29 K, L). Ordovícico Tardío-Pérmico, ?Triásico Temprano

Suborden Productidina

Conchillas con típicas espinas tubulares huecas, invariablemente presentes sobre la valva ventral, y comúnmente también sobre la dorsal; a veces con arrugas concéntricas. Interáreas ausentes o muy reducidas; dentición atrofiada hasta ausente; proceso cardinal dirigido posterior o póstero-dorsalmente (no ventralmente); crestas braquiales reniformes confinadas al sector póstero-mediano. Muy especializados para vida libre semiinfaunal. Ejemplos sudamericanos: *Buxtonioides, Costatumulus, Linoproductus, Piatnitzkya, Levipustula, Waagenoconcha* (Figura **10**. 29 M, O). Devónico-Pérmico, ?Triásico.

Suborden Strophalosiidina

Conchillas con interáreas en la valva ventral o en ambas; generalmente fijos por la ventral; el perfil a veces llega a ser cónico; la dentición puede retenerse o atrofiarse; proceso cardinal dirigido ventralmente o póstero-ventralmente (nunca dorsalmente); crestas braquiales habitualmente extendidas hasta los márgenes del disco. Bentónicos sésiles, cementantes (o con espinas radiciformes). Ejemplos: *Heteralosia, Cooperina, Richthofenia, Cyclacantharia* (Figura **10**. 29 N). Devónico-Pérmico.

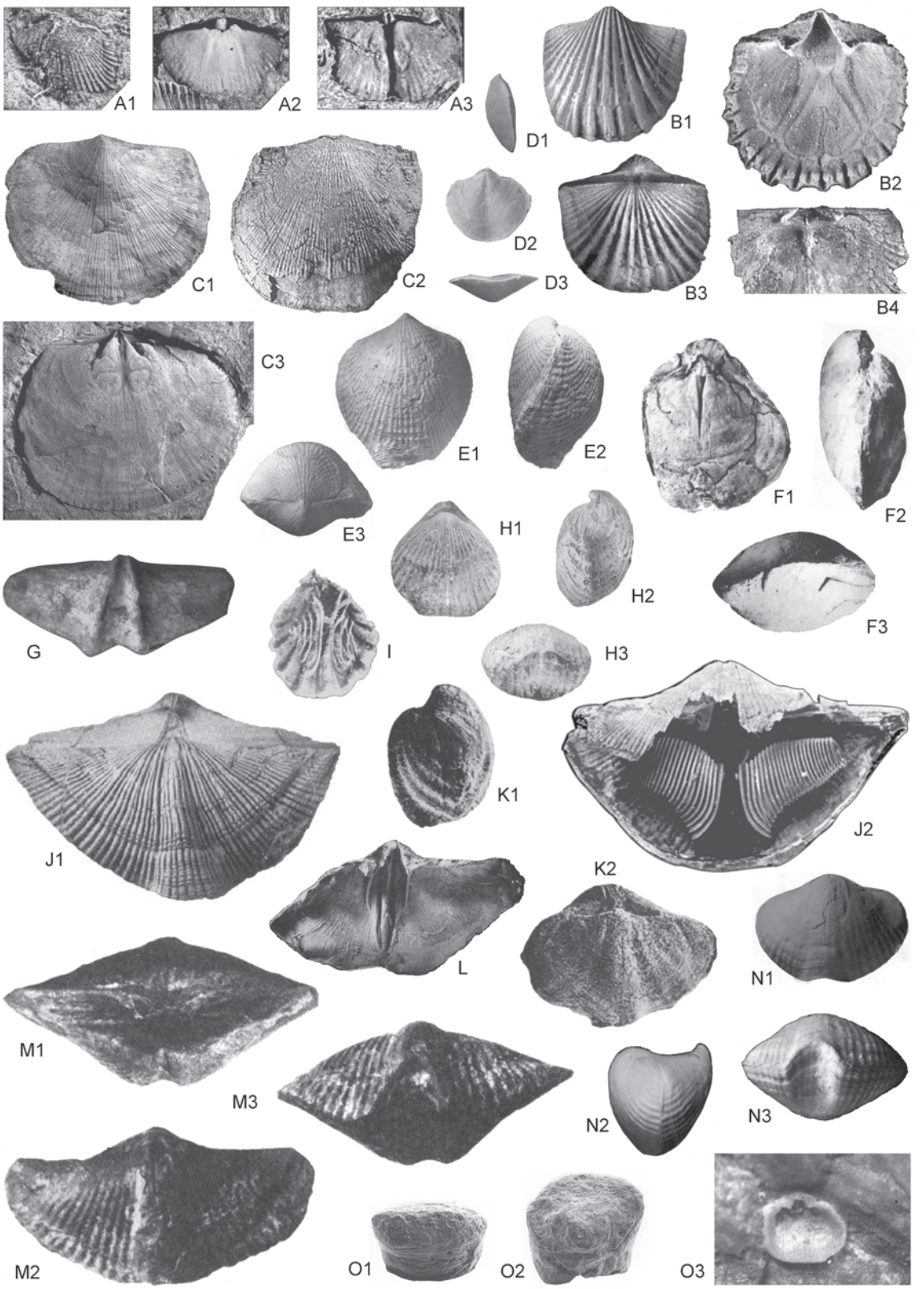
Suborden Lyttoniidina

Conchillas marcadamente inequivalvas, cóncavo-convexas a plano-convexas, con margen charnelar corto; valva dorsal de morfología «aberrante», exterior vestigial, parte interna modificada y expandida en una placa braquidial multilobulada peculiar que semeja un lofóforo pticólofo complejo; se aloja dentro de la valva ventral, que carece de interárea, presentando en cambio una solapa posterior reflejada; estructuras de articulación mal definidas; proceso cardinal básicamente bilobulado a veces deformado o anquilosado; sin espinas radiciformes. Ejemplos: *Leptodus, Eolyttonia*. Carbonífero-Pérmico.

Orden Billingsellida

Conchillas cóncavo-convexas a biconvexas, estróficas, con capa secundaria fibrosa o laminar, impunctuada (o raramente seudopunctuada); interárea ventral bien desarrollada, con deltirio triangular cubierto por seudodeltidio convexo complementario del quilidio; dientes deltidiodontes con placas dentales diversamente dispuestas; comisura anterior rectimarginada a levemente uniplegada. Ejemplos argentinos: *Atelelasma, Martellia, Pinatotoechia, Tritoechia* (Figura **10**. 29 E). Cámbrico Medio-Ordovícico Tardío.

Figura 10. 29. Ejemplos de diversos órdenes de inarticulados y estrofomenados. A. *Glottidia antarctica*, Eoceno, Península Antártica, vistas exterior ventral (1), interior ventral (2) e interior dorsal (3), x 1,5; B. *Orbiculoidea baldisi*, Devónico Inferior, Precordillera de San Juan, vistas interior ventral (1), exterior dorsal (2) y lateral (3), x 1; C. «*Acrotreta*» *iruyensis*, Ordovícico Inferior (Tremadociano), Salta, vista exterior, x 5 aprox.; D. *Crania craniolaris*, Cretácico Superior (Senoniano), Escania, Suecia, vistas interior ventral (1), interior dorsal (2) y lateral (3), x 2; E. *Tritoechia* spp., Ordovícico Medio (Llanvirniano), Precordillera de San Juan, *T. azulensis*, vista interior ventral (1), x 1,5, *T. inaequicostata*, vistas exteriores, lateral (2), dorsal (3) y posterior (4), x 2; F. *Streptorhynchus inaequiornatus*, Pérmico Inferior, Precordillera de San Juan, vistas exteriores dorsales (1-2), x 1; G. *Bicuspina riojana*, Ordovícico Superior (Caradociano), Precordillera de San Juan, vistas exteriores, dorsal (1), ventral (2) y anterior (3), x 2; H. *Ahtiella argentina*, Ordovícico Medio (Llanvirniano), Precordillera de San Juan, molde interno ventral, mostrando impresiones vasculares (1), vistas exteriores ventral (2) y dorsal (3), x 2; I. *Leptaena trifida*, Ordovícico Superior (Ashgilliano), Precordillera de San Juan, molde interno dorsal x 2; J. *Castellaroina fascifer*, Silúrico Superior (Ludlow), Precordillera de San Juan, vistas exterior dorsal (1), e interiores dorsal (2) y ventral (3), x 1,5; K. *Rugosochonetes pascualsolei*, Carbonífero (Serpukhoviano-Bashkiriano), Precordillera de San Juan, moldes externo dorsal (1) e internos dorsal (2) y ventral (3), x 2 aprox.; L. *Amosina fuertensis*, Silúrico Superior (Ludlow-Prídoli), Precordillera de San Juan, vistas exteriores ventral (1) y dorsal (2), x 4; M. *Levipustula levis*, Carbonífero (Serpukhoviano-Bashkiriano), Chubut, vista exterior ventral (1) y molde interno dorsal (2), x 1 aprox.; N. *Cyclacantharia kingorum*, Pérmico Medio (Guadalupiano), Texas, EE.UU., valvas silicificadas, mostrando interior ventral y dorsal (1), ventral con frente quebrado, x 1,5, y exterior lateral (2), con espinas radiciformes, x 1; O. *Waagenoconcha abichi*, Pérmico Superior, Paquistán, valvas silicificadas, vista exterior dorsal mostrando delicadas espinas estabilizantes, x 1,25 (A. tomados de Emig y Bitner, 2005; B. de Méndez-Alzola y Sprechmann, 1972; C. de Castellaro, 1964; D, J, N, O. de Williams *et al*., 1997-2000; E, G, H, I. de Benedetto, 2003; K. de Taboada 2004; 2004 ; L. de Benedetto *et al*., 1992 ; M1. de Amos, 1979; restantes fotos de los autores).


A1
A2
A3
D1
B1
B2
C1
C2
D2
D3
B3
B4
C3
E1
E2
F1
F2
E3
H1
H2
F3
G
I
H3
J1
K1
J2
K2
L
N1
M1
M3
N2
N3
M2
O1
O2
O3

CLASE RHYNCHONELLATA

Conchillas biconvexas, estróficas o astróficas, con capa secundaria fibrosa, impunctuadas o endopunctuadas; articuladas mediante dientes deltidiodontes o cirtomatodontes, con fosetas reforzadas por braquióforos o soportadas por placas fosetales o charnelares, las que pueden converger para formar un septalio o un cruralio; abertura peduncular como deltirio abierto o bien foramen redondeado; áreas cardinales y nototirio por lo común vestigiales o ausentes, aunque amplias en algunos grupos especializados; menos comúnmente, las placas dentales pueden converger para formar una plataforma póstero-mediana (espondilio); las impresiones ventrales de los músculos aductores están flanqueadas o rodeadas por las impresiones ventrales de los diductores y adjustores situadas lateralmente; impresiones dorsales de los músculos aductores petaloides o agrupadas y cuadripartitas; cruras presentes y a menudo prolongadas como espiralios o bandeletas; sistema de canales del manto variable (algunos patrones típicos en Figura **10**. 6 E-H); larva planctotrófica en varios grupos primitivos (del Cámbrico), pero lecitotrófica sin conchilla en otros más avanzados (desde el Silúrico en adelante). Cámbrico-Holoceno.

Orden Protorthida

Conchillas pequeñas inequivalvas, ventribiconvexas (a plano- o dorsibiconvexas), estróficas, semicirculares a elongadas transversalmente; crecimiento mixoperiférico en ambas valvas, con deltirio y nototirio abiertos; dientes deltidiodontes rudimentarios, con crestas dentales; pared impunctuada. Ejemplos argentinos: *Skenidioides, Protoskenidioides* (Figura **10**. 30 A). Cámbrico Temprano-Devónico Tardío.

Orden Orthida

Conchillas biconvexas, subequivalvas, semicirculares o semielípticas, estróficas; crecimiento mixoperiférico en ambas valvas; deltirio subapical, comúnmente abierto para el paso del pedúnculo (al igual que el nototirio); dientes simples, deltidiodontes, normalmente con placas dentales; campo muscular ventral impreso; con proceso cardinal simple, pero sin braquidio; exteriormente con costillas radiales abundantes. Epifaunales, pedunculados o libres. Cámbrico Temprano-Pérmico Tardío. La pared impunctuada o punctuada permite reconocer dos subórdenes: Orthidina (Cámbrico Temprano-Devónico Temprano) y Dalmanellidina (Ordovícico-Pérmico Temprano), respectivamente. Ejemplos argentinos: entre los primeros, *Archaeorthis, Ffynnonia, Monorthis, Nanorthis, Paralenorthis, Kvania* y entre los segundos, *Dalmanella, Destombesium, Hirnantia, Onniella, Tissintia, Trucizetina* (Figura **10**. 30 B, C).

Orden Pentamerida

Conchillas marcadamente inequivalvas y fuertemente biconvexas; impunctuadas; estróficas o astróficas, generalmente línea cardinal corta; lisas o con costillas radiales; plataformas internas para la implantación de los músculos; dientes deltidiodontes; sin braquidio (o muy rudimentario). Pedunculados o de vida libre (semiinfaunal). Cámbrico Temprano-Devónico. Según sean predominantemente estróficos con espondilio sésil, o astróficos con espondilio elevado sobre el septo medio, res-

Figura 10. 30. Ejemplos de diversos órdenes de rhynchonellados predominantemente estróficos. A. *Skenidioides kayseri*, Ordovícico Inferior (Arenigiano), sistema de Famatina, La Rioja, exterior ventral (1) y moldes internos ventral (2) y dorsal (3), x 4 aprox.; B. *Paralenorthis vulgaris*, Ordovícico Medio (Llanvirniano), Precordillera de San Juan, exteriores ventral (1) y dorsal (3) e interior ventral (2) con impresiones vasculares y dorsal (4), x 3; C. *Hirnantia sagittifera*, Ordovícico Superior (Ashgilliano), Precordillera de San Juan, exteriores ventral (1) y dorsal (2) y molde interno dorsal (3), x 1 aprox.; D. *Australina jachalensis*, Silúrico Superior (Ludlow), Precordillera de San Juan, exteriores lateral (1), dorsal (2) y anterior (3), x 2; E. *Atryparia institа*, Devónico Medio (Eifeliano), Alemania, exteriores dorsal (1), lateral (2) y posterior (3), x 1; F. *Meristelloides riskowskii* Devónico Medio (Eifeliano), Bolivia, exteriores dorsal (1), lateral (2) y anterior (3), x 1 aprox.; G. *Clavigera* sp., Triásico Superior (Noriano-Rhetiano), Atacama, Chile, exterior dorsal, x 1; H. *Homoeospira evax*, Silúrico Medio (Wenlock), Indiana, EE.UU., exteriores dorsal (1), lateral (2) y anterior (3), x 1; I. *Hustedia* sp., Pérmico Inferior, Bolivia, valva silicificada, mostrando interior y braquidio, x 1; J. *Gypospirifer condor*, Pérmico Inferior, Bolivia, exterior dorsal (1) y valvas silicificadas, mostrando interior y braquidio (2), x 1; K. *Tomiopsis harringtoni*, Pérmico Inferior, Sierras Australes de Buenos Aires, exteriores lateral (1) y dorsal (2), x 1,25; L. *Kitakamithyris septata*, Carbonífero (Serpukhoviano-Bashkiriano), Precordillera de San Juan, interior ventral (1), x 1; M. *Septosyringothyris keideli*, Serpukhoviano-Bashkiriano, Precordillera de San Juan, exteriores posterior (1) dorsal (2) y anterior (3), x 0,7; N. *Callospiriferina tumida ericensis*, Jurásico Inferior (Pliensbachiano-Toarciano), San Juan, exteriores dorsal (1), lateral (2) y anterior (3), x 1; O. *Ancorellina ageri*, Jurásico Inferior (Pliensbachiano), Neuquén, vistas externas anterior (1) y posterior (2), ambas x 10, e interior ventral (3) *in situ* sobre coral x 5,5 (A-C, tomados de Benedetto, 2003; D, E, F, H. de Williams *et al*., 2002; I, J. de Kozlowski, 1914 y de Cooper y Grant, 1976; K-M. de Amos, 1979; O1-2. de Baker y Manceñido, 1997; restantes fotos de los autores).

pectivamente, se reconocen 2 subórdenes: Syntrophiidina (Cámbrico Temprano-Devónico Temprano) y Pentameridina (Ordovícico Tardío-Devónico Tardío). Ejemplos: *Rugostrophia, Punastrophia, Syntrophia, Camerella, Sieberella, Conchidium* (Figura **10**. 31 A, B).

Orden Rhynchonellida

Conchillas biconvexas, astróficas, con umbón ventral rostrado, subcirculares a subtriangulares; habitualmente con pliegue dorsal y surco ventral; área cardinal típicamente reducida, limitada a la valva ventral. Con costillas radiales comúnmente fuertes (aunque a veces finas) o excepcionalmente casi lisas; normalmente impunctuadas; interior ventral típicamente con dientes cirtomatodontes y placas dentales; interior dorsal a menudo con septo medio; solo cruras, lofóforo muy simple, espiralado. Casi siempre epifaunales, con pedúnculo funcional. Ejemplos argentinos: *Ancillotoechia, Australocoelia, Clarkeia, Rostricellula, Sanjuania, Stenoscisma, Furcirhynchia, Gibbirhynchia, Tetrarhynchia, Rhynchonelloidea, Torquirhynchia, Thurmannella, Plicirhynchia, Patagorhynchia* (Figura **10**. 31 C-E). Ordovícico Temprano-Holoceno.

Orden Atrypida

Conchillas fuertemente biconvexas a dorsibiconvexas, normalmente astróficas, impunctuadas; palíntropo pobremente desarrollado o ausente; comisura variable (recta, con pliegue dorsal y surco ventral, o a la inversa); lisos o con costillas radiales más bien delicadas; dientes cirtomatodontes, placas dentales cortas o ausentes; braquidio espiral con los ápices hacia el medio o el dorso. Ejemplos americanos: *Australina, Protozyga, Atrypa, Atryparia* (Figura **10**. 30 D, E). Ordovícico Temprano-Devónico.

Orden Athyridida

Conchillas fuertemente biconvexas a ventribiconvexas, astróficas (raramente estróficas); generalmente impunctuadas (en dos subórdenes, en el otro, punctuadas), pueden tener capa terciaria prismática; palíntropo de desarrollo variable, hasta muy reducido; foramen meso a permesotírido; comisura con pliegue dorsal y surco ventral o casi recta; con costillas radiales (a veces pocas pero fuertes) o bien lisos; dientes cirtomatodontes, con placas dentales (salvo formas derivadas); braquidio espiral con los ápices hacia lados opuestos (o ventrolateralmente como excepción). Pedúnculo funcional (a veces reducido). Ejemplos sudamericanos: *Meristelloides, Hindella, Clavigera, Homoeospira,* y de otros continentes: *Tetractinella, Retzia* (Figuras **10**. 27 A y 30 F-I). Ordovícico Tardío-Jurásico Temprano.

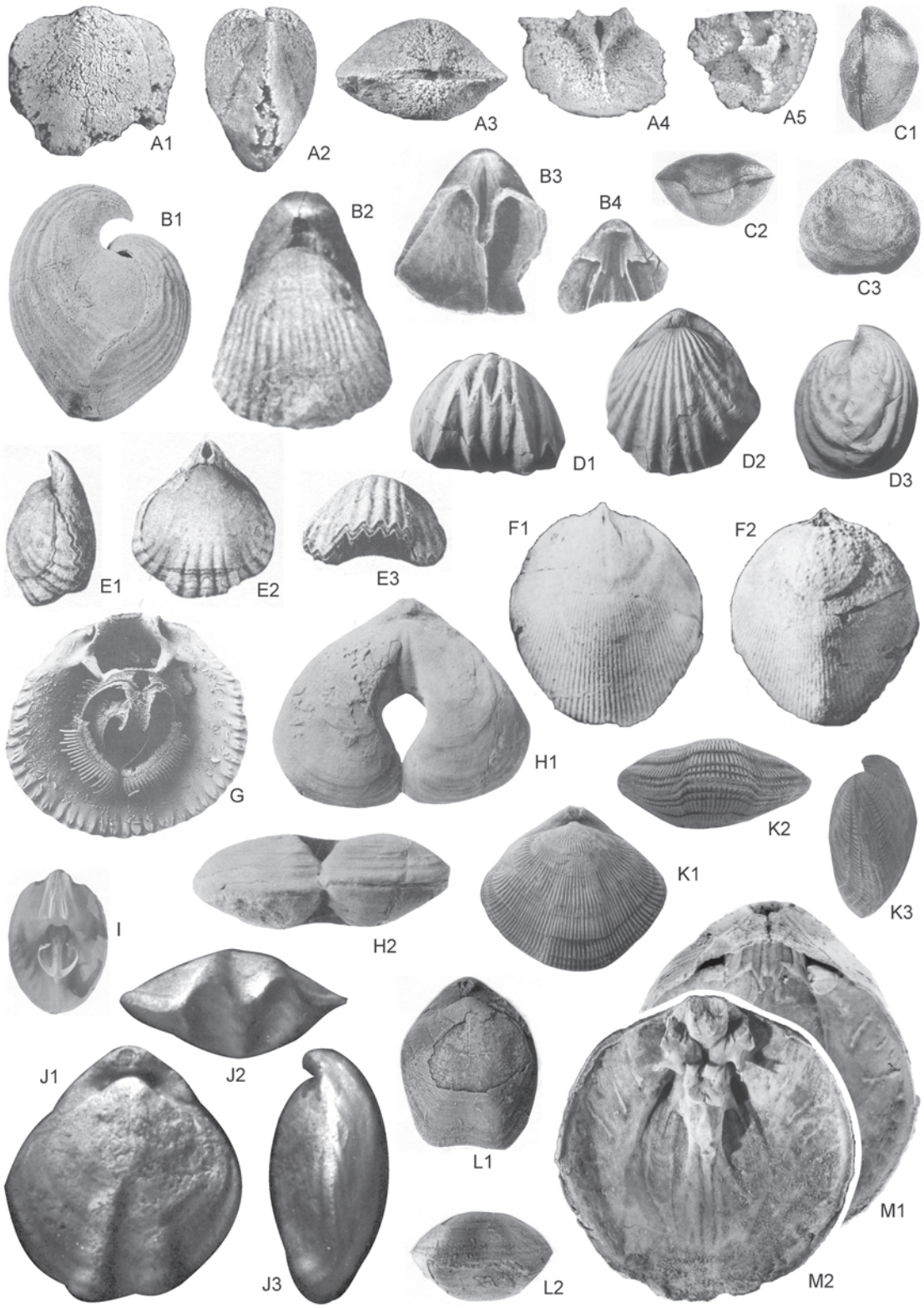
Orden Spiriferida

Conchillas fuertemente biconvexas, estróficas, típicamente alargadas transversalmente; interáreas muy bien desarrolladas, a veces la ventral muy extensa; deltirio triangular con coberturas variadas; pliegue dorsal y surco ventral, flancos con costillas radiales (o casi lisos); dientes cirtomatodontes, con placas dentales presentes o ausentes; braquidio espiral con ápices hacia el ángulo posterior. Pedúnculo inicialmente funcional, solía atrofiarse en el adulto. Ordovícico Tardío-Jurásico Temprano.

Suborden Spiriferidina

Impunctuados. Ejemplos sudamericanos: *Australospirifer, Alispirifer, Gypospirifer, Neospirifer, Trigonotreta, Tomiopsis, Kitakamithyris, Torynifer, Crurithyris* (Figura **10**. 30 J-L). Ordovícico Tardío-Triásico.

Figura 10. 31. Ejemplos de diversos órdenes de rhynchonellados predominantemente astróficos. A. *Syntrophia sanjuanina*, Ordovícico Inferior (Tremadociano), Precordillera de San Juan, exteriores ventral (1), lateral (2) y posterior (3), e interiores dorsal (4) y ventral (5), x 1,5; B. *Conchidium bilocularis*, Silúrico (Wenlock-Ludlow), Gotland, Suecia, exteriores lateral (1), dorsal (2) e interiores ventral (3) y dorsal (4), x 1 aprox.; C. *Sanjuania dorsisulcata*, Carbonífero Inferior (Tournasiano), Precordillera de San Juan, exteriores lateral (1) anterior (2) y dorsal (3), x 1 aprox.; D. *Gibbirhynchia dereki*, Jurásico Inferior (Sinemuriano), Mendoza, exteriores anterior (1), dorsal (2) y lateral (3), x 2; E. *Plicirhynchia plicigera*, Eoceno, Patagonia, Santa Cruz, exteriores lateral (1), dorsal (2) y anterior (3), x 1,5; F. *Pleurothyrella knodi*, Devónico, Bolivia, exteriores ventral (1) y dorsal (2), x 1,2; G. *Terebratulina unguicula*, Holoceno, costa oeste de EE.UU, interior dorsal mostrando cardinalio y espiculación del lofóforo, x 5,5 aprox.; H. *Pygites diphyoides*, Cretácico Inferior (Berriasiano), Francia, exteriores dorsal (1) y anterior (2), x 1; I. *Bouchardia rosea*, Holoceno, Rio de Janeiro, Brasil, interior dorsal mostrando cardinalio y braquidio, x 2; J. *Peristerothyris columbiniformis*, Jurásico Inferior (Pliensbachiano), Neuquén, exteriores dorsal (1), anterior (2) y lateral (3), x 1,5; K. *Ruegenella* sp., Cretácico Superior (Maastrichtiano), La Pampa, exteriores dorsal (1), anterior (2) y lateral (3), x 2; L. *Zeilleria* sp., Jurásico Inferior (Pliensbachiano), Mendoza, exteriores dorsal (1), y anterior (2), x 1; M. *Pachymagas gigantea,* Plioceno, Patagonia, Santa Cruz, interiores ventral (1) y dorsal (2), x 1 (A. tomados de Benedetto, 2003; B, C, E, G, H, I. de Williams *et al*., 1995, 1997, 2002; F. de Isaacson, 1977; restantes fotos de los autores).


A1
A2
A3
A4
A5
C1
B1
B2
B3
B4
C2
C3
D1
D2
D3
E1
E2
E3
F1
F2
G
H1
K2
K1
K3
I
H2
J1
J2
J3
L1
L2
M1
M2

Suborden Spiriferinidina

Punctuados. Hay quienes consideran esta distinción con rango de orden. Ejemplos argentinos: *Spiriferina, Callospiriferina, Septosyringothyris, Zugmayerella* (Figura **10**. 30 M, N). Devónico Temprano-Jurásico Temprano.

Orden Thecideida

Conchillas inequivalvas, ventribiconvexas, estróficas; interárea ventral y seudodeltidio bien desarrollados; generalmente lisas (raramente con ornamentación radial); proceso cardinal prominente; dientes cirtomatodontes, sin placas dentales. Comúnmente tuberculadas internamente y con plataforma muscular ventral; septo medio dorsal simple, dividido o más complejo. Cementantes. Ejemplos: *Thecidellina, Lacazella, Ancorellina* (Figura **10**. 30 O). Triásico Tardío-Holoceno.

Orden Terebratulida

Conchillas inequivalvas, biconvexas, normalmente astróficas, de contorno subcircular a suboval; generalmente lisas (o bien con ornamentación radial), con comisura anterior variable; foramen apical y con placas deltidiales o sinficio; dientes cirtomatodontes, placas dentales presentes o ausentes; braquidio en bandeleta; pared punctuada, pueden tener capa terciaria prismática. Pedúnculo funcional. Devónico Temprano-Holoceno.

Suborden Terebratulidina

Braquidio por lo común corto, deltiforme o acuminado, nunca unido al septo medio (normalmente ausente). Ejemplos: *Gryphus, Chlidonophora, Nucleata, Pygope, Pygites*; argentinos: *Cryptonella, Scaphiocoelia, Pleurothyrella, Lobothyris, Peristerothyris, Telothyris, Liothyrella, Terebratulina, Abyssothyris* (Figura **10**. 31 F-H, J). Devónico Temprano-Holoceno.

Suborden Terebratellidina

Braquidio largo, hasta teloforme, vinculado al septo medio dorsal (o a un pilar septal en algún momento de su ontogenia) por uno o dos pares de bandas conectivas (que luego pueden ser reabsorbidas). Ejemplos: *Terebratalia, Calloria, Cheirothyris, Pumilus, Fallax, Magas, Megathiris,* también argentinos: *Terebratella, Magellania, Bouchardia, Zeilleria, Ruegenella, Iheringithyris, Pachymagas, Gmelinmagas* (Figuras **10**. 27 B y 31 I, K-M). Triásico Temprano-Holoceno.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los braquiópodos fósiles constituyen un grupo particularmente apropiado para el análisis de fenómenos y procesos paleoecológicos, por diversas razones: abundancia en rocas fanerozoicas de casi todas las edades, presencia en diferentes facies sedimentarias, susceptibilidad a las diferencias ambientales, a menudo reflejadas en las sedimentitas portadoras, caracteres esqueletarios capaces de registrar aspectos fisiológicos relacionados con su modo de vida y supervivencia de representantes actuales que proporcionan evidencias cruciales acerca de hábitos tanto esperables como extraordinarios (Ager, 1968).

Se considera que todos los braquiópodos vivientes son estenohalinos, y que requieren salinidades normales y estables. A partir de su ausencia en el Mar Báltico (mientras que están bien representados en el Mar del Norte), durante largo tiempo se supuso que los articulados no soportarían salinidades inferiores al 30 ‰, pero se ha comprobado que *Terebratalia* prospera al 19 ‰ en aguas costeras de la Columbia Británica (Canadá). También se conocen excepciones entre los inarticulados, muchos linguloideos revelan una tolerancia pasiva (ligada a su modo de vida particular), además de un grado considerable de eurihalinidad fisiológica (como en *Glottidia*). En cuanto a su tolerancia en el pasado, por evidencias indirectas (como las derivadas de las facies sedimentarias y de otros organismos asociados), se infiere la existencia de formas que pudieron haber soportado condiciones hipersalinas (algunos pentaméridos), e hiposalinas (ciertos terebratúlidos y espiriféridos).

Respecto de la temperatura, no se conocen muy bien los rangos de tolerancia térmica de las especies individuales, si bien se advierte que numerosos casos presentan una distribución muy localizada, y muchos soportan aguas frías (0° C) en la actualidad. También se ha señalado que los organofosfáticos están mejor representados en aguas someras intertropicales, mientras que los calcáreos (tanto articulados como inarticulados) son más comunes en aguas templadas, y cuando se presentan en bajas latitudes, lo hacen a mayores profundidades (acompañando la termoclina) o bien su tamaño es muy pequeño (micromórficos). Sin embargo, no siempre habría sido así, ya que durante el Paleozoico se han detectado familias que estuvieron aparentemente restringidas a una franja circuntropical (como los Richthofenioidea arrecifales), y también se han reconocido gradientes de diversidad, con disminución paulatina ha-

cia los paleopolos en el Pérmico. De todos modos, en general el grado de tolerancia de los braquiópodos a las fluctuaciones de salinidad y temperatura, sería menor que el de los bivalvos.

Se ha señalado que los braquiópodos consumen poco oxígeno (los inarticulados menos aún que los articulados). Ello se debería, en parte, al escaso volumen de sus tejidos, pero también a una elevada eficiencia, lo que les ha valido el calificativo de **organismos minimalistas**. Dicho consumo también varía según la dirección de las corrientes, lo cual da lugar a que desarrollen una orientación preferencial del plano comisural, oblicuamente respecto de ellas. Algunos braquiópodos llegan incluso a soportar breve exposición subaérea, y también se ha demostrado experimentalmente, que ciertos terebratúlidos son capaces de sobrevivir más de dos semanas en condiciones anóxicas (debiéndose su muerte al envenenamiento por SH_2 acumulado, antes que por asfixia).

La captura de alimentos, como se ha dicho, la realiza el lofóforo, y todos los braquiópodos conocidos son suspensívoros. Dentro de esa gran categoría, se los asimila a suspensívoros por impacto, dado que la estructura colectora es laxa y actúa interceptando las corrientes alimenticias, cuyo flujo laminar minimiza la pérdida de energía por turbulencia. Por un lado, utilizan energía metabólica para que los cilios laterales de los tentáculos generen débiles corrientes internas, pero, siempre que pueden, los braquiópodos epifaunales además, se orientan de manera que la hidrodinámica del régimen de flujo ambiental incremente la acción ciliar, y se evite la recirculación de agua ya filtrada. El desarrollo de surco y pliegue medianos en cada valva contribuye a una separación efectiva de corrientes inhalantes y exhalantes.

Una ventaja de los braquiópodos, con relación a la efectividad de un órgano filtrante de malla fija (como la lamelibranquia de los bivalvos), es que gracias a su lofóforo laxo, y a la capacidad de selección de sus cilios frontales, pueden manipular (o dejar pasar de largo) partículas inorgánicas indeseadas, sin que se congestione y obstruya la estructura.

De todos modos, los braquiópodos viven típicamente en aguas límpidas y la velocidad de depositación de sedimentos de grano fino constituye un factor limitante importante, ya que solo los linguloideos son capaces de soportar eventos de sedimentación catastrófica.

Aunque la fijación mediante pedúnculo otorga una resistencia a la tracción equivalente a la del biso para los bivalvos, presenta la clara desventaja que, una vez desprendido del sustrato no puede volverse a adherir al mismo. Aunque el desprendimiento en sí no sea una causal directa de muerte (se ha visto que sobreviven en acuario), una conchilla libre, sometida a movimientos de bamboleo y rodamiento, es incapaz de evitar que ingrese sedimento al entreabrir sus valvas. Ello ha restringido notoriamente la colonización de ambientes de alta energía hidrodinámica, salvo algunos inarticulados patelliformes cementantes, puesto que los pedunculados solo llegan a estar presentes en microhábitats protegidos, más calmos, enclavados en un entorno de aguas agitadas. Con respecto a la batimetría, las especies actuales son más abundantes sobre las plataformas continentales, siendo escasas aquellas que habitan la franja intermareal (caso de muchos linguloideos en Asia, Australia o América del Norte, o de algunos Rhynchonellida y Terebratulida en Nueva Zelanda). En ambientes epíricos del Mediterráneo, se ha comprobado que la zonación batimétrica de poblaciones de *Gryphus vitreus* responde a una combinación del grado de pendiente de la plataforma y las velocidades de corrientes del fondo. Hay además especies batiales (que viven sobre el talud) y algunas estrictamente abisales (registradas entre los 3500 y 6200 m de profundidad), pero no se conoce ninguna hadal. En relación con el pasado, se advierte que, en conjunto, los braquiópodos articulados han disminuido su frecuencia en las comunidades de aguas someras desde fines del Paleozoico y Mesozoico (sirviendo como ejemplo los representantes del orden Rhynchonellida). Dicho desplazamiento hacia sitios con menor competencia (profundidades oceánicas, cavernas submarinas), es atribuible al efecto de la revolución marina mesozoica (con durófagos más eficaces), de modo que los braquiópodos fueron progresivamente reemplazados por organismos mejor adaptados para vivir en fondos blandos (como los bivalvos sifonados).

La relación con el sustrato es de suma importancia, pues se considera que el amplio espectro de morfologías esqueletarias desarrolladas a partir de un plan bivalvado básico, relativamente simple, a lo largo de la historia evolutiva del phylum, refleja una diversidad de soluciones adaptativas para habitar de modo fijo o libre, ya sea sobre el sustrato o dentro del sedimento (Figuras **10**. 32 y 33).

La casi totalidad de los braquiópodos vivientes son eminentemente bentónicos, constituyendo una rara excepción alguno pelágico (como el inarticulado *Pelagodiscus*). En general, las larvas son rugofílicas y fotonegativas, y

habitualmente se fijan sobre una variada gama de sustratos, tales como rocas, clastos, restingas, conchillas, otros organismos (ya sea congéneres o bien bivalvos, tunicados, briozoos, escafópodos, gastrópodos, sabeláridos, etc.), además de objetos artificiales (botellas, ánforas, piezas de mármol, cubiertas de caucho, etc.), y muy excepcionalmente, incluso en sedimentos pelíticos inconsolidados.

Entre los de hábito epifaunal fijo (**fixosésiles**), la inmensa mayoría corresponde al pedunculado simple o **plenipedunculado**, característico de los Rhynchonellida, Terebratulida y Discinoidea actuales (además muchas formas fósiles, Figuras **10**. 32 A y 33 B2), siendo más raro el **rizopedunculado**, cuyo pedúnculo con delgadas prolongaciones como raicillas les permite arraigarse en fangos abisales con foraminíferos (ciertos Terebratulida como *Chlidonophora* o *Abyssothyris*, Figura **10**. 32 B); en ambos casos el modo de vida se correlaciona con un foramen bien desarrollado. Un grado de fijación al sustrato más íntimo y permanente lo constituyen los **cementantes**, ya sea que se adhieran directamente por toda su valva ventral (como los Craniida, Figura **10**. 32 C), o por la región umbonal ventral (como los Thecideida, Figura **10**. 30 O3), a veces con la presencia suplementaria de espinas radiciformes (muchos estrofalosiidinos, incluyendo *Richthofenia* y *Cyclacantharia*, Figuras **10**. 29 N y 32 D) o de perforaciones cosquinoides (entre los orthotetidinos, Figura **10**. 32 E); la atrofia temprana del pedúnculo queda reflejada en la ausencia de abertura peduncular. En otros casos, el sostén efímero que brindaba un pedúnculo juvenil emergente a nivel supraapical, era luego reemplazado por el desarrollo de **espinas umbonales convergentes** que, al abrazarse a algún elemento subcilíndrico apropiado (como la columna de algún pelmatozoo), permitían a ciertos productidinos sobreelevarse considerablemente respecto de la interfase agua/sedimento (Figuras **10**. 19 F, G y 32 F)

Dentro de la categoría epifaunal, también pudieron llevar vida libre (**liberosésiles**), descansando sencillamente apoyados o **posados** sobre la superficie del fondo. Algunos rasgos adaptativos para tal modo de vida, dignos de mención, serían: el desarrollo de un área cardinal ventral muy alta y casi plana, ampliando la base de sustentación para conservar la comisura subperpedicular al fondo (*Syringospira, Mediospirifer, Cyrtina,* Figuras **10**. 32 G y 33 B4), o de extremos laterales mucronados (extensiones agudas, más o menos largas) que contribuyeron a la estabilización con igual actitud (*Mucrospirifer, Eleutherokomma,* Figura **10**. 32 H), o de contrapesos que ayudaran a mantener la comisura subparalela al sustrato pero separada de éste (estrofomenidinos no geniculados y unos pocos terebratúlidos, habitantes de fangos, Figuras **10**. 32 I y 33 B1). Quizás un grado mayor de independencia respecto del sustrato (**hemisésil nectobentónico**) pudo haber sido alcanzado por numerosos chonetidinos: sus valvas delgadas livianas, el perfil longitudinal hidrodinámico, la posesión de peculiares espinas huecas proyectadas desde el margen posterior podrían haber significado un hábito **hidroeyectante** (Figura **10**. 32 J, K), mediante la expulsión de chorros de agua por contracción rítmica alternante de músculos aductores y diductores (según la interpretación de Rudwick, 1970). Tratándose de un grupo extinto, ello se ha inferido por analogía con bivalvos pectínidos, aunque no todos los autores adhieren a esa imaginativa propuesta.

Formas de vida libre se conocen además dentro de la categoría semiinfaunal, a menudo **posadas** en el fondo, semihundidas, pero conservando la porción funcional de la comisura por encima del sustrato blando. Entre las estrategias más comunes se contarían: morfología cóncavo-convexa, con perfil longitudinal geniculado y contorno semicircular (como *Rafinesquina*) que permitía la subsistencia en fangos arcillosos tixotrópicos, saturados de agua (Figura **10**. 32 L); morfología plano-convexa a cóncavo-convexa, suplementada por espinas estabilizantes, tubulares, proyectadas desde la valva ventral en todas direcciones, ofreciendo resistencia al hundimiento al distribuir la presión sobre un área mayor y proporcionarles anclaje en sustratos inconsolidados de grano fino (como la mayoría de los productidinos, Figuras **10**. 29 O y 32 M); morfología subesférica, con ambas valvas muy globosas, umbón fuertemente curvado apuntando hacia abajo, foramen fuertemente reducido, capacitados para permanecer semiinmersos con el plano comisural subperpendicular al sustrato (típico de Pentamerida, y excepcional entre algunos Rhynchonellida y Terebratulida, Figuras **10**. 32 N y 33 B3). Otros braquiópodos habrían desarrollado un modo de vida **hincados**, subverticalmente en el sedimento, mediante sus valvas ventrales muy alargadas, subpiramidales o cónicas, con las dorsales operculiformes (como *Onychotreta*, *Gemmellaroia*, o *Cyndalia*), guardando analogía con los bivalvos pínnidos (Figura **10**. 32 O).

La categoría infaunal fue alcanzada en plenitud solo por algunos inarticulados, entre ellos los linguloideos, que presentan adaptaciones peculiares como: largo pedúnculo celomado,

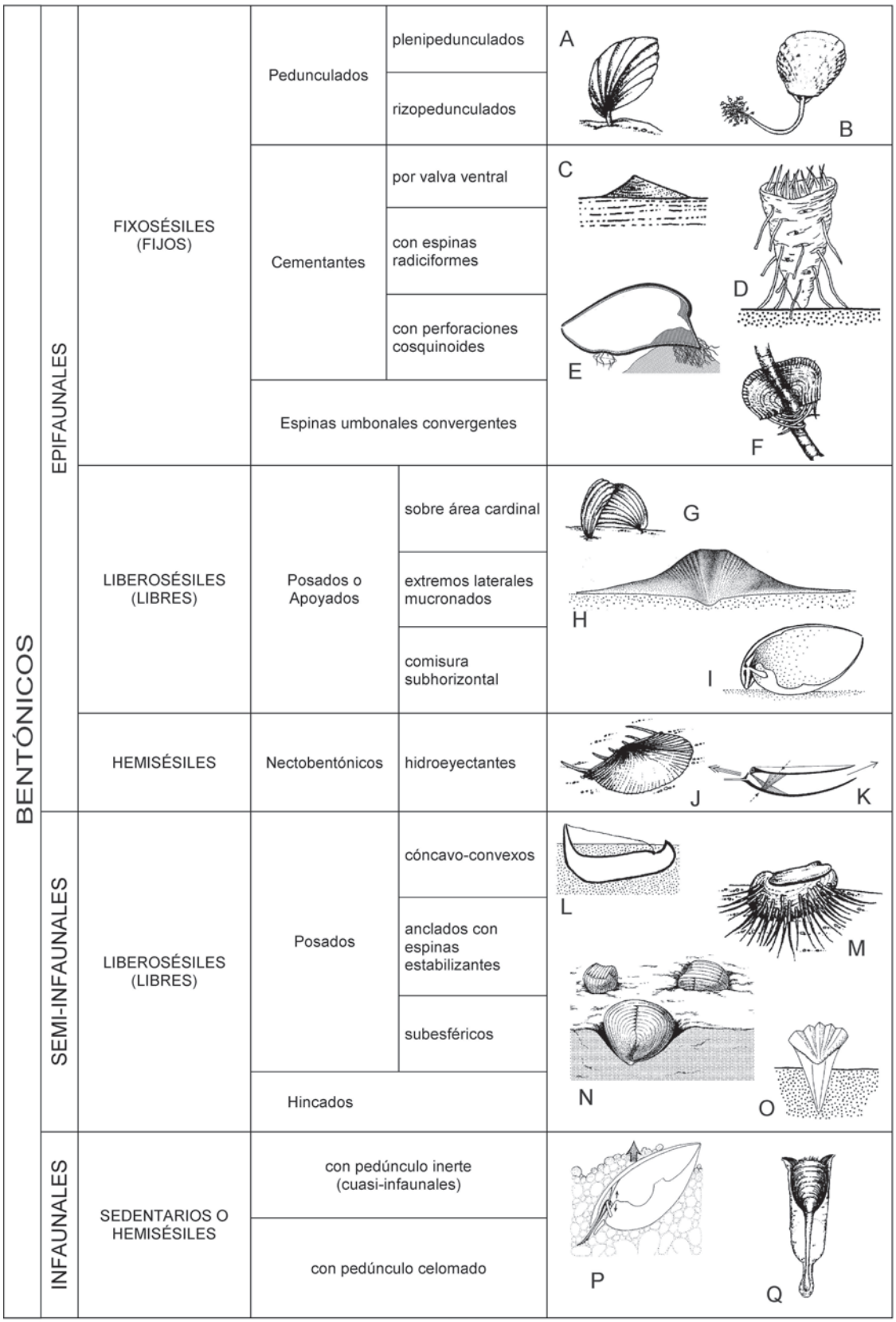


Figura 10. 32. Principales formas de vida de los braquiópodos y su relación con el sustrato (adaptado de varias fuentes).

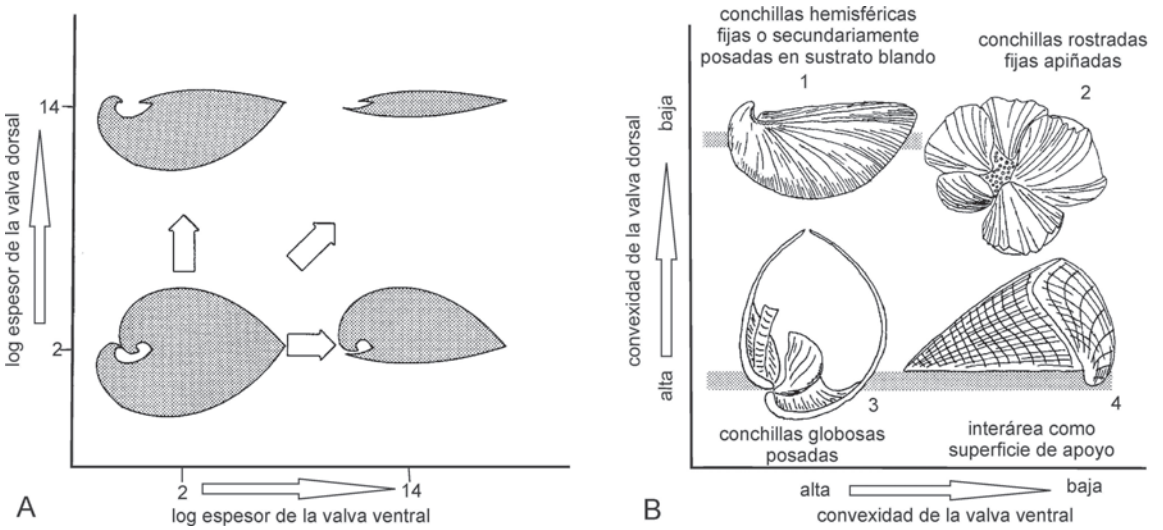


Figura 10. 33. Estrategias de estabilización de la conchilla en relación con el morfoespacio teórico. A. ejemplos de morfologías hipotéticas (generadas por computadora); B. distribución de cuatro configuraciones características (con distintas combinaciones de convexidad valvar), correspondientes a (1) un Terebratulida liberosésil con comisura subhorizontal (*Magas*), (2) un Rhynchonellida epifaunal plenipedunculado (*Rhynchotrema*), (3) un Pentamerida semiinfaunal subesférico (*Sieberella*) y (4) un Spiriferida epifaunal liberosésil apoyado sobre su área cardinal (*Syringospira*) (tomado de McGhee, 1980).

vermiforme, altamente contráctil, emergiendo posteriormente entre ambas valvas, las cuales son delgadas y subequivalvas; setas marginales densas, las anteriores más largas, que se reunen para formar seudosifones (dos inhalantes laterales y uno exhalante central); musculatura compleja que les permite mover las valvas a modo de tijera para penetrar a través del sedimento en caso de exhumación u obrupción; de tal manera son capaces de recuperar su posición vital activa, dentro de una excavación elongada, con el eje ántero-posterior subvertical, y el extremo frontal de las setas enrasado con (o apenas asomando de) la interfase agua/sedimento (Figura **10**. 32 Q). Para hacer frente a circunstancias adversas del medio, también pueden reaccionar cerrando herméticamente sus valvas y retrayéndose hasta ocupar temporariamente una ubicación pasiva intermedia algo más profunda. Dichas habilidades se encontraban presentes ya en los representantes cámbricos del grupo, y habrían contribuido a su pancronismo (valiéndoles el mote de «fósiles vivientes» con que se los suele ver calificados en diversas publicaciones, véase Emig, 1983).

Entre los articulados, el mayor grado de inmersión en el sustrato se ha detectado en ciertos terebratellidinos **cuasi-infaunales** con pedúnculo inerte, cuya valva ventral subcarenada se orienta hacia arriba y posee un umbón con forma de embudo que se proyecta hacia abajo, el plano comisural se dirige oblicuamente dentro del sedimento bioclástico de grano grueso, al igual que el pedúnculo semirígido en forma de vara, provisto distalmente de algunos cortos procesos, maniobrado interiormente por músculos especializados, implantados en un robusto cardinalio. Tales características dotan al organismo de cierta motilidad, al valerse del pedúnculo a modo de pértiga para lograr desplazamientos ascendentes limitados (ejemplificado por *Anakinetica*, Figura **10**. 32 P, y quizás también *Bouchardia*).

LOS BRAQUIÓPODOS Y SUS SIGNOS DE ACTIVIDAD

Dado el carácter dominantemente sedentario de los braquiópodos, las estructuras biogénicas generadas por ellos sobre sustratos sedimentarios son bastante escasas. Las formas infaunales de inarticulados pueden dejar típicas excavaciones subperpendiculares a la estratificación, denominadas *Lingulichnus* (o su sinónimo *Lingulichnites*), con su parte superior en forma de lengua y un sector basal tubiforme, de menor diámetro (Hakes, 1976; Szmuc *et al*. 1976). Por su parte, los articulados fijos por el pedúnculo a conchillas u otros sustratos duros suelen producir, mediante el extremo papiloso, una marca característica compuesta por hoyuelos submicroscópicos dispuestos radialmente, llamada *Podichnus* (Bromley y Surlyk, 1973).

PALEOBIOGEOGRAFÍA

El conocimiento de las faunas sudamericanas de braquiópodos cámbricos es un tanto precario como para generalizaciones paleogeográficas significativas.

El Ordovícico marcó un momento de auge de los braquiópodos, cuyos patrones de distribución paleobiogeográfica a nivel global, y en relación con las reconstrucciones paleocontinentales, son bien conocidas (Williams, 1973, Harper y Sandy, 2001). A nivel local, Benedetto (2003), reconoció las afinidades laurénticas de las faunas precordilleranas y célticas de las famatinianas.

El Silúrico representó un período de provincialismo relativamente bajo para los braquiópodos a nivel mundial, con predominio de faunas cosmopolitas, si bien diversos autores han reconocido un cierto grado de endemismo wenlockiano-ludloviano para las altas paleolatitudes evidenciado por la fauna de *Clarkeia*, base de un biocorema (provincia o reino) afrosudamericano (ex provincia «malvinocáfrica silúrica»), que abarcó las cuencas epicratónicas andinas (del Lago Titicaca al sur), además de cuencas intracratónicas amazónicas y del noroeste de África, y persistió hasta el Lochkoviano temprano (Berry y Boucot, 1972; Boucot y Johnson, 1973; Cocks y McKerrow, 1973; Benedetto y Sánchez en Copper y Jin, 1996; Boucot y Blodgett en Brunton *et al*., 2001).

El Devónico significó otro intervalo de apogeo, en el cual se acentuó el provincialismo de los braquiópodos desde el Pragiano al Emsiano a escala global, reconociéndose varias provincias: la Renana y la Tasmaniana se habrían ubicado en proximidades del paleoecuador, la Uraliana al norte, y las Appalachiana y Malvinocáfrica al sur del mismo. En el ámbito sudamericano, se registró la máxima diferenciación de la provincia Malvinocáfrica (*sensu* Richter, elevada a reino por autores más recientes), que abarcó faunas de Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay, cuenca de Paraná (Brasil), islas Malvinas, Antártida, Sudáfrica, Ghana, Guinea y Sahara central, es decir, ocupó áreas peripolares australes en tiempos emsianos tempranos, mientras que con posterioridad, tal provincialismo (de límites fluctuantes) tendió a disminuir alcanzándose elevados niveles de pandemismo en el Famenniano (Cocks y McKerrow, 1973; Boucot, 1974).

Para los tiempos neopaleozoicos, desde los estudios de Amos (1979) y Amos y Sabattini (1969) se han advertido marcadas similitudes faunísticas con Australia. En un contexto paleobiogeográfico global, se cuenta con el esquema provincial delineado por Archbold (1983, y posteriormente desarrollado por él con diversos colaboradores) para el reino Gondwánico. Dentro de éste, se distinguen las provincias Austrazeana (este de Australia, Tasmania, Nueva Zelanda) y Westraliana (oeste y noroeste de Australia) sobre el Gondwana oriental, y en el occidental, la Andina (Precordillera argentina, Chile, Bolivia, Perú) y la Paratina (Sierras Australes, sur del Brasil, Sudáfrica). Un análisis aplicando técnicas numéricas computarizadas a la distribución de géneros de braquiópodos en el Pérmico de América del Sur, ha revelado heterogeneidad entre las faunas andinas del norte y del sur (Hanger en Copper y Jin, 1996; Harper y Sandy, 2001).

Luego de la dramática extinción masiva de fines del Pérmico, el registro de faunas marinas triásicas sudamericanas es muy limitado (Sandy, 2001) y confinado a pocas localidades de Chile, Perú, Colombia, y en Argentina solo se conocen braquiópodos en depósitos retianos del sudoeste de la provincia de Mendoza. Analizadas en el contexto paleobiogeográfico mundial bosquejado por Dagys (1993), las faunas noriano-retianas de Chile-Argentina muestran características Maorianas (es decir, Notales), en tanto las Pacífico-orientales estarían representadas en Perú, y en Colombia ya aparecen influencias tethyanas-perigondwánicas (Manceñido, 2002).

Durante el Jurásico, la región andina jugó un papel pivotante entre las faunas de altas latitudes y las de Europa, donde los reinos Boreal y Tethyano estaban bien diferenciados ya en tiempos eojurásicos (Ager, 1973). Las faunas de braquiópodos hettangiano-sinemurianas del oeste argentino, un tanto empobrecidas, revelan afinidades con especies maorianas y se tornan más diversas en el Pliensbachiano, cuando denotan estrechas relaciones con taxones celto-suabos. Las vinculaciones translongitudinales australes a través del Paleopacífico pudieron verse favorecidas por rutas migratorias disponibles bordeando la periferia del Gondwana, aunque también debió tener lugar cierta dispersión translatitudinal a lo largo del Pacífico oriental. En determinados momentos, como el Pliensbachiano temprano y el Toarciano temprano, se han evidenciado marcadas afinidades con faunas de braquiópodos bien representadas en la península Ibérica y Provenza, que en algunos casos se extendieron hacia los Cárpato-Balcánides, o al norte de África. Para explicar tales vías de intercambio (entre el Pacífico oriental y el Tethys occidental) se ha invocado la existencia de una conexión marina somera intermitente denominada **Corredor Hispánico**. Durante el

Jurásico Medio y Tardío, en el hemisferio norte se mantuvo la distinción entre faunas tethyanas y boreales, diferenciándose mejor las etiópicas sobre el margen meridional del mar de Tethys. El grueso de los braquiópodos aalenianos y bajocianos de los Andes presenta afinidades genéricas con los del oeste de Europa (Tethys septentrional), además de ciertos componentes endémicos. Para el Bathoniano y Calloviano, persistieron las afinidades genéricas con faunas del Tethys septentrional, en tanto se incorporaron géneros también representados en el Tethys meridional (Manceñido, 2002).

El registro de braquiópodos cretácicos sudamericanos es bastante escaso, y por lo que se conoce para el Cretácico Temprano de Argentina, Chile y Colombia, además de géneros pandémicos se advierten elementos con afinidades tethyanas, circumpacíficas y posiblemente también australes incipientes. Para el Cretácico Tardío, los géneros registrados en Colombia, noreste del Brasil y norte de Patagonia revelan vinculaciones con faunas de Europa y Asia central, probablemente favorecidas por la apertura y progresivo ensanchamiento del Atlántico sur; en tanto pueden detectarse indicios de la provincia Circun-Indo-Atlántica en Antártida y quizás hasta en Patagonia austral (Manceñido, 2002).

En el Cenozoico, las faunas del hemisferio austral se caracterizaron por el gran desarrollo de los Terebratellidae y Bouchardiidae (Sandy, 2001). Ambas familias estuvieron bien representadas en Patagonia, desarrollando un considerable grado de endemismo a nivel genérico. Las relaciones entre las faunas terciarias de braquiópodos de América del Sur, Antártida, Nueva Zelanda y Australia ameritan estudios adicionales. De hecho, la incidencia de importantes acontecimientos geológico-oceanográficos, como el establecimiento de la corriente circunantártica (a mediados del Oligoceno, hace unos 30 m.a.) ha sido crucial (Manceñido y Griffin, 1988). Como producto de su influencia, se ha advertido una retracción progresiva hacia el norte en la distribución de ciertos géneros termosensibles, como *Bouchardia* y *Glottidia*.

En los mares epicontinentales de Argentina están actualmente representados los géneros *Novocrania*, *Terebratella*, *Magellania*, *Aneboconcha, Liothyrella*, *Terebratulina, Platidia, Eucalathis, Goniobrochus*. En aguas antárticas y subantárticas se registran además *Compsothyris, Macandrevia, Platidia, Syntomaria, Dyscritosia, Acrobrochus, Abyssothyris, Cryptopora* (Cooper, 1982; Roux y Bremec, 1996; etc.).

BIOESTRATIGRAFÍA

Es sabido que los braquiópodos, al igual que otros organismos bentónicos, suelen ser también útiles, a escala local y regional, como fósiles guías y para correlaciones estratigráficas, resultando apropiados bajo ciertas circunstancias, como en algunas facies marinas donde otros indicadores bioestratigráficos de mayor resolución pueden escasear o estar ausentes. En territorio argentino, se han propuesto biozonaciones formales para los siguientes intervalos: Cámbrico-Ordovícico, Silúrico, Carbonífero-Pérmico, Triásico Tardío-Cretácico Tardío.

El creciente conocimiento de las faunas del Paleozoico Temprano, desde los clásicos aportes de Castellaro (1964, 1967), ha dado lugar a la proposición de esquemas de zonación para determinadas épocas y áreas. Tomando en cuenta elementos faunísticos relevantes como los órtidos, protórtidos, estrofomenidinos y billingséllidos, se han distinguido hasta una docena de zonas o asociaciones características para los lapsos Ordovícico Temprano a Tardío cuspidal de Precordillera y Cámbrico Tardío a Ordovícico Tardío basal del noroeste argentino (Benedetto 2002, 2005; etc). Mientras que, para el Silúrico precordillerano, se han denominado dos zonas, mayormente sobre la base de representantes de los órdenes Rhynchonellida, Atrypida y Strophomenida, de acuerdo a Amos (en Berry y Boucot, 1972).

Las bases de la bioestratigrafía del Paleozoico Superior de Argentina, fundamentada en los braquiópodos, fueron establecidas también por Amos (1964, 1981) y en Amos y Rolleri (1965), continuándose con diversas contribuciones de sus discípulos, que posibilitan la discriminación de una serie de biozonas, dentro del intervalo Carbonífero-Pérmico Temprano, tanto en Precordillera como en la cuenca Tepuel-Genoa, basadas principalmente en productidinos y chonetidinos, con el auxilio de orthotetidinos, rhynchonéllidos, espiriféridos (*s.l.*); si bien existen ciertas divergencias de opiniones en cuanto al alcance y equivalencia temporal en detalle de las unidades locales con la escala internacional, su utilidad es innegable, y algunos autores las combinan con datos de moluscos (Simanauskas y Sabattini, 1997; Taboada, 1997, 2004; etc.).

Para el Mesozoico, a partir de la biozonación con braquiópodos elaborada para el Jurásico Inferior de la cuenca neuquina por Manceñido (en MacKinnon *et al*., 1990), se ha ido ampliando el esquema zonal (cuya aplicabilidad es extensible a comarcas vecinas, como Patagonia o los Andes chilenos) para abarcar también te-

rrenos infra- y suprayacentes. Los grupos más importantes utilizados para tal fin son los Rhynchonellida y los terebratulidinos, complementados a veces por algunos terebratellidinos y aun espiriferinidinos. Las unidades bioestratigráficas reconocidas en la sucesión comprenden una restringida al Triásico cuspidal, quince distribuidas a lo largo del Jurásico y un par más en el Cretácico (Riccardi *et al*. 2000, 2004).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Los braquiópodos se cuentan entre los primeros metazoos y son los primeros lofoforados que aparecen en el registro paleontológico. A pesar de la intensa búsqueda en depósitos Vendianos de diversas regiones del mundo, no se han encontrado braquiópodos fósiles anteriores al Cámbrico Temprano (Tommotiano), y todos los presuntos registros precámbricos son considerados altamente dudosos (Rowell, 1971).

En el enfoque tradicional, se concibe que los braquiópodos habrían evolucionado a partir de un ancestro lofoforado precámbrico, tipo forónido. Es decir un celomado trisegmentado, con protosoma poco desarrollado (que se fue atrofiando), un par de metanefridios, un tracto digestivo recurvado con el ano por fuera de un lofóforo con una sola hilera de tentáculos dispuestos en anillo alrededor de la boca (ubicada centralmente), y con larva presuntamente planctotrófica. Mediante un interesante análisis de las interdependencias biomecánicas, se ha modelado un desarrollo secuencial gradual de estadios funcionalmente viables, cuyos orígenes se remontan hasta un antecesor anneliideano provisto de sistema hidráulico metamérico, pasando por un estadio tipo forónido (con pérdida de metamería posterior y desplazamiento del ano anteriormente), seguido de otras etapas transicionales hipotéticas que incorporan sucesivamente un repliegue periférico anterior (marginado con setas) donde retraer la corona de tentáculos, el desarrollo de ranuras laterales (para mejorar el flujo), y finalmente, la adquisición de un par de valvas, generándose así un braquiópodo inarticulado tipo linguloideo; de allí en más, su transformación en un articulado requiere un desarrollo creciente de las interáreas, de una bisagra fija (dientes y fosetas), migración hacia atrás y simplificación de la musculatura para apertura y cierre de las valvas, liberando así mayor espacio interior para el lofóforo (Gutmann *et al*., 1978). Sin embargo, el planteo de Nielsen (1995), que quizás muy precozmente en la filogenia, la embriogénesis del braquiópodo prototípico haya experimentado una flexura transversal al medio, de modo que la valva braquial sería homóloga de la mitad ántero-dorsal, y la peduncular lo sería de la mitad póstero-dorsal de sus ancestros, merece ser tenido en cuenta. Ello hasta podría conciliarse con las modernas evidencias genómico-moleculares (que señalan afinidades estrechas con moluscos dentro de los protostomados), en cuyo caso, ciertas formas basales enigmáticas del Cámbrico (como *Mickwitzia*), admitirían ser interpretadas como «eslabones perdidos» de un remoto vínculo con moluscoides primitivos (como tommótidos o coeloescleritóforos). Además, si se considera que los forónidos (cuya simpleza podría ser derivada, en vez de primaria) estarían más estrechamente emparentados con los braquiópodos linguliformes que con los rhynchonelliformes, y se evalúa seriamente la posibilidad de que en los orígenes las valvas puedan haber sido construidas por aglutinación, es evidente que subsisten todavía numerosas facetas controvertidas a ser compatibilizadas previo a lograr integrar una hipótesis unificada satisfactoria.

En todo caso, el registro refleja que la radiación cámbrica del phylum, tal vez producto de condiciones ecológicas con presiones de selección muy bajas, parece haber sido bastante abrupta, e involucrando una disparidad estructural importante (Figura **10**. 28), aunque pocas de esas formas tan divergentes hayan sido numéricamente abundantes, y varias de ellas se extinguieran tempranamente en el Paleozoico.

Salvo contados planteos de una posible derivación polifilética a partir de más de un ancestro desprovisto de conchilla, actualmente existe un amplio consenso para considerar a los braquiópodos como un grupo mono- y holofilético (Williams y Hurst, 1977; Dutro y Boardman, 1981; Rowell, 1982). Se han realizado desde entonces diversos análisis filogenéticos, considerando como grupo externo a los forónidos (agregando a los briozoos, a veces), los cuales han servido para evidenciar que la falta de articulación representaría un rasgo plesiomórfico, y los inarticulados (a diferencia de los articulados) constituirían un agrupamiento parafilético (Rowell, 1982; Calzada, 1986; Carlson en MacKinnon *et al*., 1990; Popov *et al*., 1993; Holmer *et al*., 1995; Carlson y Leighton en Brunton *et al*., 2001, etc.). Sin embargo, los distintos cladogramas obtenidos no necesariamente coinciden internamente (hasta alguno muestra inarticulados monofiléticos), de modo que las relaciones entre los principales grupos difieren en detalle según los autores

(Figura. **10**. 34). Varias de esas diferencias o indefiniciones se relacionan con la selección de caracteres utilizados (e influencia de aquellos no preservables en el registro fósil), y con la evolución en mosaico que habrían experimentado los grupos representados en la radiación del Paleozoico Temprano, e involucrados en la transición inarticulados/articulados. Así, por ejemplo, los Acrotretida han sido redefinidos (restringiéndolos a formas extintas, organofosfáticas, con valva ventral subcónica y dorsal con septo medio) y separándolos netamente de otros inarticulados con crecimiento holoperiférico, como los Discinoidea (organofosfáticos), los Craniida y los Craniopsida (ambos calcáreos); algo análogo ha ocurrido con los Obolellida (que son calcíticos y pueden llegar a desarrollar un par de dentículos), apartados de los Siphonotretida (*s.s.*, organofosfáticos, portadores de espinas huecas) con los que se los reunía anteriormente. Por su parte, los Paterinida poseen crecimiento mixoperiférico en ambas valvas pero carecen de articulación y son de pared organofosfática, mientras que los Kutorginata poseen morfología muy similar pero con pared calcítica, las interáreas están interrumpidas por una abertura deltirial protegida parcialmente, los surcos articulantes son solo estructuras incipientes, pero carecen de proceso cardinal y podrían haber tenido un ano funcional. También recuerdan a paterínidos algunos Chileata, estróficos, carentes de elementos de articulación, portadores de perforación umbonal ventral generada por reabsorción de la pared calcítica, pero con proceso cardinal (Figura **10**. 28).

A partir de los Billingsellida, en el Cámbrico Tardío se habrían originado por un lado, los Orthotetidina (cuya capa secundaria es laminar, compartiendo seudodeltidios y quilidios semejantes, pero con proceso cardinal hipertrofiado), y por otro los Strophomenidina (seudopunctuados, cóncavo-convexos), próximo al límite Cámbrico-Ordovícico. A su vez, de antecesores estrofomenidinos (semejantes a *Aegiromena*), descenderían mediante la adquisición de espinas huecas, los Chonetidina (con tales estructuras limitadas a las aristas umbonales y dirigidas hacia atrás), durante el Ordovícico Tardío (Ashgilliano) y, tempranamente en el Devónico, el resto de los Productida (con espinas más ampliamente distribuidas y variablemente dirigidas), ya sea desde un ancestro chonetidino, o a partir de un estrofomenoideo tipo *Leptaenisca* (Williams y Hurst, 1977).

Resulta razonable que, próximo a la base del Cámbrico, algún linaje de Kutorginata (parecido a *Nisusia*) habría dado origen sucesivamente a los Protorthida (con espondilio primitivo) y a los Orthida (con dientes deltidiodontes, placas dentales separadas y desarrollo de proyecciones simples para sostén del lofóforo).

Se considera que los Pentamerida derivarían de algún Orthida generalizado impunctuado (a menos que se retrotraiga a un ancestro entre los Obolellata), mediante progresiva reducción del margen charnelar estrófico, incremento de la globosidad y arqueamiento del umbón ventral, desarrollo de un espondilio casi sésil y luego soportado por un septo medio ventral cada vez más alto. Ello es coherente con la sucesiva aparición de los subórdenes Syntrophiidina en el Toyoniano y Pentameridina en el Ashgilliano medio. Se interpreta además que los primeros serían parafiléticos (Carlson, 1993; Copper y Jin, 1996), ya que de un ancestro syntrophiidino cercano a *Porambonites* también habrían derivado, como grupo hermano de camerelloideos + pentameridinos, los primeros Rhynchonellida (presentes ya en el Llanvirniano), exitoso orden que luego se diversificara marcadamente en el Devónico, nuevamente en el Pérmico y también en el Jurásico (Savage en Copper y Jin, 1996; Manceñido y Owen en Brunton *et al*., 2001).

En cuanto a los órdenes portadores de espiralio, autores como Rudwick (1970) o Wright (1979), entre otros, han planteado diversos esquemas que involucrarían derivación polifilética, con los grupos astróficos más vinculados a los Rhynchonellida, y los estróficos surgiendo directamente de algún Orthida, lo cual implica la generación reiterada e independiente de espiralios calcificados. En cambio, si se prioriza la aparición de espiralio como novedad evolutiva singular, y se subordinan su diversificación ulterior y el desarrollo del tipo de margen charnelar, se arriba a interpretaciones compatibles con monofilia (Williams y Hurst, 1977). Los Rhynchonellida ya se hallaban establecidos cuando se registran los más antiguos Atrypida (en el Llandeiliano), y la innovación fundamental requerida para transformar aquéllos en éstos sería una cinta calcificada que acompañe y sostenga al lofóforo espirólofo. Dicha estructura, inicialmente planoespiral y con menos de una vuelta, habría luego evolucionado en los restantes atrípidos, agregando más vueltas, con el ápice del espiralio apuntando al centro al principio y después rotando a una orientación dorsomediana o aun francamente dorsal. Los Athyridida más antiguos, que datan del Caradociano, eran lisos, biconvexos, con espiralios dirigidos hacia los lados, siendo relativamente sencillo,

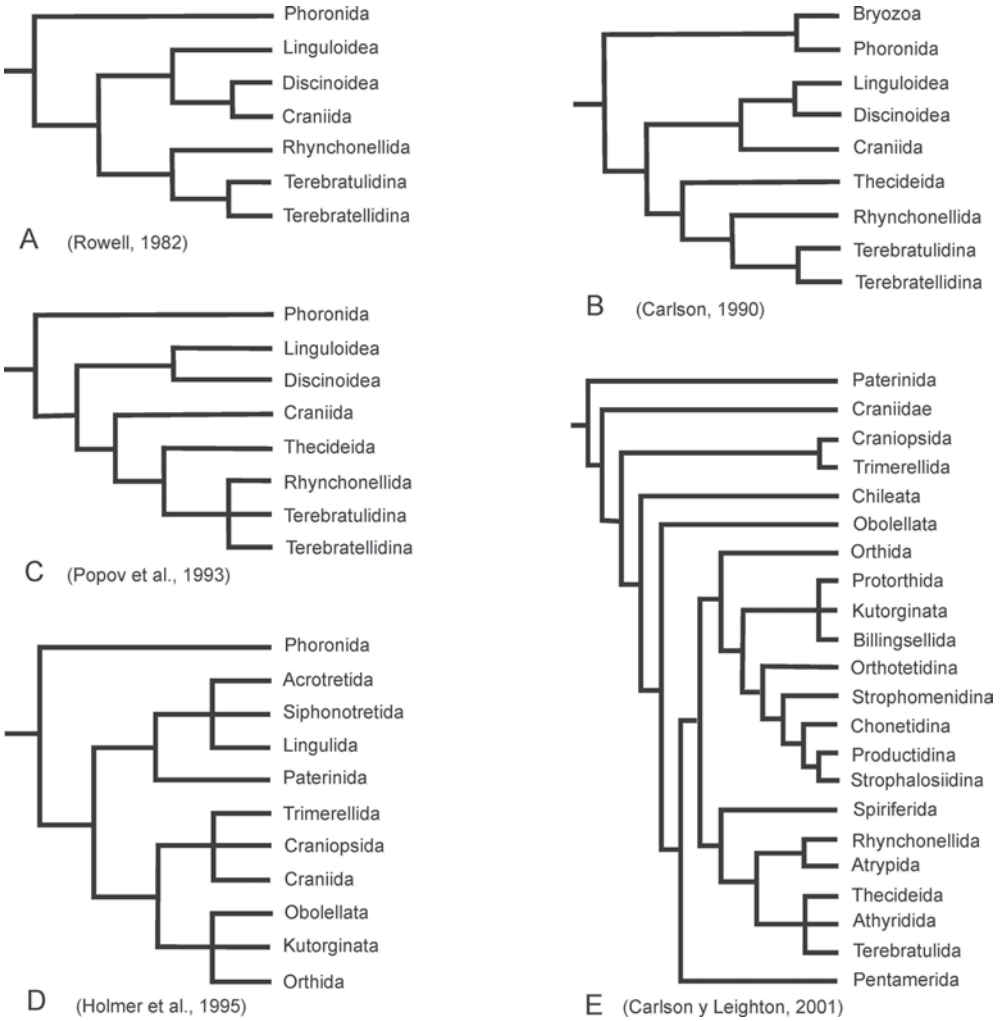


Figura 10. 34. Relaciones filogenéticas representadas mediante diversos cladogramas, considerando grupos actuales exclusivamente (A-C), grupos paleozoicos (D) y grupos de inarticulados y articulados tanto extintos como vivientes (E). A. elaborado por Rowell (1982) a partir de 16 caracteres (de la conchilla y partes blandas); B. elaborado por Carlson (ver MacKinnon *et al.*, 1990) aplicando el programa PAUP (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*) a una matriz de varias decenas de caracteres (esqueletarios, anatómicos blandos y del desarrollo); C. elaborado por Popov *et al.* (1993) aplicando el programa PAUP a una matriz de 29 caracteres (de la conchilla y partes blandas); D. elaborado por Holmer *et al.* (1995) aplicando el programa PAUP a una matriz de 46 caracteres (de la conchilla y partes blandas); E. elaborado por Carlson y Leighton (ver Brunton *et al.*, 2001) aplicando el programa PAUP a una matriz de 45 caracteres morfológicos (reponderados). Para facilitar la comparación, en todos los casos se han respetado las relaciones topológicas originarias, aunque los esquemas han sido redibujados y adaptados de modo que los nombres de los grupos coincidan con los empleados en este capítulo.

a partir de un espiralio ancestral planoespiral (y portador de yugo), que cada ápice, en vez de converger, pase a alejarse del plano sagital (hasta hay algún género de asignación discutida a uno u otro orden). La evolución ulterior dentro de los athyrididos incluyó a grandes rasgos una complejización de las estructuras yugales, del cardinalio, la adquisición de punctos (en un solo suborden), conservando la orientación dominante de los espiralios (o dirigiéndose, a lo sumo, ventrolateralmente, en otro suborden). Por su parte, la derivación de los Spiriferida podría haberse producido a partir de un Orthida impunctuado (tipo *Platystrophia*), o de un Rhynchonellida primitivo con interáreas, o de un Athyridida (tipo *Meristella*), o de un Atrypida con braquidio simple (planoespiral, o casi). Las notables similitudes de tamaño y morfología (conchilla astrófica, tipo de comisura, ontogenia del braquidio, cardinalio, carencia de yugo) entre los más antiguos *Eospirifer* (del Ashgilliano medio) y ciertos atrypidos del Caradociano-Ashgilliano (como *Cyclospira*), tenderían a favorecer la última alternativa. Ello supon-

dría modificaciones menores: progresiva eversión póstero-lateral del espiralio, aparición de estrías radiales finas externamente, en tanto la conchilla estrófica uniplegada (tan típica del orden) se habría desarrollado así secundariamente (Copper y Gourvennec en Copper y Jin, 1996; Williams *et al.*, 2006).

Se ha sugerido que los Terebratulida, con braquidio en bandeleta simple, habrían derivado de los Atrypida, por vía pedomórfica a partir de alguna forma ancestral similar a *Cyclospira* (Williams y Hurst, 1977), mediante pérdida de los espiralios con retención del yugo (homólogo de la rama transversa de una bandeleta deltiforme, Figura **10**. 22 K-O). Sin embargo, el primer registro de un terebratuloideo devónico está separado de los últimos protozyginos por un hiato estratigráfico de unos 40 m.a., y se requiere la adquisición de punctuación, septo medio y placas dentales. Como alternativa plausible, surge su derivación de los Athyridida, a partir de un ancestro semejante a *Retzia* entre el Silúrico Tardío y el Devónico Temprano. Ellos han sido parcialmente coetáneos de los primeros terebratúlidos, con quienes comparten rasgos generales de su morfología externa y ornamentación, posesión de septo medio dorsal, tipo de placa charnelar y placas dentales, además de ser punctuados, por lo que constituyen mejores candidatos ancestrales para los cambios pedomórficos antedichos (pérdida de espiralios y retención del yugo). Tal estrecha relación se vería corroborada en algunos cladogramas recientes (Copper y Gourvennec en Copper y Jin, 1996).

Una de las cuestiones más polémicas de la evolución de los braquiópodos concierne al origen de los Thecideida (el último orden en aparecer en el registro, en tiempos norianos). Entre las diversas hipótesis propuestas, hay quienes los vinculan con estrofomenados cementantes, ya sea a partir de algún estrofalosiidino (como *Cooperina*), o de formas emparentadas con *Davidsonia* (aunque hoy ubicado entre los Atrypida); alternativamente, podrían estar relacionados pedomórficamente con terebratúlidos, o bien con espiriféridos. La forma de tazón, la capacidad de cementación (con atrofia total del pedúnculo), las crestas braquiales bilobuladas, serían más fáciles de atribuir a convergencia, mientras que la dentición cirtomatodonte, rasgos del cardinalio y capa secundaria fibrosa atravesada por punctos con dosel criboso, serían indicadores filogenéticos más confiables, por lo que se ha argumentado en favor de una descendencia espiriferoide, con *Thecospira* (y géneros afines del Triásico Tardío) como nexo. De todos modos, subsiste incertidumbre en cuanto a la filiación de un grupo hermano concreto, y la evolución ulterior del orden exhibe al parecer fenómenos heterocrónicos, tanto pedomórficos (estructura de la conchilla), como peramórficos (morfología del septo medio dorsal) combinados en un mosaico complejo (Williams y Hurst, 1977; Jaecks en Brunton *et al*., 2001).

BIBLIOGRAFÍA

Ager, D.V. 1968. Brachiopod palaeoecology. *Earth-Science Reviews* 3 (1967): 157-179.

Ager, D.V. 1973. Mesozoic Brachiopoda. En: A. Hallam (Ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier Publ. Co., Amsterdam. pp. 431-436.

Alexander, R.R. y McGhee, G.R. 1999. Brachiopoda. En: E. Savazzi (Ed.), *Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton*. John Wiley & Sons, New York. pp. 369-440.

Alvarez, F., Curry, G.B. y Brime, C. 1985. Contribución al estudio comparativo de la estructura y crecimiento de la concha de braquiópodos actuales y fósiles. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo* 15: 211-217.

Amos, A.J. 1964. A review of the marine Carboniferous stratigraphy of Argentina. *Proceedings XXII International Geological Congress (New Delhi), Section 9, Gondwana*: 53-72.

Amos, A.J. 1979. *Guía Paleontológica Argentina. Parte I. Paleozoico.V-VI. Faunas Carbónicas y Pérmicas*. Publicación del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (1979), 159 pp.

Amos, A.J. 1981. Correlación de las Formaciones Carbónicas y Pérmicas marinas de Argentina. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 53 (2): 347-356.

Amos, A.J. y Rolleri, E.O. 1965. El Carbónico marino en el valle Calingasta-Uspallata (San Juan-Mendoza). *Boletín de Informaciones Petroleras* 368: 50-71.

Amos, A.J. y Sabattini, N. 1969. Upper Paleozoic faunal similitude between Argentina and Australia. Gondwana Stratigraphy, IUGS Symposium, Buenos Aires 1967, UNESCO *Earth Science Publications* 2: 235-248.

Archbold, N.W. 1983. Permian marine invertebrate provinces of the Gondwanan Realm. *Alcheringa* 7: 59-73.

Baker, P.G. y Manceñido, M.O. 1997. The morphology and shell microstructure of the thecideidine brachiopod *Ancorellina ageri* from the Lower Jurassic of Argentina. *Palaeontology* 40 (1): 191-200.

Benedetto, J.L. 2002. The Ordovician brachiopod faunas of Argentina: chronology and biostratigraphic succession. En: F. G. Aceñolaza (Ed.), Aspects of the Ordovician System in Argentina. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica* 16: 87-105.

Benedetto, J.L. (Ed.) 2003. *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba. 560 pp.

Benedetto, J.L. 2005. Hacia un esquema bioestratigráfico de alta resolución para el Cámbrico superior-Ordovícico del noroeste de Argentina basado en filozonas de braquiópodos rhynchonelliformes. *Actas XVI Congreso Geológico Argentino* 3: 371-378.

Benedetto, J.L., Racheboeuf, P.R., Herrera, Z., Brussa, E. y Toro, B.A. 1992. Brachiopodes et Biostratigraphie de la Formación de Los Espejos, Siluro-Dévonien de la Précordillèrre (NW Argentine). *Geobios* 25: 599-637.

Berry, W.B.N. y Boucot, A.J. 1972. Correlation of the South American Silurian rocks. *The Geological Society of America, Special Paper* 133: 1-59. Boulder.

Boucot, A.J. 1974. Silurian and Devonian Biogeography. En: C. A. Ross (Ed.), *Paleogeographic provinces and provinciality*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication 21: 165-176.

Boucot, A.J. y Johnson, J.G. 1973. Silurian Brachiopods. En: A. Hallam (Ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier Publ. Co., Amsterdam. pp. 59-65.

Bromley, R.G. y Surlyk, F. 1973. Borings produced by brachiopod pedicles, fossil and recent. *Lethaia* 6 (4): 349-365.

Brunton, C.H.C., Cocks, L.R.M. y Long, S.L. (Eds.). 2001. *Brachiopods Past and Present*. Taylor & Francis, The Systematics Association Special Volume 63, 441 pp.

Buckman, S.S. 1895. The Bajocian of the Mid-Cotteswolds. *Quarterly Journal of the Geological Society* 51 (3): 388-462.

Calzada, S. 1986. Sobre la clasificación del filum Brachiopoda. *Trabajos del Museo Geológico del Seminario de Barcelona* 221: 21-24.

Camacho, H.H. 1966. *Invertebrados Fósiles*. EUDEBA, Manuales. Buenos Aires. 707 pp.

Carlson, S.J. 1993. Phylogeny and evolution of 'pentameride' brachiopods. *Palaeontology* 36 (4): 807-837.

Castellaro, H. 1964. *Guía Paleontológica Argentina. Parte I. Paleozoico.I-II. Faunas Cámbricas y Ordovícicas*. Publicación del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (1963). 167 pp.

Castellaro, H. 1967. *Guía Paleontológica Argentina. Parte I. Paleozoico.III-IV. Faunas Silúricas y Devónicas*. Publicación del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (1966). 165 pp.

Cecca, F. y Westermann, G.E.G. 2003. Towards a guide to palaeobiogeographic classification. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 201 (1/2): 179-181.

Clarkson, E.N.K. 1979. *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. G. Allen & Unwin. Londres. 323 pp.

Cocks, L.R.M. y McKerrow, W.S. 1973. Brachiopod distributions and faunal provinces in the Silurian and Lower Devonian. *Special Papers in Palaeontology* 12: 291-304.

Cooper, G.A. 1982. New brachiopods from the southern Hemisphere and *Cryptopora* from Oregon (Recent). *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 41: 1-43.

Cooper, G.A. y Grant, R.E. 1976. Permian Brachiopods of West Texas, IV. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 21 (1): 1923-2286; (2): 2287-2608.

Copper, P. y Jin, J. (Eds.). 1996. *Brachiopods*. A.A. Balkema, Rotterdam. 373 pp.

Dagys, A.S. 1993. Geographic differentiation of Triassic brachiopods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 100 (1/2): 79-87.

Duméril, A.M.C. 1806. *Zoologie analytique, ou méthode naturelle de Classification des animaux*. París. 344 pp.

Dutro, J.T. y Boardman, R.S. (Eds.). 1981. *Lophophorates. Notes for a short course*. University of Tennessee, Department of Geological Sciences, Studies in Geology 5: 251 pp.

Emig, C.C. 1983. Sur les rélations du panchronisme avec les conditions écologiques: le cas des Lingules (Brachiopodes, Inarticulés). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 108 (3-4): 558-561. Paris.

Emig, C.C. y Bitner, M.A. 2005. *Glottidia* (Brachiopoda: Lingulidae) from the Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica. *Palaeontology* 48 (2): 423-431.

George, T.N. 1962. The concept of Homoeomorphy. *Proceedings of the Geologist's Association* 73 (1): 9-64.

Gutmann, W.F., Vogel, K. y Zorn, H. 1978. Brachiopods: biomechanical interdependences governing their origin and phylogeny. *Science* 199: 890-893.

Haas, O. y Simpson, G.G. 1946. Analysis of some phylogenetic terms, with attempts at redefinition. *Proceedings of the American Philosophical Society* 90 (5): 319-349.

Hakes, W.G. 1976. Trace fossils and depositial environments of four clastic units, Upper Pennsylvanian megacyclothems, northeast Kansas. *Paleontological Contributions, University of Kansas* 63: 1-46. Kansas.

Harper, D.A.T. y Sandy, M.R. 2001. Paleozoic brachiopod biogeography. *Paleontological Society Papers* 7: 207-222.

Holmer, L.E., Popov, L.E., Bassett, M.G. y Laurie, J. 1995. Phylogenetic analysis and ordinal classification of the Brachiopoda. *Palaeontology* 38 (4): 713-741.

Huxley, T.H. 1869. *An introduction to the classification of animals*. J. Churchill & Sons, Londres. 147 pp.

Isaacson, P. 1977. Devonian stratigraphy and brachiopod paleontology of Bolivia. Parts A-B. *Palaeontographica* A 155 (5-6): 133-192; 156 (4-6): 168-217.

Johnson, R.G. y Westbroek, P. 1971. Cardinalia terminology of Rhynchonellid brachiopods. *Geological Society of America Bulletin* 82 (6): 1699-1701.

Kozlowski, R. 1914. Les brachiopodes du Carbonifère supérieur de Bolivie. *Annales de Paléontologie* 9 (1-2) : 1-100.

MacKinnon, D.I., Lee, D.E. y Campbell, J.D. (Eds.). 1990. *Brachiopods through Time*. A. A. Balkema, Rotterdam. 447 pp.

Manceñido, M.O. 1983. A new terebratulid genus from western Argentina and its homoeomorphs (Brachiopoda, Early Jurassic). *Ameghiniana* 20 (3-4): 347-365. Buenos Aires.

Manceñido, M.O. 2002. Paleobiogeography of Mesozoic brachiopod faunas from Andean-Patagonian areas in a global context. *Geobios, Mémoire Spécial* 24: 176-192. Lyon.

Manceñido, M.O. y Griffin, M. 1988. Distribution and palaeoenvironmental significance of the genus *Bouchardia* (Brachiopoda, Terebratellidina): its bearing on the Cenozoic evolution of the South Atlantic. *Revista Brasileira de Geociências* 18 (2): 201-211.

McGhee, G.R. 1980. Shell geometry and stability strategies in the biconvex Brachiopoda. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1980 (3): 155-184.

Méndez-Alzola, R. y Sprechmann, P. 1972. Algunas orbiculoideas devónicas de la Precordillera de San Juan, Rep. Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26 (4): 517-525.

Muir-Wood, H.M. 1955. *A History of the classification of the Phylum Brachiopoda*. British Museum (Natural History), Londres. 124 pp.

Muir-Wood, H.M. 1962. On the morphology and classification of the brachiopod suborder Chonetoidea. *British Museum (Natural History), Monograph*: 1-132.

Nielsen, C. 1995. *Animal Evolution: interrelationships of the living Phyla*. Oxford Univ. Press, Oxford. 465 pp.

Owen, G. y Williams, A. 1969. The caecum of articulate brachiopoda. *Proceedings of the Royal Society of London* B 172: 187-201.

Popov, L.E., Bassett, M.G., Holmer, L.E. y Laurie, J. 1993. Phylogenetic analysis of higher taxa of Brachiopoda. *Lethaia* 26 (1): 1-5.

Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O. y Ballent, S.C. 2000. El Jurásico y Cretácico de la Cordillera Principal y la Cuenca Neuquina. Bioestratigrafía. En: R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina*; Servicio Geológico Minero Argentino, Anales 29: 419-432.

Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O. e Iglesia Llanos, M.P. 2004. The Triassic/Jurassic boundary in the Andes of Argentina. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 110 (1): 69-76.

Richardson, J.R. 1975. Loop development and the classification of terebratellacean brachiopods. *Palaeontology* 18 (2): 285-314.

Richardson, J.R. 1981. Brachiopods and pedicles. *Paleobiology* 7 (1): 87-95.

Roux, A. y Bremec, C. 1996. Brachiopoda collected in the western South Atlantic by R/V Shinkai Maru cruises (1978-1979). *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 10: 109-114.

Rowell, A.J. 1971. Supposed pre-Cambrian brachiopods. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 3: 71-79.

Rowell, A.J. 1982. The monophyletic origin of the Brachiopoda. *Lethaia* 15 (4): 299-307.

Rowell, A.J. y Grant, R.E. 1987. Phylum Brachiopoda. En: R. S. Boardman, A. H. Cheetham y A. J. Rowell (Eds.), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 445-496.

Rudwick, M.J.S. 1970. *Living and fossil brachiopods*. Hutchinson University Library, London. 199 pp.

Ruppert, E.E. y Barnes, R.D. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. Sexta Edición, McGraw-Hill Interamericana, Mexico. 1114 pp.

Sandy, M.R. 2001. Life beyond the Permian-Mesozoic-Cenozoic brachiopod biogeography, paleoecology and evolution. *Paleontological Society Papers* 7: 223-247.

Simanauskas, T. y Sabattini, N.S. 1997. Bioestratigrafía del Paleozoico Superior marino de la Cuenca Tepuel-Genoa, provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 34 (1):49-60.

Szmuc, E.J., Osgood, R.G. y Meinke, D.W. 1976. *Lingulichnites*, a new trace fossil genus for lingulid brachiopod burrows. *Lethaia* 9 (2): 163-167.

Taboada, A.C. 1997. Bioestratigrafía del Carbonífero marino del valle de Calingasta-Uspallata, provincias de San Juan y Mendoza. *Ameghiniana* 34 (2): 215-246.

Taboada, A.C. 2004. Braquiópodos y bioestratigrafía del Carbonífero del Cordón del Naranjo (subcuenca Calingasta-Uspallata), Argentina. *Ameghiniana* 41 (3): 405-422.

Williams, A. 1968. A history of skeletal secretion among articulate brachiopods. *Lethaia* 1 (3): 268-287.

Williams A. 1973. Distribution of brachiopod assemblages in relation to Ordovician palaeogeography. *Special Papers in Palaeontology* 12: 241-269.

Williams A. y Brunton, C.H.C. 1993. Role of shell structure in the classification of the orthotetidine brachiopods. *Palaeontology* 36 (4): 931-966.

Williams A. y Hewitt, R.A. 1977. The delthyrial covers of some living brachiopods. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, 197: 105-129.

Williams A. y Hurst, J.M. 1977. Brachiopod evolution. En: A. Hallam (Ed.), *Patterns of evolution, as illustrated by the fossil record*. Elsevier Publ. Co., Amsterdam. pp. 79-121.

Williams, A. *et al*. 1965. Brachiopoda. En: R.C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence. Vol. 1: 1-521; Vol. 2: 523-927.

Williams, A. *et al*. 1997-2006. Brachiopoda. En: R. L. Kaesler (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Revised*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence. Vol. 1: 1-539 (1997); Vol. 2: 1-423 (2000); Vol. 3: 424-919 (2000); Vol. 4: 921-1688 (2002); Vol. 5: 1689-2320 (2006).

Williams, A., Carlson, S.J., Brunton, C.H.C., Holmer, L.E. y Popov, L.E. 1996. A supra-ordinal classification of the Brachiopoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B 351: 1171-1193.

Williams, A., Cusack, M. y Buckman, J.O. 1998. Chemico-structural phylogeny of the discinoid brachiopod shell. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B 353: 2005-2038.

Wright, A.D. 1979. The origin of the spiriferidine brachiopods. *Lethaia* 12 (1): 29-33.

Todas las figuras reproducidas del *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Williams *et al*. 1965, 1997, 2000, 2002) por cortesía The Geological Society of America y The University of Kansas (© 1965, 1997, 2000, 2002), y las de *Palaeontology* por cortesía de The Palaeontological Association (© 1993, 1997, 2005).

11 MOLLUSCA

Horacio H. **Camacho**

INTRODUCCIÓN

Los moluscos constituyen un phylum numeroso y variado, habitantes de los ambientes marinos, salobres, dulceacuícolas y terrestres; se los halla desde las grandes profundidades oceánicas hasta en las zonas montañosas, a varios miles de metros sobre el nivel del mar.

Después de los insectos son los invertebrados más numerosos, estimándose que en la actualidad, viven por lo menos 50000 especies pero, si se consideran los fósiles, podría esta cantidad elevarse aproximadamente a 80000.

Los moluscos vivientes incluyen a organismos bien reconocidos por el público en general, como los caracoles, las almejas, las ostras, los pulpos y los calamares, cuyas dimensiones varían desde unos pocos milímetros (gastrópodos, pelecípodos) hasta 30 m de largo (cefalópodos).

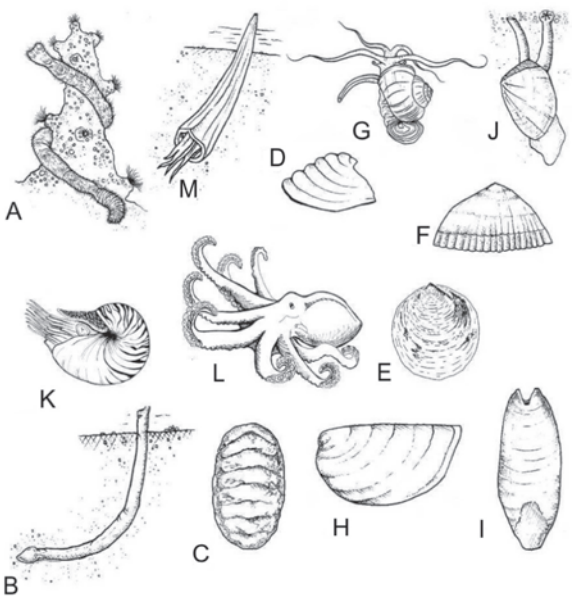


Figura 11. 1. Representación generalizada de grupos de moluscos vivientes y extinguidos: A. Chaetodermomorpha; B. Neomeniomorpha; C. Polyplacophora; D. Helcionelloida; E. Tergomya; F, G. Gastropoda; H, I. Rostroconchia, H. vista lateral, I. vista dorsal; J. Bivalvia; K, L. Cephalopoda; M. Scaphopoda.

No obstante su diversidad (Figura **11**. 1), comparten características morfológicas, fisiológicas y embriológicas, además de relaciones filogenéticas, que justifican el rango taxonómico que se les ha adjudicado, si bien no es posible señalar un carácter que sea exhibido por la totalidad de sus miembros.

Los moluscos son metazoarios de simetría bilateral, disimulada en los gastrópodos por un fenómeno de torsión; el celoma es pequeño y a diferencia de los anélidos carecen de segmentación, aunque en algunos se observa una repetición de órganos que determina una **seudosegmentación** o **seudometamerismo**.

ANATOMÍA

Característico del grupo es la posesión del **manto** o tejido epitelial, una extensión de la pared del cuerpo, que limita a la **cavidad del manto** o **paleal** donde se alojan las branquias. Dicha cavidad se halla en comunicación con el medio exterior permitiendo el oxigenamiento del aparato branquial (respiratorio), la llegada de partículas alimenticias y la descarga de los productos del metabolismo y la reproducción. El manto puede constituir un pliegue único, o dos **lóbulos** separados total o parcialmente a lo largo de sus bordes; también es responsable de la secreción de la **conchilla** o estructura calcárea que protege a las partes blandas pero que puede faltar. Los quitones poseen una conchilla integrada por 8 piezas, mientras que en las formas más primitivas, el manto está cubierto por una cutícula con diminutas espículas.

Excepto en los pelecípodos (bivalvos), la cabeza se halla bien diferenciada del resto del cuerpo, en la parte anterior; en ella se ubican la boca, los órganos sensoriales, tentáculos y parte del sistema nervioso. Próximo a la cabeza se extiende el **pie**, un órgano musculoso, de forma variable, empleado en la locomoción y/o exca-

vación de los sedimentos; a veces puede estar modificado para la natación o hallarse reducido hasta casi desaparecer. Su superficie basal puede contener cilios y glándulas secretoras de moco (Figura **11**. 2 A, B).

La **masa visceral** ocupa una posición dorsal y está integrada por los órganos de los sistemas circulatorio, digestivo, excretor y reproductor (gónadas).

SISTEMA CIRCULATORIO

Es abierto (excepto en los cefalópodos) e incluye a un corazón con dos aurículas y un ventrículo, contenido en una **cavidad pericárdica** (celoma). La sangre después de pasar por las branquias (o las estructuras que las reemplazan) llega a las aurículas y desde ahí, al ventrículo, el que la envía a través de la aorta y sus derivaciones a los tejidos circulando por senos que carecen de paredes epiteliales definidas. Desde ahí, retorna al corazón (aurículas), pasando previamente por las branquias. La sangre de los moluscos contiene dos pigmentos respiratorios: **hemocianinas** (cefalópodos y gastrópodos), azuladas debido a la presencia de cobre, y **hemoglobinas**, ricas en hierro, presentes en los que habitan ambientes poco oxigenados.

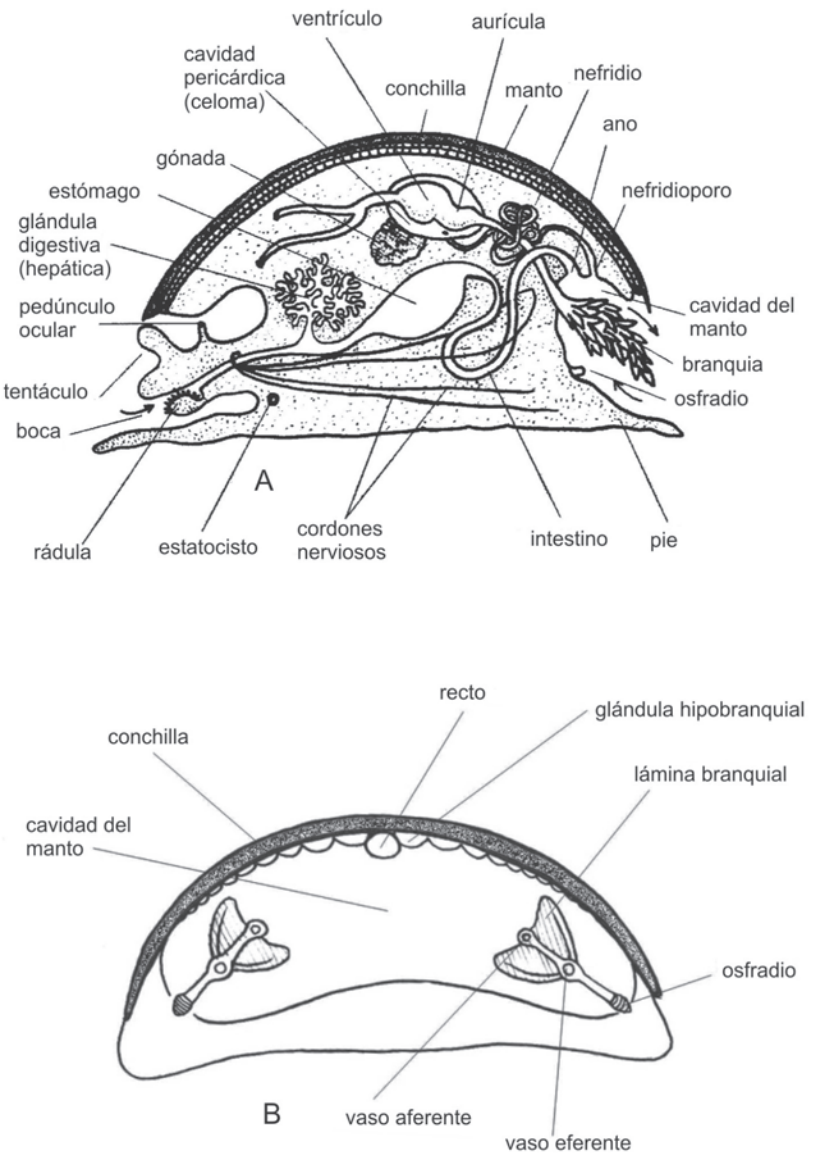


Figura 11. 2. A. sección longitudinal generalizada de un molusco conchífero (gastrópodo), mostrando los órganos principales; B. sección transversal generalizada de A, a la altura de la cavidad paleal.

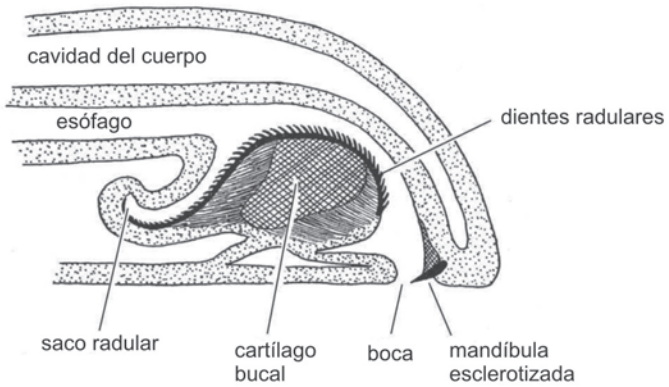


Figura 11. 3. Sección longitudinal generalizada de la extremidad anterior de un molusco (gastrópodo) (de Pennak, 1953).

SISTEMA DIGESTIVO

Se inicia en la cavidad bucal y consta de esófago, estómago e intestino, este último generalmente bien desarrollado y terminado en un ano que abre en la cavidad del manto. En la base de la cavidad bucal se sitúa una masa cartilaginosa u **odontóforo** que, en su parte anterior media contiene un órgano raspador, laminar, de naturaleza córnea, denominado **rádula**, provista de numerosos dientecillos curvados hacia atrás, dispuestos en series y a veces, mineralizados (Figura **11**. 3). La rádula se aloja en el **saco radular** o depresión ventral situada en la parte posterior bucal, y puede ser extraída para raspar el sustrato durante la alimentación. Posee crecimiento continuo, lo que permite reemplazar a los dientes desgastados por otros nuevos, formados posteriormente. La disposición y forma de los dientes son importantes en la sistemática de los moluscos vivientes, particularmente los gastrópodos, pero lamentablemente no se conservan fosilizados. Los pelecípodos y algunos pulpos carecen de rádula, lo que se relaciona con su tipo de alimentación. Los cefalópodos poseen un par de poderosas mandíbulas con forma de pico, que utilizan para despedazar los tejidos de las presas mayores antes de pasarlas a la cavidad bucal, utilizando la rádula. La cavidad bucal recibe la secreción de un par de **glándulas salivares**, que producen una mucosidad que envuelve a las partículas alimenticias ingeridas. Éstas, después de pasar por el esófago llegan al estómago cuya parte anterior tiene mayor diámetro que la posterior, y conduce al intestino.

En algunos gastrópodos y en todos los pelecípodos la parte anterior estomacal contiene las entradas a un par de **glándulas digestivas** y un **área raspadora** formada por una serie de surcos ciliados. La parte posterior del estómago es ciliada y se denomina **saco del estilo**. Los alimentos que llegan al estómago entran en rotación debido al movimiento de los cilios del saco del estilo, formándose una masa de cordones mucosos, relativamente rígida, denominada **protostilo**. Debido a la acidez reinante en el interior del estómago, la viscosidad del protostilo disminuye, y las partículas alimenticias que se liberan son conducidas a la sección separadora donde se las selecciona de acuerdo a su tamaño. Las más finas y livianas son transportadas por los movimientos de los cilios de los surcos hasta la entrada de las glándulas digestivas, en cuyo interior resultan digeridas con la ayuda de enzimas. Las partículas más pesadas y grandes son llevadas a través de los surcos ciliados hasta un surco mayor que recorre al saco del estilo, llegando al intestino, donde se forman las heces que serán arrastradas al exterior por la corriente exhalante. La digestión extracelular se realiza en el estómago y la glándula digestiva, y la intracelular en el intestino.

SISTEMA EXCRETOR

Se compone principalmente de riñones (**metanefridios**) y órganos excretores asociados (glándulas pericárdicas), los que extraen de la sangre a los residuos nitrogenados y los expelen al exterior por el **nefridioporo**; su comunicación con la cavidad pericárdica (celoma) se efectúa por los conductos pericárdicos. Generalmente, existe un par de riñones pero los gastrópodos más evolucionados poseen solo uno. Los moluscos terrestres secretan ácido úrico, mientras que los marinos secretan amoníaco.

SISTEMA RESPIRATORIO

La mayoría de los moluscos respiran por **branquias** (término que señala a la función respiratoria) o **ctenidios** (término morfológico), unos pocos lo hacen por pulmones o a través de todo el cuerpo. Los ctenidios son estructuras pares, ciliadas, en número variable (aunque generalmente existe un par) formadas por un eje central desde el que se separan, a uno o ambos lados (alternadamente) filamentos recorridos por vasos sanguíneos, a través de cuyas paredes se efectúa la difusión del oxígeno contenido en el agua a la sangre. En las **branquias monopectinadas**, los filamentos branquiales se disponen sobre uno de los lados del eje, mientras que en las **bipectinadas**, se alternan en ambos lados. La sangre llega a las branquias por los vasos aferentes y vuelve al corazón por los eferentes. El número de ctenidios en los poliplacóforos varía entre 8 y 88 pares. Los ctenidios dividen a la cavidad paleal en una región hipobranquial y otra suprabranquial. El agua, portando el oxígeno, partículas alimenticias y sedimentos, penetra por la región hipobranquial dando lugar al intercambio gaseoso a través de los filamentos branquiales, mientras que las partículas experimentan una selección. Las rechazadas son retenidas por la mucosidad que recubre a los ctenidios y transferida a la región suprabranquial, donde son envueltas por el moco producido por las **glándulas hipobranquiales** (Figura **11**. 2 B), ubicadas en el techo de la cavidad paleal, y eliminadas por la corriente exhalante.

SISTEMA NERVIOSO

Se compone de un **anillo periesofágico** desde el que se desprenden dos pares de cordones nerviosos principales (**tetramería**): los más ventrales son los **pédicos**, que inervan a los músculos del pie, y los más dorsales o **viscerales** inervan el manto y la masa visceral. A su vez, los cordones de un par se hallan conectados transversalmente con los del otro.

SISTEMA MUSCULAR

Un sistema de músculos principales acciona el pie y los bordes del manto; otros menores intervienen en los movimientos de la cabeza, mandíbulas y branquias. Dichos músculos se fijan sobre la pared interior de la conchilla, produciendo sobre la misma una marca, **área** o **impresión muscular**. El cuerpo está adherido a la conchilla por músculos, cuyo número varía entre 8 pares en los más primitivos hasta solo uno en muchos gastrópodos; ellos son responsables de que el animal se pueda introducir en la conchilla. En los pelecípodos, las valvas son mantenidas unidas por la acción de un par de **músculos aductores**, cuyas impresiones generalmente están bien marcadas sobre el interior valvar; los movimientos del pie se hallan controlados por los **músculos protractores** y **retractores**, los cuales combinados con los aductores, intervienen en el proceso de excavación que realizan los bivalvos, algunos gastrópodos y escafópodos.

ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

Están bien desarrollados, en particular los de la visión y el tacto. Los ojos se ubican a ambos lados de la cabeza o sobre tentáculos retráctiles (gastrópodos), adquiriendo gran complejidad en los cefalópodos. Algunos moluscos, como los bivalvos *Arca* y *Glycymeris*, poseen ojos compuestos y otros, en vez de llevarlos en la cabeza, los tienen repartidos en la región dorsal (quitones) o a lo largo del borde paleal (**ocelos** de los bivalvos). Muchas formas pelágicas, como los pterópodos, carecen de órganos visuales. En los gastrópodos pulmonados los ojos están en la punta de los tentáculos cefálicos.

Los **estatocistos** son órganos pares, esféricos y ciliados, situados en el pie y relacionados con el sentido del equilibrio, solo ausentes en los poliplacóforos. En su interior, lleno de líquido, un cuerpo calcáreo o **estatolito** yace entre los filamentos receptores de células sensitivas. Al cambiar de posición el animal, el estatolito se pone en contacto con alguno de los receptores, que trasmitirá el impulso e indicará la posición del cuerpo con respecto a la gravedad.

El gusto se halla reducido a ciertas papilas bucales y la función táctil se encuentra en los tentáculos y partes blandas del animal, estando reforzada por órganos especiales u **osfradios**, excepto en los cefalópodos más evolucionados.

Los osfradios se encuentran asociados a los ctenidios y cumplen una función quimiorreceptora, al detectar la calidad del agua que llega a la cavidad branquial, pero también es probable que tengan una función mecanorreceptora y controlen la cantidad de sedimento que penetra en la misma.

El sentido del oído consiste de un par de vesículas - **otocitos** - que contienen un líquido y pequeñas piezas - **otolitos** - comunicadas con el nervio auditivo.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Los moluscos son de sexos separados, pero se conocen diversas variantes de hermafroditismo; la partenogénesis es poco frecuente. Las gametas son producidas en **gónadas** y descargadas por conductos que desembocan próximos a las aberturas renales. La fecundación puede ser externa o interna y llegan a producir centenares de miles de huevos. Particularmente, los gastrópodos exhiben una amplia gama de estrategias reproductoras y la ultraestructura del espermatozoide fértil, ampliamente variable según los diferentes grupos, es muy útil en los estudios sistemáticos y filogenéticos.

El primer estadio larval de los moluscos primitivos es la **trocófora** (Figura **11**. 4 A), también existente en los anélidos y sipuncúlidos. Entre los gastrópodos, la trocófora solo presente en los Patellogastropoda y Vetigastropoda, es seguida por la larva **veliger** (Figura **11**. 4 B), también conocida en los pelecípodos y escafópodos. La larva veliger se caracteriza por la diferenciación en ella de diversas estructuras, como el pie, la conchilla y un **velo** lobulado, ciliado, utilizado en la natación y captura de los alimentos. Después de un tiempo, la larva veliger se deposita sobre el sustrato del fondo e inicia una metamorfosis que finaliza en un organismo adulto, bentónico.

Los poliplacóforos carecen de veliger, mientras que en los aplacóforos y pelecípodos protobranquios además, existe una larva **pericalymma** (Figura **11**. 4 C), carente de órganos puramente larvales, excepto la conchilla. Salvini-Plawen (1972, 1985) la considera un tipo ancestral, pero otros autores no coinciden con esta opinión.

Ciertos pelecípodos de agua dulce tienen un desarrollo directo, pues los huevos son incubados en cámaras especiales o **marsupios** situadas entre los ctenidios, a las que los ejemplares juveniles abandonan recién cuando alcanzan el estadio de veliger. Los Unionidae poseen una larva parásita sobre peces.

Un desarrollo directo, con ausencia de trocófora y veliger, también existe en los cefalópodos.

CONCHILLA

La conchilla es producto de la actividad secretora del manto, que deposita el carbonato principalmente a lo largo de sus bordes, pero también sobre su superficie, por lo que esta estructura inorgánica aumenta en diámetro y espesor. El carbonato de calcio se presenta bajo las formas de calcita y aragonita, no mezcladas. El calcio es tomado del medio

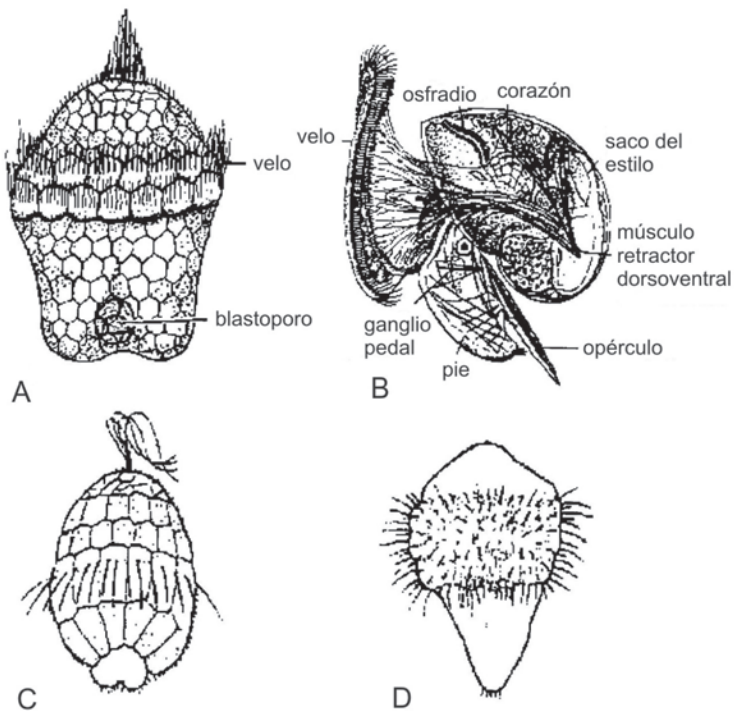


Figura 11. 4. Larvas de moluscos. A. trocófora de 30 hs. de *Patella vulgata*; B. veliger de *Crepidula fornicata*; C. pericalymma de *Neomenia carinata* (Solenogastres); D. stenocalymma de *Scutopus robustus* (Caudofoveata) (A. de Cox, 1960; B-D. de S. Plawen, 1990).

acuático circundante, donde se halla como bicarbonato y precipitado en los tejidos; rodeando a los cristales se dispone un material orgánico, proteico, denominado **conquiolina**, que también compone a la capa más externa de la conchilla o **perióstraco,** que es la primera en formarse.

El perióstraco es secretado por el borde del manto; en algunos adultos ha desaparecido y en ciertos grupos no existe y la conchilla se halla cubierta exteriormente por el manto. La función principal de esta capa es proteger a la parte calcárea de la conchilla contra diversos peligros (ataque de sustancias ácidas, por ejemplo).

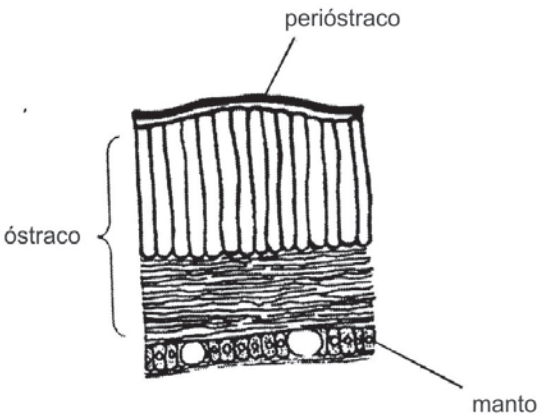


Figura 11. 5. Sección esquemática de la conchilla de un molusco.

La parte calcárea de la conchilla, que infrayace al perióstraco, se denomina **óstraco** (Figura **11**. 5), y constituye el cuerpo principal de la misma. El **óstraco externo**, situado inmediatamente por debajo del perióstraco y también originado en el borde del manto, se compone de prismas columnares de calcita o aragonita reunidos en una matriz de conquiolina. Dado el carácter discontinuo del crecimiento, los momentos de reposo quedan indicados en el óstraco externo por **líneas de crecimiento**.

Subyaciendo al óstraco externo y en contacto con las partes blandas del animal, se halla el **óstraco interno**, producido por la secreción de toda la superficie del manto. Posee un crecimiento continuo, por lo que cualquier daño al mismo puede ser reparado sin mayor dificultad. Igualmente se presenta formado por cristales de calcita o aragonita en una matriz de conquiolina, pero dispuestos horizontalmente o en capas separadas por láminas delgadas de proteina. Si las mismas son gruesas y regulares, la superficie de la conchilla adquirirá un aspecto porcelanáceo; en el caso de ser delgadas e irregulares, y de naturaleza aragonítica, la superficie de la conchilla mostrará un aspecto iridiscente, denominado **nácar** (**madreperla**). El nácar sería propio de los moluscos primitivos, no existiendo en los más evolucionados.

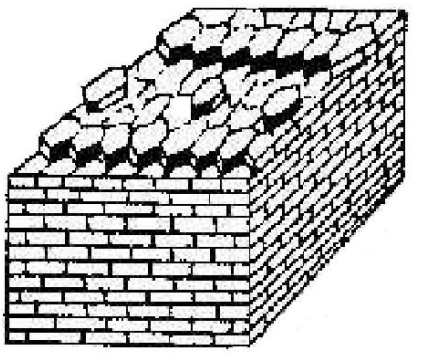


Figura 11. 6. Microestructura nacarada laminar (aragonita) (de Currey y Taylor, 1974).

La disposición de los cristales en el óstraco da lugar a **microestructuras** (Figura **11**. 6) que, según Currey y Taylor (1974) pueden diferenciarse en: **nacarada columnar** o **laminar** (aragonita), **prismática** (calcita o aragonita), **foliada** (calcita), **laminar cruzada** (aragonita), **laminar cruzada compleja** (aragonita), **foliada cruzada** (calcita) y **homogenea** (aragonita).

La conchilla puede ser externa o interna. La primera, se encuentra en la gran mayoría de los moluscos y se origina a expensas de una glándula dorsal invaginada que, al desinvaginarse produce la depositación del óstraco sobre la superficie epidérmica. Las conchillas internas se deben a que dicha glándula, en vez de desinvaginarse, se extiende por debajo de la epidermis. Algunos moluscos carecen de conchilla o, en su reemplazo, tienen espículas aragoníticas embebidas en una cutícula.

Los depósitos calcáreos producidos periféricamente en coincidencia con interrupciones en el crecimiento de la conchilla, o modificaciones en la tasa de secreción calcárea por el manto, se denominan **líneas de crecimiento**. Las mismas son paralelas al contorno de la conchilla (**comarginales**) y por lo tanto reproducen la forma de ésta en el momento de ser producidas. Por lo general, su mayor concentración tiene lugar en la etapa adulta, cuando el ritmo del crecimiento disminuye.

Las líneas de crecimiento también son observables sobre la superficie interior de la conchilla, por lo que pueden ser usadas para ubicar

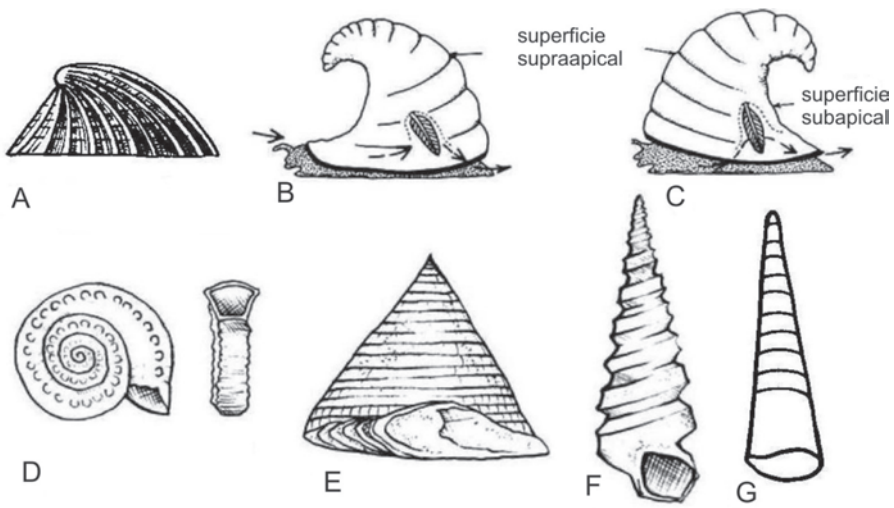


Figura 11. 7. Diferentes tipos de conchillas cónicas: A. patelliforme; B. cirtocónica exogástrica; C. cirtocónica endogástrica; D. planoespiral; E. trochiforme; F. conoespiral (turritelliforme); G. ortocónica.

las áreas de fijación muscular y trazar el desplazamiento de ellas durante el crecimiento.

Algunas conchillas son lisas y solo exhiben líneas de crecimiento, mientras que otras suelen además, llevar estructuras de diferente conformación, generalmente dispuestas con cierta regularidad, que constituyen una **ornamentación**.

La conchilla puede estar constituida por una única pieza o **valva** (**univalva**), dos piezas (**bivalva**) u ocho piezas (**multivalva**). Las conchillas univalvas son ligeramente convexas o definidamente de forma cónica. En el caso de que el cono sea deprimido, de base expandida y simetría bilateral, se la denomina **patelliforme** (Figura **11**. 7 A), por semejanza con la conchilla del gastrópodo *Patella*. En las conchillas cónicas elevadas (Figura **11**. 7 B, C, E, F, G), el cono puede ser recto y bilateralmente simétrico (**conchilla ortocónica**), curvado menos de una vuelta (**conchilla cirtocónica**) o enroscado simétricamente en un plano, más de una vuelta (**conchilla planoespiral** o **isotrófica**, Figura **11**. 7 D).

Las conchillas cirtocónicas cuyo ápice está dirigido hacia adelante son **exogástricas**, a diferencia de las **endogástricas**, con el ápice hacia atrás (Figura **11**. 7 B, C).

La gran mayoría de los gastrópodos poseen conchilla cónica endogástrica (su ápice se orienta posteriormente), pero se diferencia de las mencionadas anteriormente, por ser **conoespiral** o **helicoidal**, es decir, enroscada a lo largo de un eje (Figura **11**. 7 E, F).

Algunas conchillas exogástricas en su estadio juvenil pueden pasar a endogástricas en el adulto.

La conchilla proporciona alojamiento a las partes blandas y las protege contra la depredación y destrucción por los agentes físicos, o la desecación en el caso de las formas terrestres. Además, su superficie interior sirve para la fijación de los músculos retractores del pie, los aductores que participan en el cierre de la conchilla de los pelecípodos y los que intervienen en el enroscamiento de los gastrópodos.

IMPORTANCIA ECONÓMICA Y ANTIGÜEDAD

Muchos moluscos son de gran importancia económica, formando parte de la alimentación humana, y la industria de las perlas es una de las más productivas. Pero también existen especies dañinas, a veces verdaderas plagas en jardines y cultivos, canales de riego, muelles y embarcaciones de madera, o interviniendo en los ciclos de parásitos del ser humano, ocasionando graves enfermedades.

Los representantes más antiguos de este phylum proceden de la base del Cámbrico; a partir de entonces experimentaron una explosiva diversificación, por lo que al final del Ordovícico ya se encontraban presentes todas las clases actuales.

El poseer una conchilla sólida y fosilizable en la gran mayoría de los casos, ha motivado que se encuentren muy bien representados en el registro paleontológico.

SISTEMÁTICA

Milburn (1960), basándose en que los moluscos con espículas y conchilla representarían a dos grandes grupos diferentes, que se habrían separado muy temprano en su historia evolutiva, reconoció la división siguiente:

Phylum Mollusca
- Subphylum Amphineura
  - Clase Aplacophora
  - Clase Polyplacophora
- Subphylum Conchifera (moluscos con conchilla)

Salvini-Plawen (1969, 1972) dio razones por las que no se deberían usar Aplacophora y Amphineura. En reemplazo del primero, sugirió a las clases Caudofoveata y Solenogastres; y por el segundo, a Aculifera:

Phylum Mollusca
- Subphylum Aculifera
  - Clase Caudofoveata
  - Clase Solenogastres
  - Clase Placophora
- Subphylum Conchifera
  - Clase Tryblidiacea
  - Clases Gastropoda, etc.

Stasek (1972) opinó que los moluscos vivientes serían la progenie de tres linajes que se separaron antes de establecerse el phylum, y que no se conocerían formas intermedias fósiles ni vivientes entre las mismas, por lo que consideró tres subphyla diferentes:

Phylum Mollusca
- Subphylum Aculifera
  - Clase Aplacophora
- Subphylum Placophora
  - Clase Polyplacophora
- Subphylum Conchifera
  - Clase Monoplacophora
  - Clases Gastropoda, etc.

Runnegar y Pojeta (1974) y Pojeta y Runnegar (1976), en una clasificación que incluyó a moluscos extinguidos, reconocieron:

Phylum Mollusca
- Subphylum Aculifera
  - Clase Aplacophora
- Subphylum Placophora
  - Clase Polyplacophora
- Subphylum Cyrtosoma
  - Clase Monoplacophora
  - Clase Gastropoda
  - Clase Cephalopoda
- Subphylum Diasoma
  - Clase Rostroconchia
  - Clase Pelecypoda
  - Clase Scaphopoda

Los Polyplacophora derivarían de los Monoplacophora, en vez de hacerlo de un tronco más primitivo, y los Conchifera podrían separarse en dos linajes mayores con rango de subphyla. El registro fósil indica que los Monoplacophora originaron a los Gastropoda, Cephalopoda, Rostroconchia y posiblemente, Polyplacophora, mientras que los Pelecypoda y Scaphopoda derivaron de los Rostroconchia. Estas tres últimas clases, que forman un linaje que divergió de los Monoplacophora en el Cámbrico Temprano, constituyen el subphylum Diasoma. Las restantes clases (Monoplacophora, Gastropoda, Cephalopoda) pertenecen al subphylum Cyrtosoma, y serían los ancestros de los Diasoma, si bien ambos conjuntos aparecieron y comenzaron a diversificarse en un lapso de pocos millones de años durante el Cámbrico Temprano (Figura **11**. 33).

Scheltema (1978) coincidió en la separación de los Aplacophora y Polyplacophora; además basándose en la Opinión 764 de la ICZN (1966) que validó el género *Chaetoderma* (contra *Chaetodermis*, Pisces), reemplazó a Caudofoveata y Solenogastres por Chaetodermomorpha, y Neomeniomorpha, respectivamente aunque, a diferencia de Salvini-Plawen (1972) los consideró subclases de la clase Aplacophora:

Phylum Mollusca
- Clase Monoplacophora
- Clase Aplacophora
  - Subclase Chaetodermomorpha
  - Subclase Neomeniomorpha
- Clase Polyplacophora
- Clases Gastropoda, etc.

Runnegar *et al*. (1979) y Pojeta (1980) concordaron con Milburn (1960), Stasek (1972), Scheltema (1978) y otros, en que los moluscos con conchilla, los quitones y los Aplacophora vivientes, derivarían todos independientemente de un molusco primitivo con armazón dorsal de espículas calcáreas, por lo que reconocieron la existencia de tres subphyla, los que se habrían separado en el Precámbrico Tardío:

Phylum Mollusca
- Subphylum Amphineura
  - Clase Aplacophora
  - Clase Polyplacophora
- Subphylum Cyrtosoma
  - Clases Monoplacophora, etc.

Subphylum Diasoma
Clases Rostroconchia, etc.

Salvini-Plawen (1980, 1985, 1990) volvió a considerar insostenible la reunión de los Caudofoveata y Solenogastres en la clase Aplacophora (como lo hiciera Scheltema, 1978), dado que el carácter vermiforme o cilíndrico de estos organismos obedece a dos procesos diferentes de conformación del manto y por lo tanto, ambos clados se hallan separados y son parafiléticos. Con respecto al subphylum Amphineura (Aplacophora + Polyplacophora) se trataría de un concepto erróneo y desactualizado. La anfineuría es retenida solo en los Polyplacophora y Tryblidiida, por lo que un término más apropiado sería Aculifera, que se refiere a la presencia de un manto primitivo con espículas. La clasificación adoptada por Salvini-Plawen es la siguiente:

Phylum Mollusca
Subphylum Scutopoda
Clase Caudofoveata
Subphylum Adenopoda
Superclase Heterotecta
Clase Solenogastres
Clase Placophora (Polyplacophora)
Superclase Conchifera
Clase Galeroconcha
Orden Tryblidiida
Orden Bellerophontida
Clase Gastropoda
Clase Bivalvia
Subclase Rostroconchia
Clase Scaphopoda
Clase Siphonopoda (= Cephalopoda)

Los Scutopoda son moluscos cavadores con la superficie locomotora restringida a la región inervada cerebralmente.

Los Adenopoda, deslizantes-reptadores, tienen la superficie locomotora confinada a la región inervada ventral; la cabeza se halla diferenciada, la cavidad del manto extendida preoralmente y existe una gládula pedal anterior.

Los Gastropoda y Siphonopoda constituyen el clado Visceroconcha (= Rhacopoda), provistos de una cabeza individualizada (con fotorreceptores cerebrales) separada de la masa visceral, recubierta por el manto y protegida por la conchilla; cavidad paleal anterior y locomoción plantígrada.

Los Bivalvia y Scaphopoda constituyen el clado Loboconcha (= Diasoma), con el manto y la conchilla expandidos lateralmente, envolviendo a las partes blandas y un pie anterior alargado, bien adaptado para vivir en fondos blandos.

Peel (1991 a, b) coincidió con otros autores en que los moluscos habrían derivado de animales con un grado de organización similar al de los platelmintos turbellarios, y que los más primitivos posiblemente fueron vermiformes, espiculados, con rádula y ctenidios posteriores, muy parecidos a los actuales Aplacophora (= Caudofoveata y Solenogastres de Salvini-Plawen). Los ancestros de los Aplacophora habrían originado a los Polyplacophora (Placophora) y, por último, a los Conchifera. Basándose principalmente en material fósil del Paleozoico Inferior, que incluye a formas consideradas por otros autores, pertenecientes a la clase Monoplacophora, Peel concluyó que ésta resulta muy heterogénea y carece de valor sistemático formal, por lo que debe ser abandonada. Entre los moluscos univalvos, sin torsión, incluidos en los Monoplacophora, según Peel se pueden reconocer dos grupos: Tergomya y Helcionelloida, con categoría de clases.

Tergomya incluye a *Neopilina* viviente y otros géneros afines, exogástricos (con el ápice de la conchilla en posición anterior), mientras que los Helcionelloida son endogástricos (con el ápice de la conchilla en posición posterior). Estos últimos habrían sido los ancestros de los Rostroconchia y Scaphopoda, y también podrían haber dado origen a los primeros cefalópodos.

El reconocimiento de los Tergomya y Helcionelloida sugiere que los subphyla Diasoma y Cyrtosoma serían polifiléticos y por lo tanto, su uso debería abandonarse.

En este texto la sistemática de los moluscos adoptada es la siguiente:

Phylum Mollusca
Clase Chaetodermomorpha
Clase Neomeniomorpha
Clase Polyplacophora
Clase Helcionelloida
Clase Tergomya
Clase Gastropoda
Clase Rostroconchia
Clase Bivalvia
Clase Cephalopoda
Clase Scaphopoda

La caracterización de cada una de estas clases se encuentra más adelante.

ECOLOGÍA

Los moluscos habitan desde las grandes alturas continentales hasta las profundidades oceánicas. En las formas marinas, la tempera-

tura es uno de los factores que más influyen en su distribución, pero también resultan importantes la salinidad, pH, etc.

En su mayoría, los moluscos marinos son bentónicos, epifaunales o infaunales; en menor proporción los hay nectónicos y unos pocos planctónicos.

Su alimentación es variada, desde algas microscópicas hasta hojas de plantas terrestres, pequeños organismos, como gusanos y crustáceos, peces y otros moluscos. Primitivamente, la rádula debió ser usada como un órgano raspador sobre superficies duras, para colectar algas, tejidos de cnidarios y organismos pequeños; luego se fue adaptando a otras variedades de dietas, incluso ejerciendo funciones de trituración y masticación, en colaboración con las mandíbulas.

Los aplacóforos son infaunales y ectoparásitos sobre cnidarios; los poliplacóforos son herbívoros, comedores de algas; *Neopilina* es detritívoro y se alimenta de los oozoos de los fondos profundos; entre los gastrópodos hay detritívoros, suspensívoros, depredadores sobre otros moluscos, ecto- y endoparásitos; los bivalvos son detritívoros y suspensívoros, alimentándose de partículas orgánicas, diatomeas, protozoos, etc. Algunos bivalvos y gastrópodos que habitan en fosas oceánicas con fuentes hidrotermales productoras de gran cantidad de ácido sulfhídrico, se alimentan de los productos orgánicos procedentes de la oxidación del ácido sulfhídrico por bacterias simbiontes quimioautotróficas que viven en sus tejidos. Los escafópodos son infaunales y se alimentan principalmente, de foraminíferos y otros pequeños organismos; los cefalópodos incluyen activos cazadores.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Ciertas similitudes en las etapas iniciales del desarrollo y la posesión de una larva trocófora motivaron, con frecuencia, que se relacionara a los moluscos con los anélidos. Algunos zoólogos consideran que dichas similitudes se hallan además, avaladas por la información molecular y la evidencia paleontológica. Así, *Wiwaxia* (C. Morris, 1993), una forma del Cámbrico Medio de las Lutitas Burgess (Columbia Británica, Canadá) tendría características intermedias entre ambos phyla.

Sin embargo, otros investigadores entre los que se hallan muchos paleontólogos, prefieren vincular a los moluscos con los platelmintos turbellarios primitivos. Stasek (1972) derivó a los moluscos de platelmintos libres que desarrollaron un cubrimiento mucoideo dorsal. Espículas de naturaleza orgánica, similares a las que existen en algunos turbellarios vivientes se hallan en los aplacóforos y poliplacóforos, por lo que es probable que el esqueleto de los moluscos primitivos haya sido espiculado y no compuesto por carbonato de calcio. Las espículas cuticulares pudieron haber sido cementadas junto con la capa externa del óstraco primitivo (como en algunos bivalvos) o bien, el óstraco pudo ser secretado íntegramente debajo de la cutícula espiculada, la que fue elevada sobre la pared dorsal del cuerpo, formando el perióstraco.

En general, los moluscos tendieron a perder el esqueleto espicular, si bien el mismo ha quedado retenido totalmente en los aplacóforos, parcialmente en los poliplacóforos y es frecuente en unos pocos bivalvos. Así, el ancestro de los moluscos debió ser un pequeño organismo vermiforme ciliado, acelomado y seudosegmentado, muy parecido a los turbellarios actuales, que vivió durante el Precámbrico Tardío.

Las gradaciones morfológicas entre las diferentes formas de moluscos vivientes motivaron que Lankester (1883) propusiera un arquetipo de molusco esquemático, que sintetizara las características de la organización moluscana. Dicho arquetipo fue concebido a través del estudio de la anatomía comparada de los moluscos vivientes y generalmente, los zoólogos sostienen que el mismo debió existir en el Precámbrico y que, cada clase de molusco evolucionó independientemente a partir de dicho arquetipo.

De acuerdo con las ilustraciones referidas al prototipo mencionado, éste habría tenido una conchilla univalva, de manera que los aplacóforos vivientes resultarían ser moluscos degenerados que perdieron su conchilla. Yonge (1976) ilustró al arquetipo con una conchilla univalva cónica, múltiples músculos retractores pedales, boca y ano bien separados y situados en extremos opuestos de la conchilla, de manera que resultaba tener aspecto monoplacoforano.

El descubrimiento del monoplacoforano viviente *Neopilina* (Lemche, 1957) hizo pensar que se había hallado al arquetipo, a pesar de la diferencia importante notada en la forma viviente, con relación al arquetipo, de la posesión de las branquias dispuestas en una hilera lateral al pie. No obstante, la gran similitud entre *Neopilina* y los primitivos monoplacóforos del Paleozoico Inferior, motiva que aún se siga considerando a este molusco parecido al antecesor de todas las clases del phylum.

Las críticas formuladas al concepto del arquetipo condujeron a la opinión más generalizada, de que el mismo no es necesario para entender la evolución de los moluscos, ya que mejor sería considerar que cada clase se originó a partir de otra preexistente o sea, algo similar a lo sucedido en la evolución de los tetrápodos en los cuales, a partir de los peces crossopterigios surgieron los anfibios, de estos los reptiles y finalmente, las aves y mamíferos. La comprobación de esta idea se hallaría facilitada por el hecho de que, todas las clases de moluscos ya estaban en existencia al final del Ordovícico Medio, de manera que la investigación de las formas intermedias cámbricas y ordovícicas, estratigráfica y morfológicamente, ayudaría mucho a la mejor comprensión del origen de las diferentes clases.

En 1972, Stasek dividió a los Mollusca en tres linajes o subphyla: Aculifera (Aplacophora), Placophora (Polyplacophora) y Conchifera (Monoplacophora y otras clases derivadas de éstos). Desde entonces, se han discutido mucho las probables relaciones filogenéticas entre estos linajes y, en general, se acepta que los Conchifera son monofiléticos, pero con los aplacóforos y poliplacóforos, se propusieron dos posibilidades:

a-Los Aplacophora y Polyplacophora serían grupos hermanos y juntos (Aculifera) constituirían un clado hermano de los Conchifera.

b-Los Aplacophora son primitivos con relación a los otros moluscos y los Polyplacophora representan un grupo hermano de los Conchifera. Así, los Aplacophora son un grado más bien que un clado.

Runnegar y Pojeta (1974, 1976) aceptaron la clasificación de Stasek (1972) pero, a los Conchifera, los dividieron en dos linajes mayores, basados en que la información paleontológica indicaba que los Monoplacophora helcionelloideos habían originado a los Gastropoda, Cephalopoda y Rostroconchia (posiblemente también a los Polyplacophora) y que, de los Rostroconchia, derivaron los Pelecypoda y Scaphopoda. Las últimas tres clases formarían un linaje que divergió de los Monoplacophora en el Cámbrico Temprano, al que denominaron subphylum Diasoma, mientras que las otras clases constituirían el subphylum Cyrtosoma (Figura **11**. 33).

Los Diasoma (Rostroconchia, Bivalvia, Scaphopoda) se caracterizan por la conchilla primitivamente abierta en ambos extremos y el intestino relativamente rectilíneo, con la boca y el ano abriendo en puntos opuestos de la conchilla. Sus tres clases se especializaron en una vida infaunal y la compresión lateral de la conchilla es un carácter difundido en el grupo.

Los Cyrtosoma (Monoplacophora, Gastropoda, Cephalopoda) desarrollaron una existencia epifaunal, solo secundariamente infaunal, y la conchilla exhibe una forma cónica, comúnmente espiralada. La abertura relativamente pequeña de la conchilla motiva que el ano se ubique cerca de la boca y el sistema digestivo tenga forma de U.

Los Cyrtosoma serían los antecesores de los Diasoma, aunque ambos subphyla aparecieron y comenzaron a diversificarse en el término de unos pocos millones de años durante el Cámbrico Temprano.

Según Runnegar y Pojeta (1974), los Diasoma derivaron de los Helcionelloidea, moluscos univalvos, sin torsión, asignados a los Monoplacophora y que incluirían a una variedad de formas, además de los tradicionales tryblidáceos (*Pileus*, *Tryblidium*, *Neopilina* viviente).

Una concepción diferente sobre el origen de las clases de moluscos fue presentada por Peel (1991 a, b) para quien los helcionelloideos constituirían un linaje superior de moluscos y diferente de los tryblidáceos; además, serían endogástricos y no exogástricos como sugirieron otros autores (Knight y Yochelson, 1960). Ambos grupos de moluscos corresponderían a clases distintas: los helcionelloideos a la clase Helcionelloida, endogástrica, y los tryblidáceos a la clase Tergomya, exogástrica.

Los Tergomya reemplazarían a los Monoplacophora, clase que debería ser abandonada por su heterogeneidad y las distintas acepciones recibidas, aunque el término podría continuar siendo informalmente útil para señalar a organismos similares univalvos sin torsión.

Si bien, los Diasoma derivaron de los Helcionelloidea, no constituirían un grupo monofilético por comprender a dos linajes diferentes y paralelos: los Bivalvia derivados de los Tergomya (no de los helcionelloideos) tryblidáceos primitivos o de algún molusco exogástrico parecido, los que llegaron a constituir un grupo de moluscos en gran parte, infaunales o semiinfaunales, y los Rostroconchia, evolucionados de helcionelloideos endogástricos, que constituyen un grupo de moluscos infaunales o semiinfaunales análogos a los bivalvos.

Los escafópodos representarían el último grupo especializado del linaje helcionelloideo-rostroconchio, o podrían ser una derivación temprana de los Bivalvia.

Los Cyrtosoma tampoco serían monofiléticos pues, los cefalópodos habrían derivado de helcionelloideos endogástricos (no de tergomya-

nos tryblidáceos), mientras que los gastrópodos lo hicieron de moluscos tipo tergomyano, exogástricos, sin torsión.

Las similitudes entre cefalópodos y gastrópodos, como la posesión de una conchilla enroscada endogástrica, se debería a la convergencia motivada por habitar dentro de un cono estrecho.

En general, la evolución de las clases de moluscos estuvo asociada con cambios importantes en los hábitos, principalmente alimentarios, de los grupos involucrados, o con el surgimiento de características que sirvieron para mejorar los hábitos ya existentes.

CARACTERIZACIÓN DE LAS DIFERENTES CLASES DE MOLUSCOS

CLASE CHAETODERMOMORPHA (CAUDOFOVEATA)

Moluscos de tamaño pequeño a mediano (2 mm hasta 14 cm de largo), vermiformes, cubiertos por una cutícula y escamas aragoníticas, sin un pie diferenciado, reemplazado por una reducida área ventral de deslizamiento; cavidad del manto terminal, con un par de ctenidios. Conducto alimenticio medio con glándulas ventralmente separadas, rádula presente. Sexos separados. Larva **stenocalymma** (Figura **11**. 4 D). Marinos, habitan en sustratos barrosos, desde 10 m hasta 7000 m (9000 m según Scheltema, 1978) de profundidad, a menudo construyendo tubos en forma de J. Detritívoros, entre sus alimentos se hallan foraminíferos y pequeños organismos. Incluyen unas 88 especies vivientes, en el único orden Chaetodermatida (con 3 familias). *Chaetoderma araucana* (Figura **11**. 8). Sin fósiles conocidos.

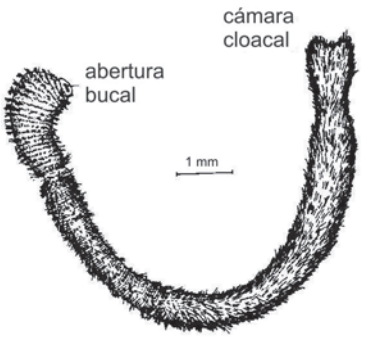


Figura 11. 8. *Chaetoderma araucana*, Chile (de Osorio, 1981).

CLASE NEOMENIOMORPHA (SOLENOGASTRES, VENTROPLICIDA)

Moluscos de tamaño pequeño a mediano (0,8 mm hasta 30 cm de largo), con el cuerpo comprimido lateralmente, manto con cutícula y escamas y/o espículas aragoníticas; un surco ventral medio longitudinal corre desde la boca hasta el ano. Cavidad del manto modificada, sin ctenidios verdaderos, rádula presente; conducto alimentario medio recto, sin glándulas separadas. Hermafroditas. Predadores epibentónicos que pueden vivir sobre vegetales o cnidarios (cuyos tejidos rasparían como alimento). Marinos, habitan entre 5 m y 6850 m de profundidad. Incluyen unas 185 especies vivientes, distribuídas en 4 órdenes. *Proneomenia gerlachei* (Figura **11**. 9).



Figura 11. 9. *Proneomenia gerlachei*, aproximadamente X 2,5, Antártida (de Osorio, 1981).

Generalmente se considera a los «Aplacophora» como los moluscos vivientes más primitivos. Ellos habrían sido los primeros en separarse del tronco de los Mollusca y desde entonces, conservaron caracteres que serían muy similares a los que habría poseído el arquetipo moluscano, quizá al final del Precámbrico. Lamentablemente, no se conocen representantes fósiles indudables de estos moluscos primitivos. En depósitos fosfáticos del Ordovícico se hallaron espículas atribuidas al género *Ptiloncodus* que podrían compararse a las de los aplacoforanos vivientes, mientras que otras fueron comparadas con las del actual *Uncimeria neapolitana*.

Glaessner (1969) reconoció rastros de locomoción en el Precámbrico Superior, que podrían haber sido originados por un organismo similar a un aplacoforano neomeniomorphoideo, y los denominó *Bunyerichnus*, pero Salvini-Plawen (1990) considera que dicha relación es poco probable.

Nódulos calcáreos del Wenlock (Silúrico) de Herefordshire (Inglaterra) proporcionaron a *Acaenoplax hayae* (Sutton *et al*., 2001, 2004; Stockstad, 2001) (Figura **11**. 10), molusco sub-

cilíndrico alargado, con 7 valvas dorsales bilateralmente simétricas, distanciadas unas de otras, y numerosas espinas dispuestas dorsal y lateralmente pero no ventralmente, donde se halla un surco medio longitudinal, bien desarrollado; poseía abertura bucal y carecía de pie. Posiblemente fue un organismo epibentónico que se alimentaba de presas sésiles.

Aunque poseyendo algunos caracteres propios, mostraría vinculaciones placoforanas, como la repetición seriada de sus elementos, una característica poco desarrollada en los moluscos. La presencia de valvas aragoníticas con crecimiento marginal es típica de los moluscos y su disposición en una hilera dorsal recuerda a las placas dorsales de los poliplacóforos, si bien se hallan repetidas en número de 7 en vez de 8. Otros caracteres, principalmente de las partes blandas, lo aproximan a los aplacóforos, por lo que estos organismos podrían tener una especial significación en la evolución inicial no solo de los aplacóforos y poliplacóforos, sino de los moluscos en general.

Cherns (2004) reunió a los géneros *Acaenoplax*, *Haloplax*, *Enetoplax* y *Arctoplax* en la nueva familia Haloplacidae, considerándola que representaría a moluscos aplacoforanos con placas. Mientras *Acaenoplax* es del Silúrico inglés y tienen valvas (escleritos) dorsalmente lisas, los otros géneros se hallan en el Silúrico de Gotland (Suecia) y están representados por valvas tuberculadas.

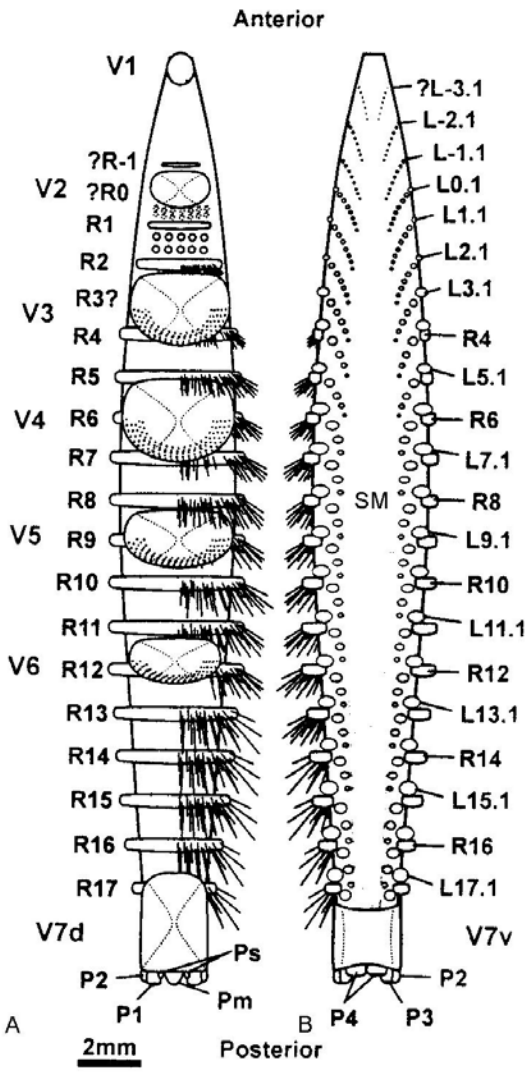


Figura 11. 10. *Acaenoplax hayae*. Silúrico. A. vista dorsal; B. vista ventral. Valvas (V1-V6, V7d, V7v), aristas (R1-R7, ?R0, ?R-1), surco medio (SM), lóbulo (L), proyecciones posteriores (Ps, Pm, P1-4) (de Sutton *et al.*, 2004).

CLASE POLYPLACOPHORA (PLACOPHORA, LORICATA)

ANATOMÍA

Moluscos marinos de simetría bilateral, con el cuerpo alargado y comprimido dorsoventralmente, protegido en su parte dorsal por una hilera de **8 placas** o **valvas** calcáreas (aragonita), articuladas y que permiten al animal enrollarse. Periféricamente, la conchilla lleva una banda de tejido muscular - **cintura** o **perinoto** - que forma parte del manto, la que puede ser lisa o tener escamas, espículas o espinas calcáreas o bien, proyecciones filiformes quitinosas (Figura **11**. 11).

Ventralmente se observa una región anterior o cefálica, con un orificio o boca pero sin ojos, tentáculos u otocistos, y un pie aplanado, bien desarrollado, separado de la cabeza por un surco y de la cintura por un canal paleal, en el que se alojan entre 8 y 88 pares de ctenidios de forma cónica (Salvini-Plawen, 1990) (Figura **11**. 12).

El sistema digestivo se extiende desde la boca hasta el ano, situado en el extremo posterior, donde también abren los orificios genital y excretor, las glándulas mucosas (que aglutinan partículas sedimentarias) y los osfradios. Rádula con 17 dentículos de variado espesor y configuración, dispuestos en hileras transversales. A continuación de la boca siguen el esófago, el estómago con la glándula digestiva y el intestino.

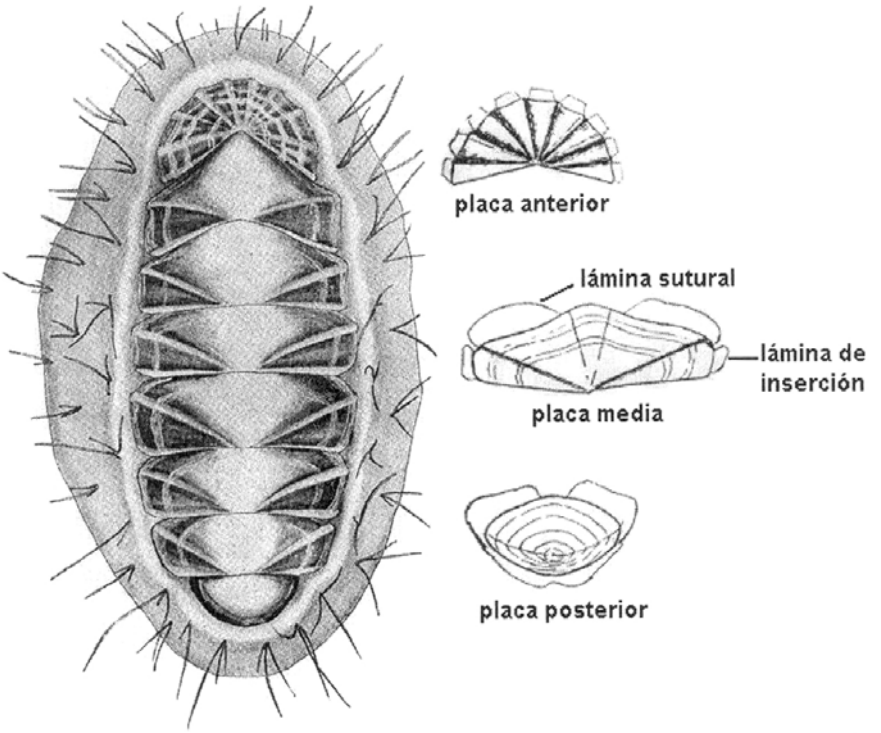


Figura 11. 11. Vista dorsal de la conchilla de *Plaxiphora aurata* X 1,8, y detalle de sus placas (de Castellanos, 1956, 1948).

Corazón con dos aurículas y un ventrículo, dos riñones y una gónada posterior.

Sistema nervioso con un arco de dos cordones longitudinales laterales y otros dos pédicos, ubicados dentro del arco anterior, y que componen un anillo esofágico.

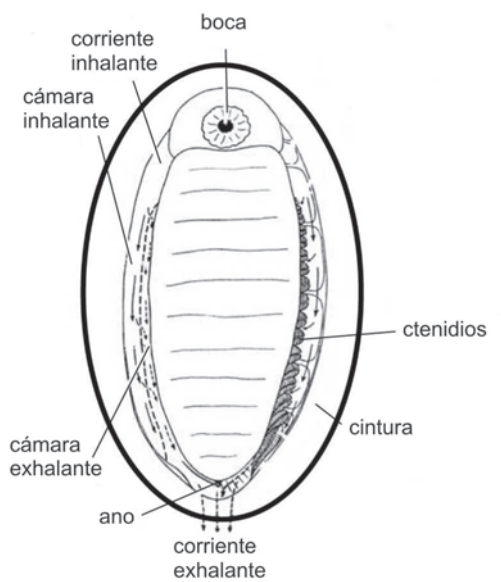


Figura 11. 12. Vista ventral de un poliplacóforo: *Lepidochitona cinereus* (de Yonge, 1960).

Un complejo sistema muscular gobierna el movimiento de las diferentes partes del cuerpo (placas, pie, rádula, etc.).

Sexos separados, fecundación externa y breve estadio larval pelágico.

Las 8 placas calcáreas se diferencian en: una terminal anterior y otra posterior, ambas de contorno redondeado, y seis intermedias (Figura **11**. 11). En la composición de las mismas intervienen cuatro capas: perióstraco, tegmento, articulamento e hipóstraco (Figura **11**. 13). El **perióstraco** o capa más externa, de naturaleza orgánica y muy delgada, cubre al **tegmento** o primera capa calcárea (pero que también contiene materia orgánica), relativamente blanda y porosa, cuya superficie puede ser lisa, estriada, granulosa, etc., y estar dividida por la ornamentación en **áreas tegmentales**. A través de los poros del tegmento afloran las terminaciones de numerosas papilas sensoriales y/o excretoras denominadas **estetos**, si carecen de pigmentos, u **ocelos**, más pigmentados y perfeccionados, con funciones fotorreceptoras.

El **articulamento** o capa calcárea ventral, ubicado entre el tegmento y el hipóstraco, es denso, porcelanáceo y laminado, posee proyecciones denominadas **placas** o **láminas de inserción** y **láminas suturales** (Figuras **11**. 14 y 15). Las primeras son extensiones laterales del lado

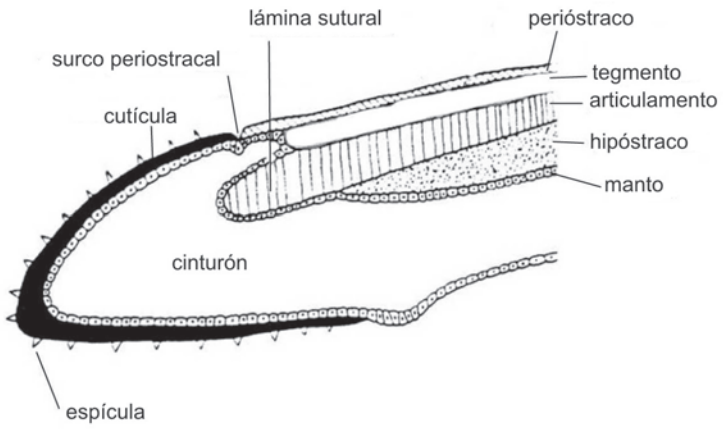


Figura 11. 13. Sección generalizada del borde del manto de un quitón, mostrando la relación entre las capas de la conchilla y el manto (modificado de Stasek 1972, según Boardman, Cheetham y Rowell, 1987).

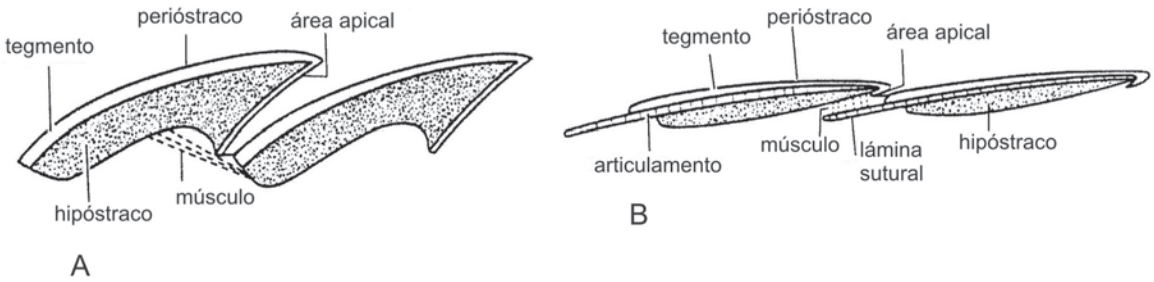


Figura 11. 14. Sección longitudinal oblicua de dos valvas adyacentes de un paleoloricado (A) y de un neoloricado (B), mostrando la posición de fijación de un músculo (modificado de Stasek 1972, según Boardman, Cheetham y Rowell, 1987).

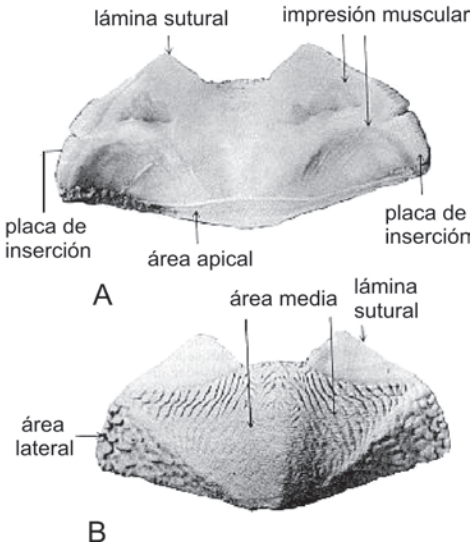


Figura **11**. 15. Vista interna (A) y externa (B) de una valva intermedia de *Chiton tuberculatus*, X 2 (de Pojeta, 1980).

ventral de cada valva intermedia que se proyectan en la cintura; las segundas, de forma lobulada, se extienden anteriormente en las valvas intermedias y posterior, quedando cubiertas por la parte posterior de la valva precedente.

La capa más interna constituye el **hipóstraco**, formado por cristales columnares, de espesor variable, que sirve de superficie de fijación muscular y puede constar de varias capas.

Algunos poliplacóforos modernos, entre el tegmento y articulamento, tienen otra capa calcárea o **mesóstraco**.

A veces el tegmento y el perióstraco superan al ápice valvar y doblan ventralmente a lo largo del borde posterior, formando un **área apical** (Figura **11**. 15).

El tamaño de los poliplacóforos varía entre 3 mm y 43 cm y actualmente cuentan con unas 750 especies. Cámbrico Tardío-Holoceno.

SISTEMÁTICA

Típicamente, los Polyplacophora incluyen a los órdenes Palaeoloricata, Phosphatoloricata y Neoloricata. Sin embargo, Vendrasco *et al*. (2004) opinan que también los Multiplacophora (Devónico-Pérmico), considerado un grupo de posición sistemática incierta, representarían un cuarto orden de esta clase. Según estos autores, el quitón devónico *Echinochiton dufoei* tendría características intermedias entre los típicos quitones y los Multiplacophora, tales como *Polysacos vickernianum* (ver Capítulo **16**).

Orden Palaeoloricata

Quitones primitivos con valvas gruesas, macizas, imbricadas (excepto en los más primitivos), desprovistas de articulamento, láminas suturales y de inserción, y con áreas apicales grandes. Cámbrico Tardío-Cretácico Tardío.

Vendrasco y Runnegar (2004) expresan que los ejemplares del Cretácico Tardío se hallan precariamente conservados y podrían ser neoloricados.

Suborden Chelodina

Paleoloricados primitivos, con placas ligeramente en contacto, gruesas, estructura vesicular y superficie con gránulos o tubérculos. Principalmente Cámbrico-Silúrico, algunos representantes llegan al Cretácico Tardío.

Incluye géneros como *Matthevia*, *Chelodes*, *Preacanthochiton* y *Echinochiton*.

Matthevia (Cámbrico Tardío-Ordovícico Temprano), según Runnegar *et al*. (1979) sería el quitón más primitivo y antiguo conocido. De unos 10-12 cm de largo, tenía 8 placas de estructura vesicular formando una hilera de proyecciones córneas elevadas, que se habrían hallado ligeramente en contacto, comúnmente recorridas por uno o dos **túneles** de función desconocida, extendidos en el interior de la valva, desde la base hasta el ápice; se alimentaba de los estromatolitos intermareales (Figura **11**. 16). Sus placas cónicas posiblemente le servían como defensa contra los depredadores.

Matthevia probablemente descendió de algún molusco aplacoforano y pudo ser el ancestro de *Chelodes* (Ordovícico-Silúrico o Devónico Temprano) (Figura **11**. 17), de amplia distribución geográfica y con el que estaría vinculado a través de formas intermedias, como *Hemithecella* y *Preacanthochiton*, del Cámbrico más alto-Ordovícico Temprano. *Matthevia* habría originado a *Hemithecella* o alguna forma afín, al final del Cámbrico o principio del Ordovícico, y de éste surgieron *Preacanthochiton* (Figura **11**. 18) y *Chelodes*, los cuales tienen las placas más aplanadas y en contacto. *Chelodes* vivió hasta el Silúrico o inicios del Devónico pero no habría sido el ancestro de los quitones más jóvenes. Estos estuvieron vinculados con otros quitones del Ordovícico Temprano que tenían valvas más chatas, menos macizas y más alargadas lateralmente.

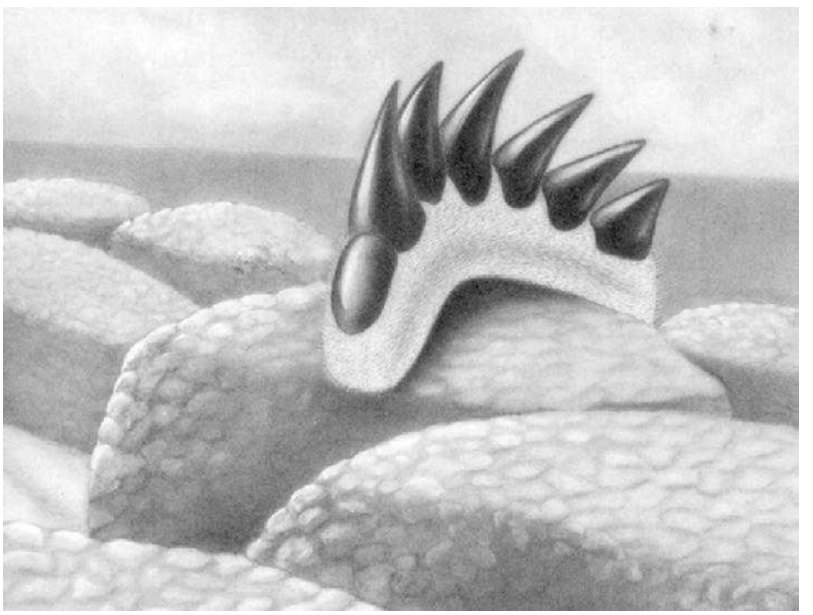


Figura 11. 16. Interpretación artística de *Matthevia variabilis* alimentándose sobre un estromatolito intermareal del Cámbrico Tardío (de Runnegar *et al*., 1979).



Figura 11. 17. *Chelodes bergmani*, X 1. Silúrico Medio (de Smith, 1960).

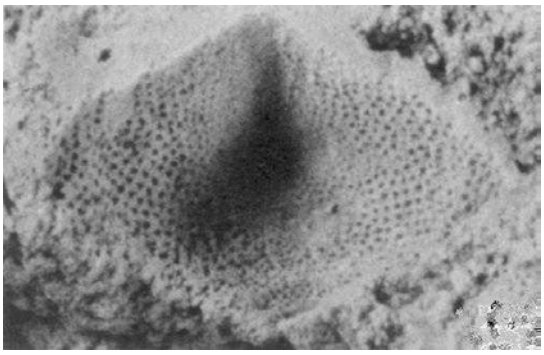


Figura 11. 18. *Preacanthochiton cooperi*, X 6,5. Cámbrico Superior. Molde externo de una placa intermedia mostrando la ornamentación (de Runnegar *et al*., 1979).



Figura 11. 19. *Septemchiton vermiformis*, X 1,9. Ordovícico Superior (de Smith, 1960).

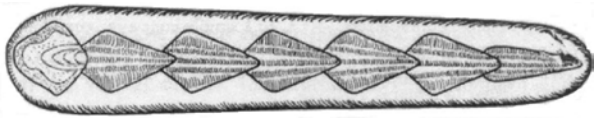


Figura 11. 20. *Cobcrephora silurica*, X 5,3. Silúrico. Reconstrucción del animal con las placas o valvas, suponiendo una conchilla de siete placas, en vista dorsal. La ornamentación de las valvas se ha omitido; la extremidad anterior mira a la izquierda (de Bischoff, 1981).

Suborden Septemchitonina

Quitones vermiformes, de cuerpo excesivamente alargado en relación al ancho, con 8 valvas dorsales alargadas y estrechas, imbricadas. Comprende a los géneros *Septemchiton* (Figura **11**. 19) y *Robustum*, del Ordovícico.

Orden Phosphatoloricata

Quitones primitivos con no más de 7 valvas fosfáticas, la terminal anterior rómbica, ancha; la posterior alargada y cinco intermedias más largas que anchas. Valvas ligera a moderadamente imbricadas, por lo que la conchilla se podría enrollar, con perióstraco pustuloso, tegmento e hipóstraco, ambos con numerosas láminas alternadas, de naturaleza orgánica y apatítica. Género *Cobcrephora* (Figura **11**. 20), con 3 especies, del Ordovícico Tardío-Silúrico Tardío de Australia (Bischoff, 1981).

Estos quitones habrían tenido una longitud media de 15 mm, con un máximo entre 30 y 32 mm. Habitaban ambientes intermareales a infrasublitorales, cálidos, predominantemente de gran energía.

La naturaleza fosfática de las placas indicaría que se trata de un grupo primitivo de quitones, probablemente antecesores de los poliplacóforos calcáreos. Posiblemente, descendieron de algún aplacoforano con placas orgánicas no mineralizadas. Según Runnegar y Pojeta (1974), los Aplacophora constituirían un linaje separado en la historia moluscana, en contraposición a las demás clases de moluscos derivadas directa o indirectamente de los Monoplacophora. Después de su separación habría tenido lugar la evolución química de las valvas orgánicas a las fosfáticas, proceso que debió ocurrir en el Cámbrico Temprano a Medio, pues en el Cámbrico Tardío ya existe *Preacanthochiton* (Bischoff, 1981).

Orden Neoloricata

Valvas delgadas, en número de 8, con perióstraco, tegmento, articulamento, láminas suturales, placas de inserción (ausentes en los más primitivos), hipóstraco y, en los más evolucionados, mesóstraco. Carbonífero-Holoceno.

Suborden Lepidopleurina

Quitones de pequeño tamaño, sin láminas de inserción en las formas más primitivas, tegmento pustuloso y con escaso número de ctenidios posteriores. Ordovícico-Holoceno. *Lepidopleurus* (Carbonífero-Holoceno) (Figura **11**.

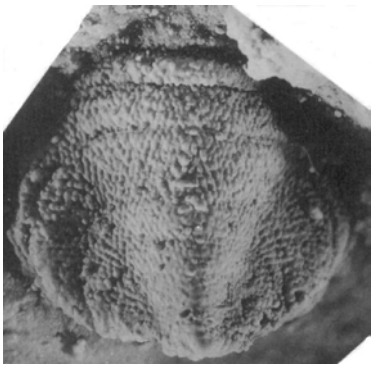


Figura 11. 21. *Asketochiton chubutensis*, X 8,2. Pérmico (de Hoare y Sabattini, 2000).

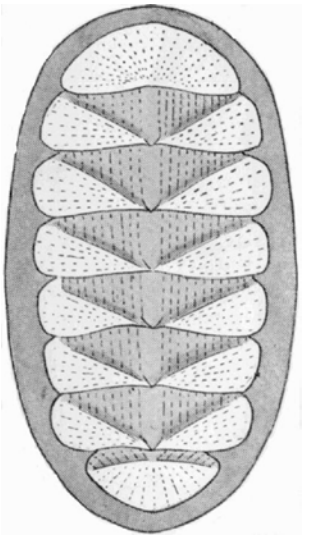


Figura 11. 22. *Lepidopleurus medinae*, X 6; viviente en Argentina y Chile (de Castellanos, 1956).

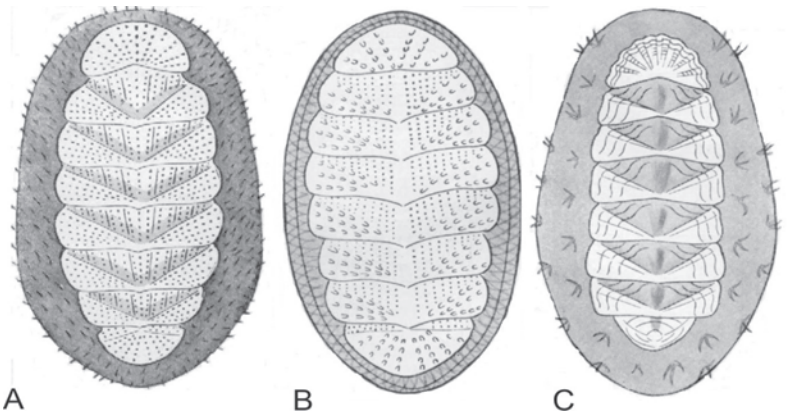


Figura 11. 23. Especies del suborden Chitonina vivientes en Argentina y Chile. A. *Chaetopleura peruviana*, X 1,12; B. *Chiton granosus*, X 1,12; C. *Plaxiphora aurata*, X 1,12 (de Castellanos, 1956).



Figura 11. 24. *Acanthochitona crocodilus*, X 2, viviente, Australia (de Smith, 1960).

22) y *Hanleya* (Pleistoceno-Holoceno). En el Pérmico de Argentina se conoce *Asketochiton chubutensis* (Hoare y Sabattini, 2000) (Figura **11**. 21).

Suborden Chitonina

Quitones de tamaño pequeño hasta grande; valvas intermedias con área media y dos laterales con diferentes esculturas. Articulamento bien desarrollado con láminas de inserción denticuladas. (?Triásico) Cretácico-Holoceno. Incluye a la mayoría de los quitones actualmente vivientes, como *Chaetopleura*, *Chiton* y *Plaxiphora* (Figura **11**. 23 A-C). El primer género cuenta con dos especies en el Holoceno bonaerense (Farinati, 1995).

Suborden Acanthochitonina

Valvas total a parcialmente cubiertas por la cintura, articulamento muy desarrollado con relación al tegmento. Placas de inserción denticuladas. Oligoceno-Holoceno. *Acanthochitona* (Mioceno-Holoceno).

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los poliplacóforos, comúnmente conocidos como **quitones**, son organismos de movimientos lentos, que habitan en todos los mares y latitudes, formando parte del bentos y prefiriendo los fondos rocosos de las zonas afectadas por las mareas; no obstante, algunos vi-

ven a mayores profundidades, hasta los 8000 metros. Por medio del pie y la cintura pueden adherirse fuertemente a la superficie rocosa, cuyas grietas y oquedades suelen usar como habitación, preferentemente diurna, pues en la noche la abandonan en busca de alimento. En casos de peligro enrollan la conchilla o se fijan al sustrato por medio de secreciones adhesivas.

Muchos quitones se alimentan de algas marinas y microorganismos, otros con sus rádulas raspan la superficie de los briozoos, hidroideos, corales o balánidos juveniles, y hasta existirían algunos carnívoros.

Los hábitos de las formas fósiles habrían sido bastante similares a los actuales y, particularmente *Matthevia variabilis*, del Cámbrico Tardío, posiblemente se alimentaba de los estromatolitos intermareales.

DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA

Los poliplacóforos ya están representados en el Cámbrico Tardío por *Matthevia* y *Preacanthochiton*, ambos del suborden Chelodina pero de diferentes familias (Mattheviidae y Preacanthochitonidae) que, como todos los paleoloricados predominantes en el Paleozoico, tendrían valvas generalmente gruesas y macizas, en número de 8, y compuestas por dos capas principales calcáreas. Un tercer género, *Chelodes* no solo tuvo biocrón amplio, pues se habría extendido desde el Ordovícico Temprano hasta comienzos del Devónico, sino que además, su distribución abarcó América del Norte, norte de Europa y Australia. En el Silúrico, principalmente Wenlock de Gotland (Suecia) se halla una abundante y diversificada fauna de paleoloricados, entre los que se encuentran 3 especies de *Chelodes*.

En el Ordovícico-Silúrico australiano, la presencia de paleoloricados y Phosphatoloricata es particularmente importante, por su posible significación en la evolución química de los poliplacóforos.

La diversificación de los quitones se incrementó notablemente durante el Paleozoico Tardío cuando, a los Palaeoloricata se sumaron los Neoloricata. Hasta el Carbonífero solo existieron poliplacóforos paleoloricados, sin articulamento. A partir del Carbonífero aparecen los quitones modernos o neoloricados, con articulamento, que ya están bien representados en el Pérmico de Texas (U.S.A.), si bien su gran desarrollo se produjo a partir del Cretácico Tardío; la mayoría de sus especies fósiles pertenece a los Chitonina.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

El origen de los aplacóforos y poliplacóforos y sus relaciones filogenéticas con los Conchifera constituyen temas debatidos entre los especialistas, y que aún esperan una explicación satisfactoria.

Pojeta (1980) expresa la idea de que los poliplacóforos constituyen un desprendimiento temprano del tronco de los moluscos y habrían tenido un origen separado del resto de los conchíferos, lo que estaría avalado por el hecho de que la conchilla multivalva no es compartida por ninguno de los restantes moluscos y tampoco hay indicios de que los poliplacóforos hayan tenido, en algún momento de su historia, una conchilla univalva. Además, el articulamento, presente en los poliplacóforos más evolucionados y ausente en las formas del Paleozoico Temprano, no sería homólogo con la capa calcárea más interna de los restantes moluscos. La conchilla de *Matthevia* tiene una estructura vesicular muy diferente de la típica calcárea estratificada de los otros moluscos.

Según algunos autores, los Polyplacophora constituyen un grupo hermano de los Conchifera, mientras que para otros, los Aplacophora conforman un grupo hermano de los Polyplacophora y ambos forman un clado hermano de los Conchifera.

CLASE HELCIONELLOIDA

Moluscos sin torsión, univalvos, con conchilla endogástrica; generalmente de simetría bilateral, enroscada en espiral 1/2 - 1½ vueltas, en contacto o separadas, a menudo lateralmente comprimidas. Cavidad del manto posterior, debajo de la cavidad subapical; las corrientes de agua penetraban lateralmente y bañaban a las branquias, de posición póstero-lateral, antes de abandonar la cavidad como una corriente única y posterior. Abertura por lo común, planar, sin reentrantes, pero la superficie subapical puede desarrollar un seno medio, profundo, fusiforme o trematoso, con una única perforación al final de un tubo alargado, denominado ***snorkel*** (Figura **11**. 25). En algunas formas, las partes laterales de la abertura suelen extenderse como débiles escudos, produciendo anchas emarginaciones en ambas superficies, supra y subapical, montadas sobre el plano de simetría. La ornamentación puede incluir elementos comarginales y espículas, además de prominentes arrugas comar-

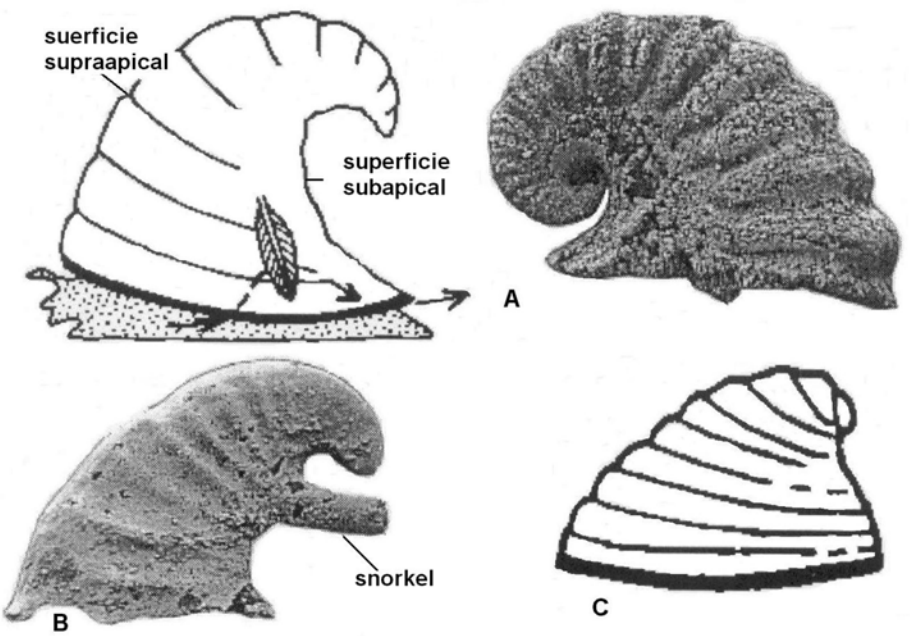


Figura 11. 25. Moluscos helcionelloideos: A. *Latouchella merino*, X 9; B. *Yochelcionella americana*, X 40; C. *Helcionella* (de Peel, 1991 a).

ginales. Precámbrico más Tardío, Cámbrico Temprano-Ordovícico Temprano.

Los helcionelloideos se diferencian de los tergomyanos pues estos son exogástricos; los gastrópodos también son endogástricos pero sufrieron torsión. Unas pocas conchillas bilateralmente simétricas y planoespirales de gastrópodos pueden confundirse con los helcionelloideos o tergomyanos.

Los helcionelloideos son los moluscos más antiguos conocidos pues aparecen en el Precámbrico más Tardío (Véndico o Ediacárico) del sudeste siberiano (Gubanov y Peel, 2001) con los géneros *Oelandiella* y *Archaeospira*, presentes unos 60 m debajo de la base del Tommotiano (piso basal del Cámbrico). Desde el comienzo del Tommotiano hasta el Cámbrico más alto, los helcionelloideos experimentaron una importante radiación adaptativa, distinguiéndose tres grupos taxonómicos: *Oelandiella* (Precámbrico más Tardío-Cámbrico Medio), *Latouchella* (Atdabaniano Tardío-Botomiano Temprano) (Figura **11**. 25 A) y *Oelandia* (Cámbrico Medio bajo).

En el Cámbrico Superior antártico se ha mencionado ?*Latouchella* pero los integrantes principales de esta fauna antártica serían tergomyanos, lo que podría indicar que los Tergomya y otros moluscos reemplazaron a los helcionelloideos en el Cámbrico Tardío, aunque habrían conseguido subsistir hasta el Ordovícico Temprano (Gubanov y Peel, 2000). El helcionelloideo más joven es *Chuiliella* del Ordovícico Inferior de Kazakhstán.

Es probable que el Cámbrico de la Precordillera argentina contenga helcionelloideos, si se confirmara la asignación a *Helcionella* insinuada por Knight y Yochelson (1960: 172) de *Quileanella* y *Pychinella*, géneros debidos a Rusconi (1952: 86; 1954: 2). El segundo de ellos por ejemplo, es una conchilla de 1 mm de altura por 1 mm de ancho, cuya descripción recuerda a la de un helcionelloideo. Por su parte, Rusconi (1952, p. 119, Lám. VI, fig. 6) agrega ?*Helcionella asperoensis*, del Cámbrico Medio precordillerano.

El reconocimiento de los Helcionelloida como una clase independiente de moluscos se debe a Peel (1991 a, b). Con anterioridad, Knight y Yochelson (1960) los habían incluido en los arqueogastrópodos (Prosobranchia, clase Gastropoda), mientras que Runnegar y Pojeta (1974), siguiendo a otros autores, los consideraron moluscos exogástricos, que no habían experimentado torsión. En 1976, Runnegar y Jell ubicaron a la superfamilia Helcionellacea (con 7 familias) en el orden Cyrtonellida de la clase Monoplacophora pero para Peel (1991 a, b), mientras los Helcionellacea son endosgástricos, los Cyrtonellida resultan exogástricos, por lo que corresponden a dos diferentes clases: Helcionelloida y Tergomya, respectivamente. Según este último autor, los Helcionelloida habrían originado a los Rostroconchia y proba-

blemente, también a los Scaphopoda y Cephalopoda.

Otros ejemplos de helcionelloideos son los géneros *Helcionella* y *Yochelcionella* (Figura **11**. 25 B, C). Este último, del Cámbrico Inferior y Medio, posee un prominente *snorkel*, cuya verdadera función es muy discutida. Según Runnegar y Pojeta (1974), quienes consideran exogástrica a esta conchilla, el mismo habría servido para conducir la corriente de agua entrante hasta las branquias, mientras que Peel (1991 a, b) sostiene que dicha conchilla es endogástrica y el *snorkel*, situado posteriormente, servía para la salida del agua.

CLASE TERGOMYA

ANATOMÍA

Moluscos sin torsión, univalvos, exogástricos. Conchilla calcárea, generalmente de simetría bilateral, comúnmente planoespiral de aproximadamente media vuelta a dos o más vueltas, a menudo con forma cónica (patelliforme) u ovoidea, con ápice anterior que puede variar desde subcentral hasta situarse sobre el borde anterior; en otras formas, la conchilla puede ser un cono curvo elevado o enroscado en un plano espiral con los estadios iniciales de crecimiento enroscados llevados anteriormente. Abertura generalmente planar pero en algunas formas cónicas puede ser arqueada en una vista lateral (*Pilina*). Impresiones musculares pares en el interior de la conchilla ovoide típicamente agrupadas en un anillo sobre la superficie dorsal supraapical, con el ápice yaciendo fuera del anillo. En las conchillas muy enroscadas y en las inusualmente elevadas, las impresiones musculares pares forman un círculo alrededor del ápice, variando en posición desde cerca de la abertura hasta media vuelta hacia atrás desde los bordes aperturales. Ornamentación de elementos radiales y/o comarginales; rugosidades comarginales prominentes poco desarrolladas.

En la actualidad, *Neopilina* tiene la región cefálica con dos tentáculos preorales, cavidad del manto peripedal, 5-6 pares de ctenidios modificados, 5-6 pares de órganos excretores, 2 pares de aurículas y gónadas. Son organismos marinos, detritívoros, que habitan entre 175 m y 6500 m de profundidad, conociéndose unas 12-15 especies vivientes, agrupadas en una única familia; su tamaño oscila entre 1,5 mm y 37 mm de largo.

SISTEMÁTICA

Comprenden a los órdenes Tryblidiida, Cyrtonellida e Hypseloconida.

OrdenTryblidiida

Conchillas de forma cónica y ovoidea, como las de los géneros *Neopilina* (viviente) (Figura **11**. 26 A), *Pilina* y *Tryblidium* (Cámbrico, Figura **11**. 26 B), en las cuales las impresiones musculares forman un círculo alrededor de la conchilla, quedando el ápice de la misma fuera del círculo (tipo «tergomyano»). Cámbrico Tardío (o ?Medio-Temprano)-Holoceno.

Los Tryblidiida no se conocen fósiles después del Devónico; son comunes en el Ordovícico y Silúrico pero casi desconocidos en el Devónico.

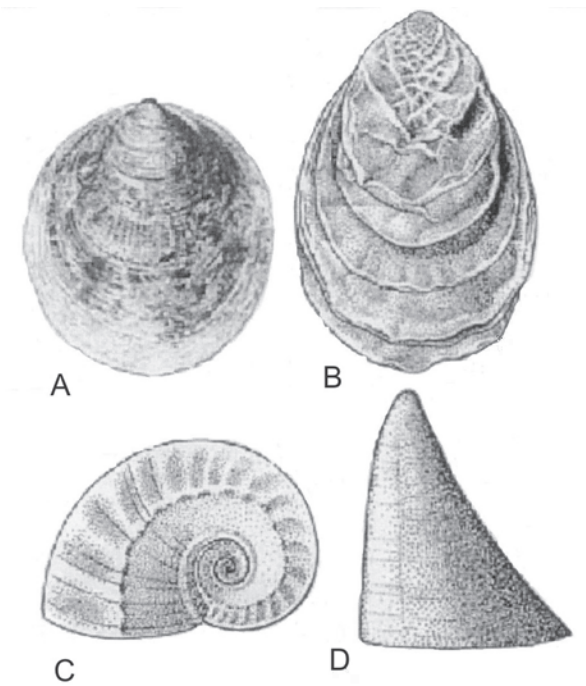


Figura 11. 26. Moluscos tergomyanos: A. *Neopilina galatheae*, X 1,2, viviente; B. *Tryblidium reticulatum*, X 1,7, Silúrico Medio; C. *Cyrtolites ornatum*, X 2,2, Ordovícico Superior; D. *Hypseloconus elegantus*, X 0,6, Cámbrico Superior (de Knight y Yochelson, 1960).

Orden Cyrtonellida

Conchillas enroscadas planoespiralmente, como *Cyrtolites* (Figura **11**. 26 C) y otras, en las cuales varios pares de músculos forman un círculo alrededor de la conchilla, quedando el ápice dentro del círculo (estilo «cyrtoniano»), generalmente cerca de la abertura. Cámbrico-Devónico.

Orden Hypseloconida

Conchilla cirtocónica, alta, ligeramente enroscada, interpretada como seudoendogástrica por comparación con *Knightoconus*. Este género junto con *Hypseloconus* (Figura **11**. 26 D) son considerados por Peel (1991 a) como tergomyanos endogástricos en los cuales la conchilla inusualmente elevada experimenta un cambio de enroscamiento desde la inicial exogástrica a otra adulta endogástrica. Los dos géneros mencionados y otros integran la superfamilia Hypseloconellacea. Cámbrico-Ordovícico.

CLASE GASTROPODA

Moluscos con la cavidad del manto en posición anterior debido a la torsión, secundariamente en situación posterior por destorsión. Conchilla en la mayoría de los casos, enroscada, con opérculo (a veces rudimentario) y ápice dirigido posteriormente, lejos de la cabeza (endogástricos). Cabeza libre con un par de fotorreceptores; órganos reproductores izquierdos, reducidos. Por lo menos, 40000 especies vivientes, marinos, límnicos y terrestres, con gran variabilidad ecológica y estructural. Tamaño entre 0,3 mm hasta más de 12 cm. Cámbrico Temprano-Holoceno.

En los ambientes marinos, los gastrópodos habitan la región bentónica, desde la zona costera interior hasta las grandes profundidades. Muchos son depredadores y para obtener su alimento perforan conchillas o utilizan dientes radulares venenosos; algunos son filtradores y pocos son parásitos. A partir del Cretácico aparecieron formas nadadoras y en el Pennsylvaniano comenzaron a invadir los ambientes dulcícolas y continentales. Un grupo importante carece de conchilla (ver Capítulo **12**).

CLASE ROSTROCONCHIA

Moluscos seudobivalvos, con conchilla larval univalva, no enroscada y sin torsión; conchilla adulta calcárea con una o más capas que atraviesan, sin interrupción, el borde dorsal, careciendo de comisura dorsal, ligamento, dientes y músculos aductores. Cámbrico Temprano-Pérmico Tardío, con su mayor diversidad en el Cámbrico-Ordovícico.

En su mayoría habrían sido infaunales detritívoros y, en menor proporción, filtradores; unos pocos pudieron ser epifaunales detritívoros (ver Capítulo **13**).

CLASE BIVALVIA (PELECYPODA, ACEPHALA, LAMELLIBRANCHIATA)

Moluscos con el cuerpo comprimido lateralmente; conchilla formada por dos valvas calcáreas articuladas a lo largo de la región dorsal; parte posterior del manto a menudo extendida formando sifones. Carecen de cabeza diferenciada y de rádula y poseen palpos labiales alimentadores, ligamento, músculos aductores y un pie generalmente bien desarrollado. Cavidad del manto con un par de ctenidios, a menudo modificados como grandes láminas. Epifaunales, infaunales y semiinfaunales. Predominantemente suspensívoros, perforadores o fijos a sustratos duros por una secreción de la glándula del biso. Su tamaño oscila entre 1 mm y 1,70 m. Viven actualmente unas 6000 especies marinas, que habitan entre 0 m y 10700 m de profundidad, además de unas 2000 límnicas. Cámbrico Temprano-Holoceno (ver Capítulo **14**).

CLASE CEPHALOPODA (SIPHONOPODA)

Moluscos con el cuerpo alargado dorso-ventralmente; conchilla recta, enroscada o regresiva, originalmente tabicada y perforada por un tubo o sifúnculo. Cabeza libre, con un par de ojos y uno o dos círculos de 8-10 hasta cerca de 90 tentáculos (brazos periorales); boca y ano yuxtapuestos, pero el cuerpo carece de torsión y es bastante simétrico. Pie modificado como un embudo y usado en la «propulsión a chorro» del agua que pasó por las branquias. Cavidad del manto restringida a la parte posterior del cuerpo, con 2 o 4 ctenidios. Aparato digestivo con fuertes mandíbulas y un saco de tinta rectal. Sistema nervioso muy concentrado. Básicamente carnívoros, pelágicos, habitan entre 0 m y 5400 m de profundidad, o bentónicos (hasta 8100 m de profundidad). Su tamaño oscila entre 1 cm y 30 m (con brazos de hasta 22 m de largo). Actualmente viven unas 600 especies y aproximadamente 10000 serían fósiles. Cámbrico Tardío-Holoceno (ver Capítulo **15**).

CLASE SCAPHOPODA (SOLENOCONCHA)

ANATOMÍA

Moluscos marinos con los lóbulos del manto

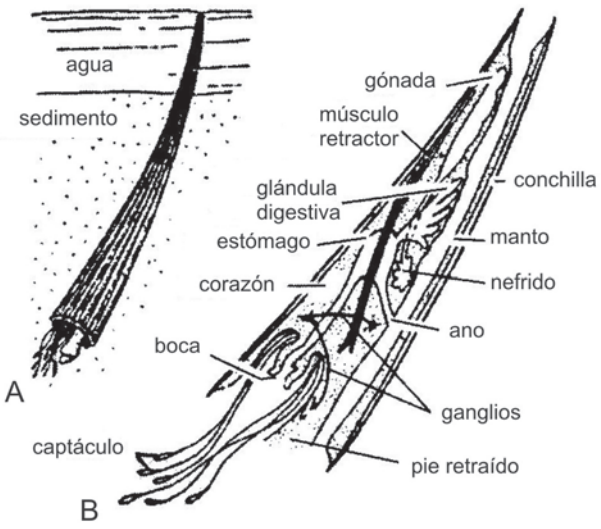


Figura 11. 27. Sección longitudinal generalizada de un escafópodo, mostrando los órganos principales.

fusionados por la parte media ventral, abiertos en ambas extremidades; univalvos, de simetría bilateral. Cabeza, situada anteriormente, representada por una trompa tubular que lleva una abertura o boca rodeada por tentáculos, denominados **captáculos**, alargados, cilíndricos y ciliados, cuya función es tomar los alimentos, constituidos principalmente por foraminíferos y otros diminutos organismos. Cavidad del manto de posición ventral. Ojos ausentes, pie puntiagudo, cilíndrico o vermiforme, más o menos largo, terminado en un mamelón medio con dos apéndices foliáceos laterales (*Dentalium*) o en forma de un disco festoneado (*Siphonodentalium*). Rádula bien diferenciada y superiormente, una placa córnea dura, llamada **mandíbula**, que serviría para romper estructuras calcáreas como las conchillas de los foraminíferos.

Branquias ausentes, la respiración se efectúa a través de la superficie del cuerpo. Debido al movimiento de los cilios del manto, el agua penetra por el orificio superior y, después de bañar la cavidad del manto, sale por el mismo lugar, el que también es utilizado para la descarga de los excrementos y los productos genitales. Sistema circulatorio imperfecto, sin vasos sanguíneos diferenciados y corazón rudimentario, solo con un ventrículo. Sistema nervioso formado por ganglios simétricamente dispuestos, hígado bilobulado, grande, e intestino muy plegado, con el ano abierto en la cavidad paleal (Figura **11.** 27**)**.

Órganos sensoriales quimiorreceptores dispuestos en los extremos de los captáculos, destinados a la selección de los alimentos; estatocistos ubicados en el pie, el cual puede ser extendido o retraído por la acción de músculos. Carecen de opérculo pero, cuando el pie se halla retraído, la abertura es cerrada por parte del manto. Ovíparos, de sexos separados, carecen de órganos copuladores.

CONCHILLA

La conchilla es calcárea y tiene la forma de un colmillo suavemente curvado, cuya longitud generalmente, oscila desde unos pocos milímetros hasta 0,50 m, excepcionalmente, 0,70 m. En los extremos presenta sendas aberturas y el diámetro aumenta regularmente durante el crecimiento (*Dentalium*) o, como en *Cadulus*, muestra un abultamiento subcentral. Fisiológicamente la parte dorsal del organismo corresponde con la concavidad de la conchilla y la ventral, con la convexidad (Figura **11.** 28). La cabeza, los captáculos y el pie pueden ser proyectados exteriormente por la abertura anterior. El crecimiento se realiza por secreción calcárea del manto en la extremidad anterior, de mayor diámetro que la posterior. Esta última, puede ser simple, presentar una hendidura o mostrar una proyección o **cañón**. Por reabsorción suelen formarse fisuras longitudinales. En algunos casos, en la abertura anterior se observan constricciones (Figuras **11.** 28 y 29).

La superficie de la conchilla puede ser lisa o estar recorrida por costillas longitudinales, variables en número y grosor; otras veces, la existencia de crecimientos comarginales originan una secuencia de estructuras anulares. En consecuencia, la sección de la conchilla es varia-

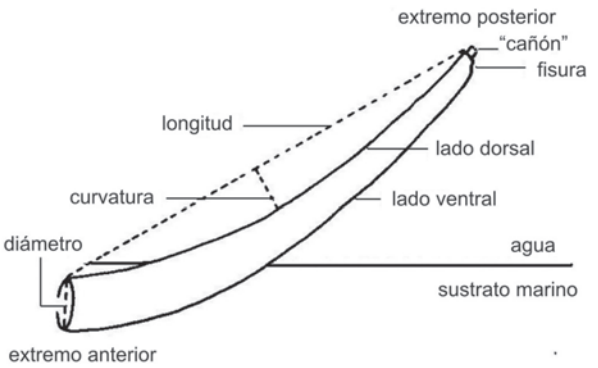


Figura **11**. 28. Dimensiones de una conchilla dentálida.

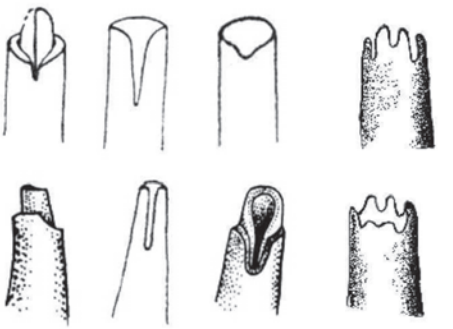


Figura **11**. 29. Distintas formas de desarrollo apical en los Dentaliidae (adaptado de diferentes autores).

ble: circular, comprimida dorso-ventralmente, angulosa (tetragonal, hexagonal, octogonal, multiangulosa).

SISTEMÁTICA

Se reconocen dos órdenes: Dentaliida y Gadilida.

Orden Dentaliida

Escafópodos con el pie abultado y lóbulos pedales laterales; dos pares de músculos retractores pedales. Conchilla de tamaño pequeño hasta grande, que aumenta progresivamente de diámetro con el crecimiento, alcanzando su máxima dimensión en el extremo anterior; superficie lisa o con costillas longitudinales o con anillos comarginales; «cañones» presentes, con fisuras o hendiduras poco frecuentes y en número reducido. Ordovícico Medio-Holoceno.

Los miembros de la familia Dentaliidae se hallan entre los más frecuentes como fósiles, particularmente las especies de los géneros *Dentalium* (Figura **11**. 30 A), *Fissidentalium* (Figura **11**. 30 B) y *Antalis*. La conchilla es ligeramente curvada, de paredes gruesas, recorrida por estrías o costillas longitudinales; la sección es circular hasta poligonal. En el género *Laevidentalium* (familia Laevidentaliidae) la conchilla, lisa y de sección circular, se angosta rápidamente hacia el ápice, de manera que el diámetro anterior es por lo menos, 5 veces mayor que el posterior.

Según Steiner (1992), este orden incluye 6 familias con unos 19 géneros.

En el Carbonífero de Argentina se halla *Laevidentalium chubutensis* (Sabattini, 1979) (Figura **11**. 30 C).

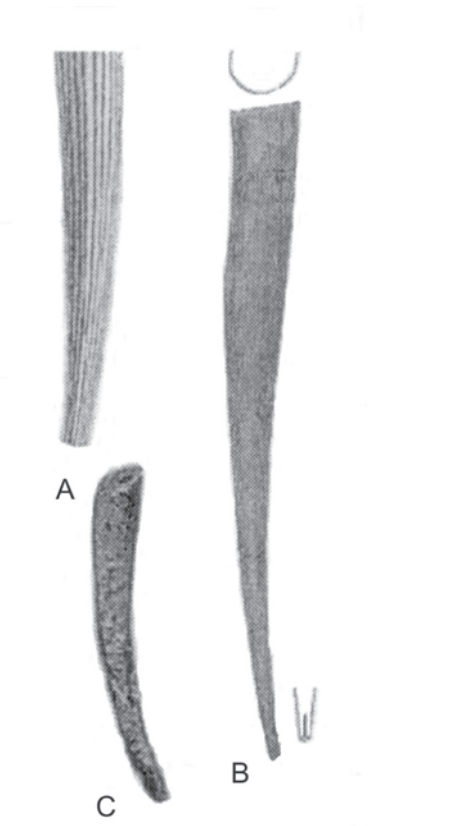


Figura **11**. 30. Representantes de la familia Dentaliidae: A. *Dentalium sulcosum*, X 0,6, Terciario de Argentina y Chile; B. *Fissidentalium ergasticum*, X 1,15, viviente; C. *Laevidentalium chubutensis*, X 5,4, Carbonífero Superior (A. de Philippi, 1887; B. de Emerson, 1962; C. de Sabattini, 1979).

Orden Gadilida (= Siphonodentalioida)

Escafópodos con pie vermiforme y un disco terminal; un par de músculos retractores pedales. Diámetro de la conchilla aumentando progresivamente y alcanzando su dimensión máxima en el extremo anterior o bien, conchilla en forma de tonel, con el diámetro mayor en la parte media o próximo a la anterior. Superfi-

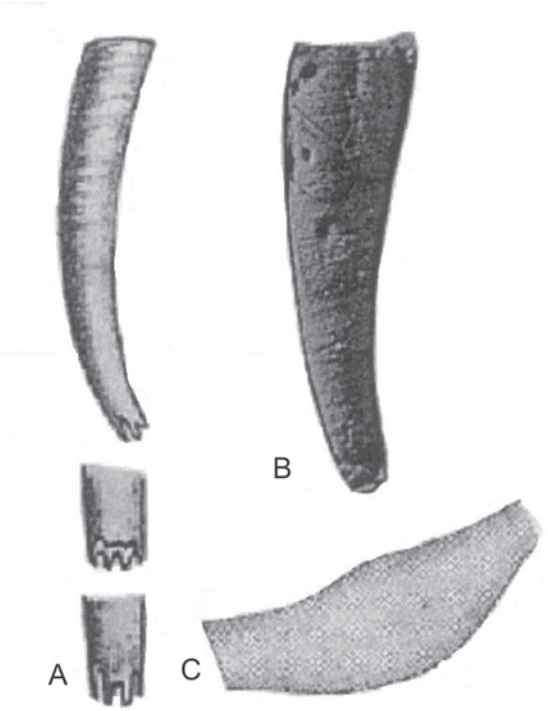


Figura 11. 31. A. *Siphonodentalium*; B. *Calstevenus sueroi* X 4, Pérmico Inferior; C. *Cadulus platensis*, X 6, viviente (A. de Emerson, 1962; B. de Sabattini, 1979; C. de Castellanos, 1967).

cie lisa o recorrida por costillas longitudinales; abertura anterior con constricciones, la posterior llevando frecuentes fisuras o hendiduras. Pérmico-Holoceno.

Suborden Entalimorpha

Conchilla provista de 4 a 13 costillas longitudinales y sección poligonal o lateralmente comprimida. Comprende una única familia (Entalinidae) con 6 géneros, entre los que se halla *Contentalina* con especies de costillas fuertes longitudinales, vivientes en la región atlántica a más de 5000 m de profundidad (Scarabino, 1986 b). Holoceno.

Suborden Gadilimorpha

Conchilla generalmente lisa y pulida, a veces con estrías longitudinales; sección circular o deprimida. Pérmico-Holoceno.

Comprende 3 familias con unos 14 géneros. En las profundidades del Atlántico norte (1840 m - 4225 m) habitan especies del género *Annulipulsellum* (familia Pulsellidae) con la conchilla de sección circular, superficie recorrida regularmente por anillos de sección triangular y ápice oblicuo. Otras especies atlánticas profundas (4125 m - 5781 m) pertenecen a la familia Wemersoniellidae, con conchilla recta o de curvatura casi imperceptible, porcelanácea, blanquecina; superficie lisa o tenuemente ondulada longitudinalmente en el lado dorsal. Sección ovalada, deprimida; abertura oblicua. La familia Gadilidae (Siphonodentaliidae) comprende géneros comunes en la bibliografía paleontológica como *Siphonodentalium* (Figura **11**. 31 A), con la conchilla fuertemente curvada y el diámetro mayor en la extremidad anterior, mientras que en *Cadulus* (Figura **11**. 31 C), la extremidad anterior es de menor diámetro que la posterior y el diámetro mayor de la conchilla se observa en su parte intermedia. Los depósitos pleistocenos de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y del Uruguay contienen a *Polyschides tetraschistus* (Farinati, 1997).

Uno de los géneros más antiguos de esta familia es *Calstevenus*, con una especie en el Pérmico argentino (Sabattini, 1979) (Figura **11**. 31 B).

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los escafópodos son moluscos marinos, infaunales, de distribución mundial, que habitan en la región bentónica desde la zona intermareal hasta los 6200 m de profundidad. Son particularmente exitosos en las aguas profundas y cerca del 70% de las especies vivientes conocidas habita por debajo de los 500 m y de ellas, un amplio porcentaje lo hace más allá de los 3000 m, con representantes exclusivos de los pisos batial y abisal (Scarabino, 1986 a).

Por medio del pie realizan excavaciones en el fondo arenoso, donde la conchilla queda semihundida, en posición vertical, con la extremidad posterior emergiendo de la superficie sedimentaria, y la parte cóncava (dorsal) hacia arriba.

Su alimentación consiste de foraminíferos y material orgánico que se halla en los sedimentos, para cuya captura se valen de los captáculos, pues son principalmente detritívoros.

Actualmente viven unas 600 especies, distribuidas en unos 50 géneros, mientras que los fósiles llegarían a 1000. Se conoce poco acerca de la paleoecología de este grupo, pero la impresión dominante es que se mantuvieron sin cambios importantes a lo largo del tiempo geológico.

DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA

El escafópodo más antiguo conocido hasta el presente es *Rhytiodentalium kentuckyensis* (Figura **11**. 32) del Ordovícico Medio de América del Norte (familia Laevidentaliidae, orden Dentaliida). Sin embargo, la representación

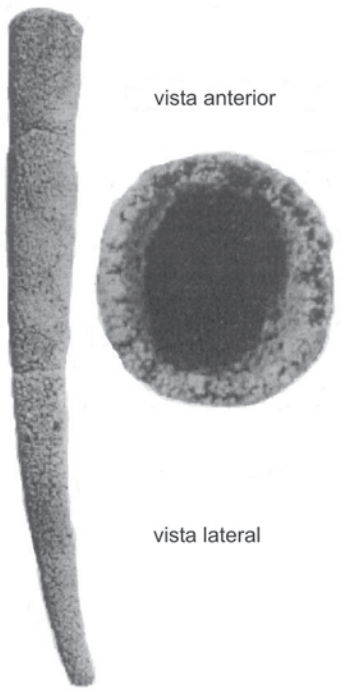


Figura 11. 32. *Rhytiodentalium kentuckyensis* (vista anterior X 0,25; vista lateral X 2,5), Ordovícico Medio (de Pojeta y Runnegar, 1979).

paleontológica de estos moluscos en el Paleozoico y Mesozoico es muy escasa y recién se observa un incremento importante en la diversidad a partir del Cretácico Superior y particularmente, en el Terciario y la actualidad. Géneros comunes son *Dentalium*, *Cadulus* y *Siphonodentalium*, conocidos en el Cretácico Superior y Terciario de América del Sur, donde se hallan representados por varias especies, particularmente *Dentalium*, si bien todos ellos aún esperan un análisis sistemático detallado y actualizado.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

El poco conocimiento existente sobre la ontogenia temprana de los escafópodos dificulta el establecimiento de sus posibles relaciones filogenéticas con otras clases de moluscos. Esta escasez de información incluye a características tales como la tendencia hacia un crecimiento anterior de la conchilla y la consiguiente reabsorción de su parte inicial, a los efectos de mantener a la extremidad posterior suficientemente abierta para permitir la entrada y salida del agua por la misma. Solo entre los Archaeogastropoda (Fissurellidae, Scissurellidae) se tiene algo similar, pero aquí este carácter es secundario. En los escafópodos, ello motiva que la conchilla larval se destruya al alcanzar el adulto cierto tamaño.

Runnegar y Pojeta (1974, 1976) y Pojeta y Runnegar (1979), basándose en la ontogenia del escafópodo *Dentalium*, establecieron similitudes entre los Scaphopoda y Bivalvia, concluyendo que ambos se habrían originado a partir de los Rostroconchia, por lo que reunieron a las tres clases en el subphylum Diasoma (Figura **11**. 33). Los escafópodos se habrían originado de rostroconchios ribeirioideos en los cuales, la fusión ventral de los lóbulos del manto generó a la conchilla tubular de los escafópodos, abierta en ambos extremos. Según dichos autores, el riberioideo *Pinnocaris*, Cámbrico Tardío-Ordovícico Temprano, tendría una forma muy parecida a la de los escafópodos, si bien posee un pegma prominente y una tendencia de crecimiento posterior; la transformación pudo ocurrir en el Ordovícico, dado que *Pinnocaris* y *Rhytiodentalium* son del final del Cámbrico y principio del Ordovícico. Una forma intermedia entre estos dos géneros podría ser ?*Pinnocaris* sp. *C*, del Ordovícico Temprano australiano, con su conchilla mostrando una componente de crecimiento anterior, como la de los escafópodos.

Yochelson (1978) sugirió para los escafópodos un origen devónico a partir de ancestros desconocidos, sin conchilla, pero según Pojeta y Runnegar (1979) esta posibilidad quedaría invalidada por ser conocido que todas las clases de moluscos se habrían originado en el Cámbrico o antes, a partir de ancestros con conchilla, y por la presencia de *Pinnocaris* y *Rhytiodentalium* en el Cámbrico Tardío-Ordovícico Medio.

Morris (1990) relacionó a los escafópodos con los rostroconchios conocardioideos, mientras que Engeser, Riedel y Bandel (1993), en base al estudio de la protoconcha escafópoda, concluyeron que este grupo habría estado muy próximo a los conocardioideos y que el origen de los Scaphopoda ocurrió en el Devónico, por heterocronía, a partir de rostroconchios conocardioideos. Así, todos los registros anteriores de escafópodos serían dudosos y posiblemente, tubos de vermes.

Steiner (1992) aceptó la relación entre Rostroconchia y Scaphopoda establecida por Runnegar y Pojeta (1976, 1985), a pesar de no conocerse formas intermedias y de no haberse proporcionado una explicación a los cambios en las dimensiones de los ejes del cuerpo y de la conchilla en los Rostroconchia y Bivalvia por un lado, y los Scaphopoda por el otro. Esto impide aceptar que los Scaphopoda hayan po-

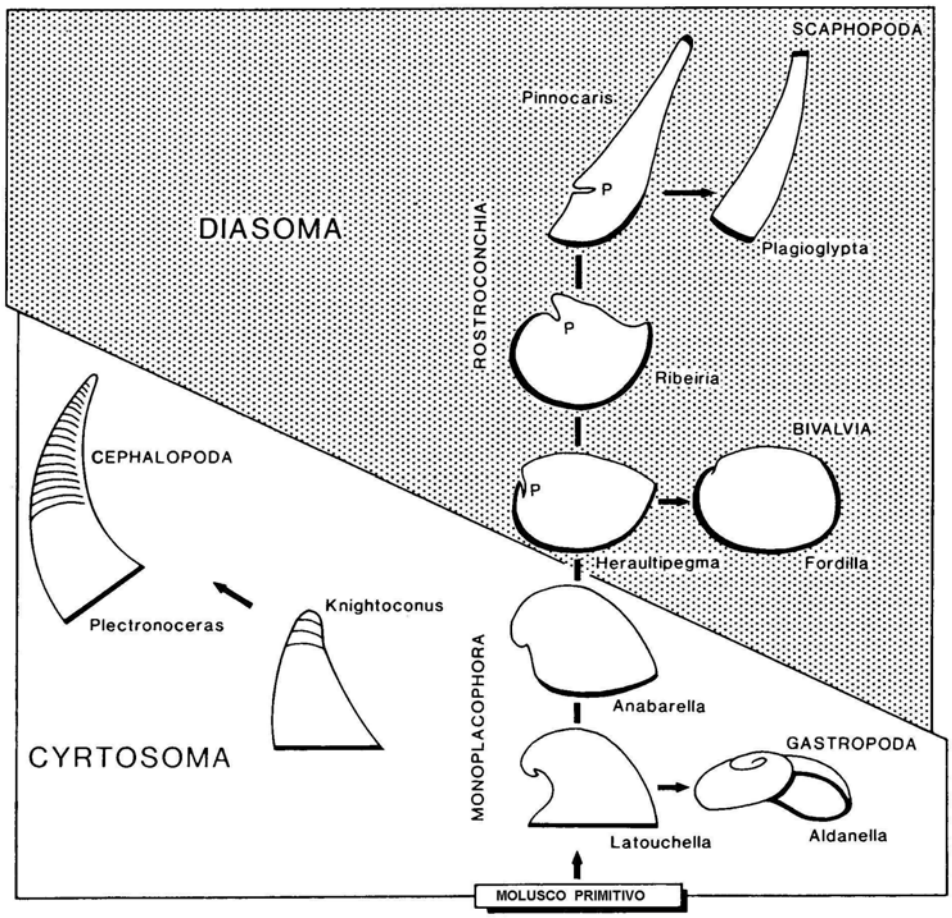


Figura 11. 33. Origen de los moluscos univalvos y bivalvos según Runnegar y Pojeta, 1974. El borde oscuro indica la abertura; p = pegma. Nótese que Runnegar y Pojeta (1974) consideran endogátrica a *Latouchella* y *Anabarella* y endogástrica a *Knightoconus*, criterio no compartido por Peel, 1991 b.

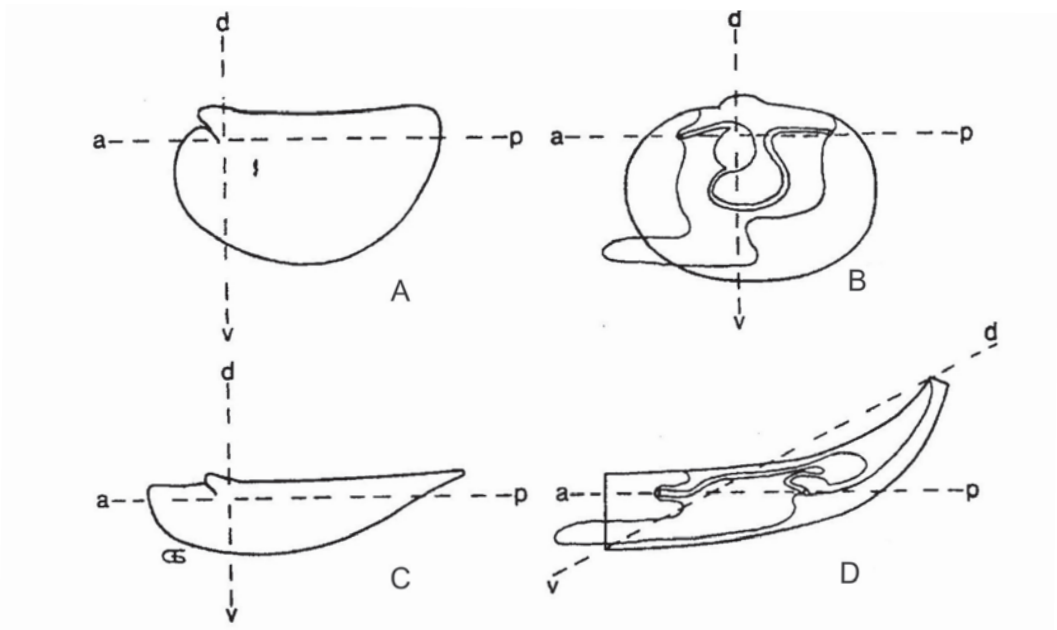


Figura 11. 34. Comparación de los ejes del cuerpo y la conchilla. A. *Ribeiria* sp., rostroconchio primitivo; B. Bivalvia; C. *Pinnocaris* sp., rostroconchio evolucionado; D. escafópodo. a, anterior; d, dorsal; p, posterior; v, ventral (de Steiner, 1992).

dido derivar de formas como *Pinnocaris* el que además, muestra una elongación posterior de la conchilla, mientras que en los Scaphopoda es anterior.

En los Bivalvia y, seguramente también en los Rostroconchia, los ejes dorso-ventral y ántero-posterior del cuerpo y de la conchilla son respectivamente coincidentes, y a la vez perpendiculares entre sí, ocupando las aberturas bucal y anal, posiciones subterminales (Figura **11**. 34).

En los Scaphopoda, los ejes del cuerpo y de la conchilla forman un ángulo obtuso y no coinciden con los ejes de la conchilla: el eje dorsoventral del cuerpo es virtualmente idéntico al eje longitudinal de la conchilla y el lado morfológicamente dorsal del cuerpo se extiende desde la boca hasta el ano, situado ventralmente y por delante del estómago.

Según Waller (1998), la idea de que los Scaphopoda derivaron de los Rostroconchia nunca tuvo apoyo paleontológico. *Pinnocaris* es un rostroconchio alargado, lateralmente comprimido, pero con una dirección posterior de elongación, opuesta a la de los Scaphopoda. Pojeta (1985) sugirió que la elongación en dirección anterior es común entre los Diasoma, pero no observó que en los Scaphopoda, ella no condujo a una correspondiente separación de la boca y el ano como ocurre en los bivalvos y probablemente, en los rostroconchios.

Waller (1998) sostiene que las similitudes que los zoólogos aducen existir entre Bivalvia y Scaphopoda se deben principalmente, a convergencias, por lo que ambas clases tienen planos del cuerpo diferentes; en cambio, el desarrollo embriológico temprano de la larva escafópoda mostraría similitudes con los gastrópodos, por lo que dicho autor agrupa a los Scaphopoda con los Gastropoda y Cephalopoda (Cyrtosoma), excluyéndolos de los Diasoma.

BIBLIOGRAFÍA

Bischoff, G.C.O. 1981. *Cobcrephora* n.g. representative of a new polyplacophoran order Phosphatoloricata with calcium phosphatic shell. *Senckenbergiana Lethaea* 61: 173-215.

Boardman, R.S., Cheetham, A.H. y Rowell, A.J. 1987. *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, London. 713 pp.

Castellanos, Z.A. de. 1948. Sobre seis especies de poliplacóforos argentinos. *Notas del Museo de La Plata*, Zoología, XIII (110): 191-202.

Castellanos, Z.A. de. 1956. Catálogo de los poliplacóforos argentinos y de aguas vecinas al Estrecho de Magallanes. *Revista del Museo de La Plata (n.s.)*, VI Zoología: 465-486.

Castellanos, Z.A. de. 1967.Catálogo de los moluscos marinos bonaerenses. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas*, Vol. VII: 1-365.

Cherns, L. 1998 a. Silurian poliplacophoran molluscs from Gotland, Sweden. *Palaeontology* 41 (5): 939-974.

Cherns, L. 1998 b. *Chelodes* and closely related Polyplacophora (Mollusca) from the Silurian of Gotland, Sweden. *Palaeontology* 41 (3): 545-573.

Cherns, L. 2004. Early Palaeozoic diversifications of chitons (Polyplacophora, Mollusca) based on new data from the Silurian of Gotland, Sweden. *Lethaia* 37: 445-456.

Conway Morris, S. 1993. The Middle Cambrian metazoan *Wiwaxia corrugata* (Matthew) from the Burgess Shale and Ogygopsis Shale, British Columbia, Canada. *Philosophical Transactions Royal Society of London* B-307: 507-586.

Cox, L.R. 1960. Gastropoda. General characteristics of Gastropoda. En: R. C. Moore (Ed), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 1*. The University of Kansas Press and the Geological Society of America, Lawrence, Kansas. pp. 84-169.

Currey, J.D. y Taylor, J.D. 1974. The mechanical behaviour of some molluscan tissues. *Journal of Zoology* 173: 395-406.

Dzik, J. 1981. Origin of the Cephalopoda. *Acta Palaeontologica Polonica* 26: 161-191.

Engeser, T.S., Riedel, F. y Bandel, K. 1993. Early ontogenetic shells of Recent and Fossil Scaphopoda. En: A. W. Janssen y R. Janssen (editores), «Molluscan Paleontology». Proceedings, Symposium 11 th. International Malacological Congress, Siena, Italy, 30th. August-5th. september 1992. *Scripta Geologica, Special Issue* 2: 83-100.

Emerson, W.K. 1962. A Classification of the Scaphopod mollusks. *Journal of Paleontology* 36 (3): 461-482.

Farinati, E.A. 1995. El género *Chaetopleura* Shuttleworth, 1853 (Mollusca, Polyplacophora) en sedimentos holocenos de Bahía Blanca, Argentina. *Ameghiniana* 32 (3): 267-270.

Farinati, E.A. 1997. Presencia de Scaphopoda (Mollusca) en sedimentos del Pleistoceno del área de Bahía Blanca, Argentina. *Ameghiniana* 34 (3): 271-274.

Glaessner, M. 1969. Trace fossils from the Precambrian and basal Cambrian. *Lethaia* 2: 369-393.

Gubanov, A.P. y Peel, J.S. 1999. *Oelandiella*, the earliest Cambrian helcionelloid mollusca from Siberia. *Palaeontology* 42 (2): 211-222.

Gubanov, A.P. y Peel, J.S. 2000. Cambrian monoplacophora molluscs (Class Helcionelloida). *American Malacological Bulletin* 15: 139-145.

Gubanov, A.P. y Peel, J.S. 2001. Latest helcionelloid molluscs from the Lower Ordovician of Kazakhstan. *Palaeontology* 44 (4): 681-694.

Hoare, R.D. 2002. European paleozoic Polyplacophora, Multiplacophora and Turrilepedidae in United States Repositories. *Journal of Paleontology* 76 (1): 95-108.

Hoare, R.D. y Sabattini, N. 2000. Lower Permian Polyplacophora (Mollusca) from Argentina. *Journal of Paleontology* 74 (2): 189-191.

Hoare, R.D. y Smith, A.G. 1984. Permian Polyplacophora (Mollusca) from West Texas. *Journal of Paleontology* 58 (1): 82-103.

International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN)). 1966. Opinion 764. *Bulletin of Zoological Nomenclature*: 23 (1): 22-24.

Knight, J.B. y Yochelson, E.L. 1960. Monoplacophora. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I, Mollusca I*. University of Kansas Press and Geological Society of America. pp. 177-184.

Knoll, A.H. 1996. Breathing room for early animals. *Nature* 382: 111-112.

Lankester, E. R. 1883. Mollusca. En *The Encyclopedia Britanica*, 9th ed. Vol. 16: 632-695.

Lemche, H. 1957. A new deep-see mollusca of *the* Cambro-Devonian class Monoplacophora. *Nature* 179: 413-416.

Ludbrook, N.H. 1960. Part I. Mollusca 1. En: R. C Moore (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America and University of Kansas Press. N. York, Kansas. pp. I37-I42.

Milburn, W.P. 1960. Further remarks on the interpretation of the Mollusca. *Veliger* 3: 43-47.

Moore, J. 2001. *An Introduction to the Invertebrates. 10. Mollusca: General and Gastropoda*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 131-140

Morris, N.J. 1990. Early radiation of the Mollusca. En: P. D Taylor y G. P. Larwood (editores), *Major evolutionary radiations*. Clarence Press (for the Systematic Association), Oxford. pp. 73-90.

Osorio R., C. 1981. Caudofoveata y Solenogastra de Chile. *Boletín Sociedad Biológica de Concepción*, Chile. Tomo LII: 115-128.

Peel, J.S. 1991 a. Funtional morphology of the Class Helcionelloida nov., and the early evolution of the Mollusca. En: H. M. Simonetta y S. Conway Morris (editores), The Early Evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. *Proceedings of an International Symposium held at the University of Camerino* (27-31 March 1989). Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp. 157-177.

Peel, J.S. 1991 b. Classes Tergomya and Helcionelloida, and early molluscan Evolution. *Bulletin Grønlands Geologiske Undersøelse* 161: 11-65.

Pennak, R.W. 1953. *Fresh-Water Invertebrates of the Unites States*. Ronald Press Co. 769 pp.

Philippi, R.A. 1887. *Tertiären und Quartären Versteinerungen Chiles*. Leipzig. 259 pp.

Pojeta, J. 1980. Molluscan Phylogeny. *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 16: 55-80.

Pojeta, J. 1985. Early evolutionary history of diasome mollusks. En: D. J. Bottjer, C. S. Hickman y P. D. Ward (eds.), *Mollusks: Notes for a Short Course*. The University of Tennessee, Knoxville. pp. 102-121.

Pojeta, J. y Runnegar, B. 1976. The paleontology of rostroconch mollusks and the early history of the Phylum Mollusca. *U. S. Geological Survey Professional Paper* 968: 1-88.

Pojeta, J. y Runnegar, B. 1979. *Rhytiodentalium kentuckyensis*, a new genus and new species of Ordovician Scaphopod, and the early history of the scaphopod mollusks. *Journal of Paleontology* 53 (3): 530-541.

Pojeta, J., Taylor, J.F. y Daroough, G. 2005. *Matthevia* (Polyplacophora) invades the Ordovician: The first reported post-cambrian occurrence. *Journal of Paleontology* 79 (5): 1023-1027.

Pojeta, J., Ernisse, D.J., Hoare, R.D. y Henderson, M.D. 2003. *Echinochiton dufoei*: a new spiny Ordovician chiton. *Journal Paleontology* 77 (4): 646-654

Pojeta, J., Runnegar, B., Peel, J.S y Gordon, M. 1987. Phylum Mollusca. En: K. S. Boardman, A. H. Cheatom y A. J. Rowell (editores), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto. pp. 270-293.

Ramskold, L. y Hon, X. 1991. New early Cambrian animal and onychophoran affinities of enigmatic metazoans. *Nature* 351: 225-228.

Runnegar, B. y Jell, P.H. 1976. Australian Middle Cambrian molluscs and their bearing on early molluscan evolution. *Alcheringa* I: 109-138.

Runnegar, B. y Pojeta, J. 1974. Mollusca Phylogeny: The paleontological viewpoint. *Science* 186: 311-317.

Runnegar, B. y Pojeta, J. 1985. Origin and diversification of the Mollusca. En: *The Mollusca, Vol. 10. Evolution*. Academic Press, Orlando. pp. 1-57.

Runnegar, B., Pojeta, J., Taylor, M.E. y Collins, D. 1979. New species of the Cambrian and Ordovician chitons *Matthevia* and *Chelodes* from Wisconsin and Queensland: evidences for the early history of polyplacophoran. *Journal of Paleontology* 53 (6): 1374-1394.

Rusconi, C. 1952. Fósiles cámbricos del cerro Aspero, Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 6 (1-4): 63-122.

Rusconi, C. 1954. Fósiles cámbricos y ordovícicos de San Isidro. *Boletín Paleontológico* nº 3: 1-4.

Sabattini, N. 1979. Presencia de Scaphopoda (Mollusca) en el Paleozoico Superior de Argentina. *Ameghiniana* XVI (1-2): 19-26.

Salvini-Plawen, L. 1969. Solenogastres und Caudofoveata (Mollusca, Aculifera). Organisation und Phylogenetische bedeutung. *Malacologia* 9: 191-216.

Salvini-Plawen, L. 1972. Zur Morphologie und Phylogenie der Mollusken. *Zeitschr. wiss. Zool*. 184: 205-394.

Salvini-Plawen, L. 1980. A reconsideration of systematics in the Mollusca (Phylogeny and higher classification). *Malacologia* 19: 249-278.

Salvini-Plawen, L. 1985. Early evolution and the primitive groups. En *The Mollusca, Evolution*. Vol. 10. Academic Press, Orlando. pp. 59-150.

Salvini-Plawen, L. 1990. Origin, Phylogeny and Classification of the Phylum Mollusca. *Iberus* 9 (1-2): 1-33.

Scarabino, V. 1986 a. Nuevos taxa abisales de la Clase Scaphopoda (Mollusca). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* XI (155): 1-19.

Scarabino, V. 1986 b. Systematics of Scaphopoda (Mollusca) I. Three new bathyal and abyssal taxa of the Order Gadilida from South and North Atlantic Ocean. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* XI (161): 1-15.

Scheltema, A.H. 1978. Position of the Class Aplacophora in the Phylum Mollusca. *Malacología* 17: 99-109.

Scheltema, A.H. 1993. Aplacophora as progenetic aculiferans and the coelomate origin of molluscs as the sister taxon of Sipuncula. *Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory*, Woods Hole 184 (1): 57-78.

Smith, A.G. 1960. Amphineura. En: R. C. Moore (Ed), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 1*. The University of Kansas Press and the Geological Society of America, Lawrence, Kansas. pp. 41-76.

Stasek, C.R. 1972. The Molluscan framework. *Chemical Zoology* 6: 1-44.

Steiner, G. 1992. Phylogeny and Classification of Scaphopoda. *Journal of Molluscan Studies* 58: 385-400.

Steiner, G. 1998. Class Scaphopoda. En: P. L Beesley, G. J. B. Ross, y A. Wells (editores), *Mollusca: The Southern Synthesis, Fauna of Australia*. Part A, Vol. 5, chapter 10. pp. 431-450.

Stilwell, J.D. 1999. Cretaceous Scaphopoda (Mollusca) of Australia and their palaeobiogeographic significance. *Alcheringa* 23: 215-226.

Stokstad, E. 2001. New Fossil may change idea of first Mollusk. *Science* 291: 2292-2293.

Sutton, M.D., Briggs, D., Silvester, D.J. y Silvester, D.J. 2001. An exceptionally preserved vermiform mollusca from the Silurian of England. *Nature* 410: 461-463.

Sutton, M.D., Briggs, D., Silvester, D.J. y Slvester, D.J. 2004. Computer reconstruction and analysis of the vermiform mollusca *Acaenoplax hayae* from the Herefordshire Lagerstätte (Silurian, England) and implications for Molluscan Phylogeny. *Palaeontology* 47 (2): 293-318.

Taylor, J.T. 1996. *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. Oxford Univ. Press.

Vaught, K.C. 1989. A Classification of the living Mollusca. *American Malacologist.* 195 pp.

Vendrasco, M.G. y Runnegar, B. 2004. Late Cambrian and Early Ordovician Stem Group Chitons (Mollusca: Polyplacophora) from Utah and Missouri. *Journal of Paleontology* 78 (4): 675-689.

Vendrasco, M.G., Wood, T.E. y Runnegar, B.M. 2004. Articulated Palaeozoic fossil with 7 plates greatly expands disparity of early chitons. *Nature* 429: 288-291.

Waller, T.R. 1998. Origin of the Molluscan Class Bivalvia and Phylogeny of major groups. En: P. A. Johnston y J. W. Haggart (editores), *Bivalves: An Eon of Evolution*. University of Calgary Press, Calgary. pp. 1-47.

Webers, G.F., Pojeta, J. y Yochelson, E.L. 1992. Cambrian mollusca from Minaret Formation, Ellsworth Mountain, West Antarctica. *Geological Society of America, Memoir* 170: 181-248.

Yancey, T.E. 1973. A new genus of Permian siphonodentalid scaphopods, and its bearing on the origin of Siphonodentaliidae. *Journal of Paleontology* 47: 1062-1064.

Yochelson, E.L. 1966. *Matthevia*, a proposed new class of mollusks. *U. S. Geological Survey, Professional Papers* 523-B: 1-11.

Yochelson, E.L. 1969. Stenothecoidea, a proposed new class of Cambrian Mollusca. *Lethaia* 2: 49-62.

Yochelson, E.L. 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient molluscs. *Malacologia* 17: 165-192.

Yochelson, E.L. 2000. Concerning the concept of extinct classes of Mollusca, or what may/may not be a class of molluscks. *American Malacological Bulletin* 15: 195-202.

Yochelson, E.L., Mc Allister, J.F. y Reso, A. 1965. Stratigraphic distribution of the Late Cambrian Mollusk *Matthevia* Walcott, 1885. *U. S Geological Survey. Professional Paper* 523 B: 73-78.

Yochelson, E.L., Flower, R.H. y Webers, G.F. 1973. The bearing of the new Late Cambrian monoplacophoran genus *Knightoconus* upon the origin of the Cephalopods. *Lethaia* 6: 275-310.

Yonge, C.M. 1960. General characters of Mollusca. En: R. C. Moore (Ed), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 1*. The University of Kansas Press and the Geological Society of America, Lawrence, Kansas. pp. 3-36.

Yonge, C.M. 1976. The nature of molluscs. En: C. M. Yonge y T. E. Thompson, *Living marine molluscs*. London. pp. 23-33.

12 GASTROPODA

Horacio H. **Camacho**
Claudia J. **del Río**

INTRODUCCIÓN

Los gastrópodos constituyen una clase muy variada y numerosa de moluscos, calculándose que representan alrededor del 80% de estos últimos. El número estimado de especies vivientes oscila, según los autores, entre 40000 y más de 100000, mientras que los fósiles se hallarían en unos 15000.

Su notable plasticidad morfológica y variabilidad funcional, al permitir su adaptación a formas de vida de diferente complejidad en el transcurso de su evolución, contribuyó a que se convirtieran en los moluscos más exitosos. Por lo general, las partes blandas del organismo están contenidas en una estructura inorgánica o **conchilla**, compuesta por una sola pieza, de forma y dimensiones muy variables, fosilizable y que, en los gastrópodos vivientes, suele tener brillantes coloridos. El tamaño de la conchilla puede variar entre pocos milímetros hasta 0,50 m de largo, como en el caso de *Adelomelon beckii*, especie muy común en el litoral marino argentino, o del gastrópodo australiano *Syrinx aruanus*, que alcanza 0,60 m de longitud. Entre los fósiles, en el Tethys habitó el género *Campanile*, con conchillas que llegaron a superar 1 m de largo, mientras que otros gastrópodos planoespirales habrían tenido conchillas con un diámetro de 2,50 m.

Los gastrópodos se encuentran tanto en ambientes acuáticos como en los terrestres. En los ambientes marinos son más abundantes y diversificados, distribuyéndose desde las grandes profundidades hasta las zonas costeras intermareales donde, durante las bajas mareas, suelen quedar expuestos a la evaporación de sus fluidos interiores.

En los ambientes acuáticos no marinos, los gastrópodos viven desde el nivel del mar hasta más de 5000 m de altura, como ocurre con algunos Chilinidae sudamericanos, que habitan a 4000 m.s.n.m., adheridos a las rocas y plantas acuáticas. Por lo general, prefieren aguas límpidas, transparentes y con abundante contenido de calcio, aunque también frecuentan los lugares pantanosos y los ambientes salobres, como los existentes en la desembocadura de los ríos al mar. Las formas terrestres son más frecuentes en los lugares húmedos,

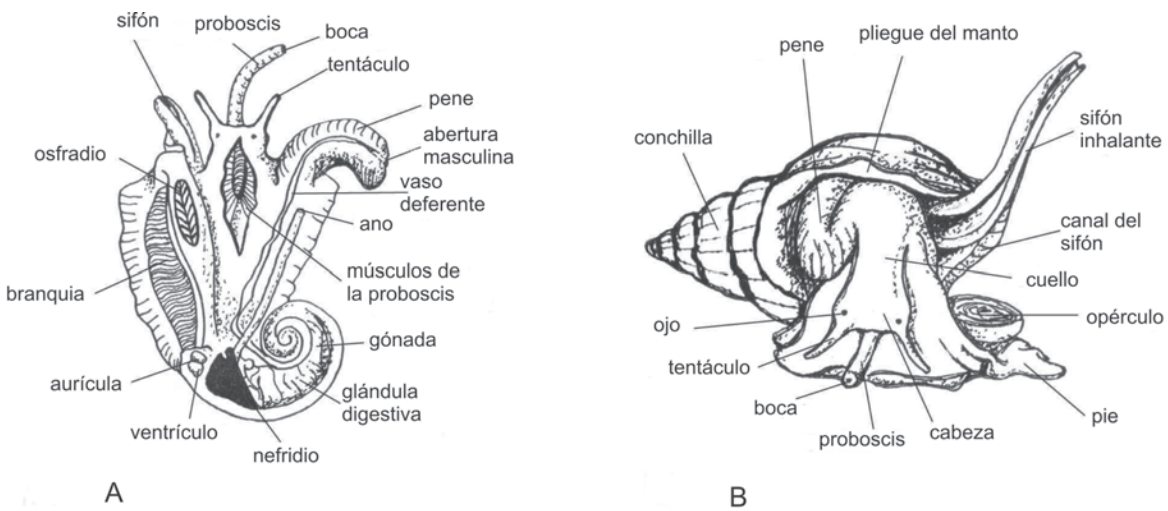


Figura 12. 1. Anatomía generalizada de un gastrópodo. A. vista dorsal de la masa visceral, habiendo sido removida la conchilla y bisectado y replegado el manto; B. vista anterior con la masa céfalo-pedal extraida (basado en diversos autores).

disminuyendo su presencia con el incremento de la aridez.

La mayoría de las especies son bentónicas y móviles sobre sustratos blandos o duros, si bien algunas permanecen fijas a una superficie la mayor parte de su vida. Otras son nadadoras activas y unas pocas pueden flotar en la masa de agua o vivir sobre una superficie de flotación, como las que proporcionan ciertas algas.

Sus hábitos alimenticios son asimismo muy diversos, existiendo formas herbívoras, carnívoras, carroñeras, detritívoras, filtradoras y parásitas.

La inmensa mayoría de los gastrópodos posee una conchilla carbonática externa, por lo general, enroscada helicoidalmente. Algunos carecen de conchilla, en otros ésta se encuentra reducida a una pequeña placa interna, mientras que ciertas formas, durante la locomoción, la engloban en el manto.

Poseen una cabeza y un pie diferenciados que, en conjunto, constituyen la **masa céfalo-pedal**; el resto de los órganos (sistemas digestivo, circulatorio, respiratorio, excretor y reproductor) componen la **masa visceral** (Figura **12**. 1). Ambas regiones se hallan unidas por una parte delgada o **cuello**. Además, existe un **manto** que, en el ápice de la conchilla se adhiere fuertemente a la masa visceral y recibe el nombre de **integumento**, pero hacia la abertura se separa de aquélla, formando la **cavidad del manto** que aloja a las estructuras relacionadas con la respiración, los órganos sensoriales (osfradio y bursículas), las aberturas del aparato excretor y parte del aparato reproductor. Mientras la masa visceral y la cavidad del manto permanecen en el interior de la conchilla, la masa céfalo-pedal puede ser extruída y retraída en la misma a través de su abertura.

VALOR ECONÓMICO

El valor económico de los gastrópodos, especialmente los marinos, radica en la comercialización de ciertas especies como alimento y en el interés de los coleccionistas de todo el mundo. A su vez, integran la dieta de otros organismos, entre los que se hallan aves, peces, crustáceos e incluso gastrópodos.

Desde hace siglos también son parte de la alimentación humana, como lo muestran los comederos indígenas o **concheros** distribuidos a lo largo del litoral oceánico atlántico y pacífico de América del Sur, donde abundan las conchillas de los caracoles comidos por los primitivos habitantes de la región. Gordillo (1995) registra, para la región austral sudamericana, la presencia en dichos concheros de las especies comestibles: *Fissurella oriens*, *Patinigera magellanica* y *P. deaurata*, aún consumidas en el sur chileno junto con *Acanthina imbricata*, *Odontocymbiola magellanica* y *Adelomelon ancilla*. A esta lista se pueden agregar *Strombus gigas*, *Concholepis peruvianum* y *Pomacea maculata*, comunes en los mercados de Venezuela, Chile y Perú, respectivamente (Castellanos, 1994).

Los gastrópodos terrestres argentinos incluyen a pocas especies de helícidos comestibles, introducidos alrededor del año 1850 desde Europa, donde ya los antiguos romanos los consideraban un manjar especial. La mayoría vive en lugares húmedos, jardines, campos con vegetación y huertos, debajo de las piedras o sobre las plantas, pudiendo constituirse en verdaderas plagas debido a su predilección por los vegetales frescos y las frutas.

Las especies que se hallan en Argentina, de mayor valor comercial, son *Otala lactea* (= *Helix lactea*), oriunda de Túnez y muy abundante en las zonas costeras atlánticas bonaerenses, *Cryptomphalus aspersa* (= *Helix aspersa*), nativa de España y Francia, y *Achatina fulica*, de origen africano, que habita en las provincias de Corrientes y Misiones.

La esbeltez motivada por el colorido y desarrollo de curiosas formas de conchilla ha sido reconocida desde antiguo, y los indígenas frecuentemente las usaron como instrumentos musicales, a veces religiosos u ornamentales. *Marginella violacea* fue empleada por los aborígenes fueguinos en la confección de gargantillas. En el mercado mundial, algunas conchillas alcanzan precios muy elevados, y existen exposiciones privadas de conchillas, que provocan en el público verdadera admiración por el material, procedente de distintas partes del mundo, allí expuesto.

DEFINICIÓN DE LA CLASE GASTROPODA

Los caracteres que definen a esta clase (sinapomorfías) son: la torsión, presencia de un opérculo y desarrollo de una conchilla larval (protoconcha) tubular enroscada.

TORSIÓN

La torsión consiste en un giro de 180°del conjunto masa visceral y conchilla con respecto al eje longitudinal de la masa céfalo-pedal (Figura **12**. 2). Este enroscamiento se produce en el

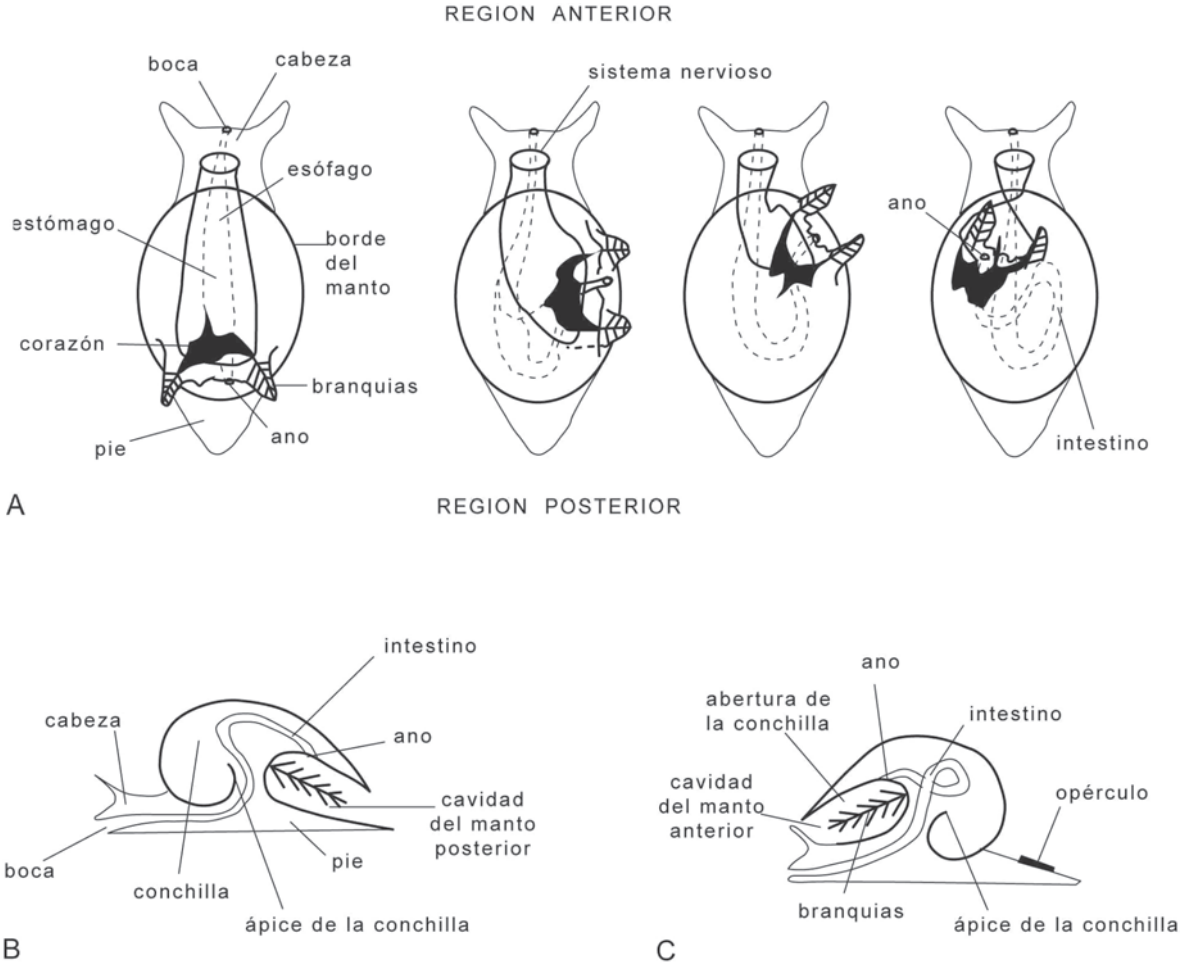


Figura 12. 2. A. esquema idealizado del fenómeno de torsión de las vísceras en vista dorsal; B. vista lateral de un molusco ancestral hipotético con la cavidad del manto en posición posterior (condición exogástrica); C. vista lateral de un gastrópodo primitivo torsionado, con la cavidad del manto ubicada en la región anterior del organismo y con el intestino retorcido (condición endogástrica) (A. de Castellanos, 1994; B, C. de Kay, Wells y Ponder, 1998).

sentido opuesto al horario y permite que el ápice de la conchilla se ubique en la parte posterior del organismo (posición endogástrica). Así, la abertura de la conchilla queda en situación anterior y, cuando la masa céfalo-pedal se retrae dentro de la conchilla, primero se introduce la cabeza y luego el pie. La torsión tiene lugar en la larva veliger y ocurre en dos fases que pueden durar pocas horas o prolongarse por algunos días; como resultado final de la misma, la cavidad del manto y las branquias pasan a ocupar una posición anterior, por lo que estos gastrópodos se consideran **prosobranquios**. Estudios recientes muestran que durante la primera fase, las visceras rotan debido a un crecimiento diferencial celular, mientras que en la segunda fase este movimiento obedece al crecimiento diferencial del cuerpo y frecuentemente, ocurre luego que la larva comienza su vida bentónica. Algunos autores sostienen que en ciertos gastrópodos pulmonados y en los **opistobranquios**, la segunda fase habría sido seguida por un proceso posterior de detorsión o desenroscamiento parcial, motivando el desplazamiento del manto y la cavidad del manto hacia la parte posterior del organismo, y la adquisición de una simetría bilateral secundaria. No obstante, otros consideran que las larvas de los opistobranquios en realidad no fueron detorsionadas sino solo torsionadas 90° (en vez de 180°).

En respuesta a la torsión, la organización interna de los gastrópodos experimenta diversas modificaciones, siendo la pérdida de la simetría bilateral del cuerpo el cambio más importante. Visto dorsalmente el organismo y con la cabeza ubicada hacia arriba, la cavidad del manto se ubica en la parte anterior y a la izquierda del organismo, en vez de su típica posición posterior, como en los demás moluscos;

la masa visceral se sitúa en el lado derecho, los órganos adoptan una posición asimétrica; el ano y la abertura de los riñones descargan sobre la cabeza del animal; el sistema nervioso se enrosca en forma de número ocho; el esófago se retuerce longitudinalmente de manera tal que el canal alimenticio dorsal adopta una posición ventral, y el intestino también se retuerce sobre sí mismo curvándose en su parte posterior.

Durante los últimos 50 años se han ofrecido diferentes hipótesis para explicar el proceso que debió dar origen a la torsión, la relación de la misma con el enroscamiento de las conchillas y las ventajas que pudo proporcionar a los gastrópodos, pero aún no existe acuerdo sobre estos temas. Una de las primeras ideas, aceptada por la mayoría de los malacólogos, establece que la torsión fue el resultado de una mutación larval que produjo la retracción diferencial de un par de músculos retractores pedales. Una ventaja sería que las vísceras torsionadas ocuparían un lugar menor dentro de la conchilla y la cavidad del mato, ahora desplazada hacia adelante, cobijaría con mayor comodidad a la masa céfalo-pedal; a su vez, la cabeza supuestamente más vulnerable que el pie, podría introducirse antes que éste en la conchilla. Sin embargo, se conocen muchas excepciones a las mencionadas situaciones.

Otra hipótesis postula que la torsión habría sido necesaria al organismo para mantener el equilibrio hidrodinámico durante su traslado. La aparición de la torsión y la existencia de conchillas helicoidales (asimétricas) fueron procesos filogenéticamente relacionados. No obstante, algunos especialistas sostienen que ambos caracteres no se hallan vinculados y que la conchilla helicoidal constituye un carácter convergente que desarrolló independientemente en más de un linaje evolutivo. Además, se conocen gastrópodos con torsión y conchilla simétrica.

Actualmente se piensa que la primera fase de la torsión es la única ventajosa a la larva, al hacer posible la protección de ésta mediante el opérculo, además de facilitar el equilibrio de la larva en la columna de agua. Para que el opérculo cumpla con la función protectora de la larva, su única posición posible se halla en la parte póstero-dorsal del pie, de manera tal que al retraerse éste, cierre la abertura. Solo mediante la torsión, se puede realizar la retracción del pie en último lugar, permitiendo que el opérculo selle la abertura. La segunda fase, en realidad consiste en una adaptación para la vida adulta.

Ciertas ventajas están fuera de discusión, entre ellas el cambio en el diseño circulatorio, ya que la torsión produjo modificaciones orgánicas ventajosas, ausentes en el resto de los moluscos, como el posicionamiento de las branquias y el osfradio en la parte anterior, sobre la misma entrada a la cavidad del manto. Ahora el agua penetra en esta última por delante, posibilitando que el ambiente exterior sea testeado antes que el organismo se desplace por un lugar. Además, en dicha posición, la oclusión de las branquias por los sedimentos es muy eficazmente evitada, si bien esto último sería discutible.

La torsión también trajo aparejadas desventajas, como la ubicación del ano y los deshechos por encima de la cabeza del animal, aunque esta situación se trató de resolver mediante la defecación de *pellets* y, en el caso de los gastrópodos más evolucionados, con el traslado del ano a una posición posterior. Los grupos primitivos solucionaron el problema modificando la circulación de la corriente exhalante mediante la creación de aberturas o hendiduras en la parte media del manto y la conchilla.

OPÉRCULO

El opérculo es una estructura planoespiral, por lo general de composición córnea, a veces calcificada, segregada por una glándula o un

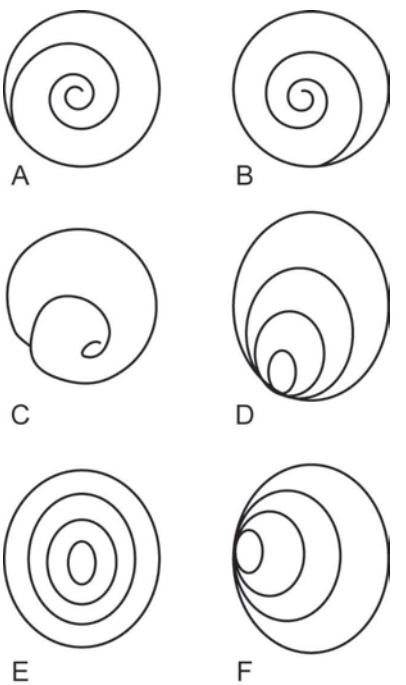


Figura 12. 3. Tipos de opérculos. A. multiespiral con núcleo central; enroscamiento levógiro; B. multiespiral con núcleo central y enroscamiento dextrógiro; C. pauciespiral levógiro, con núcleo excéntrico; D. concéntrico con núcleo terminal; E. concéntrico con núcleo central; F. concéntrico con núcleo lateral (de Fretter, Graham, Ponder y Lindberg, 1998, ligeramente modificado).

órgano especial del pie (Figura **12**. 3). Situado en la parte póstero-dorsal de éste último, una vez que la masa céfalo-pedal es retraída dentro de la conchilla, cierra a la abertura de la misma. Se forma durante el estadio larval veliger temprano, antes o durante la torsión y se halla presente en este estadio en todos los gastrópodos, si bien muchos lo pierden durante la metamorfosis, como ocurre en los Patellogastropoda y las formas sin conchillas. Por este motivo, algunos autores opinan que el opérculo es una estructura de fundamental importancia en el desarrollo de la larva planctónica y que su presencia constituye una de las consecuencias de la torsión.

En los opérculos **multiespirales**, las líneas espirales de crecimiento se encuentran poco espaciadas, mientras que en los **pauciespirales** están más distanciadas entre sí. Pueden tener un núcleo central o ser excéntricos. Si la dirección del enroscamiento de las líneas del opérculo es en sentido horario, el opérculo es **dextrógiro**; en caso contrario, **levógiro**. También existen opérculos con líneas concéntricas y núcleos centrales o terminales.

PROTOCONCHA

Los rasgos e importancia de la conchilla larval, también conocida como **protoconcha** o **conchilla embrionaria**, se explicarán en la sección referida a las características de la conchilla y su formación.

ANATOMÍA

MASA CÉFALO-PEDAL

El **pie** está formado por una masa muscular aplanada de base ciliada y presenta numerosas **glándulas pedales** secretoras de una sustancia mucosa que ayuda al organismo a deslizarse con mayor facilidad sobre el sustrato. En su extremo póstero-dorsal se encuentra el opérculo.

El pie, mediante modificaciones, puede realizar movimientos de reptación, natación, excavación o perforación. La reptación se efectúa por emisión de ondas producidas por finas contracciones musculares que se propagan en la dirección del eje del cuerpo. El sentido de dichas ondas puede acompañar al del desplazamiento del organismo hacia delante (directas), o ser contrario al mismo (retrógradas). Si las ondas afectan todo el ancho del pie, se denominan **monotáxicas**; si lo hacen alternadamente en ambas mitades longitudinales del pie, se dicen **ditáxicas**. Muchos gastrópodos de pequeño tamaño se desplazan sobre el sustrato por locomoción ciliar, la que resulta mucho más rápida que la reptación (por ejemplo, en Tritonidea es de 1,9 mm/s), pero no pueden moverse hacia atrás. Los grupos cavadores poseen una extensión anterior del pie, denominada **propodio** (Figura **12**. 4 A), que funciona como un arado, y un pliegue dorsal que se

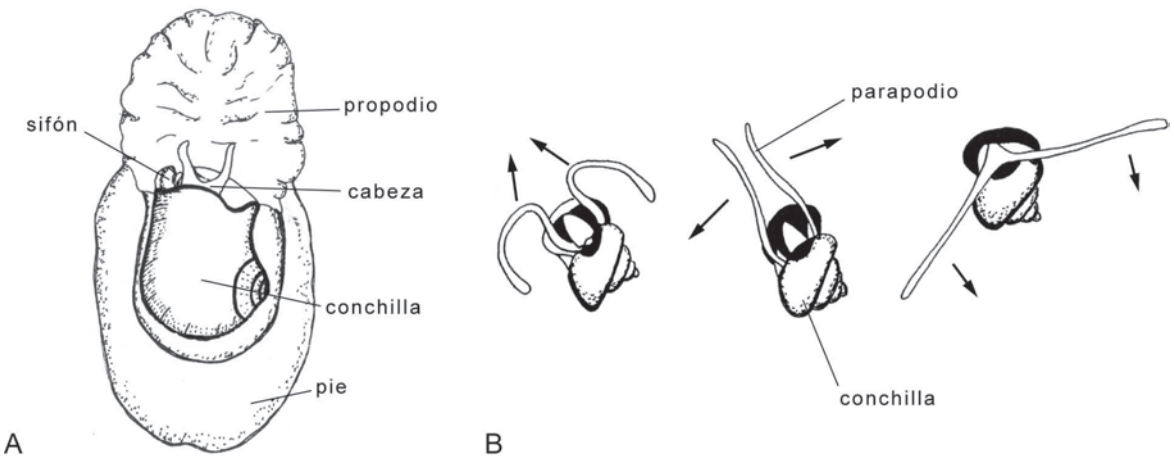


Figura 12. 4. Modificaciones del pie. A. vista dorsal de un gastrópodo con desarrollo del propodio; B. natación de un gastrópodo con los parapodios. Las flechas indican la dirección del movimiento (A. de Hyman, 1967; B. de Wilbur y Yonge, 1964).

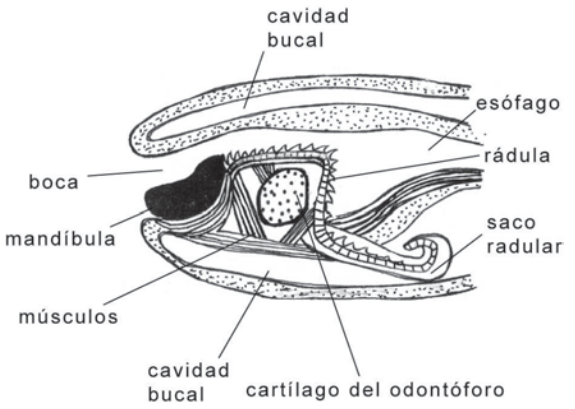


Figura 12. 5. Secciones longitudinal y vertical del aparato bucal de un gastrópodo (de Cox, 1960).

extiende sobre la cabeza, a modo de escudo protector. En los gastrópodos nadadores el pie es aplanado, con aletas de grandes dimensiones que se proyectan ventralmente y cubren dorsalmente al cuerpo o bien, pueden existir proyecciones laterales -**parapodios**- que funcionan a modo de remos (Figura **12**. 4 B). Estas modificaciones del pie están generalmente acompañadas por una marcada reducción del tamaño y/o peso de la conchilla, y por la compresión lateral y elongación del cuerpo.

La región cefálica es portadora del **aparato bucal**, un par de ojos y dos tentáculos cefálicos (Figura **12**. 1). El aparato bucal está integrado por un par de glándulas salivales**,** el saco rádular con la **rádula** y el **odontóforo,** y por un conjunto complejo de músculos que accionan a los dos últimos (Figura **12**. 5). El saco radular resulta de la evaginación de la pared posterior de la cavidad bucal y, desde su piso se eleva el odontóforo, sobre cuya zona media dorsal se apoya la rádula. El odontóforo es una estructura lingüiforme constituida por uno a cinco pares de cartílagos, teniendo este número importancia filogenética. Por ejemplo, los Vetigastropoda inferiores tiene tres pares y los superiores, dos pares, mientras que los cocculínidos y cenogastrópodos solo poseen un par de cartílagos. Las **glándulas salivales**, situadas en la pared anterior de la cavidad bucal, secretan una mucosidad que lubrica la rádula, a la vez que aglutina las partículas alimenticias, formando un filamento mucoso con alimento que es trasladado al esófago. Las glándulas de los gastrópodos carnívoros suelen producir toxinas para anestesiar a sus presas.

La **rádula** es un órgano de alimentación que obtiene y colecta al alimento mediante el raspado, ramoneado, perforación, corte, machacado o desgarre de las partículas a ingerir, recolectando e incorporando el alimento obtenido a la cavidad bucal. Presenta una forma acintada flexible y está cubierta por numerosas hileras transversales y longitudinales de dientes quitinosos. Mediante la acción de los músculos protractores y retractores bucales, el odontóforo y la rádula son extraídos e introducidos en la cavidad bucal, al mismo tiempo que la rádula se desliza sobre el odontofóro. Una vez fuera y habiendo alcanzado el extremo del odontóforo, la rádula se flexiona hacia abajo para extenderse sobre la superficie ventral del mismo.

La disposición y el número de dientes son características importantes en la sistemática de los gastrópodos vivientes, no así en los fósiles dado que la naturaleza orgánica de los mismos impide su fosilización.

Cada hilera dentaria en sentido transversal presenta un diente central -**raquídeo**- flanqueado por dientes **laterales** y, fuera de éstos, por dientes **marginales** (Figura **12**. 6 A). La rádula **docoglosa** (Figura **12**. 6 B), único tipo conocido entre los Patellogastropoda, resulta ser la más exitosa para la actividad cavadora. Posee solo dos o tres dientes laterales muy robustos en cada hilera, fijos a la base de la rádula. La rádula **ripidoglosa** (Figura **12**. 6 C)**,** típica de los Vetigastropoda, Neritoidea, heterobranquios valvatoideos y cocculiniformes posee uno o dos dientes raquídeos y un gran número de dientes laterales y marginales. Exitosas en juntar alimento, resultan poco apropiadas para la función excavadora debido a la amplia superficie del sustrato que abarcan sus dientes. Muchos cenogastrópodos poseen rádula **taenioglosa** (Figura **12**. 6 D), con siete dientes por hilera con dentículos y cúspides. La rádula **ptenoglosa** (ctenoglosa, Figura **12**. 6 E), característica de los Epitoniidae y Janthiniidae, carece de diente raquídeo pero suele tener muchos dientes laterales con forma de garra. En la rádula **raquiglosa** (Figura **12**. 6 F), común en los murícidos carnívoros, hay un diente lateral a cada lado del raquídeo (solo tres dientes en cada hilera), utilizados para perforar la conchilla de sus presas. La **toxoglosa** (Figura **12**. 6 G) tiene un diente marginal de cada lado, carece de diente raquídeo y a veces, los laterales están ausentes o solo hay uno de cada lado. Los dientes son cónicos, alargados, huecos y rellenos con veneno. En general, las rádulas de los organismos carnívoros tienen menos dientes de mayor tamaño que las de los herbívoros, si bien la de los opistobranquios sacoglosos herbívoros posee un solo diente por hilera.

Las rádulas de muchos opistobranquios y pulmonados primitivos son muy anchas y po-

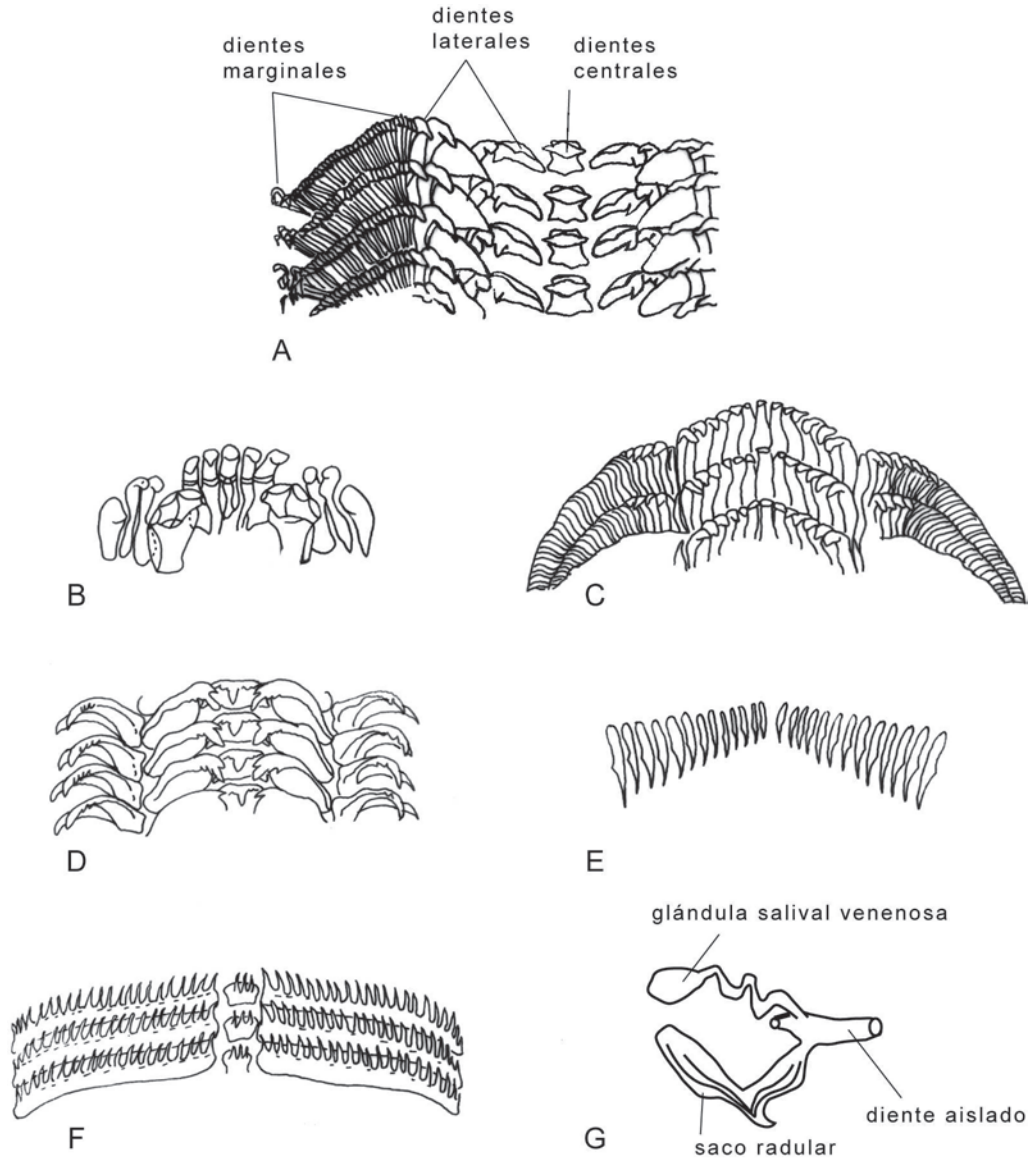


Figura 12. 6. Distintos tipos de rádulas. A. modelo generalizado; B. docoglosa; C. ripidoglosa; D. taenioglosa; E. ptenoglosa; F. raquiglosa; G. toxoglosa (A-F. de Cox, 1960; G. de Castellanos, 1994).

seen numerosos dientes, que pueden ser uniformes o diferenciados según el grado de especialización alimenticia. Los pulmonados, en gran parte herbívoros, presentan numerosos dientes muy pequeños (hasta 250000), de diferentes formas y tamaños.

Con excepción de la rádula docoglosa, las restantes son conocidas como **flexoglosas** (Figura **12**. 7 A), ya que pueden flexionarse o arquearse en sentido longitudinal. Cuando la rádula se halla dentro del saco radular, sus márgenes laterales se enrollan longitudinalmente, adquiriendo la forma de un cilindro, con los dientes recostados y las cúspides orientadas hacia la línea media interna de la rádula. Al ser ésta extraída se desenrosca y su extremo anterior se recurva cubriendo tanto el frente como los laterales del extremo del odontóforo, adoptando la forma de una semiesfera («taza»). Esta flexión motiva que los dientes se erecten y cubran una superficie en forma de abanico, moviéndose de abajo hacia arriba (como al lamer). En cambio, la rádula **docoglosa**, también conocida como **estereoglosa** (Figura **12**. 7 B) no se dobla en sentido longitudinal, los dientes no se erectan cuando la rádula se desplaza sobre el extremo del odontóforo, y todos se mueven en una misma dirección longitudinal, paralelos entre sí, imitando el movimiento de una escofina. Esta condición radular es la más pri-

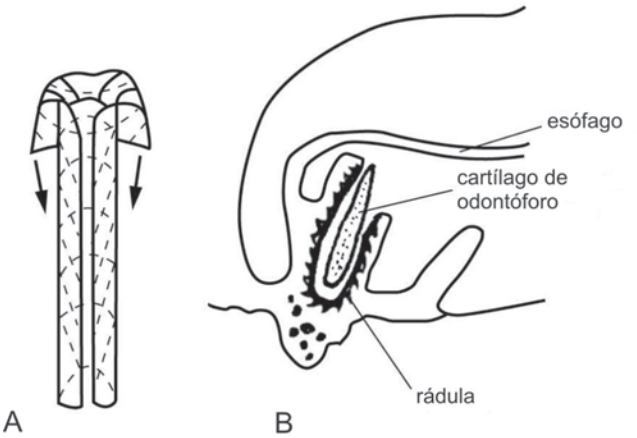


Figura 12. 7. Modelos de la función radular. A. modelo flexogloso, donde se observa la rádula como un cilindro (enroscado longitudinalmente con el desarrollo de una banda semicircular en el extremo anterior); B. modelo estereogloso donde se muestra la rádula como una cinta aplanada moviéndose sobre una superficie arqueada (A. de Morris y Hickman, 1981; B. de Hickman, 1980).

mitiva y la aparición de la rádula flexoglosa permitió la explotación de numerosísimas y variadas fuentes de alimentación, lo que condujo a la gran radiación adaptativa y diversificación que caracterizó a los gastrópodos.

De acuerdo con el tipo de alimentación o dieta alimentaria, el aparato bucal sufre modificaciones. Los gastrópodos carnívoros desarrollan una **proboscis** extensible contenida en un **saco proboscídeo,** del que es extruída por presión sanguínea (Figura **12**. 1). La proboscis contiene al esófago, odontóforo, rádula y, en el extremo, a la boca propiamente dicha. Esta estructura permite que el odontóforo y la rádula accedan a sitios que de otra forma no podrían hacerlo. Algunas especies envuelven a la presa con la proboscis y otras, poseen en la misma una **glándula proboscídea**, que segrega ácido sulfúrico. De estas manera perforan las conchillas de sus presas (a veces a razón de 2 mm en 8 horas) e introducen la proboscis en el cuerpo de la misma, permitiendo que la rádula obtenga el alimento.

Algunos gastrópodos carecen de rádula y usan un velo o red con filamentos mucosos para atrapar a las presas.

Los opistobranquios Dendrodoridae y Phyllidridae succionan a sus presas por medio de la masa bucal o de estructuras accesorias similares a largas proboscis. Los Terebridae tragan el alimento utilizando un tubo expansible, ubicado entre la boca y el esófago, llamado **rincodeo** (*rhynchoddaeum*).

Otros gastrópodos son filtradores, como los representantes de las familias Capulidae, Calyptraeidae, Vermetidae, Turritellidae, Struthiolariidae, Trochidae y Neomphalidae, pterópodos tecosomátidos y ciertos cenogastrópodos de agua dulce. Algunos han alargado los filamentos de las branquias, cubriéndolos con una mucosidad segregada por la glándula hipobranquial. De esta manera, el plancton que penetra en la cavidad branquial, junto con la corriente de agua, queda atrapado en las branquias y, a través de surcos ciliados alimentarios, es transportado a la boca.

ÓRGANOS SENSORIALES

Los órganos sensoriales de los gastrópodos por lo general, son estructuras quimiorreceptoras que gobiernan una gran parte de su comportamiento. Pueden ser externos, como los ojos, tentáculos cefálicos, órganos sensoriales epipodiales y papilas sensoriales, o internos, como las bursículas, el osfradio, el órgano subradular y los estatocistos. En conjunto permiten la localización y el reconocimiento del tipo de alimento, la detección de predadores o de individuos de la misma especie con el fin de aparearse, así como sincronizar el desove. La mayoría de estas estructuras está ubicada en la masa céfalo-pedal, con excepción del osfradio y las bursículas, que se encuentran en la cavidad del manto.

Los **ojos** pueden situarse en el extremo de los tentáculos cefálicos (Patellogastropoda), en el extremo de pedúnculos ubicados a los lados de los tentáculos (Vetigastropoda, Neritopsina, cenogastrópodos inferiores) o sobre la cabeza (neogastrópodos). Pueden ser simples depresiones con células fotorreceptoras y pigmentarias o poseer córnea y cristalino. Los heterópodos pelágicos tienen los ojos mejor desarrollados y son telescópicos. Algunos grupos

(Cocculiniformia) carecen de ojos. Se creía que la única función de los ojos era la de detectar las variaciones en la intensidad de la luz, pero ahora se sabe que esta función la cumplen órganos fotorreceptores extraoculares. En cambio, los ojos con una posible función visual rudimentaria y combinada con alguna forma de representación interna del ambiente, son los encargados de proporcionar orientación al organismo.

Los **tentáculos cefálicos** están constituidos por células quimiorreceptoras y táctiles. Los prosobranquios poseen un solo par y los pulmonados superiores y algunos opistobranquios tienen dos pares. Los nudibranquios, en la mitad superior del segundo par de tentáculos llevan **rinóforos** o pliegues en forma de placas para incrementar la superficie de quimiorrecepción.

Los **tentáculos epipodiales** tienen papilas sensitivas y en su base presentan estructuras denominadas órganos sensoriales epipódicos (**epipodio**).

Las **papilas sensoriales** son estructuras coniformes, truncadas y ciliadas, que pueden situarse sobre los tentáculos cefálicos y epipodiales, sobre el pie o en el manto de algunas especies.

Los **estatocistos** están asociados a los ganglios pedales y son sensibles a la gravedad. Se sitúan en el pie y usualmente constituyen un par, si bien las formas sésiles carecen de estas estructuras.

Las **bursículas** y el **osfradio** son órganos sensoriales asociados a las branquias. Las primeras son bolsillos cercanos al borde eferente de cada branquia y funcionarían como quimiorreceptores a distancia en los vetigastrópodos, detectando a los predadores. El osfradio puede tener forma acintada a compleja, bi- o tripectinada; se aloja en la cavidad paleal y mantiene una posición constante dentro de las categorías superiores de gastrópodos: se ubica en el piso de la cavidad en los Patellogastropoda y en el techo de la misma, en los restantes grupos. Se halla presente en la mayoría de los gastrópodos y por lo general, es pequeño, pero está muy desarrollado en los carnívoros tales como los murícidos y buccínidos. Se reduce o desaparece en los gastrópodos que perdieron sus branquias, en los que poseen una cavidad paleal reducida o en aquéllos estrictamente pelágicos. Los Architaenioglossa Cyclophoridae carecen de osfradio. Sus funciones consisten en detectar la presencia de partículas sedimentarias en el agua que fluye a través de las branquias, la presencia de alimento (carroña, presas, jugos animales), acción que pueden ejercer hasta 2 m de distancia, o la cercanía de predadores (estrellas de mar u otros gastrópodos).

MASA VISCERAL

SISTEMA MUSCULAR

La masa céfalo-pedal es retraída dentro de la conchilla por medio de uno o dos **músculos retractores pedales** o **músculos columelares** fijos por un extremo al pie, y por el otro a la **columela** o eje de enroscamiento de la conchilla. Los Patellogastropoda y Vetigastropoda inferiores poseen dos músculos que pueden diferir en tamaño, mientras que el resto de los gastrópodos tienen solo uno, excepto la familia Lamellarioidea (Caenogastropoda) que posee dos músculos, como los gastrópodos más primitivos.

En el aparato bucal, existen músculos protractores y retractores que accionan los movimientos del odontóforo y la rádula.

SISTEMA RESPIRATORIO

En la mayoría de los gastrópodos la respiración se realiza por medio de **branquias** o **ctenidios**, si bien los terrestres desarrollaron un **pulmón** o cavidad pulmonar. Numerosos grupos de gastrópodos que perdieron las branquias, en su lugar adquirieron **branquias secundarias**, formadas por el repliegue de las paredes o bordes del manto. En algunos pulmonados acuáticos, el pulmón convive con branquias secundarias funcionales.

Las branquias están formadas por una amplia membrana fija a la cavidad del manto por un **eje branquial** desde el que se extienden a ambos lados y en forma alterna, **filamentos branquiales** triangulares, aplanados o en forma de cuña (Figura **12**. 8). Toda la superficie de los filamentos se halla cubierta por cilios; los que reciben la corriente inhalante se llaman **frontales**, mientras que los del lado opuesto son **abfrontales**. Los frontales se encuentran unidos transversalmente por bastoncillos esqueletales quitinosos, que les impiden doblarse, plegarse o colapsar con el paso de la corriente. Los cilios laterales son los encargados de mover el agua dentro de la cavidad paleal. Por el eje branquial corren dos vasos sanguíneos: **aferente y eferente**. La sangre llega por el aferente y, luego de ponerse en contacto con el oxígeno del agua a través de los cilios, sale por el eferente hacia el corazón.

Las branquias con dos hileras de filamentos, dispuestos alternadamente, a ambos lados del

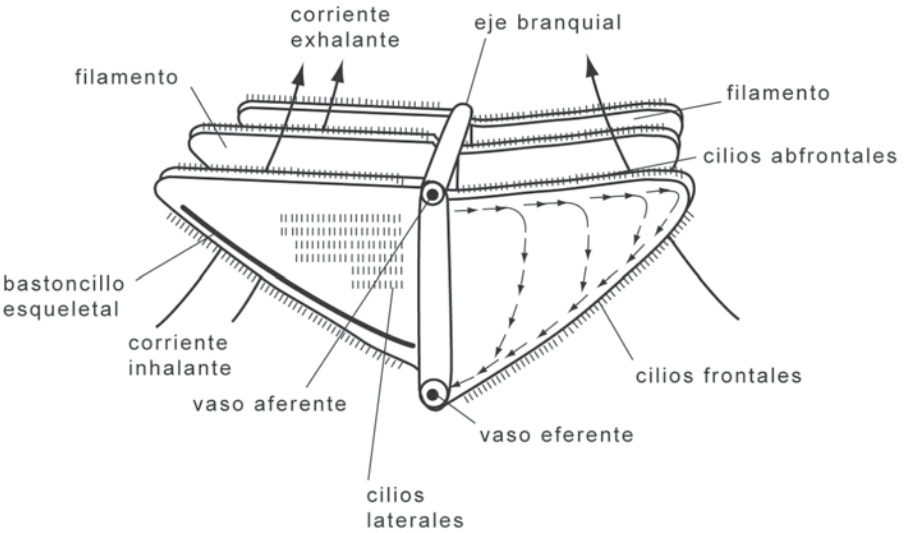


Figura 12. 8. Esquema de un prototipo de branquia bipectinada. Las flechas cortas indican el sistema de corrientes de limpieza producida por los cilios laterales en un filamento branquial (adaptado de Castellanos, 1994).

eje branquial, se llaman **bipectinadas**; si solo conservan una hilera, son **monopectinadas**.

Asociadas a las branquias existen una o dos **glándulas hipobranquiales** (Figura **12**. 10 B), productoras de un moco que inmoviliza a las partículas suspendidas en el agua, para luego ser expulsadas de la cavidad del manto por la corriente exhalante.

Los Patellogastropoda pueden poseer una sola branquia, condición llamada **aspidobranquia** (Figura **12**. 9 A, B), branquias secundarias (Figura **12**. 9 C, D) o carecer por completo de ellas, en cuyo caso la respiración se produce por el intercambio gaseoso a través de la superficie general del manto. *Acmaea* es un aspidobranquio que conserva únicamente su branquia derecha, bipectinada y situada sobre la cabeza. La corriente de agua entra por adelante, del lado izquierdo, y bifurcándose a derecha e izquierda, sale por la parte posterior

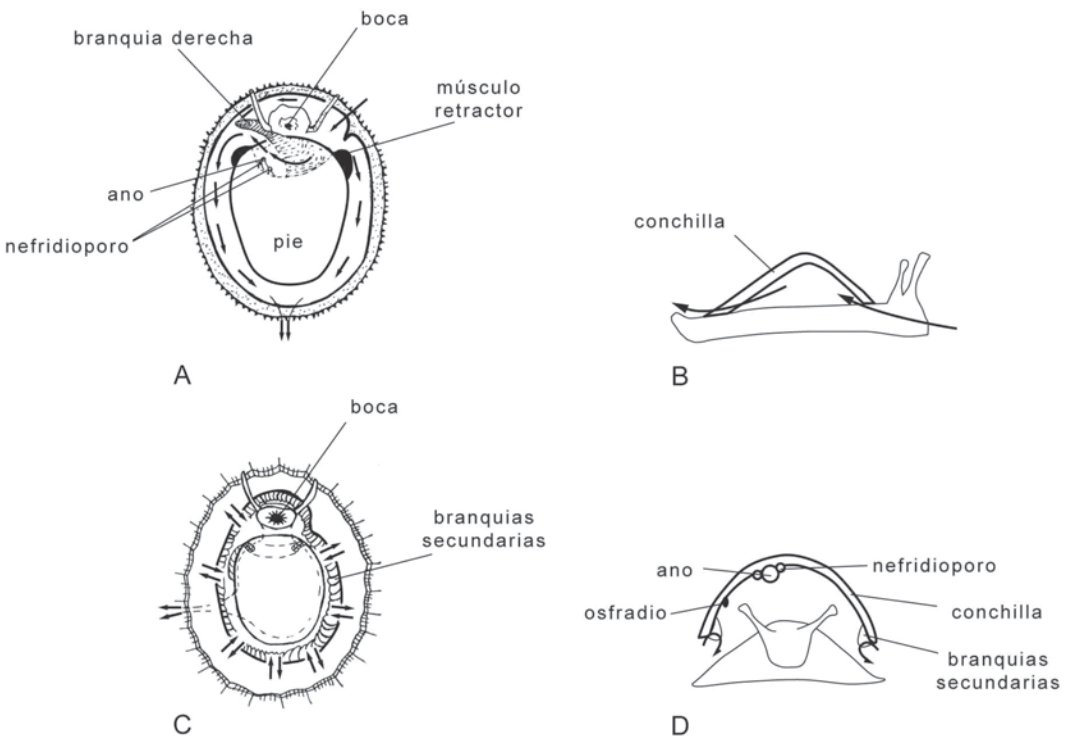


Figura 12. 9. Sistema respiratorio y circulación del agua en los Patellogastropoda. A, B. condición aspidobranquia en *Acmaea* (A. vista ventral, B. vista lateral); C, D. *Patella* con branquias secundarias (C. vista ventral, D. vista anterior). Las flechas enteras indican el sentido de circulación del agua; las flechas punteadas, el sentido de las corrientes de limpieza (A-C. de Barnes, 1985; D. de Purchon, 1968).

del organismo. En el caso de *Patella*, la orilla del manto es continua a lo largo de todo el margen ventral de la conchilla y como resultado del repliegue de la misma, se forman branquias secundarias que se proyectan en el surco paleal formado entre el pie y el borde del manto. El agua entra y sale lateralmente cerca de cada branquia.

Los Vetigastropoda inferiores (pleurotomáridos, haliótidos, fissurélidos) poseen dos branquias, condición denominada **zygobranquia** (Figura **12**. 10 C, E), las que son bipectinadas, tienen la forma de pluma y carecen de bastoncillos esqueletales. Asociado a cada branquia existe un osfradio. Las branquias se fijan a las paredes de la cavidad del manto por medio de membranas, de manera tal que membranas y branquias dividen a dicha cavidad en un sector inhalante y otro exhalante. La corriente inhalante penetra ventralmente a la cavidad, saliendo por el **foramen** situado en la parte media dorsal de la misma (*Fissurella*, *Diodora*)

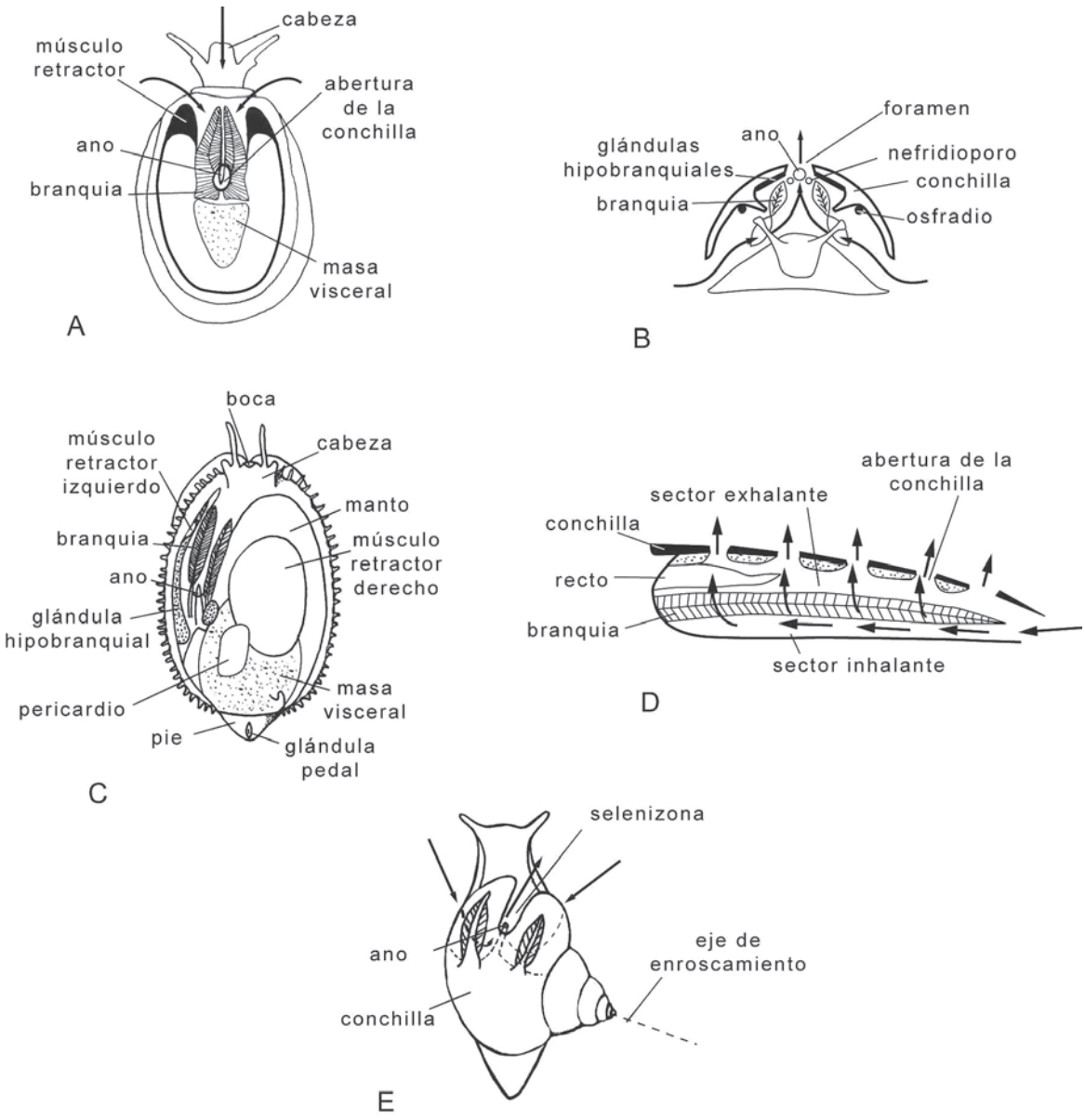


Figura 12. 10. Circulación del agua y condición zygobranquia en el sistema respiratorio de los vetigastrópodos inferiores. A, B. *Diodora* con una sola perforación exhalante en posición dorsal (foramen) (A. vista dorsal, B. vista anterior); C, E. *Pleurotomaria* con selenizona (C. vista dorsal, E. vista lateral); D. vista dorsal de *Haliotis* con varias perforaciones dorsales. Las flechas indican el sentido de circulación del agua (A, C, D. de Barnes, 1985; B. de Kay, Wells y Ponder, 1998; E. de Boardman *et al.*, 1987).

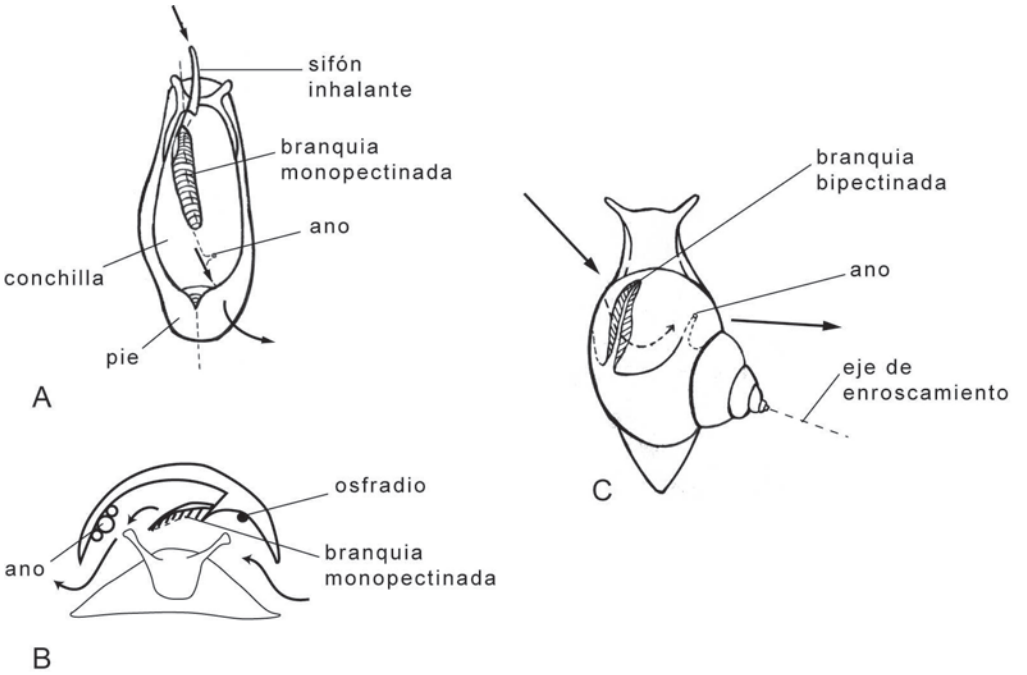


Figura 12. 11. A, B. circulación del agua y condición aspidobranquia en el sistema respiratorio de los Caenogastropoda (A. vista dorsal, B. vista anterior); C. Vetigastropoda superiores (A, C. de Boardman *et al.*, 1987; B. de Graham, 1948).

(Figura **12**. 10 A, B) o por las perforaciones o **tremas** de la conchilla, como en *Haliotis* (Figura **12**. 10 D).

Los Vetigastropoda superiores (tróchidos, seguenzioideos) y la mayoría de los Caenogastropoda son aspidobranquios con una branquia izquierda pectiniforme, portadora de bastoncillos esqueletales y fija a la cavidad paleal por medio del eje branquial. En los Caenogastropoda los cilios de la branquia del lado de la fijación se perdieron, dando lugar a una branquia monopectinada. El osfradio se sitúa a la derecha, por delante y encima de la inserción branquial, y la única glándula hipobranquial lo hace junto al ano sobre la izquierda. Los Trochoidea tienen dos glándulas. La corriente de agua pasa en forma oblicua desde el lado izquierdo al derecho del organismo y la desaparición de las membranas redujo la posibilidad de que tan extensas superficies se ensucien con sedimentos (Figura **12**. 11).

En muchos gastrópodos, especialmente carnívoros, la corriente de agua llega a las branquias a través de un pliegue estrecho del manto, tubiforme y flexible, denominado **sifón inhalante** (Figura **12**. 1), extendido anteriormente que, además de llevar el agua, cumple funciones sensoriales. En algunos casos, también existe un **sifón exhalante**, de posición posterior, por el que se produce la descarga de los productos del metabolismo y del material sedimentario.

Comúnmente, la corriente inhalante transporta sedimentos que pueden dificultar las funciones respiratorias del animal, por lo que deben ser eliminados a través de la corriente exhalante, previa selección de los mismos. Los sedimentos pesados son interceptados por los cilios y filamentos, mientras que los más livianos, transportados hasta la glándula hipobranquial, después de mezclarse con mucus, son consolidados y eliminados por la corriente exhalante.

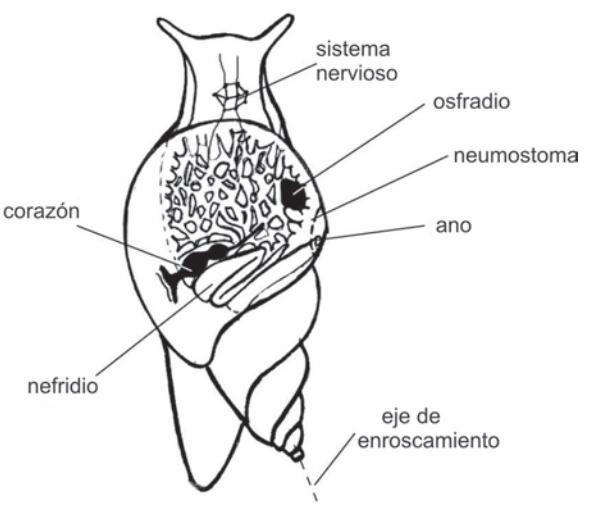


Figura 12. 12. Sistema respiratorio de un gastrópodo pulmonado (de Castellanos, 1994).

Los opistobranquios poseen una o más branquias secundarias. En estos grupos se produjeron diferentes cambios, como el desplazamiento del manto hacia el lado derecho y la reducción de la cavidad paleal y de la conchilla. En los nudibranquios dichos cambios llegaron al extremo de la pérdida de la conchilla y la cavidad paleal. Los pulmonados, cenogastrópodos cycloforoideos y neritopsinos (hydroscéridos y helicínidos) terrestres desarrollaron un pulmón o saco pulmonar (Figura **12**. 12), a partir de la cavidad del manto, el que siempre está ubicado en posición anterior, y cuyas paredes se encuentran muy vascularizadas. La única conexión con el exterior está dada por el **neumostoma** u orificio formado por la fusión del margen anterior del manto con el pie y el cuello, ubicado sobre el lado derecho.

SISTEMA DIGESTIVO

Una vez incorporado el alimento a la cavidad bucal, éste es transportado al esófago y luego, al estomágo (Figura **12**. 13). En los gastrópodos más primitivos la digestión es extracelular e intracelular. La primera ocurre en el estómago por medio de enzimas producidas por las glándulas salivales, las bolsas esofágicas y la **glándula digestiva**. Ésta última es la estructura de mayor tamaño del cuerpo, y en ella se efectúa la absorción, almacenamiento y excreción. El alimento se moviliza dentro del aparato digestivo por conductos ciliados, más que por contracción muscular. El estómago tiene la forma de un cono y el ácido producido por el mismo disminuye la viscosidad del moco, permitiendo que las partículas alimenticias sean liberadas y clasificadas por tamaño en el área de selección. Las más pequeñas son transportadas por cilios a la glándula digestiva, donde la digestión es intracelular, y las grandes hacia el intestino. Éste es largo y forma bolitas fecales que el ano, abierto en la región dorsal media de la parte posterior de la cavidad del manto, expulsa dentro de la cavidad paleal, desde donde son expelidas al exterior por la corriente exhalante.

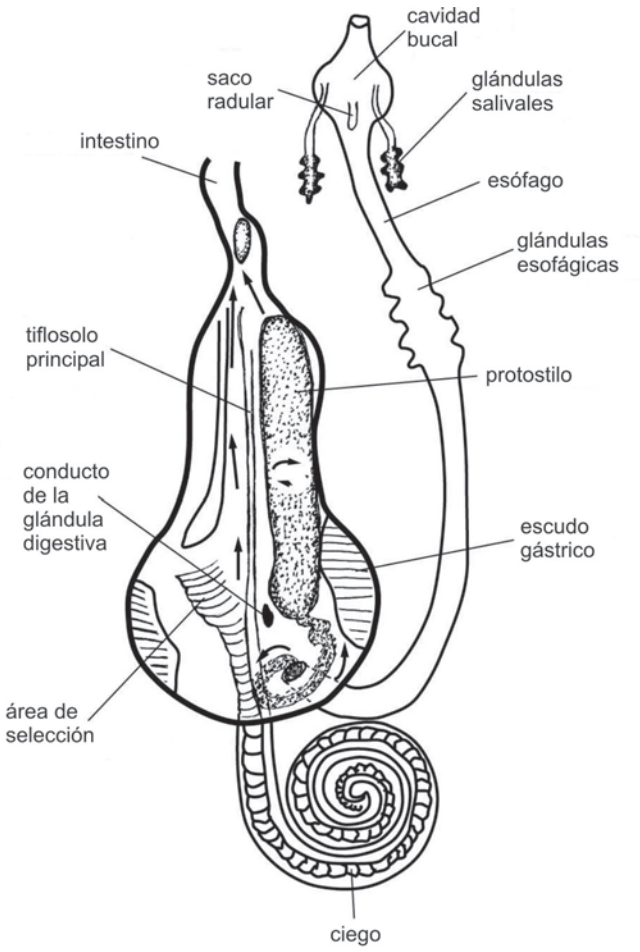


Figura 12. 13. Sistema digestivo de un gastrópodo (de Barnes, 1985).

En los gastrópodos superiores la digestión es totalmente extracelular y el estómago, a diferencia de los grupos menos evolucionados, ha perdido el revestimiento quitinoso, el área de selección y el saco del estilete.

SISTEMA CIRCULATORIO

El corazón ocupa la parte anterior de la masa visceral y en los gastrópodos primitivos, posee dos aurículas y un ventrículo, mientras en el resto existe un ventrículo y solo la aurícula izquierda. El corazón se conecta con las demás partes del cuerpo por arterias y venas, las que a su vez se conectan entre sí, con el nefridio y sus vesículas sanguíneas por medio de vasos capilares, y con tres senos venosos denominados **céfalo-pedal**, **visceral** y **subrenal**. La sangre oxigenada pasa de las branquias a las aurículas y de éstas al ventrículo, que la bombea a través de la aorta posterior al seno visceral, desde donde es irrigada a la masa visceral, y por la aorta anterior al seno céfalo-pedal, que irriga los tejidos del pie y la cabeza. Ambos senos envían nuevamente la sangre a las branquias y al nefridio a través del seno subrenal. El **canal renopericárdico** o **nefrostoma** comunica al nefridio con la cavidad pericardial (que contiene al corazón); por medio de dicho canal, el nefrido recibe el líquido pericardial portador de los deshechos de las glándulas del pericardio y del filtrado procedente de la sangre y a su vez, envía la sangre a las branquias a través del **nefroducto.**

SISTEMA EXCRETOR

En los gastrópodos primitivos el sistema excretor se compone de dos nefridios o **riñones,** mientras que los restantes gastrópodos poseen solo el nefridio derecho, pues el izquierdo se redujo notablemente, cumpliendo funciones reproductoras. El nefridio está constituido por una pared muy replegada. Los deshechos son eliminados por el ureter a la cavidad del manto y desde aquí, expulsados al exterior por la corriente exhalante.

SISTEMA NERVIOSO

Las masas céfalo-pedal y visceral están inervadas por un sistema integrado que, en un gastrópodo hipotéticamente no torsionado (Figura **12**. 14 A), se halla formado por seis pares de **ganglios** de gran tamaño, conectados en sentido longitudinal por cordones nerviosos y, en el transversal, por **comisuras**. Dichos ganglios se diferencian en: 1) **cerebrales**, vinculados con los ojos y tentáculos; 2) **bucales**, que inervan a la rádula; 3) **pedales**, conectados con el pie; 4) **pleurales**, que inervan al manto y al músculo columelar; 5) de éstos últimos sale el **cordón nervioso visceral** que termina en el **ganglio visceral** y que inerva a la masa visceral; 6) **esofágicos**, conectados a las branquias y el osfradio. Por efecto de la torsión, el cordón nervioso visceral sufre un entrecruzamiento en forma de número ocho, condición denominada **estreptoneura,** típica de los prosobranquios

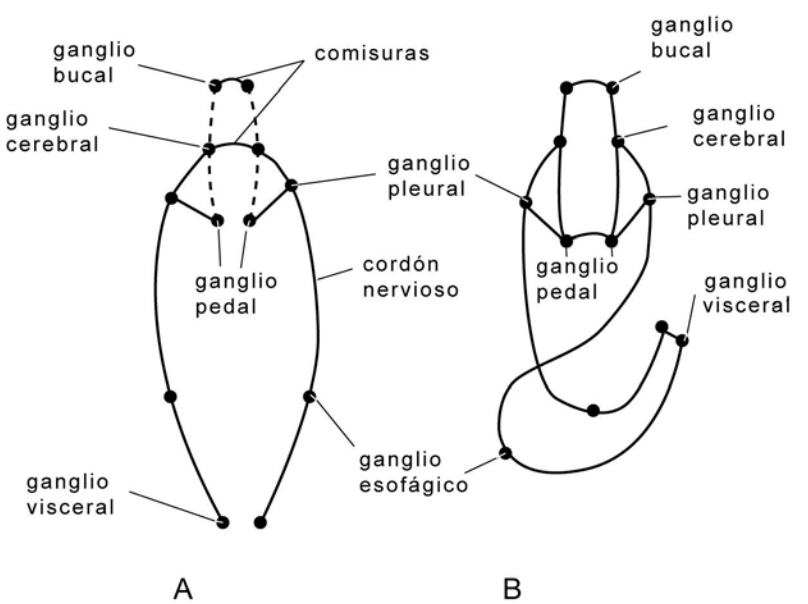


Figura 12. 14. Esquema del sistema nervioso de un gastrópodo. A. hipotéticamente no torsionado; B. luego de sufrir torsión (condición estreptoneura) (de Barnes, 1985).

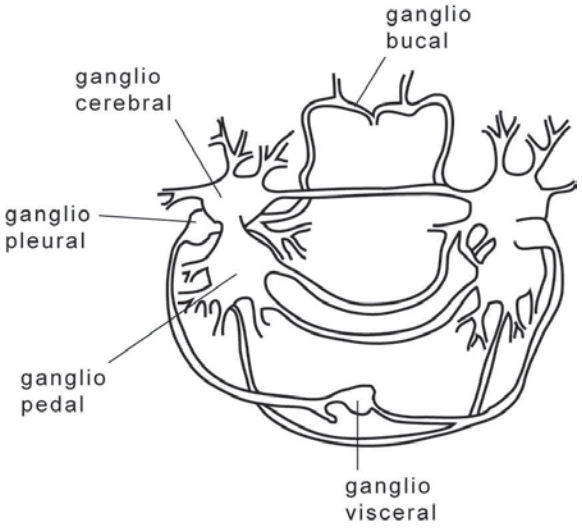


Figura 12. 15. Esquema del sistema nervioso de un gastrópodo opistobranquio, en el que se observa el acortamiento de los cordones nerviosos y la fusión de los ganglios pedal, pleural y cerebral (adaptado de diversos autores).

(Figura **12**. 14 B). En los opistobranquios y pulmonados, que han sufrido detorsión, este cordón nervioso y sus ganglios adoptan una simetría bilateral secundaria, condición llamada **eutineura.** En dichos grupos, los cordones nerviosos suelen acortarse y junto con algunos ganglios fusionados, forman un **anillo nervioso periesofágico** alrededor del esófago.

Los Patellogastropoda, Vetigastropoda, Neritopsina y los cenogastrópodos inferiores, poseen un sistema nervioso **hipoatroideo**, pues los ganglios pedales y pleurales están estrechamente asociados y bien separados de los cerebrales, mientras que en los cenogastrópodos es **epiatroideo** (Figura **12**.15), porque todos los ganglios están estrechamente asociados. El sistema hipoatroideo sería el más primitivo.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO ONTOGENÉTICO

La mayoría de los Patellogastropoda y Vetigastropoda son dioicos (Figura **12**. 16 A), con sistemas reproductores muy simples, el masculino y femenino morfológicamente muy parecidos. Están constituidos por una **gónada** (ovario o testículo) que por medio del **gonoducto** (oviducto o conducto testicular), se comunica con el nefridio derecho funcional. Una vez liberadas las gametas dentro del nefridio, éstas son evacuadas a la cavidad del manto a través del **nefridioporo** o abertura urogenital del riñón. Desde la cavidad del manto, las gametas son expulsadas a la masa de agua donde se produce la fecundación. Los huevos únicamente están cubiertos por una protección gelatinosa y no se forman masas de huevos. Solo en unos pocos Patellogastropoda y Vetigastropoda la fecundación es interna, produciéndose en la cavidad del manto, como en algunas lapas y *Crepidula*.

Una parte importante de los cenogastrópodos son dioicos, mientras otros muestran hermafroditismo protándrico, como *Epitonium, Calyptraea* y algunos capúlidos, y los Patellogastropoda, como *Diodora* y *Patella*. El sistema reproductor dioico de los Caenogastropoda (Figura **12**. 16 B) es más complicado que en el caso de los Patellogastropoda y Vetigastropoda. La fecundación es interna y los huevos después de ser fecundados son cubiertos por una membrana o **cápsula**. En los machos se observa el desarrollo de un **pene** por detrás del testículo derecho, mientras el semen es segregado por una gándula prostática.

Los opistobranquios son hermafroditas simultáneos o protándricos (Figura **12**. 16 C); en la mayoría de los casos la copulación es recíproca, tienen unas sola gónada, la **ovotesta**, que produce gametas femeninas y masculinas y las formas primitivas llevan un único gonoducto comunicado con el exterior por el **poro genital**.

Antes de convertirse en adultos, los gastrópodos pasan por dos estadios larvales denominados, el primero **trocófora** y el segundo, **veliger**, durante el que se produce la torsión, comienza la depositación de la conchilla y se forma el opérculo. Solo los gastrópodos con fertilización externa (Patellogastropoda y Vetigastropoda) presentan una trocófora nadadora o pelágica, mientras que en los casos de fecundación interna, este estadio se desarrolla por completo dentro de la cápsula. En la mayoría de los cenogastrópodos opistobranquios y en casi todos los pulmonados también el estadio veliger transcurre dentro de ésta, donde se produce la metamorfosis y los individuos emergentes de la cápsula son juveniles bentónicos reptadores. Sin embargo, en muchos gastrópodos con fertilización interna el estadio veliger puede transcurrir fuera de la cápsula.

Las larvas velígeras se clasifican en **planctotróficas** y **no planctotróficas**. Las primeras se alimentan del plancton y se dividen en **pelágicas** si pasan la mayor parte de su vida en aguas superficiales, y **demersales** cuando permanecen la mayor parte del tiempo cerca del fondo, alimentándose de detrito.

Las larvas no planctotróficas se diferencian en **lecitotróficas** e **incubadas**. Las primeras se alimentan de los nutrientes que tenía el huevo

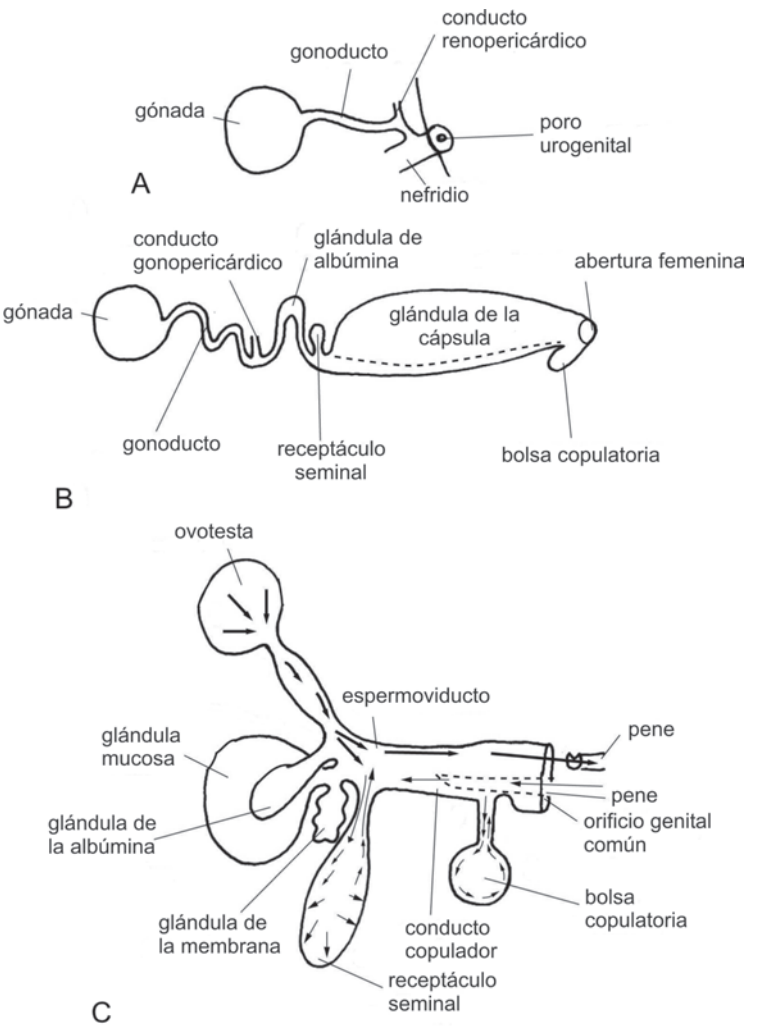


Figura 12. 16. Esquema del sistema reproductor de los gastrópodos. A. sistema dioico con rasgos simples, correspondiente a la mayoría de los Patellogastropoda y Vetigastropoda; B. sistema dioico complejo de los Caenogastropoda, donde se observa el alargamiento del gonoducto y el desarrollo de las glándulas de albúmina, de la cápsula y del receptáculo seminal; C. sistema hermafrodita de un nudibranquio, en el que las flechas gruesas indican el movimiento de los espermatozoides emitidos y las finas, el de los recibidos (A, B. de Barnes, 1985; C. de Beeman, 1970).

y pueden ser **pelágicas** por un corto tiempo (desde horas hasta algunos días) u **ovíparas** (= desarrollo directo) pues pasan el estadio veliger y la metamorfosis dentro del huevo.

El otro tipo de larva no planctostrófica es la incubada por los padres. Algunos gastrópodos protegen a la masa de huevos transportándolos con ellos en las espiras de las conchilla, en la zona umbilical, en la cavidad del manto, sosteniéndolos con el pie por debajo de la conchilla (capúlidos y cypraeas), reteniéndolos en la cavidad interna de la conchilla o los llevan flotando sobre una superficie de burbujas segregadas por el pie. Las formas vivíparas retienen los huevos en el oviducto.

CONCHILLA

COMPOSICIÓN Y MICROESTRUCURA

La conchilla de los gastrópodos está constituida por una sola pieza con forma cónica que, en la mayoría de las especies muestra un enroscamiento de tipo helicoidal. Si bien esta estructura casi siempre es externa, existen excepciones como las de aquellas formas que mientras se movilizan la cubren por completo o solo parcialmente con el manto (familias Cypraeidae, Marginellidae, Olividae e Hydatinidae). En cambio, en algunos pulmonados y

numerosos opistobranquios gymnosomátidos, nudibranquios, anáspidos y cefaláspidos, ésta se halla reducida a una simple placa carbonática interna de pequeño tamaño.

La conchilla se compone de una capa externa proteica, denominada **perióstraco** y hasta 5 internas de carbonato de calcio. El perióstraco, de naturaleza córnea, se halla coloreado por una sustancia llamada **quinona** y su espesor varía mucho, siendo muy grueso en la formas de agua dulce o inexistente en las cypraeas. Como en el resto de los moluscos, las capas carbonáticas están constituidas por cristales de calcita o aragonita embebidos en una sustancia orgánica de naturaleza glicoproteica, y cada una de ellas caracterizada por una microestructura particular. Resulta de especial interés analizar la microestructura de las conchillas, dada su importancia sistemática en niveles taxonómicos inferiores y porque es una de las pocas evidencias fósiles con que se cuenta para estos fines. Las formas primitivas (Patellogastropoda y Vetigastropoda inferiores) poseen gran diversidad microestructural, con el mayor número de capas, mientras que en el resto de los gastrópodos las capas se reducen hasta dos, predominando únicamente las estructuras calcítica homogénea para la capa externa y la aragonítica entrecruzada laminar, para la interna. Los Patellogastropoda con 4 o 5 capas presentan la capa externa por lo general, de estructura calcítica foliar, que es única de este grupo, y las internas con estructura calcítica homogénea y con todas las variedades de estructuras aragoníticas entrecruzadas laminares (comarginal, compleja e irregular). Los Vetigastropoda poseen las microestructuras calcítica prismática, homogénea y las aragoníticas entrecruzada, laminar cruzada y nacarada, las dos últimas características del grupo.

PROTOCONCHA

La conchilla de un gastrópodo se compone de la protoconcha y la teleoconcha.

Las primeras vueltas de la conchilla se forman durante el estadio veliger, tanto en su desarrollo larval dentro de la cápsula como durante el período de alimentación del plancton. A esta porción de la conchilla se la conoce como **protoconcha,** conchilla larval o embrionaria, mientras que el sector depositado luego de la metamorfosis es la **teleoconcha** o conchilla adulta.

En general, las protoconchas difieren de las teleoconchas por presentar superficies lisas, excepto la última vuelta que puede estar ornamentada**.** En las protoconchas de los Neritopsina, Caenogastropoda y Heterobranchia con larvas velígeras planctotróficas, se reconocen dos sectores diferenciados denominados PI y PII. El PI es segregado por la glándula de la conchilla antes de la torsión y al mismo tiempo que se desarrolla el velo, cuando el embrión se encuentra aún dentro de la cápsula. Está constituido por una o dos vueltas generalmente lisas, a veces con aspecto granuloso o puede presentar hoyuelos (punctuaciones). A continuación del PI y luego de la torsión, la orilla del manto deposita al PII, mientras la larva se alimenta del plancton.

Según el número de vueltas, las protoconchas se clasifican en **pauciespirales**, con solo una vuelta y media, características de las larvas no planctotróficas, y **multiespirales**, con hasta ocho vueltas angostas, lisas o fuertemente ornamentadas, características de las larvas planctotróficas (Figura **12**. 17). En las primeras, la protoconcha es grande e inflada y no es posible diferenciar PI y PII, mientras que en las multiespirales, PI es muy pequeño, y PII grande; en las primeras vueltas de PII la ornamentación puede diferir por completo de la del adulto o bien, aparecer la escultura que caracterizará a la teleoconcha.

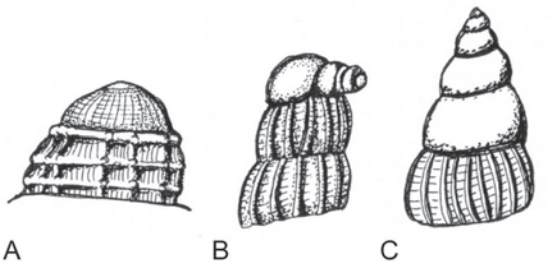


Figura 12. 17. Tipos de protoconchas. A. pauciespiral con ornamentación reticulada (*dome-shaped*); B. heterostrófica; C. multiespiral (*munmillated*) (de Cox, 1960).

La protoconcha es córnea y flexible durante la primera fase de la torsión y se calcifica luego de completada ésta. De acuerdo con su forma, las protoconchas se clasifican en globosas, bulbosas, mamillares, subcilíndricas, cónicas, etc.

TELEOCONCHA

La conchilla se enrosca trazando en el espacio una espira logarítmica equiangular de manera tal que, su forma permanece constante durante todo el crecimiento del organismo. El enroscamiento se produce alrededor de un eje, cada giro completo de 360° se denomina **vuelta**

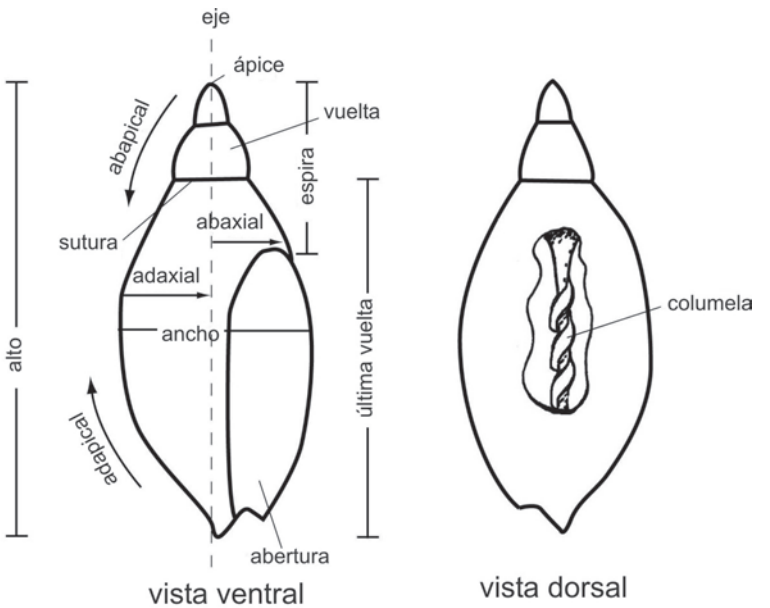


Figura 12. 18. Nomenclatura referida a la descripción y medidas de una conchilla.

y cada vuelta alrededor del eje se dispone por debajo de la anterior, de forma tal que el diámetro de la conchilla aumenta desde la primera vuelta formada (**ápice** de la conchilla) hacia la última, donde se encuentra la **abertura.** Todas las vueltas visibles, excluyendo la porción basal de la última, que contiene a la abertura, constituyen la **espira.** Si los márgenes internos de las vueltas sucesivas se van poniendo en contacto a medida que se produce el enroscamiento, se genera un pilar axial, paralelo al eje de enroscamiento, llamado **columela** (Figura **12**. 18). Cuando los márgenes internos de las vueltas dejan de estar en contacto, se produce una cavidad cónica alrededor del eje o por dentro de la columela, denominado **ombligo.**

Para su descripción e ilustración, la conchilla debe orientarse con el eje de enroscamiento en posición vertical, el ápice hacia arriba y la abertura situada abajo y enfrentada al observador. La imagen así obtenida es considerada la vista **ventral** o **apertural** de la conchilla, siendo la opuesta la **vista dorsal**. La conchilla observada desde su ápice constituye la vista **apical** o **posterior,** y desde el ombligo, la **umbilical** o **anterior.** En el género *Architectonica*, la vista apical es dorsal y la umbilical, ventral. El término **adapical** se refiere a la dirección o ubicación de algún elemento de la conchilla hacia el vértice o ápice de la misma; **abapical** indica la dirección hacia el ombligo; **adaxial**, hacia la columela y **abaxial** hacia fuera de la columela o hacia la periferia de la conchilla (Figura **12**. 18).

Las formas de las conchillas varían desde conos elongados a muy achatados, constituidos por espiras con variado número de vueltas y una última vuelta muy expandida que confiere a la conchilla aspecto de sombrero. Hasta hace pocos años, los términos descriptivos de las formas de las conchillas derivaban de los que caracterizaban a determinados géneros: conchillas trochiformes (del género *Trochus*), patelliformes (del género *Patella*), turbiformes (del género *Turbo*), naticiformes (del género *Natica*), bucciniformes (del género *Buccinum*) o turritelliformes (del género *Turritella*). Actualmente, en cambio, se prefiere describirlas como globosas (Figura **12**. 19 G), fusiformes (Figura **12**. 19 H), cónicas (Figura **12**. 19 J), bicónicas (Figura **12**. 19 E), etc. También las formas de las conchillas pueden caracterizarse según las proporciones relativas que mantienen entre el alto de la espira y el alto total de la conchilla, la relación alto-ancho, el contorno y la forma de cada vuelta o por el cociente entre el alto de la última vuelta-alto de la abertura.

Las espiras cónicas son **gradadas** si presentan un aspecto escalonado (Figura **12**. 19 J) o **telescópicas**, cuando las vueltas adapicales se hunden parcialmente en las abapicales.

A veces el ápice se introduce en la conchilla, formándose una superficie cónica deprimida que corresponde al **ombligo adapical**. Este tipo

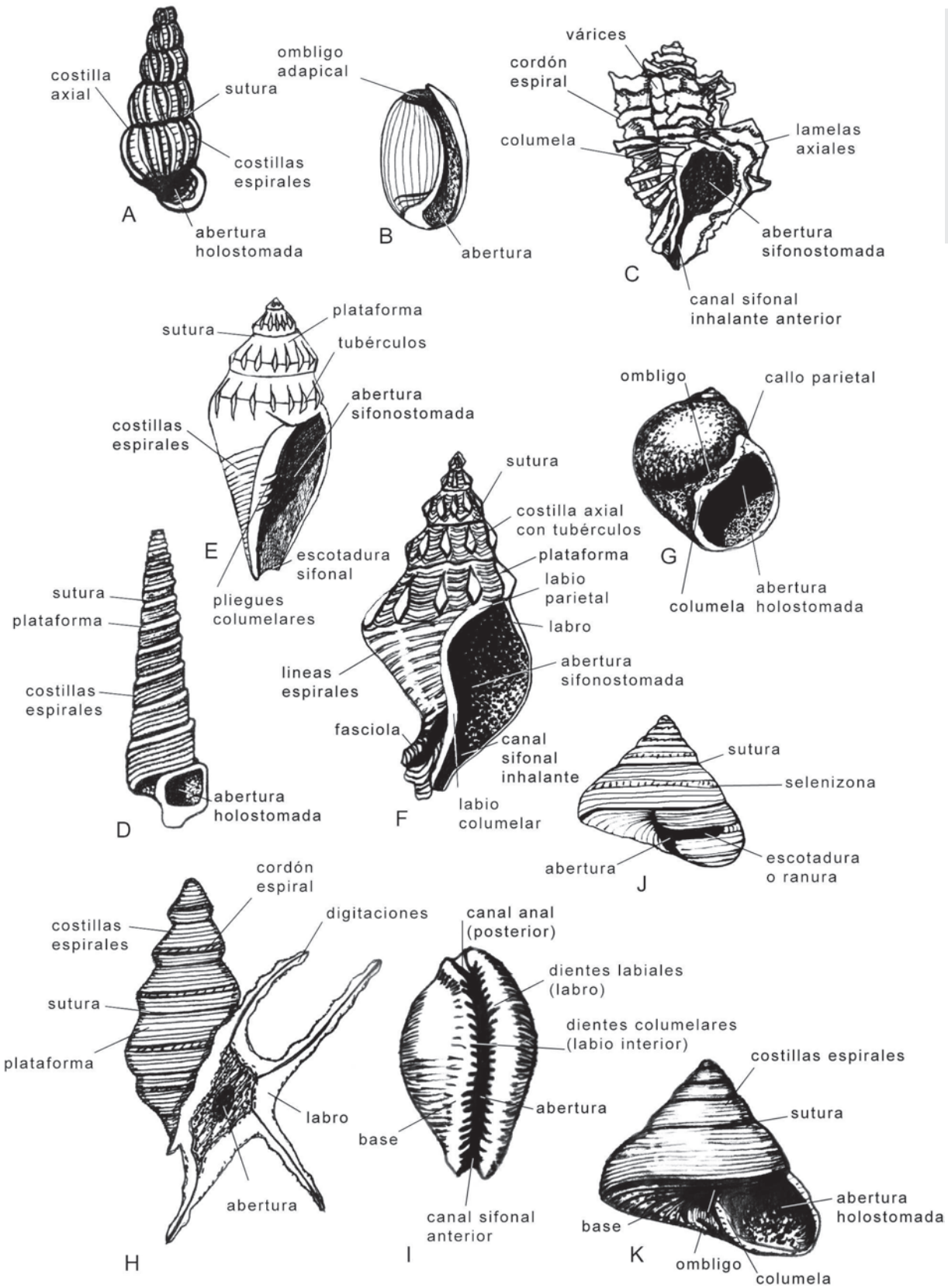


Figura 12. 19. Conchillas con sus caracteres morfológicos más destacados.

de conchilla se conoce como **involuta** (Figura **12**. 19 B). Si la última vuelta cubre por completo a todas las anteriores, es **convoluta** (Figura **12**. 19 I).

El contorno de las vueltas puede ser redondeado, aplanado o cóncavo. La parte adapical de la vuelta suele presentar una **plataforma**, **rampa sutural** u **hombrera** (Figura **12**. 19 D, E, F, H), que confiere a la periferia de la vuelta un quiebre angular. La línea de contacto entre dos vueltas consecutivas es la **sutura**.

La única vuelta completamente visible es la última, contiene a la abertura y su base puede ser plana (Figura **12**. 19 F) o convexa (Figura **12**. 19 G). A veces, se produce un cambio en el sentido de la curvatura en las bases convexas, originándose una concavidad a partir de la cual y en dirección abapical, se desarrolla el cuello de la última vuelta. Esta región puede angostarse y alargarse formando una proyección tubular, denominada **canal sifonal inhalante** (Figura **12**. 19 C, F), pues es ocupada por el sifón inhalante. Otras veces, la salida del sifón inhalante se halla indicada en el borde de la abertura o **peristoma**, por una hendidura simple o **escotadura sifonal** o por un **canal** (Figura **12**. 19 E, F) y la abertura se llama **sifonostomada**; por el contrario, si el peristoma es continuo, la abertura se dice **holostomada** (Figura **12**. 19 A, D, G, K).

El canal sifonal puede ser rectilíneo o curvado, de longitud variable y si las lamelas de los sucesivos pulsos de crecimiento forman una carena paralela al sifón, se genera una **fasciola sifonal** (Figura **12**. 19 F). A veces, dicha carena está enrollada sobre si misma originando una cavidad u **ombligo falso**.

El margen exterior de la abertura corresponde al labio externo o **labro**, mientras que el interno está dividido en dos secciones: la parte adapical, extendida hasta la sutura con la vuelta anterior, que a veces produce allí un abultamiento, se denomina **labio parietal**; la sección abapical coincidente con la columela, es el **labio columelar** (Figura **12**. 19 F), que puede ser liso o presentar ondulaciones paralelas entre sí y oblicuas al eje axial, llamadas **pliegues columelares**, donde se fija el músculo retractor del pie (Figura **12**. 19 E).

Los labios parietal y columelar pueden estar total o parcialmente cubiertos por la **inductura**, una delgada capa carbonática de la parte interna de la última vuelta que a veces, se extiende hasta cubrir la fasciola sifonal y el ombligo. En este último caso se denomina **callo** (Figura **12**. 19 G). En la parte adapical del labro también pueden existir escotaduras que marcan la salida del agua o de la corriente exhalante. Si dicha escotadura es poco profunda, se denomina **seno**, pero si es profunda y con márgenes paralelos, se llama **ranura**, como la observada en los pleurotomáridos y bellerophóntidos (Figura **12**. 19 J). A medida que la conchilla crece, la ranura es rellenada por sucesivos agregados axiales de lamelas carbonáticas, originándose una banda espiral conocida como **selenizona** o **fasciola anal** (Figura **12**. 19 J).

El labro puede presentar engrosamientos o **várices** (Figura **12**. 19 C) y hallarse recurvado hacia afuera o adentro de la conchilla. En los Stromboidea, el labro se extiende hacia fuera adoptando extensiones aliformes que suelen fusionarse con la espira o formar digitaciones (Figura **12**. 19 H). Interiormente, el labro puede ser liso o estar ornamentado y muchos gastrópodos marinos y terrestres, algunos sin opérculo, elaboran pliegues, denticulaciones o carenas en el interior de la abertura con el fin de obstruir la entrada a los predadores (Figura **12**. 19 I).

Las vueltas crecen por agregado de material carbonático en forma paralela al margen apertural, generando **líneas de crecimiento**. La superfice externa de las vueltas puede ser lisa u ornamentada por **costulación axial** y/o **espiral**. En el primer tipo las costillas perpendiculares a las suturas se designan **ortoclinas**, las ligeramente inclinadas en la dirección de las líneas de crecimiento son **prosoclinas** y si lo hacen en sentido opuesto, **opistoclinas** (Figura **12**. 20).

Las líneas de crecimiento son el resultado de la depositación rítmica o periódica de carbonato por el borde del manto. Si ocurre una interrupción en el crecimiento, el engrosamiento producido por la acumulación de material calcáreo dará lugar a **costillas** o **várices** (Figu-

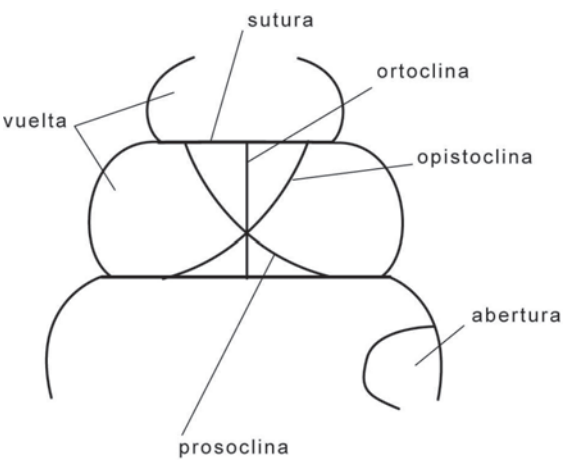


Figura 12. 20. Terminología de las costillas axiales, según su inclinación con respecto a la sutura.

ra **12**. 19 C). La ornamentación espiral está integrada por líneas que, en la mayoría de los casos, son paralelas a las suturas y pasan en forma continua a través de las vueltas, representando la secreción diferencial de varias partes de la orilla del manto. Puede estar indicada por surcos espirales o por costillas. Cuando los elementos espirales y axiales son prominentes y se produce la intersección de ambos, se origina una escultura **reticulada** o **cancellada**. En dicha intersección es común la presencia de nódulos, tubérculos o espinas. También es frecuente la formación de tubérculos o nodosidades en la periferia de las plataformas suturales (Figura **12**. 19 E, F), aun cuando los elementos axiales no sean marcados.

ENROSCAMIENTO DE LA CONCHILLA

Se reconocen dos tipos de enroscamiento, el **isostrófico** y el **anisostrófico** (Figura **12**. 21). En el primero, el traslado provocado por el movimiento de la curva de generación a lo largo del eje de enroscamiento es cero, de manera que las vueltas se enroscan en un mismo plano, generando conchillas **planoespirales**, con vueltas bilateralmente simétricas con respecto al plano de enroscamiento. En el tipo anisostrófico, las vueltas se enroscan en planos sucesivos paralelos entre sí, o sea que hay un traslado de la curva de generación a los largo del eje, produciéndose conchillas **helicoidales** o **conoespirales**, que son las más frecuentes entre los gastrópodos.

Una vez orientada la conchilla en la forma convencional, si la abertura queda a la derecha, se trata de una conchilla **dextral** o **dextrógira**; observada la misma desde el ápice, el enroscamiento se produce en el sentido horario. Si la abertura queda a la izquierda, la conchilla es **levógira** y vista desde el ápice, el enroscamiento tiene lugar en sentido opuesto al horario

Cuando una conchilla es dextral y la organización de las partes blandas del organismo también lo es (o sea, que visto el organismo dorsalmente y con la cabeza en posición anterior, los genitales se sitúan sobre el lado izquierdo y el corazón a la derecha), se habla de organismos **ortostróficos**. La **ortostrofía** se produce cuando el movimiento de la curva de generación es hacia abajo del ápice, en cuyo caso la conchilla es llevada por el gastrópodo de manera tal que forma un ángulo con el eje ántero-posterior de la masa céfalo-pedal, quedando el ápice dirigido hacia atrás y a la derecha. Hay organismos ortostróficos levógiros y ortostróficos dextrales. Existen taxones portadores de conchillas con aparente enroscamiento levógiro, pero que internamente son dextrógiros, en cuyo caso se trata de organismos **hiperstróficos dextrales** o de enroscamiento **ultradextral**. También existen formas hiperstróficas levógiras. El enroscamiento hiperstrófico se considera negativo y se produce hacia arriba del ápice (Figura **12**. 22).

La mayoría de los gastrópodos actuales son ortostróficos, si bien la hiperstrofía fue bas-

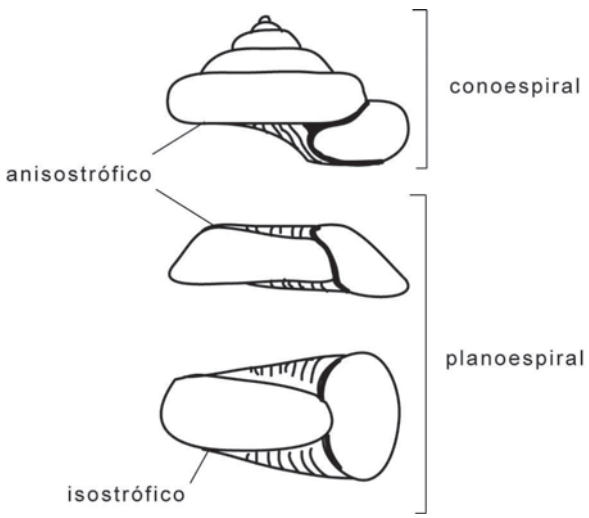


Figura 12. 21. Tipos de enroscamiento de las conchillas (de Boardman *et al*., 1987).

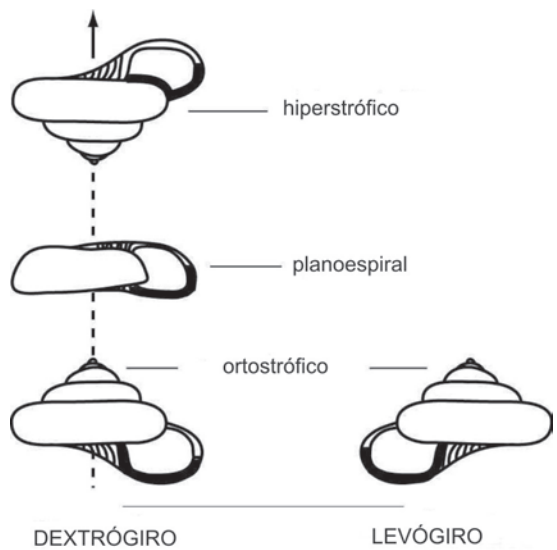


Figura 12. 22. Dirección de enroscamiento de las conchillas (de Boardman *et al*., 1987).

tante común en las formas fósiles más primitivas.

Las conchillas hiperstróficas solo pueden ser reconocidas en el registro fósil si se conserva el opérculo, ya que la dirección del enroscamiento de las líneas espirales de dicha pieza es siempre contraria al sentido del enroscamiento de la conchilla. Así, las conchillas levógiras tienen opérculos dextrales y por lo tanto, una conchilla hiperstrófica dextral (o sea, con aparente enroscamiento levógiro) tendrá un opérculo levógiro. Igualmente, si una conchilla dextrógira tiene opérculo dextrógiro, el organismo será hiperstrófico.

Las protoconchas de los gastrópodos son tubiformes, más altas que anchas (alargadas) y siempre están enroscadas, carácter que es definitorio de la clase Gastropoda. El enroscamiento puede ser planoespiral, levógiro o dextrógiro. El primero es poco frecuente y probablemente sea un carácter secundario; los otros dos son más comunes. El enroscamiento puede deberse a la deformación física de la conchilla no mineralizada segregada por la glándula de la conchilla, o por crecimiento regular diferencial, mientras que el enroscamiento de la teleoconcha solo obedece al crecimiento diferencial.

Los opistobranquios primitivos, pulmonados y los allogastrópodos poseen protoconchas hiperstróficas y teleoconchas ortostróficas. Usualmente, el eje de las protoconchas hiperstróficas guarda un ángulo con el eje de la teleoconcha, es decir que son protoconchas **desplazadas**. Cuando el eje de enroscamiento de estas protoconchas se halla a 90° del eje de la teleoconcha se habla de una relación de **heterostrofía** (Figura **12**. 17 B), pero si el ángulo entre ambos ejes es de 180°, de **anastrofía**.

En los casos de teleoconcha involuta, la protoconcha no es visible.

GASTRÓPODOS CON CONCHILLA TABICADA

Algunos gastrópodos tienen conchilla con tabiques o septos interiores. Cuando la conchilla es planoespiral recuerda a la de los cefalópodos, pero carece de sifúnculo.

La septación es una característica que, en la clase Gastropoda, aparece por lo menos desde el Ordovícico Temprano, y se la conoce en miembros de los Euomphaloidea, Pleurotomarioidea, Loxonematoidea y Vermetoidea (Morton, 1965; Yochelson, 1971). En las dos primeras superfamilias está confinada a las primeras vueltas, pero también se presenta en estadios más avanzados, tanto en formas enroscadas como desenroscadas.

Aunque generalmente se admite que sirve para fortalecer la conchilla, sin embargo, *Nevadispira*, un euomphaloideo de simetría bilateral, ligeramente hiperstrófico y abiertamente enroscado, con numerosos tabiques cóncavos en sus primeras vueltas, habría vivido apoyado sobre el fondo, algo hundido en el mismo, en un ambiente relativamente calmo, que no requería fortalecer la conchilla. El hábito desenroscado de la misma aumentaba la superficie de apoyo, evitando un mayor hundimiento, y la hiperstrofía facilitaba mantener la abertura sobre el fondo barroso.

Según Yochelson (1971), la septación pudo ser consecuencia de esta vida sésil del organismo, debida a un requerimiento fisiológico para eliminar el carbonato de calcio de los tejidos.

SISTEMÁTICA

Desde que Cuvier (1797) reconociera a los gastrópodos como un taxón de los moluscos, se han elaborado muchas clasificaciones de los mismos (Cox, 1960; Ponder y Lindberg, 1997). Inicialmente, estas clasificaciones estuvieron basadas en los caracteres exteriores y posteriormente, se fueron considerando órganos individuales (rádula, sistema nervioso, branquias). En 1848, Milne Edwards diferenció a las subclases Prosobranchia, Opisthobranchia y Pulmonata, criterio que fue aceptado por biólogos y paleontólogos como Thiele (1929-31), Wenz (1938-44) y Cox (1960) quienes, no obstante, propusieron algunas modificaciones, resultando así la clasificación que ha sido utilizada en los últimos 70 años. En ésta, los prosobranquios reúnen a los grupos completamente torsionados, estreptoneuros, con la cavidad paleal en posición anterior y desplazada hacia la izquierda, con una o dos branquias bipectinadas o monopectinadas, y por lo general con opérculo. Los opistobranquios incluyen a los organismos eutineuros que sufrieron una detorsión parcial, con la cavidad del manto ausente, o situada en el sector póstero-derecho, que poseen una sola branquia derecha o branquias secundarias, y que por lo general carecen de opérculo. Los Pulmonata también agrupan formas parcialmente detorsionadas que por lo general carecen de opérculo en el estadio adulto, pero en las que la cavidad del manto se ha vascularizado y transformado en un pulmón. Los Prosobranchia fueron divididos por Thiele en los órdenes Archaeogastropoda,

Mesogastropoda y Stenoglossa; los Opisthobranchia en Pleurocoela, Pteropoda, Sacoglossa y Acoela; los Pulmonata en Basommatophora y Stylommatophora. Wenz reemplazó a Stenoglossa por los Neogastropoda y Cox reunió a los Mesogastropoda y Neogastropoda en los Caenogastropoda.

Kosuge (1966) introdujo a los Heterogastropoda para incluir a un conjunto heterogéneo de familias existentes en los Mesogastropoda de Thiele. A su vez, Golikov y Starebogatov (1975) dividieron a los Prosobranchia en tres clases, reteniendo a los Opisthobranchia y Pulmonata. Su reconocimiento de los Cyclobranchia (= Docoglossa = Patellogastropoda) como diferente del resto de los gastrópodos fue un avance importante y coincidente con las ideas que más adelante formularían Ponder y Lindberg (1997).

Entre los años 1980 y 1990 se produjeron otras modificaciones de importancia en las concepciones hasta entonces dominantes acerca de las relaciones filogenéticas de los gastrópodos, las que se debieron:

a. Al estudio de nuevo material. En surgentes volcánicas hidrotermales de regiones oceánicas profundas (*deep sea hot vents*) se descubrieron novedosos taxones de rango superior (Mc Lean 1988, 1989; Mc Lean y Haszprunar, 1987).

b. A que con el empleo del microscopio electrónico de transmisión se obtuvieron nuevos caracteres filogenéticos a través de la observación de delicadas estructuras, como los osfradios y el esperma.

Cuadro 12. 1. Sistemática de la Clase Gastropoda

Clase Gastropoda

Subclase Eogastropoda
- Orden Patellogastropoda (= Docoglossa)
  - Superfamilia Patelloidea
  - Superfamilia Nacelloidea
  - Superfamilia Acmaeoidea

Subclase Orthogastropoda
- Superorden Cocculiniformia
- Superorden Vetigastropoda
  - Superfamilia Pleurotomarioidea
  - Superfamilia Fissurelloidea
  - Superfamilia Trochonematoidea
  - Superfamilia Platyceratoidea
  - Superfamilia Trochoidea
  - Superfamilia Seguenzioidea
  - Superfamilia Macluritoidea
  - Superfamilia Euomphaloidea
  - Superfamilia Neomphaloidea
  - Superfamilia Bellerophontoidea
- Superorden Neritopsina (Neritaemorpha)
  - Superfamilia Neritoidea
- Superorden Caenogastropoda
  - Orden Architaenioglossa
    - Superfamilia Procyclophoroidea
    - Superfamilia Cyclophoroidea
    - Superfamilia Ampullaroidea
  - Orden Sorbeoconcha (Neotaenioglossa)
    - Superfamilia Cerithioidea
    - Superfamilia Campaniloidea
    - Suborden Hypsogastropoda
      - Infraorden Littorinimorpha
        - Superfamilia Rissooidea
        - Superfamilia Xenophoroidea
        - Superfamilia Stromboidea
        - Superfamilia Calyptraeoidea
        - Superfamilia Capuloidea
        - Superfamilia Vermetoidea
        - Superfamilia Cypraeoidea
        - Superfamilia Naticoidea
        - Superfamilia Tonnoidea
        - Superfamilia Carinarioidea (Heteropoda)
      - Infraorden Ptenoglossa (Ctenoglossa)
        - Superfamilia Triphoroidea
        - Superfamilia Janthinoidea (Epitonioidea)
        - Superfamilia Eulimoidea
      - Infraorden Neogastropoda (Stenoglossa)
        - Superfamilia Muricoidea
        - Superfamilia Cancellarioidea
        - Superfamilia Conoidea (Toxoglossa)
- Superorden Heterobranchia (Heterostropha, Allogastropoda)
  - Superfamilia Valvatoidea
  - Superfamilia Architectonicoidea
  - Superfamilia Pyramidelloidea
  - Orden Opisthobranchia
    - Suborden Cephalaspidea
    - Suborden Sacoglossa
    - Suborden Anaspidea (Aplisiomorpha)
    - Suborden Notaspidea
    - Suborden Thecosomata
    - Suborden Gymnosomata
    - Suborden Nudibranchia
  - Orden Pulmonata
    - Suborden Systellommatophora
    - Suborden Basommatophora
    - Suborden Eupulmonata
    - Suborden Stylommatophora

c. Al reemplazo del método de análisis filogenético por el del análisis cladístico.

En el empleo de los principios de la sistemática filogenética se destacan los trabajos de Salvini-Plawen (1980) y Haszprunar (1988). Las primeras aplicaciones de la computación al análisis de los caracteres en la filogenia de los gastrópodos se debieron a Ponder y Lindberg (1995, 1997) quienes así mostraron la monofilia de los gastrópodos y su división en las subclases Eogastropoda y Orthogastropoda. La clasificación tradicional en Prosobranchia, Opisthobranchia y Pulmonata fue considerada inaceptable (Haszprunar 1985, 1988; Ponder y Lindberg, 1997) pues los prosobranquios resultaron ser parafiléticos. Los arqueogastrópodos y mesogastrópodos en el sentido de Thiele (1929-31) fueron considerados un grado, si bien una parte mayor de los arqueogastrópodos, los Vetigastropoda, serían monofiléticos.

Otros avances en la filogenia de los gastrópodos, a partir de fines del año 1980, provinieron de los estudios moleculares basados en el análisis de la cadena de ARN ribosomal. Según los mismos, los Patellogastropoda constituirían el grupo más primitivo de los gastrópodos, mientras que el resto sería su grupo hermano.

Por lo general, la sistemática de los gastrópodos fósiles se basó en los datos neontológicos (Wagner, 2001) y en que muchos de los taxones fósiles serían los ancestros de los modernos. No obstante, algunos grupos como los Bellerophontoidea y Macluritoidea se hallan totalmente extinguidos y carecen de descendientes modernos.

Los análisis paleontológicos más recientes han revelado que la evolución de los gastrópodos fue mucho más compleja que lo antes pensado y los estudios de las protoconchas indican que especies groseramente similares, tradicionalmente ubicadas en el mismo taxón superior, poseen protoconchas diferentes.

Las protoconchas serían más estables evolutivamente que las teleoconchas en las cuales, la frecuente presencia de caracteres convergentes son evidencias de la complicada historia evolutiva de los gastrópodos.

Bandel, Nützel y Yancey (2002) consideran que, desde el punto de vista paleontológico, es razonable reconocer, sobre la base de la morfología de la protoconcha y los caracteres anatómicos inferidos de la morfología de la conchilla, a las subclases Archaeogastropoda (incluyendo a Vetigastropoda y Docoglossa), Neritimorpha, Caenogastropoda y Heterostropha, las que habrían estado diferenciadas en el Carbonífero.

La sistemática adoptada en este capítulo (Cuadro **12**. 1) sigue los lineamientos fundamentales de la de Ponder y Lindberg (1997), complementada en lo referente a los caracteres morfológicos con la información proporcionada por la obra *Mollusca. The Southern Synthesis* (Beesley, Ross y Wells, 1998) y trabajos de Bandel (2002 a, b).

PHYLUM MOLLUSCA

CLASE GASTROPODA

Moluscos con torsión, posesión de un opérculo y protoconcha tubular enroscada. Cámbrico-Holoceno.

SUBCLASE EOGASTROPODA

Gastrópodos con rádula estereoglosa.

Orden Patellogastropoda

Cabeza con dos tentáculos y ojos simples ubicados en la base de los mismos. Mandíbula y rádula presentes, dientes radulares fortalecidos por óxido de hierro. Estreptoneuros. Bajo número de cromosomas (n = 9-19); esperma con morfología primitiva; osfradios sin verdaderas células sensoriales. Conchilla cónica, generalmente algo aplastada, simétrica, sin enroscamiento, con abertura grande, ovalada a algo circular; ápice centrado a muy desplazado hacia adelante. Superficie externa con costillas radiales y/o escultura concéntrica. Predominan las microestructuras foliada y laminar cruzada. En su mayoría sésiles, habitan sobre sustratos duros calcáreos o algas. Son considerados los gastrópodos vivientes más primitivos y su origen se hallaría en el Paleozoico, existiendo algunas evidencias de su existencia ya en el Paleozoico Tardío, si bien sus fósiles más antiguos seguramente conocidos, son del Triásico. Comprenden a las superfamilias Patelloidea (Triásico-Holoceno), Nacelloidea (Eoceno-Holoceno) y Acmaeoidea (Triásico-Holoceno).

Los Patelloidea (Figura **12**. 23 A) tienen conchilla patelliforme, ápice central, escultura radial fuerte y concéntrica presente; microestructura foliada calcítica; pueden alcanzar gran tamaño (hasta 35 cm de longitud). Casi restringidos al margen oriental atlántico, adquieren gran diversidad en el sur africano. En el Plioceno del Atlántico norte aparece *Patella*, y

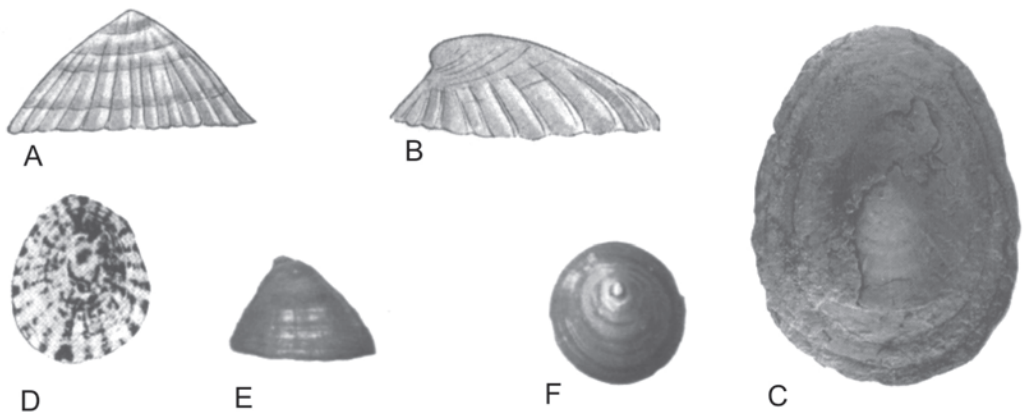


Figura 12. 23. Patellogastropoda. Patelloidea (A), Nacelloidea (B, C), Acmaeoidea (D-F). A. *Patinigera magallanica* X 1/2. Holoceno, costa patagónica; B. *Nacella mytelina* X 1/2. Holoceno, costa patagónica; C. *Cellana feldmanni* X 1/2. Eoceno, Antártida; D. *Acmaea subrugosa* X 1. Pleistoceno, Argentina; E-F. *Scurria* (*Scurria*) *scurra* X 1. Holoceno, costa oeste de América del Sur (A-B. de Castellanos, 1967; C. de Stilwell y Zinsmeister, 1992; D. de Camacho, 1966; E-F. de Wenz, 1961)

sobre la costa patagónica hasta la región magallánica habitan varias especies de *Patinigera*.

En los Nacelloidea (Figura **12**. 23 B, C) el interior de la conchilla es nacarado. Su mayor diversidad está en la extremidad austral sudamericana, donde viven a poca profundidad. No obstante, algunos miembros invadieron las profundidades oceánicas y viven en ambientes volcánicos hidrotermales de zonas de divergencia de placas (Lindberg, 1988; Mc Lean, 1990). *Nacella* habita en las aguas frías antárticas hasta Chile, *Cellana*, casi exclusivo de aguas cálidas, se halla fósil en el Eoceno antártico (Stilwell y Zinsmeister, 1992). Según Ridway *et al*. (1998), «*Patella*» *fuenzalidae* del Plioceno chileno (Herm, 1969), pertenecería a *Cellana*.

Los Acmaeoidea (Figura **12**. 23 D-F) son marinos costeros, con algunos vivientes hasta los 6000 m de profundidad. *Acmaea subrugosa* se halla en las costas brasileña y uruguaya, además de fósil en el Pleistoceno rioplatense (Ihering, 1907). Otros géneros habitan en las aguas frías de las regiones malvinense, magallánica y antártica. *Lottia* y *Scurria* cuentan con especies en la costa chilena, conociéndose fósiles del segundo género en el Mioceno de la Argentina (del Río, 1998).

SUBCLASE ORTHOGASTROPODA

Gastrópodos con rádula flexoglosa. Incluyen al resto de los gastrópodos no-Patellogastropoda. Su monofilia está certificada por sinapomorfías indiscutibles, como ojos con un cuerpo vítreo, osfradio impar, mandíbulas pares, un solo riñón en el lado derecho del pericardio y rádula flexoglosa.

SUPERORDEN COCCULINIFORMIA

Se discute si son mono o polifiléticos.

Conchilla patelliforme con ápice entre central y posterior, muy delgada y frágil, poco ornamentada. Habitan en aguas profundas, asociados a ambientes volcánicos hidrotermales o sobre sustratos biogénicos, y se alimentan de materia orgánica. Terciario Temprano-Holoceno.

SUPERORDEN VETIGASTROPODA

Tienen característica primitivas y avanzadas. Entre las primeras se pueden citar los ctenidios bipectinados, ventrículo penetrado por el recto, fecundación externa y larva trocófora.

Conchilla con selenizona, ranura o una serie de perforaciones. Cámbrico-Holoceno. Incluyen a numerosos taxones, antes considerados Archaeogastropoda, algunos extinguidos y de dificultosa ubicación sistemática, como los Bellerophontoidea, Euomphaloidea, Neomphaloidea y Macluritoidea.

El Carbonífero-Pérmico sudamericano, principalmente de Perú, Bolivia, Brasil y Argentina, contiene varios géneros de Pleurotomarioidea (Figura **12**. 24 A-E) (Cámbrico Medio-Holo-

ceno), con selenizona, aunque los mejor conocidos se hallan en la Argentina (Sabattini y Noirat, 1969; Sabattini, 1980, 1984; Simanaukas y Sabattini, 1997).

En la costa atlántica sudamericana habita *Scissurella* (con ranura), mientras que en el Caribe y Brasil vive *Haliotis* con conchilla rápidamente expandida, espira muy reducida e interior nacarado. A cambio de selenizona presenta orificios respiratorios, los más jóvenes abiertos, siendo los anteriores inhalantes y los otros, exhalantes.

La conchilla de los Fissurelloidea (Triásico-Holoceno) (Figura **12**. 24 F-I), es patelliforme, de simetría bilateral secundaria, con un seno, ranura o perforación apical. En las formas con foramen, éste se agranda por reabsorción del material calcáreo por el manto, el que forma un sifón exhalante dirigido hacia atrás. Géneros típicos son *Emarginula*, con ranura anterior, *Diodora* (= *Fissuridea*), con foramen apical, *Fissurella*, con perforación exhalante bordeada internamente por una callosidad, *Fissurelloidea*, *Lucapina*, *Megatebennus*, *Puncturella*, todos con especies vivientes a lo largo de la costa atlántica occidental hasta Antártida, y fósiles (*Fissurella*, *Megatebennus*, *Diodora*, *Lucapinella*) en los depósitos cuaternarios adyacentes. En los depósitos más antiguos son escasos. *Lucapinella* está citado en el Oligoceno argentino, *Diodora* en el Mioceno brasileño, y *Fissurella* en el Mioceno y Pleistoceno chilenos (Mc Lean, 1984; Tavera, 1979).

Los Trochonematoidea (Ordovícico Medio-Pérmico Medio), con conchilla turbiniforme, nacarada y seno suave en el labio externo, están bien representados en el hemisferio norte, conociéndose el género *Amaurotoma* en el Carbonífero argentino.

Igualmente antiguos son los Platyceratoidea (Ordovícico Temprano-Pérmico Medio) (Figura **12**. 24 J-L), nacarados y con un seno en la unión de los labios parietal y externo. Algunas formas afines a *Platyceras* se mencionan en el Devónico Inferior gondwánico, mientras que el Carbonífero Inferior de Argentina contiene especies de *Yunnania* y *Neoplatyteichum* (Sabattini, 1984).

La superfamilia Trochoidea (Pérmico-Holoceno) (Figura **12**. 24 M-U) tiene conchilla conoespiral, nacarada, sin emarginación apertural. Hickman y Mc Lean (1990) publicaron una exhaustiva revisión de la misma, reconociendo varias familias y subfamilias. *Trochus* (familia Trochidae) ejemplifica a la típica conchilla **trochiforme**, cónica, con bordes rectilíneos, base plana, superficie lisa o nodosa, abertura oblicua y muy inclinada respecto del eje de enroscamiento; algunos poseen una gruesa capa de nácar y dientes columelares. Los Trochidae aparecen en la Argentina en el Neocomiano y Cretácico Superior con géneros endémicos (Reichler y Camacho, 1994); en el Eoceno Superior-Oligoceno de la Antártida se conocen *Cantharidus*, *Calliostoma* y *Antisolarium*; en el Oligoceno patagónico se hallan *Fagnanoa*, *Calliostoma*, *Solariella*, y el número de géneros y especies de tróchidos aumenta en la malacofauna viviente del litoral sudamericano, desde Brasil hasta la Antártida, donde habitan especies de *Margarites*, *Solariella*, *Calliostoma*, *Photinula*, *Tegula*, *Halysites*, etc. Los depósitos pleistocenos de la Patagonia contienen *Neocalliostoma*.

La superfamilia Seguenzioidea (Cretácico Tardío-Holoceno) reúne a conchillas de aguas profundas, pequeñas, traslúcidas, nacaradas, con delicadas carenas agudas y hasta 5 senos labiales. Tendrían mucha afinidad con los Trochoidea, por lo que se los incluye en los Vetigastropoda.

La superfamilia Macluritoidea (Cámbrico Tardío-Triásico) (Figura **12**. 25 F-H) tiene conchillas hiperstróficas, con o sin ombligo sobre la cara superior, base chata y un canal sobre la parte superior de la vuelta, en coincidencia o formando el borde externo, interpretado como un canal exhalante. *Maclurites* es de amplia distribución en el Paleoizoico Inferior, incluyendo al Ordovícico argentino.

Los Euomphaloidea (Cámbrico Tardío-Cretácico) (Figura **12**. 25 A-E) incluyen a conchillas predominantemente planoespirales o discoidales deprimidas, ortostróficas o hiperstróficas, con abertura radial y ombligo amplio. Vueltas redondeadas que solo se tocan o cubren ligeramente unas a otras y que llevan un canal (supuestamente exhalante), más o menos pronunciado, en el borde periférico superior de la abertura. *Euomphalopsis*, del Cámbrico Superior antártico sería el representante más antiguo (Webers *et al*., 1992). El Pérmico Inferior del Perú y Bolivia contiene *Euomphalus browni* y *Omphalotrochus antiquus*, respectivamente, y en el Carbonífero Superior de Argentina se halla *Straparollus* (*Euomphalus*) *subcircularis*.

Mc Lean (1981) propuso la superfamilia Neomphaloidea (Holoceno) basándose en *Neomphalius freterae*, gastrópodo procedente de la caldera volcánica hidrotermal del *rift* de las islas Galápagos (2478 m - 2518 m) cuyos caracteres no permiten relacionarlo con ninguno de los taxones vivientes o fósiles conocidos hasta ahora. Caracteres primitivos son la rádula ripidoglosa, los ctenidios bipectinados, mientras que entre los propios se halla una cavidad

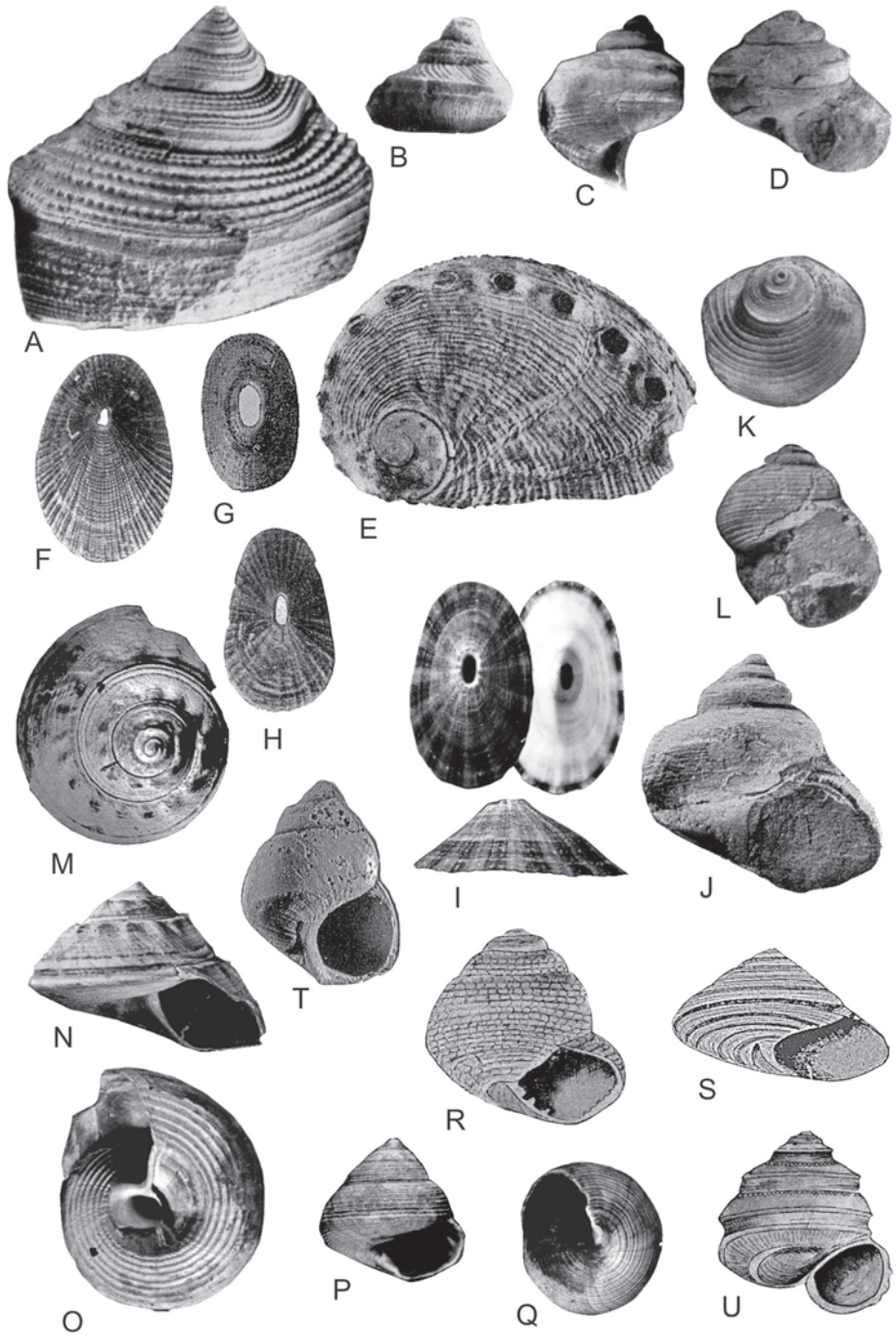


Figura 12. 24. Vetigastropoda. Pleurotomarioidea (A-E), Fissurelloidea (F-I), Platyceratoidea (J-L), Trochoidea (M-U). A. *Glabrocingulum* (*Stenozone*) *argentinus* X 3,5. Paleozoico Superior, Argentina; B. «*Peruvispira*» *sueroi* X 3,5. Paleozoico Superior, Argentina; C. *Callitomaria tepuelensis* X 2. Carbonífero Superior, Argentina; D. *Mourlonia* (*Pseudobaylea*) *poperimensis* X 1. Carbonífero Superior, Argentina; E. *Haliotis portalesia* X 4,5. Holoceno, Brasil; F. *Diodora patagonica* X 1. Holoceno, costa patagónica; G. *Lucapinella henseli* X 1. Cuaternario, Argentina; H. *Megatebennus patagonicus* X 1. Holoceno, costa patagónica; I. *Fissurella radiosa tixierae* X 1,5. Holoceno, Argentina; J. *Neoplatyteichum barrealensis* X 1. Carbonífero Superior, Argentina; K-L. *Yunnania subpygmaea* X 2,4. Paleozoico Superior, Argentina; M-O. *Valdesia valdesensis* X 1,5. Mioceno, Argentina; P-Q. *Calliostoma bravardi* X 1,5. Mioceno, Argentina; R. *Tegula patagonica* X 2. Holoceno, Argentina; S. *Photinula coerulescens* X 1. Holoceno, costa patagónica; T. *Cantharidus* (*Levella*) *gothani* X 3. Eoceno, Antártida; U. *Solariella patriae* X 2. Holoceno, costa patagónica (A-D y J-L. de Sabattini y Noirat, 1969; E. de Ríos 1970; F, H. de Carcelles, 1950; G. de Camacho, 1966; I. de Mc Lean, 1984; M-Q. de del Río, 1985 y 1998; R, S, U. de Castellanos, 1967; T. de Stilwell y Zinsmeister, 1992).

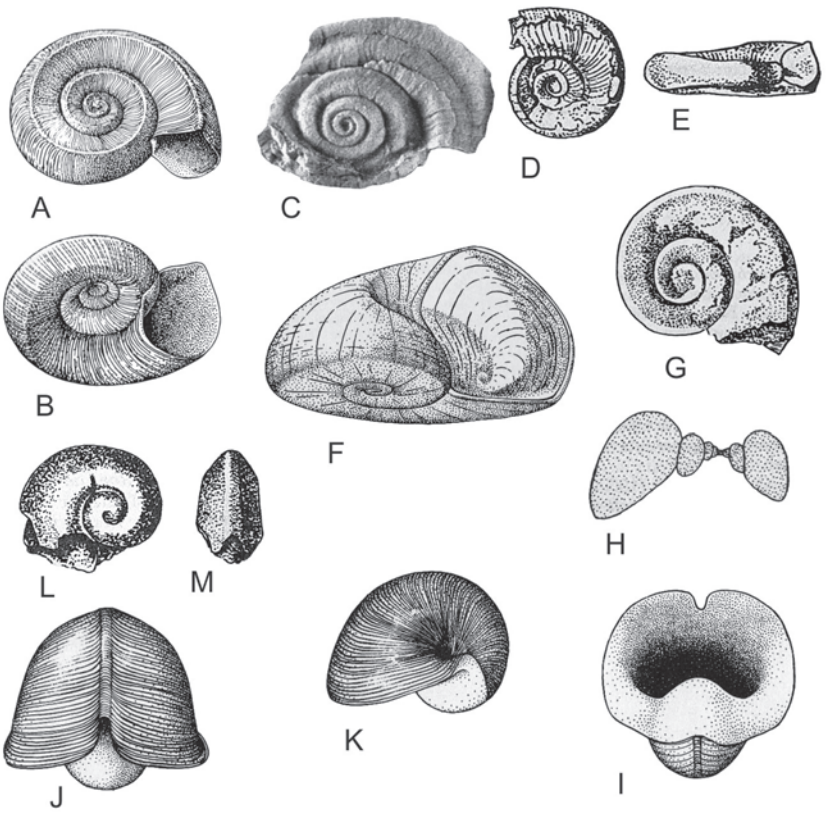


Figura 12. 25. Vetigastropoda. Euomphaloidea (A-E), Macluritoidea (F-H), Bellerophontoidea (I-M). A, B. *Straparollus* (*Euomphalus*) *pentangulatus* X 1. Carbonífero Inferior, Inglaterra; C. *Straparollus* (*Euomphalus*) *subcircularis* X 2. Carbonífero Superior, Argentina; D-E. «*Euomphalus*» *browni* X 1. Pérmico Inferior, Perú; F. *Maclurites logani* X 0,7. Ordovícico Medio, Canadá; G-H. *Maclurites sarmientoi* X 1. Llanvirniano, Argentina; I-K. *Bellerophon* (*Bellerophon*) *vasulites* X 2. Silúrico-Triásico Inferior, cosmopolita; L-M. *Tropidodiscus gilletianus* X 1. Devónico Medio, Brasil (A-B, F, I-K. de Knight *et al*., 1960; C. de Sabattini y Noirat, 1969; D-E, G-H, L-M. de Camacho, 1966).

del manto extendida todo a lo largo del animal. La conchilla es patelliforme, con el ápice algo posterior, opérculo larval, microestructura laminar aragonítica y escultura radial; el alimento, filtrado por las branquias modificadas, consiste de bacterias quimiosintetizadoras que habitan en el ambiente volcánico. Según Mc Lean (1981), los Neomphaloidea están muy vinculados con los Euomphaloidea, extinguidos en el Cretácico, y *Neomphalius* podría ser un representante viviente de aquéllos.

Los Bellerophontoidea (Cámbrico Medio-Triásico) (Figura **12**. 25 I-M) se caracterizan por la conchilla planoespiral, isostrófica, bilateralmente simétrica. La presencia de una ranura dorsal que genera una selenizona motivó que se los considerara entre los gastrópodos, por comparación con los pleurotomátidos. Pero otros especialistas los consideran monoplacóforos, debido a sus múltiples impresiones musculares retractoras, simétricas, que indicarían ausencia de torsión. Berg-Madsen y Peel (1978), Linsley (1977, 1978), Yochelson (1978, 1979) y Peel (1991) sostienen que los bellerophóntidos incluyen a miembros con y sin torsión.

El Paleozoico sudamericano registra menciones de bellerophóntidos asignados a diversos géneros (*Tropidodiscus*, *Bellerophon*, *Retispira*, etc.).

SUPERORDEN NERITOPSINA (NERITAEMORPHA)

Gastrópodos marinos, de agua dulce y terrestres, con conchilla fuertemente enroscada, cónica hasta patelliforme o ausente. Incluye solo a la superfamilia Neritoidea (6 familias) con un registro fósil que se retrotrae por lo menos, al Triásico Temprano y, posiblemente al Silúrico o Devónico. Abundantes en las costas rocosas tropicales y subtropicales, incluyendo el Caribe y el litoral brasileño. Una especie de *Nerita* se halla citada en el Mioceno chileno. Devónico Medio o Carbonífero-Holoceno.

SUPERORDEN CAENOGASTROPODA

Aparecen en el registro fósil durante el Carbonífero Temprano o Devónico y son uno de los grupos de gastrópodos vivientes más diversificado. Conchilla fusiforme, espira más o menos elevada, microestructura aragonítica, laminar cruzada, no nacarada, con una abrupta transición protoconcha-teleoconcha; protoconcha ortostrófica reflejando un desarrollo larval planctotrófico. Algunas formas del Paleozoico Tardío con selenizona. Su radiación evolutiva más importante ocurrió durante el Mesozoico (Nutzel y Pan, 2005).

Los Neritopsina también tienen protoconcha ortostrófica pero la morfología de la teleoconcha es muy diferente. Los Vetigastropoda muestran un desarrollo larval no planctotrófico y protoconcha de menos de una vuelta.

Orden Architaenioglossa

Gastrópodos no marinos con sistema nervioso hipoatroideo. Carbonífero-Holoceno. Son los cenogastrópodos vivientes más primitivos y pueden o no ser monofiléticos. Los Procyclophoroidea (Bandel, 2002 b), del Carbonífero-Pérmico, tendrían características que los acercan a los Cyclophoroidea (Terciario-Holoceno), terrestres, que viven sobre el suelo o los árboles en las zonas tropicales. *Poteria*, viviente desde Colombia hasta Bolivia y Brasil (Parodiz, 1969), se halla fósil en el Mioceno de Jamaica y Ecuador.

Los Ampullaroidea (Cretácico-Holoceno) (Figura **12**. 26 A, B), de agua dulce, incluyen a las familias Viviparidae (Jurásico Medio-Holoceno) y Ampullariidae (Eoceno-Holoceno). La primera vive en fondos barrosos de lagos y ríos y en América del Sur, aparece a partir del Paleoceno con especies asignadas al género *Viviparus*, pero que fueron transferidos por Parodiz (1969) a *Lioplacodes*.

Los Ampullariidae pueden vivir tanto en el agua dulce como fuera de ella, en las zonas tropicales, subtropicales y templadas del mundo. En América del Sur, *Ampullaria* (ex *Pomacea*) posee especies vivientes y fósiles desde el Eoceno. Un detallado estudio morfológico y sistemático de los ampulláridos argentinos fue realizado por Hylton Scott (1957).

Orden Sorbeoconcha (Neotaenioglossa)

Gastrópodos con rádula taenioglosa, seno o sifón inhalante, sistema nervioso epiatroideo, osfradio y protoconcha II asociada a una alimentación planctotrófica. Jurásico-Holoceno.

La superfamilia Cerithioidea (Cretácico-Holoceno) (Figura **12**. 26 C-H) se halla en ambientes marinos, salobres y de agua dulce de los trópicos y subtrópicos. Conchilla muy ornamentada con un seno o canal sifonal anterior corto. Ponder y Warén (1988) diferencian 19 familias con representantes vivientes, más otras 7 solo conocidas por fósiles. Su origen se encontraría en el Paleozoico (Cox, 1960), pero la mayoría de los actuales ya están presentes en el Cretácico Tardío o Terciario Temprano.

Los Cerithiidae (Cretácico Tardío-Holoceno) son marinos y su peristoma lleva várices y un canal anterior. *Cerithium* vive en las costas brasileñas y tiene especies fósiles en el Eoceno del Perú y Mioceno del Brasil; *Bittium* se halla en el Eoceno antártico.

Los Turritellidae (Cretácico-Holoceno) tienen conchilla que puede llegar a los 0,17 m de largo, con vueltas espiraladas y abertura con seno débil o sin él. Como fósiles son muy abundantes y variados, pero actualmente viven pocas especies en los océanos Atlántico y Pacífico y el mar Mediterráneo. En América del Sur están bien representados a partir del Cretácico y *Turritella* es un género común en estratos del Terciario hasta el Mioceno, aunque muchas de las especies citadas corresponderían a otros géneros. Los turritéllidos son de vida libre, excepto *Vermicularia* que es libre en el estadio juvenil y cementado al sustrato duro en el adulto, cuando incluso la conchilla tiende a desenroscarse.

Los Pleuroceridae (Paleoceno-Holoceno) sudamericanos abundan en las regiones cálidas del norte, aunque *Sheppardiconcha* (= *Doryssa*) llega hasta el norte de Argentina. Este y otros géneros se conocen fósiles a partir del Paleoceno y algunos de ellos han sido referidos a *Melania* (Parodiz, 1969).

Los Thiaridae (= Melaniidae) (Cretácico Medio-Holoceno) son cosmopolitas, de aguas dulces o salobres tropicales. *Pyrgulifera* y *Aylacostoma* cuentan con especies vivientes en América del Sur y fósiles en el Terciario de la misma región; *Hannatoma* y *Anconia* serían endémicos del Oligoceno peruano y *Morgamia* es conocido en el Eoceno del Perú e India.

Los Potamididae (Cretácico Tardío-Holoceno) habitan los manglares y ambientes estuarinos tropicales y subtropicales. *Potamides* (= *Eocerithium* = *Chemnitzia*), que puede vivir en aguas salobres o fuera de ellas, se conoce fósil en el Paleoceno-Mioceno sudamericano. Otros géneros eocenos son *Lagunites* y *Diplocyma* de Perú y Colombia, respectivamente, y *Kaitangata*, de la Antártida.

La superfamilia Campaniloidea (Cretácico Tardío-Holoceno) (Figura **12**. 26 I) tiene una sola especie viviente, *Campanile symbolicum*, en Aus-

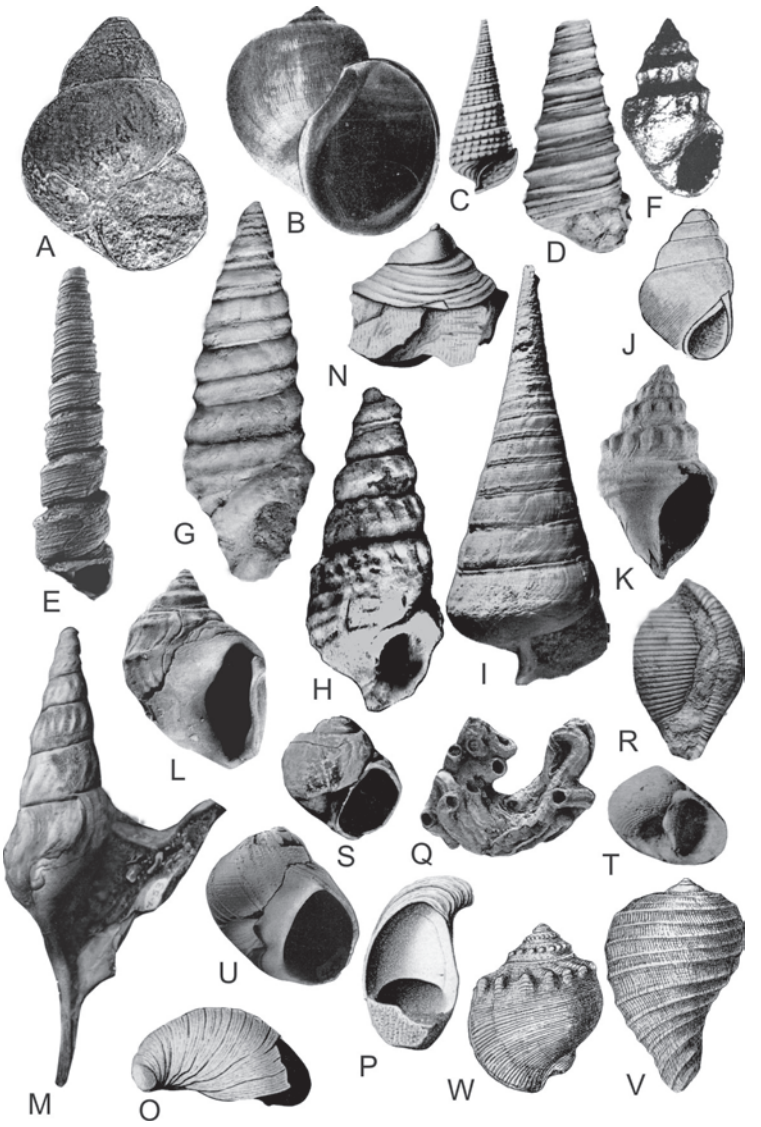


Figura 12. 26. Architaenioglossa. Ampullaroidea (A, B), Sorbeoconcha Cerithioidea (C-H), Campaniloidea (I), Rissoidea (J), Stromboidea (K-M), Calyptraeoidea (N-P), Vermetoidea (Q), Cypraeoidea (R), Naticoidea (S-U), Tonnoidea (V-W). A. *Lioplacodes feruglioi* X 1¾. Paleoceno, Argentina; B. *Ampullaria canaliculata* X 1. Holoceno, Argentina; C. *Cerithium pachecoi* X 3. Mioceno, Brasil; D. *Turritella conquistadorana* X 2/3. Oligoceno, Perú; E. *Spirocolpus pyramidesia* X 1. Mioceno, Argentina; F. *Pyrgulifera feruglioi* X 1. Daniano, Argentina; G. *Hannatoma tumbezua* X 1. Oligoceno, Perú; H. *Potamides chiliana* X 2. Paleoceno, Argentina; I. *Campanile symbolicum* X 2/3. Triásico, Europa; J. *Littoridina australis*. Holoceno, litoral bonaerense; K. *Struthiolarella ameghinoi* X 1. Oligoceno, Argentina; L. *Antarctodarwinella nordenskjoldi* X 1. Eoceno, Antártida; M. *Struthioptera camachoi* X 1. Eoceno, Antártida; N. *Calyptraea pileolus* X 1,5. Mioceno, Argentina; O-P. *Crepidula gregaria* X 0,5. Mioceno, Argentina; Q. *Serpulorbis hormathos* X 1. Eoceno, Antártida; R. *Cypraea* (*Cypraeida*) *chira* X 1. Oligoceno, Perú; S. *Euspira consimilis* X 2. Mioceno, Argentina; T. *Natica* (*Nerinatica*) *paytensis* X 1,5. Eoceno, Perú; U. *Polinices* (*Polinices*) *cf. subtenuis* X 1. Eoceno, Antártida; V. *Pyrula distans* X 2. Mioceno, Chile; W. *Cassis monilifera* X 2. Mioceno, Chile (A, F, H. de Parodiz, 1969; B. de Hylton Scott, 1957; C. de Maury, 1925; D, G, R, T. de Olsson, 1930, 1931; E, S. de del Río, 1998; I. de Ludbrook, 1971; J. de Castellanos, 1967; K, L. de Zinsmeister y Camacho, 1980; M. de Zinsmeister, 1977; N-P. de Ortmann, 1902; Q, U. de Stilwell y Zinsmeister, 1992; V, W. de Sowerby, 1846).

tralia, pero en el Terciario del Tethys experimentaron una importante radiación evolutiva. Rossi de García y Levy (1977) han atribuido a este género una conchilla del Terciario Inferior de la Argentina.

SUBORDEN HYPSOGASTROPODA

Son definidos por los caracteres del esperma. Jurásico-Holoceno.

Infraorden Littorinimorpha

Gastrópodos la mayoría marinos, algunos de agua dulce y otros pocos terrestres. Jurásico-Holoceno.

Los Rissooidea (= Truncatelloidea) (Jurásico Medio-Holoceno) (Figura **12**. 26 J) en América del Sur están representados por varias familias que habitan en la costa brasileña. Entre los fósiles, *Littoridina* se halla en el Cuaternario de la Argentina (Gaillard y Castellanos, 1976; Aguirre y Farinati, 2000) y otras localidades de los márgenes oriental y occidental del continente, además de las regiones antártica y subantártica, mientras que *Potamolithus* se conoce en el Paleoceno de Argentina y Eoceno de Chile (Parodiz, 1969).

Los Xenophoroidea (Cretácico Temprano-Holoceno) constituyen una superfamilia relativamente pequeña de gastrópodos de aguas cálidas, con conchilla cónica deprimida y base plana o cóncava, periféricamente ondulada o digitiforme. Sobre su superficie dorsal adhieren, concéntricamente, partículas foráneas tales como conchillas de foraminíferos, bivalvos y gastrópodos. Nielsen y De Vries (2002) se han referido a la presencia de estos gastrópodos en el Terciario chileno.

Los Stromboidea (Jurásico-Holoceno) (Figura **12**. 26 K-M) son marinos, de conchilla generalmente grande, labio externo expandido y a veces, largas espinas. Incluyen a las familias Strombidae (Terciario-Holoceno), Struthiolariidae (Cretácico Tardío-Holoceno) y Aporrhaidae (Jurásico-Holoceno), todas con representantes fósiles en América del Sur.

Los Strombidae habitan en el Indo-Pacífico y Caribe hasta el noreste del Brasil, donde viven especies de *Strombus*, género que también cuenta con formas fósiles en el Oligoceno peruano y Mioceno de Brasil, Uruguay, Argentina y Chile.

Característicos del Cretácico Tardío y Terciario austral son los Struthiolariidae diferenciados en dos subfamilias (Zinsmeister y Camacho, 1980). Los Struthiolarellinae, tienen la conchilla ornamentada con tubérculos y cordones espirales, incluyen a los géneros *Perissodonta*, *Struthiolarella* y *Antarctodarwinella*, típicos de América del Sur y casi totalmemnte extinguidos, pues solo viven dos especies de *Perissodonta* en la región subantártica. Los Struthiolariinae (géneros *Struthiolaria*, *Monolaria*, *Conchothyra*, *Tylospira*) tienen una especie viviente de *Tylospira* en aguas australianas, pero la misma región cuenta con fósiles desde el Mioceno (Darragh, 1990), mientras que *Struthiolaria* aún habita en aguas neocelandesas.

Las historia geológica de los Aporrhaidae se remontaría al Jurásico, si bien en la actualidad solo vive el género *Aporrhais*, con 5 especies en el Atlántico y Mediterráneo. El labio externo presenta 1 a 3 digitaciones y en la última vuelta se destacan 2-3 gruesos cordones espirales que continúan en el labio expandido. Representantes de esta familia son frecuentes en los terrenos mesozoicos sudamericanos, donde se conocen *Protohemichenopus* (Cretácico Temprano, Argentina), y *Anchura* (Cretácico Tardío, Perú). En el Daniano de la Patagonia (Argentina) existen especies atribuidas dudosamente a varios géneros.

Durante el Cretácico Tardío-Terciario Temprano, a lo largo del borde del Pacífico austral, dentro de la Provincia Weddelliana, desarrolló la subfamilia Struthiopterinae (familia Aporrhaidae), con los géneros *Struthioptera*, *Austroaporrhais* y *Struthiochenopus* (Zinsmeister y Griffin, 1995); el último de ellos persistió en el Oligoceno-Mioceno de Argentina y Chile. De *Austroaporrhais* posiblemento evolucionó, en el Eoceno, *Hemichenopus* (Nielsen, 2005).

Los Calyptraeoidea (Cretácico Tardío-Holoceno) (Figura **12**. 26 N-P) tienen conchilla patelliforme, son marinos y hermafroditas protandros. *Crepidula*, *Calyptraea*, *Sigapatella* constituyen géneros con una gran distribución geográfica actual y comunes en el Terciario austral.

La conchilla de los Capuloidea (Cretácico-Holoceno) varía desde enroscada hasta patelliforme. *Capulus* vive desde el Caribe hasta el Estrecho de Magallanes y *Trochitropis* está presente en el Terciario patagónico.

En los Vermetoidea (Terciario-Holoceno) (Figura **12**. 26 Q) la conchilla es tubular, irregularmente enroscada y cementada al sustrato duro. Tropicales someros, pueden formar comunidades densas. *Vermetus*, *Serpulorbis* y *Tenagodus* se hallan en el Terciario sudamericano y antártico.

Los Cypraeoidea (Jurásico Tardío-Holoceno) (Figura **12**. 26 R) incluyen a numerosos géneros, como *Cypraea*, con conchilla ovalada, lustrosa, bilateralmente simétrica, espira corta solo visible en los juveniles y dentición apertural. En América del Sur se hallan en la

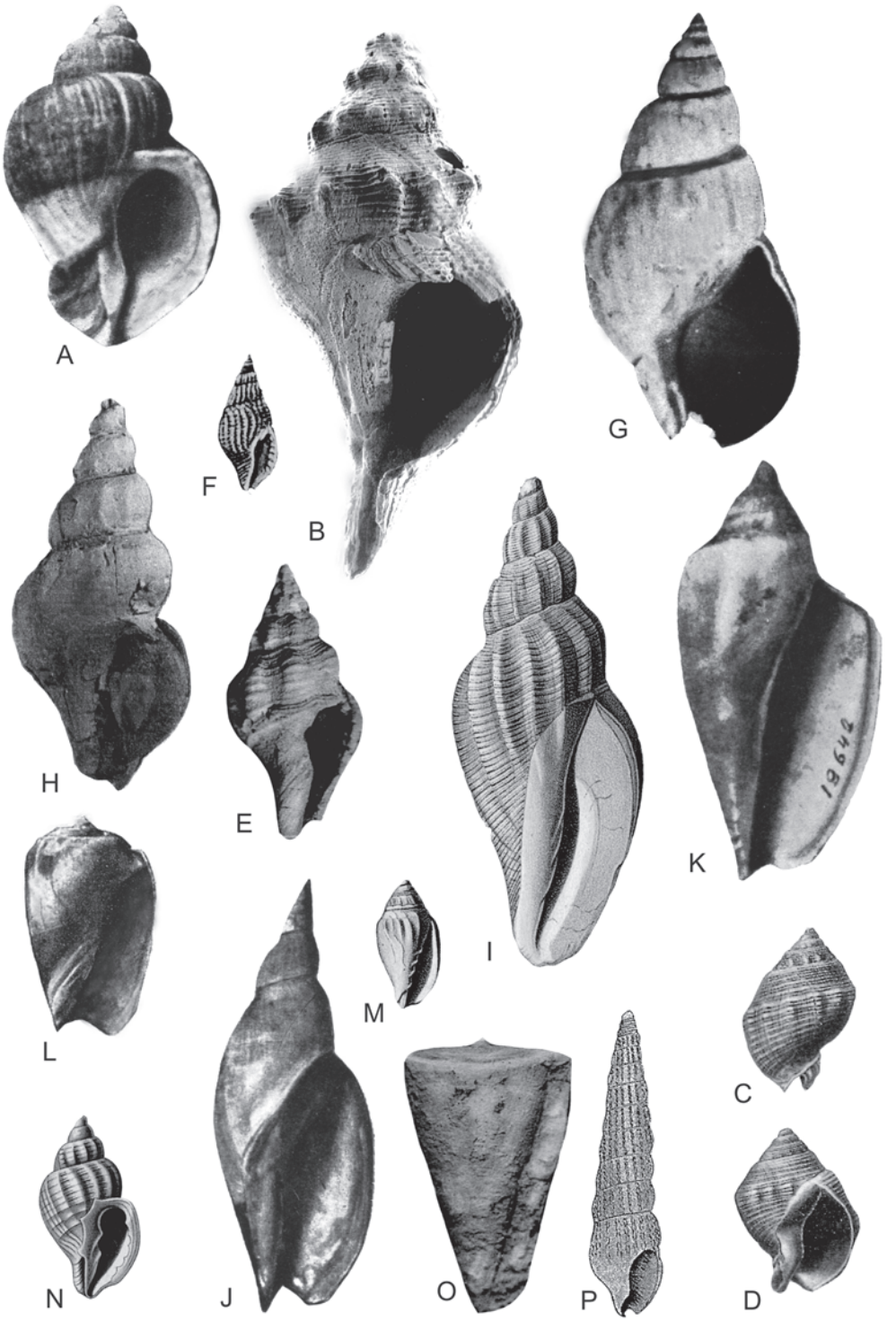


Figura 12. 28. Neogastropoda. Muricoidea (A-M), Cancellarioidea (N), Conoidea (O-P). A. *Trophon innornatus* X 2/3. Cuaternario, Argentina; B. *Penion australocapax* X 1. Eoceno, Antártida; C-D. *Austrocominella obesa fueguina* X 2. Oligoceno, Argentina; E. *Siphonaria nuntia* X 2. Eoceno, Perú; F. *Anachis obesa* X 3. Cuaternario, Argentina; G. *Buccinanops cochlidium* X 1. Cuaternario, Argentina; H. *Fusinus suraknisos* X 1. Eoceno, Antártida; I. *Proscaphella gracilior* X 1. Mioceno, Argentina; J. *Adelomelon ancilla* X 0,5. Cuaternario, Argentina; K. *Zidona angulata* X 0,5. Cuaternario, Argentina; L. *Olivancillaria brasiliana* X 3. Cuaternario, Argentina; M. *Neoimbricaria plicifera* X 1. Mioceno, Argentina; N. *Cancellaria gracilis observatoria* X 3. Mioceno, Argentina; O. *Conus chiraensis* X 1. Eoceno, Perú; P. *Terebra doello-juradoi* X 3. Holoceno, Argentina (A, F, G, J-L. de Camacho, 1966; B, H. de Stilwell y Zinsmeister, 1992; C-D. de Steinmann y Wilckens, 1908; E, O. de Olsson, 1930; I, M-N. de Ortmann, 1902; P. de Castellanos, 1967).

costa brasileña y el Caribe; como fósiles son conocidos en el Terciario desde Perú hacia el norte; más al sur se halló una especie en el Terciario Inferior de Argentina (Figueiras, 1985) y Mioceno de Chile (Groves y Nielsen, 2003).

La superfamilia Naticoidea (Triásico-Holoceno) (Figura **12**. 26 S-U) incluye a gastrópodos con conchilla globosa a piriforme, lisa y con la última vuelta grande; sublitorales, carnívoros, perforadores de conchillas. Muy comunes en el Cretácico y Terciario de América del Sur, especialmente los géneros *Polinices* y *Natica*. En el litoral atlántico habitan especies de *Natica*, *Falsilunatica*, *Tectonatica*, *Amauropsis*, *Sinum*.

Los Tonnoidea (Cretácico Tardío-Holoceno) (Figura **12**. 26 V, W) tienen conchilla ornamentada y abertura sifonal. Incluyen a 8 familias, de las cuales Cassidae, Ranellidae (= Cymatiidae) y Ficidae poseen especies fósiles y vivientes en América del Sur. *Ficus* (= *Pyrula*) cuenta con especies terciarias desde Antártida hasta Perú y *Cymatium* (= *Lotorium*) se halla en el Oligoceno y Mioceno de Argentina y Chile y vive en el litoral brasileño, junto con *Cassis*, también fósil en el Mioceno Superior.

Los Heteropoda (Jurásico-Holoceno) son planctónicos y activos cazadores. Habitan las aguas cálidas brasileñas y del Pacífico.

Infraorden Ptenoglossa (= Ctenoglossa)

Gastrópodos la mayoría con rádula taenioglosa, carnívoros. Paleoceno-Holoceno.

Los Triphoroidea (Terciario-Holoceno) poseen varias especies de *Triphora* vivientes en las aguas brasileñas.

Entre los Cerithiopsidae (Eoceno-Holoceno), (Figura **12**. 27 A, B) con conchilla turritelliforme y ornamentación reticulada, se hallan *Cerithiopsis* y *Ataxocerithium*, con especies vivientes en la costa patagónica y fósiles en el Terciario de la misma región y Pleistoceno bonaerense.

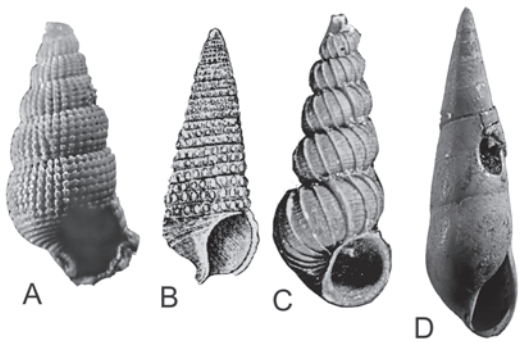


Figura 12. 27. Ptenoglossa. Cerithiopsidae (A-B), Janthinoidea (C), Eulimoidea (D). A. *Cerithiopsis trespunta* X 4. Terciario Inferior, Argentina; B. *Ataxocerithium pullum* X 6. Holoceno, Argentina; C. *Epitonium* (*Asperiscale*) *chubutensis* X 3. Mioceno, Argentina; D. *Eulima subventricosa* X 2. Mioceno, Argentina (A y D. de Ihering, 1897, 1907; B. de Castellanos, 1967; C. de del Río, 1998).

La superfamilia Janthinoidea (= Epitonioidea) (Paleoceno-Holoceno) (Figura **12**. 27 C) está representada por numerosos géneros y especies en el Terciario sudamericano y también vivientes en el litoral adyacente. En general, son conchillas con espira cónica elevada, abertura circular y ornamentación espiral y axial. *Epitonium* es un género muy común.

Los Eulimoidea (Terciario-Holoceno) (Figura **12**. 27 D) son parásitos sobre equinodermos. En la costa brasileña habita *Eulima*, también fósil en el Oligoceno patagónico y Mioceno chileno.

Infraorden Neogastropoda (= Stenoglossa)

Conchilla generalmente grande, no nacarada, canal sifonal alargado y opérculo quitinoso. Rádula raquiglosa o toxoglosa. La mayoría carnívoros y bentónicos. Cretácico Temprano-Holoceno. Incluye a las superfamilias Muricoidea, Cancellarioidea y Conoidea, todas muy bien representadas tanto vivientes como fósiles, en América del Sur.

Los Muricoidea (raquiglosos) (Figura **12**. 28 A-M) incluyen a unas 14 familias, de las cuales en América del Sur y Antártida tienen una importante representación fósil y viviente, las siguientes: Muricidae (géneros *Trophon*, *Urosalpinx*, *Peonza*, *Murex*); Buccinidae (géneros *Austrobuccinum*, *Penion*, *Aeneator*, *Austrosphaera*, *Austrocominella*, *Buccinum*, *Cantharus*); Columbellidae (géneros *Columbella*, *Mitrella*, *Anachis*); Nassariidae (géneros *Sudonassarius*, *Bulla*, *Buccinanops*, *Dorsanum*, *Nassa*); Melongenidae (género *Melongena*); Fasciolariidae (géneros *Fusinus*, *Fasciolaria*, *Latirus*); Volutidae (géneros *Voluta*, *Lyria*, *Volutocorbis*, *Miomelon*, *Zidona*, *Cymbiola*, *Proscaphella*, *Adelomelon*); Olividae (géneros *Olivancillaria*, *Oliva*, *Olivella*, *Ancillaria*); Marginellidae (género *Marginella*) y Mitridae (géneros *Mitra*, *Neoimbricaria*, *Austroneoimbricaria*).

Los Cancellarioidea (Figura **12**. 28 N) tienen dos géneros en el Eoceno antártico y en el Terciario patagónico existen *Cancellaria* y *Admete*, también con especies vivientes en el Atlántico occidental.

Entre los Conoidea (= Toxoglossa), los Conidae (Figura **12**. 28 O) tienen conchilla obcónica (cónico truncada superiormente), última vuelta grande, abertura larga y estrecha, de lados paralelos; cuentan con especies vivientes en el océano Atlántico y fósiles en el Terciario sudamericano. Los Turridae, con más de 10000 especies fósiles y vivientes distribuidas en unas 17 subfamilias, tienen conchilla fusiforme y están bien representados desde las costas brasileñas hasta Antártida, y también en el Terciario adyacente, siendo *Drillia* un ejemplo.

Otra familia, los Terebridae, es tropical, con conchilla de espira muy larga y última vuelta pequeña, infaunales; el Terciario sudamericano y las aguas atlánticas adyacentes cuentan con varias especies de *Terebra* (Figura **12**. 28 P).

Superorden Heterobranchia

Taxón probablemente monofilético, con caracteres que sugieren un ancestro común con los Caenogastropoda. Las sinapomorfías compartidas son: protoconcha levógira, manto pigmentado, ojos en posición media, sin ctenidio ni cartílago odontoforal. Incluye a 3 superfamilias con representación fósil, además de los órdenes Opistobranchia y Pulmonata. Devónico-Holoceno.

Los Valvatoidea (?Paleozoico, Jurásico-Holoceno) son principalmente de aguas dulces y del hemisferio norte, pero *Valvata* está fósil en el Paleoceno del norte argentino y sur de Bolivia (Fritzsche, 1924).

Los Architectonicoidea (?Paleozoico, Cretácico-Holoceno) (Figura **12**. 29 A-F) son marinos, con conchilla discoidal o turrítida, ombligo ancho, estrecho o ausente. La familia Architectonicidae contiene formas ectoparásitas sobre cnidarios coloniales y en el Terciario del occidente sudamericano está representada por diversos subgéneros de *Architectonica*. En el Mioceno chileno, además de este género se conoce *Heliacus* (Frassinetti y Covacevich, 1981, 1982), también viviente en las costas del Brasil, Indias Occidentales y sudeste de América del Norte

Los Pyramidelloidea (?Paleozoico, Cretácico-Holoceno) (Figura **12**. 29 G, H) son marinos y ectoparásitos, con protoconcha principalmente heterostrófica y teleoconcha espiralada o patelliforme. Como fósiles son conocidos desde el Paleozoico, pero los más antiguos seguramente asignables a los Pyramidellidae datan del Cretácico Tardío.

Orden Opisthobranchia

Gastrópodos heteróstrofos en los cuales la conchilla se ha ido reduciendo hasta desaparecer, y el cuerpo fue sufriendo transformaciones importantes, con pérdida o desplazamiento de órganos (cavidad paleal posterior) o modificaciones en los sistemas nervioso o respiratorio. Pie a veces expandido lateralmente (parapodios), lo que sirve para la natación. Triásico-Holoceno. Comprende 9 subórdenes.

Los más primitivos pertenecen a los Cephalaspidea (Triásico-Holoceno), con 9 superfamilias, algunas bien representadas a partir del Cretácico y principalmente en el Terciario sudamericano, con géneros como *Acteon*, *Ringicula*, *Cylindrobullina*, *Cylichna*, *Scaphander*, *Actaeocina*, *Tornatina*, *Retusa*, *Volvulella*, *Bulla* (Figura **12**. 30 E, F).

Los pterópodos con conchilla (suborden Thecosomata) son epiplanctónicos de mares tropicales y subtropicales (Figura **12**. 30 B-D). Desde el Terciario Tardío forman densos depósitos aragoníticos en las profundidades oceánicas (**oozoos** o **fangos con pterópodos**). Los pterópodos sin conchilla, manto ni cavidad paleal (suborden Gymnosomata) se hallan registrados desde el Pleistoceno.

El suborden Sacoglossa (Eoceno-Holoceno) contiene formas con conchilla bivalva (Juliidea)

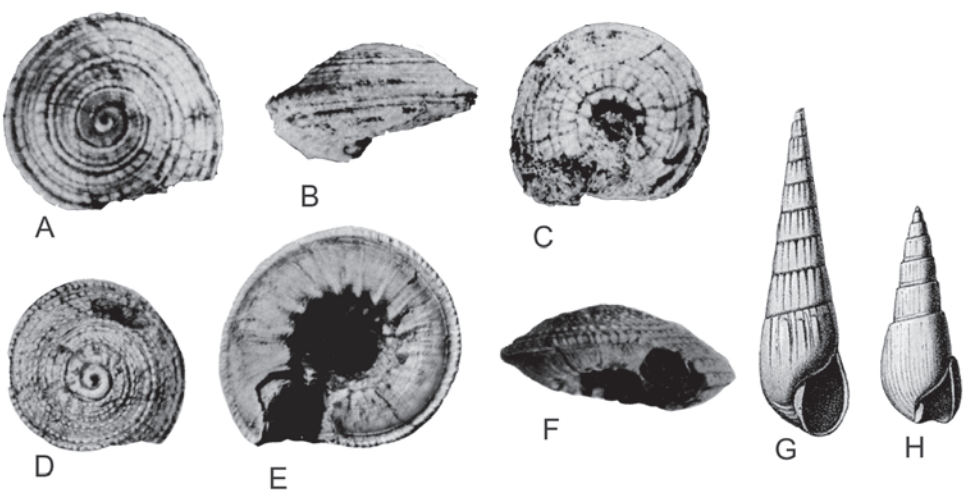


Figura 12. 29. Heterobranchia. Architectonicoidea (A-F), Pyramidelloidea (G-H). A-C. *Heliacus* (*Torinista*) *babamondei* X 4. Mioceno, Chile; D-F. *Architectonica* (*Discotectonica*) *navidadensis* X 1. Mioceno, Chile; G. *Turbonilla observationis* X 4. Mioceno, Argentina; H. *Odostomia suturalis* X 4. Mioceno, Argentina (A-F. de Frassinetti y Covacevich, 1981, 1982; G-H. de Ortmann, 1902).

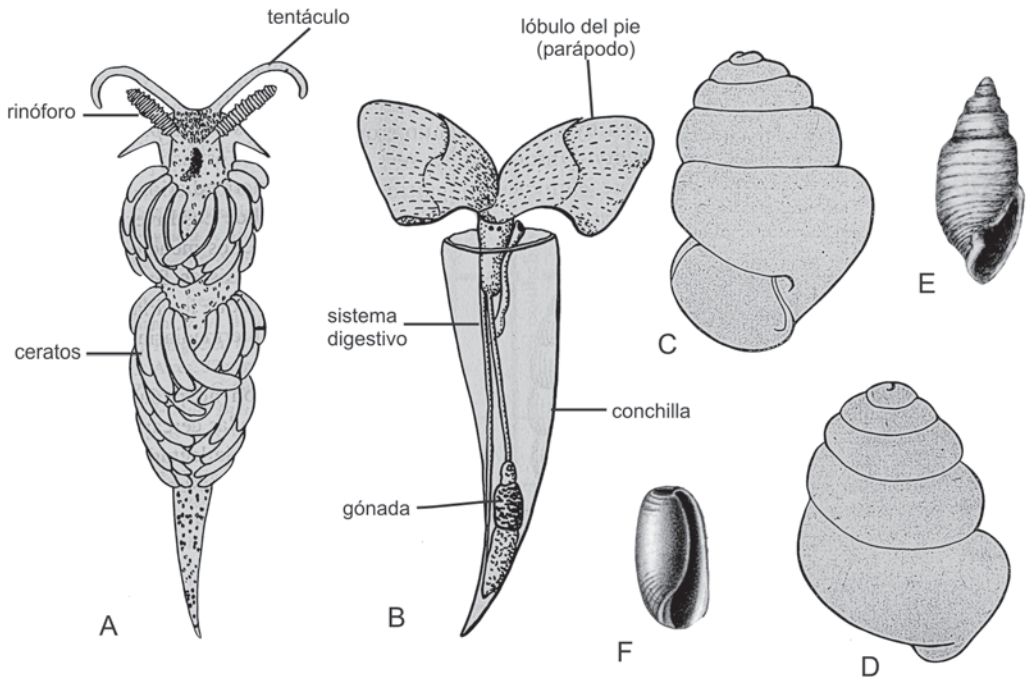


Figura 12. 30. Gastrópodos opistobranquios: nudibranquio (A), pterópodo (B-D), Cephalaspidea (E-F). A. *Facelina* sp. Holoceno; B. *Clio virgula* X 10. Holoceno; C-D. *Limacina retroversa* X 22. Holoceno; E. *Actaeon patagonicus* X 4. Terciario, Argentina; F. *Bulla patagonica* X 3. Terciario, Argentina (A. de Castellanos, 1994; B. de Easton, 1960; C-D. de Boltovskoy, 1971; E. de Ihering, 1907; F. de Ortmann, 1902).

conocidas desde el Eoceno, en los mares tropicales y templados. Los restantes subórdenes carecen de fósiles; entre ellos, los Nudibranchia (Figura **12**. 30 A) están desprovistos de conchilla y su superficie dorsal lleva prolongaciones filamentosas ramificadas (**ceratos**), de colores vivos.

Orden Pulmonata

Gastrópodos terrestres y de agua dulce (excepcionalmente intermareales), sin ctenidios; la respiración se efectúa mediante una cámara vascularizada que permite el intercambio gaseoso y está comunicada con la cavidad del manto por un orificio contráctil (**neumostoma**). Algunas formas acuáticas con branquias secundarias o seudobranquias; boca con mandíbula dorsal (excepto en los carnívoros) y rádula; sistema nervioso eutineuro. Un par o dos de tentáculos cefálicos sensoriales, ojos y estatocistos presentes. Conchilla externa de forma variada o ausente; en las babosas es interna o ausente. Abertura a veces con denticulaciones o láminas, opérculo ausente en los adultos. Ornamentación de líneas comarginales, costillas radiales o cordones espirales hasta cancellada, raramente con gránulos o espinas. Pie musculoso con una glándula anterior secretora de moco, que facilita la locomoción o adhesión al sustrato. Hermafroditas simultáneos, fertilización interna; muchos ovíparos, pocos ovovivíparos o vivíparos. Algunas especies comestibles, otras son plagas de cultivos o intermediarios en la trasmisión de enfermedades producidas por trematodes, como la esquistosomiasis. Carbonífero-Holoceno.

Los Systellommatophora carecen de fósiles y tienen formas marinas y terrestres. Entre las últimas, los Veronicellidae (= Vaginulidae) son terrestres, de regiones tropicales y subtropicales de América del Sur, África, Asia y Oceanía.

La mayoría de los Basommatophora (Figura **12**. 32 A-C, K-O) son de agua dulce, unos pocos marinos (Siphonariidae). Conchilla de forma variada, respiración por pulmón, branquias secundarias y/o epitelio; ojos en la base de los tentáculos. Aparecen en el Jurásico Tardío de América del Norte, con representantes de las familias Physidae, Planorbidae y Lymnaeidae.

Los Siphonariidae tienen conchilla patelliforme y habitan en las aguas costeras afectadas por las mareas, en las regiones tropicales hasta subantárticas. Un género con numerosas especies y amplia distribución geográfica es *Siphonaria* (Figura **12**. 32 A-C) que, en América del Sur se halla fósil en el Pleistoceno y viviente en las costas adyacentes.

La mayoría de las formas de agua dulce pertenecen a las familias Chilinidae (Paleoceno-

Holoceno), Lymnaeidae (Jurásico-Holoceno), Physidae (Jurásico-Holoceno), Ancylidae (Terciario Temprano-Holoceno) y Planorbidae (Jurásico-Holoceno) (Parodiz, 1969; Castellanos y Gaillard, 1981; Castellanos y Landoni, 1981; Fernández, 1981) (Figura **12**. 32 K-O).

Los Chilinidae son exclusivamente sudamericanos. Habitan en los cursos fluviales y lagos de aguas limpias, en diferentes temperaturas, encontrándoselos hasta los 4000 m de altura. *Chilina* tiene especies fósiles desde el Paleoceno en Chile y Argentina. A las restantes familias pertenecen géneros tales como: *Lymnaea*, presente en el Mioceno uruguayo y Cuaternario bonaerense; *Physa* y *Aplexa*, el primero conocido desde el Paleoceno, y el segundo solo viviente; mientras que otras formas atribuidas a «*Tropicorbis*», «*Biomphalaria*» y «*Planorbis*», del Neógeno y Cuaternario rioplatense, según Parodiz (1969) corresponderían al género *Taphirus*, presente en el Plioceno de Bolivia, Brasil y Perú, y Oligoceno del Uruguay.

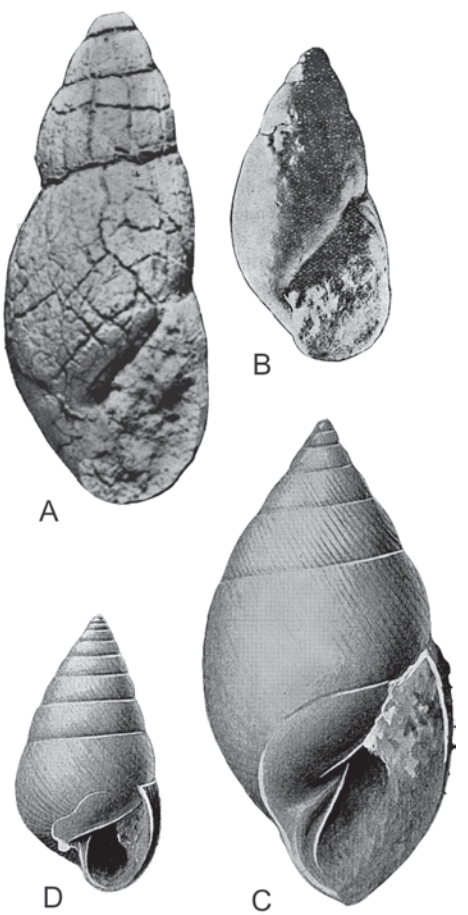


Figura 12. 31. Gastrópodos pulmonados. Bulimulidae. A. *Thaumastus patagonicus* X 1. Eoceno, Argentina; B. *Paleobulimulus eocenicus* X 2. Eceno, Argentina; C. *Itaboraia lamegoi* X 2,5. Mioceno, Brasil; D. *Bulimulus fazendicus* X 2,5. Mioceno, Brasil (A, B. de Parodiz, 1969, 1949; C, D. de Maury, 1935).

Los Eupulmonata son marinos o terrestres (algunos arbóreos), con conchilla espiralada, a veces modificada o ausente, dextrógira. Carbonífero-Holoceno. Incluyen al infraorden Stylommatophora, terrestres, cosmopolitas, que habitan en lugares secos y húmedos; su cavidad pulmonar también puede servir como reservorio acuífero. Carbonífero Tardío-Holoceno.

En América del Sur, los Stylommatophora incluyen a numerosas familias (Fernández, 1973), con representantes vivientes y fósiles, entre las que se hallan: Charopidae, Succineidae, Strophocheilidae, Bulimulidae, Odontostomidae, Helminthoglyptidae, Streptaxidae y Helicidae. Las tres últimas aparecen en el Cretácico y las restantes, a partir del Paleoceno; todas tienen especies vivientes en América del Sur.

Los Charopidae (Endodontidae) son terrestres o semiarbóreos y de distribución gondwánica. En el Paleoceno brasileño se conoce el género *Austrodiscus*, que también tiene especies vivientes en Chile, Argentina y Brasil, mientras que en el Eoceno patagónico existen especies de los géneros ?*Gyrocochlea*, *Stephadiscus* (Figura **12**. 32 T-V) y *Zylchogira*.

Los Succineidae, de distribución mundial, tienen muchas especies en los ambientes húmedos, como *Succinea meridionalis*, viviente desde Río de Janeiro hasta el norte de la Patagonia, y fósil en el Pleistoceno bonaerense (Figura **12**. 32 R, S).

Los Strophocheilidae son exclusivamente neotropicales y autóctonos de la parte austral sudamericana, con muchas especies vivientes y fósiles, algunas de gran tamaño. *Megalobulimus* y *Austroborus* tienen especies vivientes en Argentina y Uruguay y fósiles a partir del Eoceno, en la Patagonia (Figura **12**. 32 P, Q).

Los Bulimulidae son de distribución gondwánica y con numerosas especies vivientes y fósiles en América del Sur donde, a partir del Terciario Temprano experimentaron una importante radiación evolutiva y se distribuyeron por toda Argentina, aunque ahora solo llegan hasta el golfo San Jorge. Sus fósiles más antiguos son los del Eoceno patagónico, *Thaumastus* y *Paleobulimulus*; en el Mioceno brasileño se conocen *Bulimulus* e *Itaboraia* (Figura **12**. 31).

Los Odontostomidae están actualmente muy difundidos por América del Sur. *Spixia* tiene gran cantidad de especies vivientes y fósiles en el Pleistoceno bonaerense y uruguayo, junto con otras pertenecientes a *Odontostomus* y *Cyclodontina* (Figura **12**. 32 D-G); el último

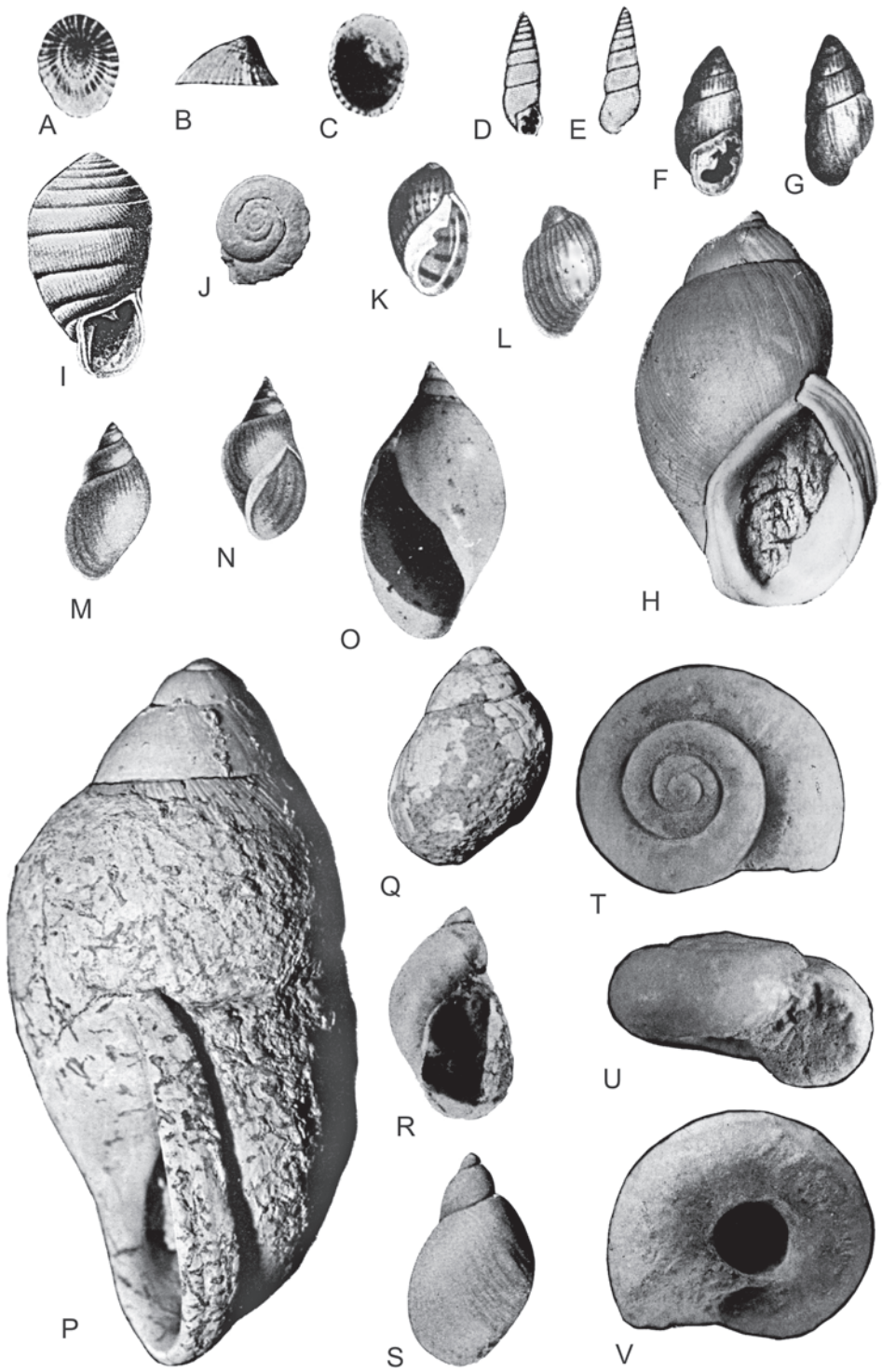


Figura 12. 32. Gastrópodos pulmonados. Basommatophora(A-C, K-O) y Stylommatophora Charopidae (T-V), Succineidae (R-S), Strophocheilidae (P-Q), Odontostomidae (D-H), Streptaxidae (I), Helminthoglyptidae (J). A-C. *Siphonaria* (*Pachysiphonaria*) *lessoni* X 0,7. Cuaternario, Argentina; D-E. *Cyclodontina* (*Spixia*) *charpentieri* X 1,5. Cuaternario, Argentina; F-G. *Cyclodontina* (*Plagiodontes*) *patagonica* X 1. Cuaternario, Argentina; H. *Porphirobaphe iostoma bilabiata* X 1. Plioceno, Ecuador; I. *Brasilennea arethusae* X 1,5. Mioceno, Brasil; J. *Epiphragmophora feruglioi* X 1. Plioceno, Argentina; K-L. *Chilina fluminea* X 1,5. Holoceno, Argentina; M-N. *Lymnaea viatrix* X 2. Holoceno, Argentina; O. *Physa rivalis* X 2. Holoceno, Argentina; P. *Strophocheilus* (*Megalobulimus*) *oblongus haemastomus* X 1,75. Mioceno, Uruguay; Q. *Strophocheilus* (*Austroborus*) *lutescens dorbignyi* X 1,5. Pleistoceno, Argentina; R-S. *Succinea meridionalis*. Cuaternario, Argentina; T-V. *Stephadiscus cf. lyratus* X 9. Eoceno, Argentina (A-G, K-O, R-S. de Camacho, 1966; H-J, P-Q. de Parodiz, 1969; T-V. de Bellosi *et al*., 2002).

cuenta con fósiles en el Mioceno y Pleistoceno, mientras que *Porphyrobaphe* (Figura **12**. 32 H) se conoce en el Plioceno-Pleistoceno ecuatoriano.

Los Streptaxidae se hallan representados en el Mioceno brasileño por *Brasilennea* (Figura **12**. 32 I).

Los Helminthoglyptidae están distribuidos por América del Norte y del Sur e Indias Occidentales. *Epiphragmophora* tiene especies vivientes desde Argentina hasta Perú, y se halla fósil en el Plioceno del norte argentino (Figura **12**. 32 J).

Los Helicidae son propios del hemisferio norte, pero fueron llevados por el hombre y otros medios, al resto del mundo. Los géneros *Otala* y *Cryptomphalus*, casi cosmopolitas, poseen especies que antiguamente eran asignadas a *Helix*.

ECOLOGÍA

MODO DE VIDA

La notable diversidad que exhiben los gastrópodos se halla en clara correspondencia con la gran variedad de ambientes que ocupan. Si bien, en su gran mayoría son marinos, en menor proporción frecuentan los medios acuáticos con salinidad baja, las aguas dulces y hasta los hábitats plenamente terrestres.

En general, prefieren las aguas bien oxigenadas, aunque existen excepciones, y se los halla en una gran variedad de profundidades, desde las someras hasta las casi abisales.

Entre los gastrópodos marinos predominan los bentónicos, que viven en fondos de distinta naturaleza, como los rocosos, algales, coralígenos y sedimentarios. Pueden apoyarse directamente sobre las superficies duras o alojarse entre los trozos de rocas, en fisuras o en perforaciones excavadas por ellos mismos en los sedimentos relativamente blandos, especialmente cuando aumenta la turbulencia del ambiente.

Muchas familias incluyen a miembros de aguas superficiales y profundas, como los Trochidae, Volutidae y Cassididae. Los Pleurotomariidae actualmente son solo de zonas profundas, pero durante el Paleozoico habitaron aguas someras.

En años recientes se han hallado importantes comunidades de aguas profundas asociadas a centros de expansión de los fondos oceánicos como los existentes en las islas Galápagos y el Pacífico oriental, a profundidades que superan los 2000 m. Entre ellas, los gastrópodos son uno de los grupos más conspicuos. Presentan caracteres primitivos, no observables en otros fósiles vivientes, y se piensa que debieron formar parte de radiaciones originadas durante el Paleozoico y Mesozoico que se adaptaron a estos particulares ambientes con gran hidrotermalismo volcánico y emanaciones sulfurosas, alimentándose de las bacterias quimiosintetizadoras allí existentes. Los Neomphalina constituyen un orden endémico de estas modernas calderas hidrotermales, de alta toxicidad para otros grupos de organismos, pero que los gastrópodos podrían tolerar gracias a las bacterias oxidantes del azufre.

El órgano de los gastrópodos más vinculado con los movimientos que realizan es el pie, cuyas características difieren según se lo use para reptar, cavar, saltar, nadar o flotar.

Los gastrópodos pueden ser de vida móvil o sedentaria. Entre los primeros hay especies que se desplazan más rápido que otras y en sus movimientos emplean contracciones musculares de la planta del pie o bien, cilios. En general, el desplazamiento por cilios es más rápido que el muscular, si bien se encuentra limitado a los gastrópodos de pequeño tamaño y con conchilla lisa, dado que cuanto más grande y ornamentada sea esta última, más lento será el gastrópodo. También influye el modo en el que éste lleva a la conchilla durante el movimiento; las especies con conchilla espiralada baja se desplazarían, sobre una superficie dura, con mayor rapidez que los de espira elevada. En algunos gastrópodos con espira muy alta, como la de ciertos turritéllidos, la conchilla es arrastrada por el animal. Al moverse, el pie avanza, se detiene y la conchilla es llevada hacia adelante por contracción del músculo columelar.

Algunas especies patelliformes de prosobranquios, como *Acmaea*, *Lottia*, *Patella* y el pulmonado *Siphonaria* habitan depresiones sobre rocas costeras, que solo abandonan para buscar alimento, regresando por la misma senda. Se ignora el mecanismo que gobierna este desplazamiento, pero es posible que el animal, al alejarse de su lugar vaya emitiendo una sustancia química que luego, lo guiará de regreso. En general, las conchillas patelliformes se fijan fuertemente a la superficie rocosa posiblemente para evitar la evaporación de sus fluidos interiores cuando quedan expuestas en la baja marea.

El hábito cavador se halla desarrollado en numerosas familias acuáticas y en ellas, comúnmente el pie adopta forma de cuña o lengüeta. Una excavación rápida estaría asociada con conchillas lisas y de pie grande, mientras

que los cavadores lentos tendrían pie pequeño y escultura en su conchilla. La presencia de pliegues columelares estaría asociada a gastrópodos cavadores.

Gastrópodos nadadores son los heterópodos (cenogastrópodos depredadores) y los pterópodos (opistobranquios). En ellos, el pie es aplanado y puede presentar proyecciones laterales (parapodios de los opistobranquios) de grandes dimensiones, que actúan como paletas. Estas modificaciones del pie, generalmente están acompañadas por una marcada reducción del tamaño y/o peso de la conchilla, además de la compresión lateral y elongación del cuerpo del organismo. En el género *Janthina*, el pie segrega un colchón de burbujas de aire sobre el que descansa flotando el animal.

Los gastrópodos también suelen ser presa de otros organismos, vertebrados e invertebrados, incluyendo a otros gastrópodos, y contra estos peligros han desarrollado diferentes estrategias, como la de poder introducirse en fondos blandos o, en el caso de las conchillas patelliformes con pie ancho y musculoso, adhiriéndose fuertemente a la superficie rocosa. La presencia de un opérculo calcáreo que cierra herméticamente la abertura cuando el organismo ha retraído todas sus partes blandas en el interior de la conchilla, también puede ser un medio de defensa, aunque no siempre infalible. Además, existen gastrópodos que carecen de opérculo y en estos casos, suelen desarrollar obstrucciones aperturales (pliegues, aristas, tubérculos), los que tienden a reducir la abertura y evitar la depredación principalmente, por los artrópodos. Las conchillas gruesas y con escultura reducen la vulnerabilidad a ser triturados por cangrejos y peces.

Los gastrópodos dulceacuícolas viven sobre sustratos de variada naturaleza, en aguas límpidas y claras, por lo general, antre 0,10 m y 2 m de profundidad, si bien se conocen casos que habitan más profundamente. *Physa* y *Lymnaea* son buenos cavadores. Un factor ambiental importante es la cantidad de sal disuelta en el agua, especialmente el carbonato de calcio, esencial para la construcción de la conchilla. La cantidad de especies e individuos tiende a aumentar con la salinidad, si bien algunos Valvatidae pueden habitar aguas con muy bajo tenor salino, mientras otras familias admiten una amplia gama de salinidad.

La cantidad de oxígeno presente en el agua es otro factor importante pues la mayoría de los gastrópodos requieren elevadas concentraciones de este elemento, de modo que las aguas estancadas o muy profundas, tienden a alojar pocas poblaciones de gastrópodos de agua dulce. La mayoría se halla a menos de 3 m de profundidad, lo que posiblemente también se relacionaría con la disponibilidad de alimento en la zona.

Muchas formas viven sobre tipos particulares de sustratos; los Viviparidae en los arenosos, y los Ampullariidae en los barrosos; otros, como *Physa* y los Amnicolidae, lo hacen en sustratos con vegetación acuática.

En general, estos gastrópodos prefieren aguas templadas a cálidas, algunos experimentan migraciones estacionales, mientras unos pocos pueden soportar las temperaturas bajas invernales, introduciéndose en el sustrato o hibernando.

Los Stylommatophora son gastrópodos exclusivamente terrestres (excepto una familia marina) y en ellos, la retención de la humedad es un problema fundamental, por lo que habitan en bosques húmedos (lluviosos), sobre troncos, ramas u hojas, o en lugares desérticos pero con microhábitats que conservan la humedad; entre los sustratos, prefieren los calcáreos, dada la disponibilidad de calcio y la facilidad de estos ambientes para retener la humedad. En los ambientes más áridos habitan en fisuras o grietas, perforaciones o a veces, en letargo y semireposo segregando un epifragma, con aspecto de escudo mucoso que actúa como un opérculo evitando la pérdida de la humedad, aunque es permeable al oxígeno.

ALIMENTACIÓN

Los gastrópodos tienen una alimentación muy variada, característica que habría tenido mucha influencia en la evolución de estos moluscos. El principal órgano colector de los alimentos es la rádula, la que junto con el condróforo y los músculos que accionan a éstos, constituyen la **masa bucal**. La explotación de la variada fuente alimentaria dio lugar a los gastrópodos herbívoros, detritívoros, suspensívoros, cavadores, parásitos y predadores. Cada parte de la rádula, según la adaptación correspondiente, cumple con una determinada función vinculada principalmente, con la recolección y preparación del alimento. Durante la explotación de las fuentes alimenticias los gastrópodos raspan, ramonean, perforan, succionan, trituran y desgarran los alimentos.

Los primitivos gastrópodos probablemente fueron herbívoros y dicho hábito aún se conserva en ciertos grupos modernos. Los Patellidae se alimentan de algas incrustantes, los Neogastropoda de agua dulce son herbívo-

ros y los Heterobranchia cuentan con una abundante representación consumidora de algas, principalmente los opistobranquios sacoglosos, que llegan hasta seleccionar su alimento, al que toman succionándolo del interior de la célula algal. Entre los pulmonados basommatóforos, los Lymnaeidae y Physidae se alimentan de algas filamentosas, charáceas y plantas superiores, y algunas especies son plagas de la agricultura. *Siphonaria lessoni*, un basommatóforo muy difundido por América del Sur, se alimenta de algas.

La alimentación carnívora generalmente está asociada con un sifón inhalante bien desarrollado y un osfradio quimiosensorial capaz de detectar la presa a distancia, una proboscis muy extensible capaz de llevar el odontóforo hasta sitios no accesibles por otros medios y que incluso puede envolver a la presa para luego engullirla, dientes radulares modificados para raspar y perforar, glándulas secretoras de toxinas que inmovilizan a las presas o que ayudan a disolver las conchillas de las mismas.

El hábito carnívoro se presenta en algunos Trochidae (Vetigastropoda), comedores de esponjas, cnidarios y gastrópodos.

Los Neogastropoda marinos son carnívoros y suelen estar muy especializados, alimentándose de poliquetos (Muricoidea), briozoos y ascidias (Marginullidae), sipuncúlidos (Mitridae), moluscos y tunicados (Costellariidae); las especies de mayor tamaño pueden comer crustáceos y peces, atrapando sus presas mediante secreciones salivares que contienen ácido sulfúrico u otras sustancias paralizantes.

La secreción ácida producida por una glándula pedal, frecuentemente es empleada por los gastrópodos para perforar las conchillas o caparazones de otros organismos y llegar, usando la proboscis, hasta las partes más blandas que serán usadas como alimentos. *Cassis* es capaz de perforar el caparazón de un erizo en aproximadamente diez minutos, y otros grupos entre los que se hallan Muricidae (*Urosalpinx*, *Murex*, *Thais*) y Naticidae (*Natica*, *Polinices*), perforan lapas, balánidos y bivalvos, produciendo un orificio con bordes biselados, a través del que se introduce la proboscis y con la rádula raspan los tejidos. Los bancos de ostras y mejillones suelen ser muy afectados por la depredación de estos gastrópodos que, en la fauna marina patagónica cuentan con especies como *Falsilunatia limbata*, *Trophon geversianus*, *Xymenopsis muriciformis* y *Acanthina imbricata*. Esta última, muy difundida por el Atlántico (Tierra del Fuego y sur de Patagonia) y el Pacífico (hasta Valparaiso, Chile), con su diente apertural abre las valvas de los mejillones y cirripedios, de los que se alimenta.

Entre los neogastrópodos toxoglosos, los Conidae comen poliquetos, gastrópodos o peces, a los que cazan inyectándoles, a través de sus dientes radulares, un veneno cuyos efectos pueden ser peligrosos aun para el hombre. Los Cancellarioidea se alimentan de bivalvos y gastrópodos, y algunos succionan la sangre de rayas y tiburones. Otros cazadores activos son los Heteropoda, Janthinoidea y opistobranquios gymnosomátidos y nudibranquios.

Los cenogastrópodos también contienen a géneros como *Hydrobia*, *Cerithium*, *Strombus* y *Aporrhais*, que son detritívoros. En nuestra costa atlántica, *Paraeuthria plumbea* es un murícido carroñero y detritívoro.

Entre los Heterobranchia, los Valvatoidea son micrófagos.

El modo suspensívoro de alimentación es ejercido por miembros de los Capulidae, Calyptraeidae, Vermetidae, Turritellidae, Struthiolariidae, Trochidae y Neomphalidae, además de algunos cenogastrópodos de agua dulce y pterópodos epiplanctónicos. Estos gastrópodos se alimentan de las partículas que se hallan en suspensión (fitoplancton), a las que capturan con sus filamentos branquiales recubiertos de moco o bien, elaborando redes mucosas. Ejemplos son *Crepidula*, algunas especies de Turritellidae y Vermetidae, y los pterópodos epiplanctónicos, que se alimentan de diatomeas, dinoflagelados, foraminíferos y radiolarios.

Algunos gastrópodos carecen de rádula, como ciertos Terebridae, murícidos y opistobranquios. En estos casos, la alimentación se realiza por succión o bien, engullendo la presa, para lo cual la cavidad bucal se expande y evagina.

Unos pocos gastrópodos adoptaron el parasitismo como modo de vida. Los Pyramidellidae son opistobranquios ectoparásitos con mandíbulas quitinosas y una faringe succionadora que les permite chupar la sangre de bivalvos y poliquetos. Los Eulimacea son endoparásitos de equinodermos y los Entoconchidae son gastrópodos vermiformes que viven en el interior de las holoturias.

La gran mayoría de los gastrópodos de agua dulce son vegetarianos y se alimentan de la cubierta algal del sustrato, pero algunos ocasionalmente pueden recurrir a material animal muerto.

BIOESTRATIGRAFÍA

Según Runnegar y Pojeta (1985), los gastrópodos se habrían originado en el Precámbrico y durante el Cámbrico Temprano ya se hallaban definidos dos linajes, uno representado por el pelagiéllido helicoidal *Aldanella* y otro, por *Yuwenia*, un maclurítido con conchilla hiperstrófica del Cámbrico Temprano de Australia del Sur. Landing *et al*. (2002), basándose en la anatomia de las partes blandas de *Pelagiella*, citadas por Runnegar (1981), interpretaron a este género del Cámbrico Temprano como un arqueogastrópodo más bien que un «**paragastrópodo**» o monoplacóforo.

Sin embargo, existen serias dudas de que dichos moluscos hayan sido verdaderos gastrópodos, y recién en el Cámbrico Medio se hallan formas de Bellerophontoidea, con conchilla planoespiral o similar, que pueden ser adjudicados, con cierta confianza, a los gastrópodos, aunque es admitido por los especialistas que en esta superfamilia se incluyen formas que no serían gastrópodos.

A partir del Cámbrico Medio también se encuentran conchillas helicoidales, correspondientes a los Pleurotomarioidea, un grupo de gastrópodos primitivos que, si bien llega a la actualidad, cuentan con numerosas familias extinguidas en el Paleozoico y Mesozoico. Se los puede considerar verdaderos «fósiles vivientes» cuya conchilla se caracteriza generalmente por poseer una selenizona. Actualmente habitan a más de 200 m de profundidad, con especies atribuidas al género *Pleurotomaria*, que aparece en el Triásico.

Otros gastrópodos marinos, los Platyceratoidea (Ordovícico Inferior-Pérmico Medio) mantuvieron una relación simbiótica con crinoideos y cistoideos, y habrían sido coprófagos. Un biocrón aproximadamente similar tuvieron los Trochonematoidea, con conchilla turbiniforme y labio externo con un ángulo en su parte media.

En el Devónico Medio se hacen presentes los Neritopsina y Heterobranchia. Los primeros se destacaron por su radiación evolutiva manifestada, entre otros caracteres, por la diversidad en la morfología de las conchillas desprovistas de nácar; además, en varias oportunidades invadieron ambientes no marinos, como los Helicinidae, exclusivamente terrestres, y los Neritidae, comunes en los ambientes tropicales de manglares, pero que también se hallan en los de aguas dulces y salobres. Los Helicinidae alcanzaron una amplia distribución por América del Sur y Central, el Caribe, Australia y regiones vecinas (Polinesia, Micronesia), viviendo en los bosques húmedos, a veces sobre los árboles. Su aparición dataría del Carbonífero.

Los Heterobranchia incluyen a formas marinas, de agua dulce y terrestres y si bien, en el registro fósil son frecuentes a partir del Mesozoico, sus representantes más antiguos estarían entre los Pyramidelloidea, actuales ectoparásitos marinos, conocidos como fósiles desde el Paleozoico, y los Valvatoidea, inicialmente marinos pero que luego penetraron en los ambientes dulceacuícolas y salobres.

Resulta evidente que durante el Paleozoico se produjo una rápida evolución y diversificación de los gastrópodos, con culminación en el Carbonífero-Pérmico, por lo que en estos tiempos ya se tienen presentes a todos los grandes linajes de la clase, incluyendo a los Patellogastropoda, cuyos primeros representantes conocidos son del Carbonífero Inferior (Viseano), o quizás antes. Los más antiguos pertenecerían a los Lepetopsidae, posibles ancestros de los Neolepetopsidae recientes, habitantes de las profundidades oceánicas con surgentes volcánicas sulfurosas.

La crisis del límite permo-triásico no fue tan severa en esta clase de moluscos como en otras de invertebrados. Los grupos más afectados se hallaron entre los Pleurotomarioidea, Trochonematoidea, Platyceratoidea, Macluritoidea, Euomphaloidea y Bellerophontoidea.

La radiación experimentada por los gastrópodos durante el Mesozoico y Terciario fue calificada de espectacular por Sepkoski (1981). En el Mesozoico disminuyó la cantidad de conchillas planoespirales y similares, en su mayoría lisas o escasamente ornamentadas, aumentando las helicoidales, con ornamentación frecuentemente fuerte, lo que ha sido atribuido al incremento de la depredación. Las planoespirales resultarían más vulnerables a la trituración por los cangrejos y peces, mientras en las otras (especialmente entre los Vetigastropoda), sus paredes gruesas y escultura prominente, les darían mayor protección.

A partir del Triásico comenzó a definirse la mayoría de las superfamilias vivientes, integrantes de los Patellogastropoda (Patelloidea y Acmaeoidea), Neritopsina (Neritoidea), Sorbeoconcha (Naticoidea) y opistobranquios Cephalaspidea. En el Jurásico, los Sorbeoconcha (Caenogastropoda) se incrementaron con la aparición de los Rissooidea, Cypraeoidea, Stromboidea (Aporrhaidae) y Heteropoda (planctónicos), aunque su mayor importancia la lograrían en el Cretácico.

La invasión de los ambientes no marinos se incrementó en el Mesozoico. Los Heterobran-

chia Valvatoidea, si bien surgen en el Paleozoico, sus especies de agua dulce y salobre datan del Jurásico Tardío (Bandel, 1991).

Entre los Basommatophora (pulmonados de agua dulce), en el Jurásico se hallan los primeros Lymnaeidae, Physidae y Planorbidae; mientras que los Stylommatophora (pulmonados terrestres), posiblemente originados en el Paleozoico, comenzaron haciéndose presentes al final del Jurásico, y muchas familias actuales son reconocibles desde el Cretácico Superior.

En el Jurásico, los Caenogastropoda de agua dulce estuvieron representados principalmente, por los Viviparidae e Hydrobiidae.

Durante el Cretácico, los cenogastrópodos adquirieron dominancia, especialmente en las plataformas calcáreas marinas, de aguas cálidas y bajas latitudes, donde estuvieron representados por Cerithioidea, Campaniloidea, Stromboidea y Cypraeoidea; a ellos se sumaron algunos vetigastrópodos y neritopsinos (*Neritopsis*), además de probables heterobranquios, como *Actaeonella*, *Nerinea* y afines. Estos dos últimos géneros y *Campanile*, en el Cretácico Tardío desarrollaron conchilla de gran tamaño, un hecho que hasta ahora no ha recibido una explicación satisfactoria.

Entre los neogastrópodos, considerados los gastrópodos evolutivamente más avanzados, se destacaron los Conoidea que, en el Cretácico Tardío, experimentaron una gran diversificación que los condujo a tener más de 4000 especies actuales.

Otro rasgo destacable es que, a partir del Albiano, se hacen más frecuentes las perforaciones debidas a Muricidae y Naticidae.

Durante el pasaje del Cretácico al Terciario, los gastrópodos experimentaron extinciones, principalmente a nivel de familia o inferior. Muchos grupos de aguas cálidas dominantes al final del Cretácico, como los antes mencionados, desaparecieron, excepto los Campanilidae que perduraron hasta nuestros días a través de una especie de *Campanile*. El Terciario se caracterizó por el gran desarrollo logrado por los Caenogastropoda en el mar y los opistobranquios en los ambientes de aguas dulces y salobres.

Las migraciones de los cinturones climáticos asociadas a los cambios globales de la temperatura y las modificaciones en la distribución de los continentes, provocaron desplazamientos de las faunas de gastrópodos y por lo tanto, cambios importantes en la distribución de los mismos, sobre todo en el Terciario Tardío y Cuaternario. El cierre del Tethys, la apertura del Estrecho de Behring (Plioceno), la elevación del Istmo de Panamá (Plioceno) y la separación de Australia-Antártida-América del Sur (región austral), alteraron los recorridos de las corrientes oceánicas hasta entonces existentes y acentuaron las migraciones, con las consiguientes repercuciones en las distribuciones de las faunas de gastrópodos.

LOS GASTRÓPODOS FÓSILES MARINOS DE AMÉRICA DEL SUR

Los gastrópodos más antiguos de América del Sur se hallan en el Ordovícico Inferior del noroeste argentino. Harrington (1938), en el Tremadociano y Arenigiano de la Cordillera Oriental, reconoció la presencia de los bellerophóntidos *Bucania cyrtoglypha* y *Oxydiscus keideli*, los cuales fueron reclasificados por Jell *et al*. (1984), como *Peelerophon oehlerti*, otro bellerophóntido también mencionado en el sur de Bolivia (Babin y Branisa, 1987) y ampliamente distribuido en las plataformas gondwánicas. Una representación importante de maclurítidos existiría en la parte inferior de la Formación San Juan (Tremadociano superior-Arenigiano inferior de la Precordillera) (Sanchez *et al*., 2003).

Otros bellerophóntidos, de los géneros *Bellerophon*, *Bucaniella*, *Tropidodiscus*, *Plectonotus* y *Ptomatis*, se conocen en el Devónico Inferior y Medio de Argentina, Brasil y Bolivia, mientras que *Retispira* se halla en el Carbonífero peruano.

El Carbonífero-Pérmico de Perú, Bolivia, Brasil y Argentina posee una importante presencia de Pleurotomarioidea. Los de Argentina (Sabattini y Noirat, 1969; Sabattini, 1980, 1984; Simanaukas y Sabattini, 1997) pertenecen a los géneros *Mourlonia*, *Tropidostrophia*, *Glabrocingulum*, *Platyteichum*, *Peruvispira*, *Callitomaria*, *Nodospira*, *Austroneilssonia* y *Glyptotomaria*, todos integrantes de familias extinguidas. Además, el Carbonífero argentino contiene Trochonematoidea (género *Amaurotoma*) y Platyceratoidea (géneros *Yunnania*, *Neoplatyteichum*) (Sabattini, 1984).

Haas (1953) describió una fauna nerítica del Triásico peruano, integrada por 26 familias de gastrópodos, siendo las más comunes Mathildidae, Procerithiidae, Coelostylinidae, Neritidae, Loxonematidae, Trochidae y Actaeonidae. El número mayor de individuos corresponde a los géneros *Promathilda*, *Neritina* y *Omphaloptycha*.

En el Lias argentino se han citado algunos géneros de Opisthobranchia (*Striactaeonina*, *Cylindrobullina*), Trochidae (*Litotrochus*) y Aporrhaidae con vueltas bicarenadas (*Protohemichenopus*); el Calloviano contiene *Nerinea* y «*Pleurotomaria*», mientras que *Turritella* ya se halla en el Tithoniano colombiano.

La fauna de gastrópodos del Cretácico Inferior marino sudamericano es muy variada, especialmente en Naticidae, Turritellidae, Aporrhaidae y Nerineidae. Esta última familia, que incluye al género *Nerinea*, se habría extendido por gran parte del continente, persistiendo en el Albiano de Colombia y en el Senoniano brasileño, donde sus acumulaciones forman bancos calcáreos; los Naticidae incluyen a grandes ejemplares de *Tylostoma*. El Albiano de Sergipe (Brasil) lleva especies de los géneros *Cerithium*, *Epitonium*, *Paraglauconia*, *Nerinella*, *Turritella*, *Tylostoma*, *Cypraea*, etc. y en Perú, estratos de igual edad, contienen *Petropoma*, *Turbo*, *Gyrodes*, *Helcion* y *Turritella*.

Faunas marinas supracretácicas se conocen principalmente en Perú, Chile y Argentina. De la región de Paita (Perú), Olsson (1944) describió una fauna del Senoniano Superior que se destaca por la cantidad de nuevos géneros. Los gastrópodos constituyen un elemento importante de la misma, en la que se reconocen integrantes de las superfamilias Neritoidea (*Nerita*), Cerithioidea (*Turritella*, *Woodsalia*, *Glauconia* y nuevos géneros de Potamididae y Cerithiidae), Stromboidea, Naticoidea, Muricoidea (Buccinidae y Volutidae).

En Chile, la fauna maastrichtiana de Quiriquina (Wilckens, 1904) posee una asociación de gastrópodos diferente de la peruana y más afin a la del sur del continente sudamericano. Entre los géneros presentes se hallan *Trochus*, *Natica*, *Epitonium*, *Struthiolariopsis* y *Tudicla*.

La región austral sudamericana contiene una buena representación de moluscos marinos del Cretácico Superior, especialmente en la región del cerro Cazador (Chile) y áreas vecinas. Entre los gastrópodos, *Struthiolariopsis* y *Pugnellus* señalan afinidades con Quiriquina, pero los Aporrhaidae (*Perissoptera*, *Arrhoges*) indican cierta vinculación con la Antártida (isla Marambio o Seymour), donde además de estos géneros se encuentran *Pyropsis*, *Cassidaria*, etc.

En el sudoeste de la provincia de Santa Cruz (Patagonia), la Formación Dorotea (Maastrichtiano) es portadora de *Pseudotylostoma*, *Austrosphaera* y otros géneros (Griffin y Hünicken, 1994).

Numerosos y variados gastrópodos marinos se encuentran en el Terciario sudamericano pero, lamentablemente han sido escasamente estudiados. En general, la composición de las asociaciones de gastrópodos terciarios, distribuidas desde Perú hacia el norte, muestran ciertas diferencias con las existentes más al sur. Las primeras exhiben un carácter más tropical que las segundas.

El Paleoceno peruano contiene conchillas grandes de *Clavilithes* (Fasciolariidae), *Voluta*, *Perulata* (Volutidae) y *Conus*. La presencia del turritéllido *Woodsalia negritosensis* indicaría vinculaciones con la fauna venezolana.

En el Eoceno Tardío colombiano habitan gastrópodos de aguas someras y cálidas de los géneros *Cerithium*, *Pseudoliva*, *Architectonica*, *Conus*, etc.

Clavilithes persiste en el Eoceno peruano, junto con géneros de Turridae, Conidae, Volutidae, Buccinidae, Muricidae, etc. (Olsson, 1930). En el Oligoceno se hallan representantes de los Turritellidae, Cerithiidae (*Cerithium*), Aporrhaidae, Strombidae, Cypraeidae, Cassididae, Buccinidae, etc. (Olsson, 1931).

El Mioceno Inferior del río Pirabas (Brasil) se caracteriza por la presencia del género *Orthaulax* (Strombidae).

Al final del Mioceno Medio principios del Mioceno Tardío se constituyó un ambiente lacustre (Formación Pebas o Pebasiano) en la región occidental amazónica y parte de Colombia, Ecuador y Perú. Si bien, abundaron los gastrópodos de aguas dulces y salobres, periódicas incursiones marinas introdujeron géneros como *Melongena* y *Nassarius* (Vermeij y Wesselingh, 2002).

En el Terciario chileno, los gastrópodos constituyen un elemento importante de las faunas de Boca Lebu, Millongue y Navidad; las dos primeras de edad eocena, poseen afinidades con las del Terciario Inferior peruano, como lo evidencia *Turritella landbecki* muy semejante a *Woodsalia negritosensis*. Otros géneros presentes en los estratos chilenos son: *Nassa*, *Fusus*, *Pleurotoma*, *Discolpus*, *Surcula*, *Acteon*, *Volutospina* y *Cassis*.

La fauna de Navidad, asignada al Mioceno Inferior, contiene especies de gastrópodos comunes con los de Tierra del Fuego y Patagonia, entre ellas *Hemichenopus araucanus*, *Turritella ambulacrum*, *Miomelon triplicata* y *Epitonium rugulosa*.

El Plioceno de Arauco (Chile) contiene *Turritella chilensis* y *Trochita araucana*.

En Patagonia y Tierra del Fuego (Argentina), los gastrópodos marinos terciarios son abundantes. Los Patellogastropoda están prácticamente ausentes, pero los Vetigastropoda están bien representados por la superfamilia Trochoidea, tanto en el Eoceno Superior-Oligoceno Inferior de Antártida (géneros *Cantharidus*, *Calliostoma*, *Antisolarium*) como en el Terciario de Patagonia (géneros *Fagnanoa*, *Valdesia*, *Juliana*, *Calliostoma*, *Neomphalius*, *Solariella*). Entre los Fissurelloidea se conocen escasos representantes del género *Lucapinella* en el Oligoceno argen-

tino, de *Fissuridea* en el Mioceno brasileño y de *Fissurella* en el Plioceno-Pleistoceno de Chile (Mc Lean, 1984). Este último género es mencionado por Tavera (1979) en la Formación Navidad (Mioceno) de Chile.

Entre los Caenogastropoda, una proporción importante corresponde a los Sorbeoconcha. Los Cerithioidea están bien representados por los Turritellidae con especies que ya se presentan desde el Paleoceno y que generalmente, son asignadas al género *Turritella* pero que en realidad, muchas de ellas pertenecerían a otros géneros. Las mismas suelen constituir asociaciones monoespecíficas o asociadas con briozoos y otras, indicando la existencia de corrientes de surgencia.

Rossi de García y Levy (1977) citan con reservas al género *Campanile* en estratos del Paleoceno-Eoceno de Patagonia, si bien Houbrick (1981) opina que los fósiles sudamericanos atribuidos a *Campanile* o similares, pertenecerían al género endémico *Dinocerithium*.

Otro grupo bien representado en el Terciario patagónico es el de los Littorinimorpha, especialmente los Stromboidea, a través de las familias Strombidae, Struthiolariidae y Aporrhaidae. *Strombus* se halla fósil en el Mioceno Inferior del Brasil, el Mioceno Superior de Argentina y Uruguay y el Oligoceno del Perú.

Los Struthiolariidae son uno de los grupos de gastrópodos más característicos de la región austral, donde se los conoce en el Cretácico Superior de Nueva Zelanda, Eoceno de Antártida y Paleoceno-Oligoceno de América del Sur austral. La subfamilia Struthiolarellinae es típica de América del Sur y se halla en el Paleoceno-Oligoceno de Patagonia, con los géneros *Struthiolarella* y *Antarctodarwinella*. Los Struthiolariinae no están registrados en América del Sur, pero son abundantes en el Terciario de Nueva Zelanda, donde se conocen los géneros *Struthiolaria*, *Monolaria*, *Conchothyra*, *Perissodonta* y *Pelicaria*; en el Mioceno de Australia se halla *Tylospira*, único género actualmente viviente.

Los Aporrhaidae son frecuentes en el Paleoceno Inferior de Patagonia y en sedimentos terciarios más jóvenes de Tierra del Fuego y Chile. *Struthiochenopus* es conocido en el Campaniano-Paleoceno de Antártida y en el Terciario de Tierra del Fuego; junto con *Austroaporrhais* también se lo conoce en el Paleoceno patagónico; *Struthioptera* se halla en el Cretácico Superior y Eoceno de Antártida, *Hemichenopus* en el Eoceno chileno y, ambos géneros junto con *Dicroloma* y *Drepanochilus* son comunes en el Paleoceno-Eoceno de Nueva Zelanda.

Entre los Calyptraeoidea de América del Sur austral y Antártida se menciona a: *Crepidula*, *Sigapatella*, *Hipponix* y *Calyptraea*; en el Terciario chileno se conocen *Xenophora* y *Stellaria* (Nielsen y De Vries, 2002).

De la superfamilia Capuloidea se conoce, en el Terciario patagónico, al género *Trichotropis*, mientras que los Cypraeidae cuentan con una especie de *Cypraea* en el Terciario patagónico, y otra de *Zonaria* en el Mioceno de Chile (Groves y Nielsen, 2003).

Géneros terciarios australes (incluyendo Antártida) de Vermetoidea son: *Vermetus*, *Serpulorbis* y *Tenagodus*; los Naticidae (Naticoidea) son numerosos y variados, la mayoría atribuidos a *Natica*.

La superfamila Tonnoidea está integrada por varias familias, siendo común el género *Ficus* (= *Pyrula*), de la familia Ficidae.

Los Ptenoglossa están modestamente representados en el Terciario austral. La superfamilia Triphoroidea es conocida en el Terciario patagónico por varias especies del género *Ataxocerithium* y en el Mioceno uruguayo está *Cerithiopsis*; los Eulimoidea cuentan con *Eulima*, mientras la mayor variedad de ptenoglossos corresponde a los Janthinoidea, con los géneros *Epitonium*, *Asperiscala*, *Gyroscala* y *Cirsotrema*.

La mayor representatividad de los Neogastropoda se presenta entre los Muricoidea, particularmente las familias Muricidae, Buccinidae, Columbellidae, Melongenidae, Fasciolariidae, Volutidae, Olividae, Marginellidae, Mitridae, Volutomitridae y Costellariidae.

Murex (Muricidae), del Mioceno Superior de Chile y Brasil, en el Terciario patagónico está reemplazado por los géneros *Trophon* (y afines), *Hadriania* y *Urosalpinx*.

Los Buccinidae experimentaron una importante diversificación en el Eoceno antártico, donde se conocen los géneros *Austrobuccinum*, *Cominella*, *Penion* y *Aeneator*, entre otros; en el Paleoceno de Patagonia y Tierra del Fuego se hallan *Austrosphaera* y *Pseudofax* y, en el Oligoceno-Mioceno de la misma región, *Penion*, *Zelandiella*, *Aeneator*, *Siphonalia* y *Austrocominella*; en el Mioceno Superior se citan *Buccinulum* y *Cantharus*.

Los Volutidae fueron importantes en el hemisferio sur, donde desarrollaron un gran endemismo. Así, en el Eoceno de Antártida, además de *Lyria* y *Alcithoe*, existe el género endémico *Eoscaphella*, mientras que en el Terciario patagónico y chileno se hallan *Miomelon*, *Odontocymbiola*, *Pachycymbiola* y *Adelomelon*. La mayoría de estos géneros terciarios cuentan con especies vivientes desde Brasil hasta el Estrecho de Magallanes; algunos, como *Miomelon*,

actualmente están confinados a las aguas profundas y esta modificación habría ocurrido durante el Terciario.

Los Olividae, muy distribuidos en el continente desde el Eoceno hasta el Mioceno, incluyen a *Olivancillaria*, *Olivella* y *Ancillaria*; los Marginellidae están representados por *Prunum* (Mioceno del Uruguay), los Mitridae por *Mitra* (Eoceno de Antártida y Mioceno de Chile y Brasil) y *Neoimbricaria* (Oligoceno de Patagonia), los Volutomitridae por *Conomitra* (Eoceno antártico) y *Austroimbricaria* (Oligoceno patagónico), los Costellariidae por *Austromitra* (Terciario Superior de Patagonia).

La superfamilia Cancellarioidea posee unas pocas especies de *Cancellaria* en el Oligoceno-Mioceno de la Patagonia.

La superfamilia Conoidea incluye a las familias Turridae, Terebridae y Conidae. En el Mioceno patagónico, entre los Turridae fueron comunes los géneros *Genotia* y *Drillia* (también conocido en el Terciario brasileño); en el Mioceno uruguayo se conocen *Pleurotomella*, *Turricula* y *Gemmula*, este último género también presente en el Eoceno antártico, además de otros géneros.

Los Terebridae tienen algunas especies de *Zeacuminia* en el Terciario patagónico, un género muy común en Nueva Zelanda, y de *Terebra* en el Mioceno del Uruguay.

Los depósitos cuaternarios marinos, restringidos a una estrecha faja periférica del continente sudamericano, contienen a una fauna de gastrópodos, la gran mayoría aún viviente en el litoral adyacente. Un ejemplo de ello se tiene a lo largo de la costa extendida desde el sur del Brasil hasta la Tierra del Fuego. Aguirre y Farinati (2000) mencionaron unas 55 especies de gastrópodos cuaternarios en los depósitos existentes entre Buenos Aires y Tierra del Fuego, todos ellos vivientes en la región, la mayoría también registrada desde el Mioceno; entre estas últimas se hallan especies de *Tegula*, *Calliostoma*, *Littoridina*, *Crepidula*, *Natica*, *Epitonium*, *Trophon*, *Adelomelon*, *Olivella*, *Olivancillaria*, *Marginella* y *Buccinanops*.

En el Cuaternario patagónico la mayor abundancia de gastrópodos se presenta en los patelliformes (*Fissurella* spp., *Diodora patagonica*, *Nacella magellanica*, *Patinigera deaurata*), tróchidos, volútidos y buccínidos.

LOS GASTRÓPODOS FÓSILES DE AGUA DULCE O SALOBRE DE AMÉRICA DEL SUR

Los registros más antiguos de gastrópodos de agua dulce o salobre, en el continente sudamericano datan del Cretácico Tardío, pero son muy escasos. Como ejemplo de los mismos, se puede citar a la fauna de la Formación Mercedes (Departamento Paysandú), del Uruguay, y que incluiría a las calizas de Queguay, antiguamente asignadas al Terciario Temprano (Morton y Herbst, 1993). Los géneros y especies reconocidos en esta localidad son: *Succinea* sp., *Vertigo* sp., *Pupoides* sp., *Bulimulus aff. sporadicus*, *Bulimulus aff. gorritiensis*, ?*Peronaeus* sp., *Scolodonta semperi*, *Biomphalaria walteri*, *Physa* sp. Estos moluscos habrían habitado un ambiente subacuático, lagunar, con clima semiárido. Parodiz (1969) menciona en las Calizas Queguay a *Strophocheilus charruanus*.

Precisamente, es a partir del Paleoceno cuando se tiene evidencias frecuentes de la presencia de gastrópodos no-marinos en el continente, aunque estos moluscos no son tan abundantes ni variados como los marinos. Además, pocas asociaciones han merecido un estudio cuidadoso, de ahí que en muchos casos existe incertidumbre no solo, sobre su identificación sistemática sino también, acerca de la correcta antigüedad geológica.

Los taxones paleocenos pertenecen principalmente, a los Caenogastropoda, Heterobranchia y Pulmonata basommatóforos. Las especies de cenogastrópodos corresponden a las superfamilias Ampullaroidea, Cerithioidea y Rissooidea. En la primera, el género *Lioplacodes* (familia Viviparidae), conocido en la bibliografía antigua, como *Viviparus* o *Paludina*, tiene especies fósiles en el Paleoceno lacustre del Brasil, Bolivia, Chile y Argentina (Patagonia).

Los Cerithioidea constituyen el taxón con mayor representatividad, a través de las familias Pleuroceridae, Thiaridae y Potamididae. *Pachychilus* es un pleurocérido muy común en la fauna actual de América Central y del Sur, con especies fósiles en el Paleoceno del Brasil y Perú, Oligoceno de Colombia y Plioceno de Venezuela; *Paleoanculosa*, exclusivo del Paleoceno sudamericano, incluye a formas antes asignadas a *Melania* y cuenta con especies fósiles en Patagonia y Chile; mientras que especies paleocenas de Bolivia y el noroeste argentino, atribuidas a *Doryssa*, según Nuttall (1990), corresponderían a otros géneros (*Sheppardiconcha*, *Hemisinus*).

En el noroeste argentino, depósitos paleocenos lacustres proporcionaron especies de *Pyrgulifera* y *Aylacostoma* (Thiaridae) y *Potamides* (Potamididae, ex *Eocerithium*), este último perteneciente a una familia tropical y subtropical con especies habitantes de ambientes de agua dulce y salobres influenciadas por las mareas (Parodiz, 1969). *Potamides* posee especies en el

límite Paleoceno-Eoceno del Perú, Paleoceno de Patagonia, el noroeste argentino y en Bolivia. donde Bonarelli (1921, 1927), las atribuyó a *Eocerithium*, *Chemnitzia*, *Zygopleura*, *Katosira*, etc.

Los Rissooidea de la familia Hydrobiidae (= Truncatellidae) incluyen a *Potamolithus* (= *Paludestrina*, en parte), escasamente presente en el Paleoceno de Chile y Argentina, pero que se halla en la fauna viviente.

La existencia de Valvatoidea (Heterobranchia) en el noroeste argentino y Bolivia es dudosa (Parodiz, 1969). Fritzsche (1924) asignó tres especies al género *Valvata*.

Los gastrópodos pulmonados basommatóforos paleocenos poseen una representación reducida. *Biomphalaria* (= *Taphius*, = *Tropicorbis*), es un planórbido presente en Bolivia, Brasil y Uruguay; *Physa* se halla en Patagonia, «*Ancylus*» está citado en Chile y *Chilina* tendría sus formas más antiguas en la región austral argentino-chilena y desde allí habría migrado hacia la región rioplatense y sur del Brasil, donde actualmente vive en los ríos (Parodiz, 1969).

Los pulmonados stylommatóforos contarían, en el Paleoceno brasileño, con la especie más antigua de *Strophocheilus*, en Itaboraí (Rio de Janeiro).

Con excepción de pocas especies de *Potamides*, *Diplocyma* y *Hemisinus* procedentes de depósitos de agua dulce del valle medio del río Magdalena (Colombia), considerados del Eoceno Tardío, pero que podrían ser oligocenos (Nuttall, 1990) y de la existencia de *Potamides* en el Eoceno peruano (Woods, 1922), el resto de los gastrópodos eocenos de América del Sur provienen de la Patagonia (Argentina) y corresponden a formas terrestres del orden Pulmonata, suborden Stylommatophora. Las familias Charopidae y Bulimulidae (Orthalicidae) tienen una distribución gondwánica, mientras que los Strophocheilidae son típicamente neotropicales y se hallan restringidos a la América del Sur. La mayoría de las especies fósiles se encuentran en las Formaciones Casamayor y Musters de la Patagonia.

Los Charopidae (Endodontidae) constituyen una familia de diminutos gastrópodos terrestres, con distribución gondwánica y actualmente ampliamente representados en América del Sur. Al estado fósil, se conocen una especie en el Paleoceno de Itaboraí (Brasil) y otras en el Eoceno de Patagonia (Formación Sarmiento), correspondientes a los géneros ?*Stephanoda*, *Stephadiscus*, *Gyrocochlea* y *Zilchogyra* (Bellosi *et al*., 2002; Miquel y Bellosi, 2004). Los Bulimulidae cuentan con escasas especies eocenas de *Paleobulimulus* y *Thaumastus* en el Eoceno patagónico. Este último género posee además una especie fósil en el Pleistoceno y se halla viviente en la provincia de Buenos Aires.

Entre los Strophocheilidae, el género *Strophocheilus* está bien representado en la Argentina, Uruguay y Brasil; algunas especies son de gran tamaño y llegan a los 150 mm de altura. Si bien este género está mencionado en el Paleoceno de Itaboraí (Brasil), lo que debería ser confirmado, lo probable es que su presencia más antigua se halle en el Eoceno Inferior de Casamayor (Patagonia), persistiendo hasta el Pleistoceno bonaerense, para hallarse viviente en Argentina y Uruguay. El subgénero *Megalobulimus*, a menudo llamado *Borus*, posee las especies de mayor tamaño y se halla fósil en el Eoceno Medio (Mustersense) de Patagonia y el Mioceno uruguayo; actualmente habita desde la isla Trinidad hasta la región central argentina (provincias de San Luis, Córdoba y Entre Ríos).

Gastrópodos dulcícolas sudamericanos que, seguramente puedan ser asignados al Oligoceno son muy pocos. Posiblemente de dicha edad sea *Biomphalaria* sp. de la Formación Tremembé, de San Pablo (Brasil) (Ferreira, 1974).

En el valle medio del río Magdalena (Colombia) varias especies de gastrópodos de agua dulce, principalmente del género *Aylacostoma* (Thiaridae), se hallan en las localidades La Cira y Mugrosa, que generalmente han sido consideradas del Oligoceno, pero que serían miocenas (Nuttall, 1990), aunque estratigráficamente, la segunda de ellas podría ser algo más antigua (pre-Mioceno) que la primera. La localidad Los Corros sería oligocena o posiblemente del Eoceno Superior, y contiene *Hemisinus* y *Potamides*. Otras especies de *Aylacostoma* se encontrarían en estratos oligocenos del Perú central.

En el noroeste sudamericano existen gastrópodos de agua dulce y salobre en estratos miocenos de Colombia, Ecuador, Perú oriental y partes adyacentes del Brasil, que han recibido un estudio detallado por Nuttall (1990). Las localidades principales se ubican, en Colombia, en el valle medio del río Magdalena (La Cira, Mugrosa); sobre el río Caquetá (La Tagua) y sobre el río Marañón (Puerto Nariño); en Ecuador se halla la Cuenca Basin, intermontana (Bristow y Parodiz, 1982), mientras que en el alto Amazonas del Perú oriental, una extendida área fue ocupada por el «Pebasiano», un ambiente de agua dulce pero que pudo sufrir algunas influencias marinas, pues se argumenta que tuvo conexiones tanto hacia el Caribe como hacia el sur hasta la región del Río de la Plata. Durante el Mioceno habrían ocurrido

interconexiones entre las distintas cuencas del noroeste sudamericano, las que se interrumpieron al final de dicha época, debido a las elevaciones producidas por la Orogenia Andina, que crearon verdaderas barreras a los intercambios de moluscos.

En la fauna pebasiana se hallan presentes miembros de las superfamilias Neritoidea, Rissooidea y Cerithioidea, además del orden Pulmonata. Una presencia importante es la de *Neritina ortoni*, considerando que los representantes marinos de Neritidae son raros en la fauna sudamericana.

Los Rissooidea incluyen a las familias Hydrobiidae y Vitrinellidae; la primera con especies de los géneros *Dyris*, *Littoridina*, *Liris*, *Nanivitrea*, *Eubora*, *Tropidobora* y *Toxosoma*; los Vitrinellidae son marinos pero tienen dos especies de *Vitrinella* dulcícolas.

Los Cerithioidea corresponden casi en su totalidad, a la familia Thiaridae (subfamilia Hemisininae) con los géneros *Sheppardiconcha*, *Hemisinus*, *Longiverena*, *Verena* y *Aylacostoma*, los que tienen especies aún vivientes en Brasil.

Entre los pulmonado stylommatóforos, *Orthalicus* es un género viviente, arbóreo, de América del Sur tropical, América Central e Indias Occidentales, cuyo primer registro fósil se halla en el Cenozoico Tardío del alto Amazonas.

Otra presencia importante de gastrópodos de agua dulce se registra en las provincias de Tucumán y Catamarca de la Argentina, especialmente en el valle de Santa María. En dicha región se conocen afloramientos correspondientes a ambientes dulcícolas hasta salobres del Grupo Santa María con bivalvos y gastrópodos prosobranquios y opistobranquios del Mioceno Medio y Superior. La conexión de estos ambientes con otros pertenecientes a un Mar Paranense que pudo haber unido la región rioplatense con la del alto Amazonas, es un tema discutido entre los especialistas.

En la fauna de Santa María, los Hydrobiidae se destacan por las abundantes especies de *Littoridina* asociadas a un escaso número de *Potamolithus* y *Potamolithoides*.

Los Cerithioidea cuentan con *Sheppardiconcha bibliana* (Thiaridae).

La mayoría de los gastrópodos pulmonados miocenos corresponden a los géneros *Epiphragmophora* (Helicoidea) y *Biomphalaria* (Planorbioidea), ambos con especies actualmente vivientes. *Biomphalaria* tiene una larga historia en el continente que se remonta al Cretácico Superior. En menor proporción se hallan representados los géneros *Bulimulus*, *Cyclodontina* (Stylommatophora) y los basommatóforos *Lymnaea viatrix* y *Chilina parchappi* aún vivientes.

Maury (1925) describió, de las calizas superiores de Itaboraí (Río de Janeiro, Brasil), consideradas del Mioceno, *Brasilennea arethusae* (superfamilia Streptaxioidea), *Itaboraia lamegoi* y *Bulimulus fazendicus* (superfamilia Bulimularioidea).

En Uruguay, los estratos superiores de la Caliza Fray Bentos (Mioceno), contienen *Cyclodontina* (*Plagiodontes*) *dentata* y *Strophocheilus globosus* (Parodiz, 1969).

Se dispone de muy escasa información acerca de los gastrópodos pliocenos de agua dulce y terrestres de América del Sur. La fauna pebasiana del Perú, considerada durante años como pliocena, según la revisión de Nuttall (1990), sería del Mioceno.

En el noroeste argentino (provincia de Salta) existen moldes pliocenos del gastrópodo terrestre *Epiphragmophora*, actualmente abundante en la misma región. *Strophocheilus* (*Austroborus*), viviente en Uruguay y las sierras australes de Buenos Aires, se halla fósil en el Plioceno-Pleistoceno bonaerense.

El Pleistoceno de América del Sur se caracteriza por el elevado número de Bulimulidae, muchas de cuyas especies aún viven (Parodiz, 1969). *Spixia*, *Cyclodontina* (*Plagiodontes*) y *Bulimulus* son comunes en el Cuaternario de la provincia de Buenos Aires y del Uruguay. *Spixia* cuenta con varias especies en el Bonaerense de Buenos Aires, Paraná y Uruguay; *Cyclodontina* (*Plagiodontes*) *dentata* frecuente en el norte de la provincia de Buenos Aires, Entre Ríos y sur del Uruguay, se halla fósil en el Pleistoceno de la misma región; «*Bulimulus*» *ameghinoi*, fósil en el Bonaerense de Chapadmalal (provincia de Buenos Aires), habita en la Patagonia hasta el sur del golfo San Jorge, que es la localidad más austral alcanzada por los bulimúlidos en América del Sur; *Porphyrobaphe*, muy común en el Pleistoceno de Santa Elena (Ecuador), actualmente habita más al norte, en ambientes con mayor humedad.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

ORIGEN

El origen de los gastrópodos es un tema muy discutido por los especialistas y, dado que la torsión es uno de los caracteres que define a la clase, gran parte del conflicto reside en la falta de acuerdo para identificar a las evidencias dejadas por la misma en las conchillas fósiles.

El establecimiento del origen requiere la identificación del grupo de moluscos en el que, por primera vez, se efectuó la torsión y en qué momento ella tuvo lugar, una información por cierto difícil de obtener cuando se carece de las partes blandas y los únicos datos disponibles son los proporcionados por las conchillas. Debido a que la torsión y la capacidad de retracción del organismo en la conchilla son dos eventos relacionados, la mayoría de las búsquedas se han centrado en los rasgos morfológicos del exoesqueleto originados por la retracción, como el tipo de enroscamiento de la conchilla, el número y la posición de los músculos retractores, la presencia de inductura, selenizonas, escotaduras y opérculos.

Algunos autores opinan que no existiría relación entre el enroscamiento helicoidal y la torsión. Prueba de ello sería la existencia de moluscos con conchillas helicoidales heterostróficas que, por sus características aperturales habrían sido consideradas por Linsley y Kier (1984), como organismos no torsionados e incluidos en la clase Paragastropoda (un grupo polifilético). Por otro lado, se encuentran aquellos gastrópodos patelliformes, con conchillas cónicas, que evidentemente son torsionados.

Con respecto a la relación entre musculatura y torsión-retracción, los bellerophóntidos, con su conchilla planoespiral simétrica, proporcionan una información importante. Aparecidos en el Cámbrico Medio, su posición sistemática es muy discutida como ya se expresara, y su inclusión entre los moluscos no torsionados o torsionados se ha hecho sobre la base del número de pares de músculos retractores simétricos y de la ubicación de éstos con relación a la abertura y el eje de enroscamiento de la conchilla. Los integrantes de este grupo han sido indistintamente considerados como gastrópodos torsionados, «monoplacóforos» no torsionados (clase Tergomya) o una mezcla de géneros torsionados y no torsionados.

Los Tergomya del orden Cyrtonellida presentan conchillas planoespirales, musculatura del tipo «cyrtoniano» y tienen pares de músculos situados en la zona dorsal de la vuelta y cerca de la abertura. Durante el crecimiento, las marcas dejadas por la fijación de estos músculos quedan separadas entre sí; en cambio, las conchillas bellerophóntidas presentan uno o dos pares de músculos simétricos o un solo músculo, adheridos alrededor del eje de enroscamiento e insertos más internamente que en los cyrtonéllidos. En este caso, las huellas musculares de adherencia durante el crecimiento forman un rastro continuo. Se observa que, a medida que la curvatura espiral aumenta, el número de músculos se reduce y el área de inserción se desplaza gradualmente hacia la pared umbilical y al interior de la conchilla, lo que se interpreta como evidencia de la capacidad de retracción. Esta última a su vez, representaría un potencial para la torsión, ya que la habilidad de introducirse en un tubo angosto enroscado (planoespiral) habría conducido al desarrollo del cuello, situado entre las masas cefálica y visceral, facilitando la torsión con el objeto de aprovechar mejor el espacio dentro de la conchilla.

La presencia en algunos bellerophóntidos de selenizona (un rasgo conocido en gastrópodos actuales) y de ciertas microestructuras, también son considerados como evidencias de torsión, aunque a veces se los interpreta como casos de convergencia.

Mientras muchos especialistas sitúan el origen de los gastrópodos entre los bellerophóntidos, Runnegar (1981) opina que el ancestro de estos moluscos se hallaría en los helcionéllidos, a los que considera monoplacóforos exogástricos, pero que para Peel (1991) serían endogástricos. Estos tendrían conchilla elevada, simétrica, comprimida lateralmente y transportada en forma vertical sobre la masa céfalo-pedal. En algún momento de su historia evolutiva habría alcanzado una altura tal, que produjo cierto desequilibrio en la locomoción y por lo tanto, para acercar el centro de gravedad al sustrato debió adoptar un enroscamiento helicoidal y posicionarse en forma casi horizontal. Dado que transportar la conchilla en esa posición resultaría muy incómodo, pues ésta debería ser cargada en vez de arrastrada. *Pelagiella*, un diminuto helcionéllido con conchilla helicoidal y un par de músculos asimétricos habría solucionado el problema mediante una torsión aproximada de 10°, ubicando al eje de enroscamiento en posición oblicua al eje de la masa céfalo-pedal, y con ápice situado al costado de la cabeza. En dicha posición, la conchilla podría ser llevada con mayor comodidad por el organismo.

A medida que la curvatura espiral fue aumentando, resultó necesario incrementar el grado de la torsión, apareciendo así los primeros gastrópodos, entre los que *Aldanella* representaría la forma torsionada más primitiva y de la que se habrían originado los pleurotomariáceos.

Esta teoría propone a la torsión como una solución al desequilibrio hidrodinámico provocado por el desarrollo de conchillas helicoidales. Runnegar y Pojeta (1985) sugirieron que el aumento en el enroscamiento de estos helcionéllidos y el consecuente alargamiento de la

masa visceral, derivó en la reducción de los pares de músculos a solo dos.

Sin embargo, para Peel (1991), los helcionéllidos son organismos endogástricos, no torsionados, de la clase Helcionelloidea y los pelagiéllidos representarían una rama evolutiva temprana de los moluscos, quizá con un desarrollo paralelo al de la clase Helcionelloidea y por lo tanto, no relacionada con los gastrópodos. Cabe señalar además, que la posición sistemática del género *Aldanella* es muy discutida, ya que ha sido asignado a los pelagiéllidos, fue considerado el gastrópodo más primitivo y hasta para algunos autores, no sería un molusco.

Para Haszprunar (1988) la torsión y por lo tanto, el origen de los gastrópodos, se hallaría en los tryblídidos, y los primeros representantes de la clase fueron los docoglosos y no los pleurotomáridos. La conchilla cónica, bilateralmente simétrica y no enroscada de los Docoglossa, podría ser un carácter primitivo y no convergente. En este aspecto, la conchilla docoglosa resulta similar a la de los Neopilinidae, a lo que se suma la misma posición anterior del ápice en ambos grupos; además, los dos poseen rádula estereoglosa. El arquetipo correspondería a un gastrópodo torsionado con conchilla cónica, no enroscada, probablemente exogástrica como la de los tryblídidos recientes y la mayoría de los docoglosos. La misma tendría uno o varios pares de músculos retractores, cavidad del manto asimétrica, poco profunda, ubicada en la parte anterior del organismo y portadora de un par de osfradios, glándulas hipobranquiales y aberturas excretoras, todas ellas dispuestas en forma asimétrica; las branquias habrían sido bipectinadas, sin bastoncillos esqueletales.

Peel (1991) sostiene que resulta improbable que la torsión haya ocurrido en un «monoplacóforo» con conchilla cónica; en cambio, postula que ésta se habría dado en un cyrtonéllido (clase Tergomya) planoespiral. Siguiendo a Horny (1990), considera que en ciertas conchillas bellerophóntidas no torsionadas se produjo una reducción del número de músculos y su migración al interior de la conchilla y hacia el eje de enroscamiento, facilitando la retracción del organismo a su interior. Esta habilidad de retracción proporcionó el impulso necesario para la posterior torsión. Según Peel, los géneros *Sinuites*, *Strangulites* y *Bellerophon* se encontrarían entre los primeros gastrópodos torsionados. Dichas formas constituirían un continuo morfológico entre los moluscos «monoplacóforos» cyrtonéllidos, no torsionados, y los gastrópodos torsionados y, por lo tanto, la ubicación del proceso de torsión entre estas dos conchillas planoespirales, sería arbitraria.

EVOLUCIÓN

La historia de la evolución de los prosobranquios más aceptada durante décadas propone que los neogastrópodos habrían descendido de un grupo avanzado de mesogastrópodos y que éstos, se habrían originado de los arqueogastrópodos. Dicho camino evolutivo respondía a la pérdida de la branquia, nefridio y osfradio derechos desde los arqueogastrópodos a los neogastrópodos, junto con la modificación del diseño circulatorio de las corrientes exhalante e inhalante. Los opistobranquios habrían derivado de los arqueogastrópodos por detorsión, y los ancestros pulmonados se hallarían en formas marinas paleozoicas que comenzaron a adaptarse a vivir en los pantanos salobres y luego, en el Jurásico, adquirieron hábitos terrestres.

A la luz de los estudios cladísticos de Haszprunar (1988) y Ponder y Lindberg (1997), la validez filogenética de los Prosobranchia, Opisthobranchia y Pulmonata ha sido cuestionada y la visión simplista y lineal de la evolución de los gastrópodos se ve ahora, transformada en un complejo mosaico evolutivo, con los prosobranquios y aun, los arqueogastrópodos, convertidos en un grupo parafilético y en parte, correspondiente a la subclase Eogastropoda, que incluiría a los gastrópodos con caracteres más primitivos, mientras que el resto de los prosobranquios, junto con los opistobranquios y pulmonados, integrarían a la subclase Orthogastropoda.

El mencionado mosaico, al mostrar la inexistencia de una única línea evolutiva unidireccional en los gastrópodos, revela la presencia de caracteres que, relacionados o no, se fueron modificando en forma conjunta y en varias direcciones. Ponder y Lindberg (1997) observan que dichos cambios podrían reconocerse al menos, en dos grupos. Uno, con marcada tendencia a la simplificación de los caracteres y otro, con tendencia a una mayor complejidad, desde las formas más primitivas hacia las más avanzadas. Entre los rasgos que muestran simplificación se encuentran: la reducción de los dientes radulares o desaparición de los campos dentales, la pérdida de branquias, osfradio, nefridio y aurícula derechos, debido al enroscamiento helicoidal, la reducción en la diversidad de las microestructuras de las conchillas, la simplificación de los músculos y cartílagos

bucales, la reducción en el enroscamiento de la parte posterior del intestino, la disociación del recto respecto del pericardio, la simplificación del estómago y la pérdida del epipodio. Por el contrario, ciertas características se hacen más complejas: aparece la fertilización interna asociada al desarrollo de órganos interiores (pene, glándula del oviducto) y con ella la capacidad de la formación de huevos con cápsula, la aparición de larvas planctotróficas y de desarrollo directo, el aumento del número de cromosomas, la mayor complejidad de la parte anterior del intestino por la aparición de la proboscis y glándulas accesorias, el aumento en la complejidad de las estructuras sensoriales (ojos, osfradio), la modificación y desarrollo de las estructuras respiratorias (aparición de la cavidad pulmonar en los pulmonados y desarrollo de branquias secundarias en los heterobranquios), y la presencia de estructuras neuroexcretoras.

Seguramente, los gastrópodos ancestrales fueron marinos, pero resulta incierto el hábitat particular que ocupaban, así como también sus tipos de locomoción y alimentación, habiéndose propuesto preferentemente, sustratos duros de aguas someras y una alimentación detritívora basada en la materia vegetal.

BIBLIOGRAFÍA

Aguirre, M.L. y Farinati, E.A. 2000. Aspectos sistemáticos, de distribución y paleoambientales de *Littoridina australis* (D'Orbigny, 1835) (Mesogastropoda) en el Cuaternario marino de Argentina (Sudamérica). *Geobios* 33, 5: 569-597.

Babin, C. y Branisa, L. 1987. *Ribeiria*, *Peelerophon* y otros moluscos del Ordovícico de Bolivia. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, Memorias* I: 119-129.

Bandel, K. 1991. Gastropoda from brackish and freshwater of the Jurassic-Cretaceous transition (a systematic reevaluation). *Berliner Geowissen-schafttiche, Abhandlungen Reihe A Geologie und Palaeontologie* 134: 9-55.

Bandel, K. 2002 a. About the Heterostropha (Gastropoda) from the Carboniferous and Permian. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universitat Hamburgh* 86: 45-80.

Bandel, K. 2002 b. Reevalution and classification of Carboniferous and Permian Gastropods belonging to the Caenogastropoda and their relation. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universitat Hamburgh* 86: 81-188.

Bandel, K., Nützel, A. y Yancey, T.E. 2002. Larval shell microstructures of exceptionally well-preserved Late Carboniferous gastropods from the Buckhorn Asphalt Deposits (Oklahoma, U.S.A.). *Senckenbergiana Lethaea* 82: 639-689.

Barnes, R.D. 1985. *Zoología de los Invertebrados*. Nueva Editorial Interamericana. México. 4ta. Edición.

Beeman, R.D. 1970. An autoradiographic study of sperm exchange and storage in a seahare, *Phyllaphysia taylori*, a hermaphroditic gastropod (Opisthobranchia: Anaspidea). *Journal Experimental Zoology* 175 (1): 125-132.

Beesley, P.L., Ross, G.J.B. y Wells, A. (editores). 1998. *The Southern Synthesis. Fauna of Australia*. Part A: 536 pp.; Part B: pp. 565-1234. CSIRO Publishing Melbourne.

Bellosi, E.S., Miquel, S.E., Kay, R.F. y Madden, R.H. 2002 Un paleosuelo mustersense con microgastrópodos terrestres (Charopidae) de la Formación Sarmiento, Eoceno de Patagonia central: significado paleoclimático. *Ameghiniana* 39 (4): 465-477.

Berg-Madsen, V. y Peel, J. 1978. Middle Cambrian monoplacophorans from Bornholm and Australia and the systematic position of the bellerontiform molluscs. *Lethaia* 11: 113-125.

Boardman, R.S., Cheetham, A.H. y Rowell, A.J. 1987. *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, London, Melbourne. 713 pp.

Boltovskoy, D. 1971. Contribución al conocimiento de los pterópodos thecosomados sobre la plataforma continental bonaerense. *Revista Museo de La Plata* (n.s.) XI, Zoología nº 100: 121-136.

Bonarelli, G. 1921. Tercera contribución al conocimiento de las regiones petrolíferas subandinas del norte (Salta, Jujuy). *Anales Ministerio de Agricultura, Sección Minas y Geología* 15, 1: 1-96.

Bonarelli, G. 1927. Fósiles de la Formación Petrolífera o «Sistema de Salta». *Boletín Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 30: 52-115.

Boss, K.J. y Parodiz, J.J. 1977. Paleoespecies of Neotropical Ampullariids and notes on other fossil non-marine South American Gastropods. *Annals of Carnegie Museum of Natural History* 46, 9: 107-127.

Bristow, C.R. y Parodiz, J.J. 1982. The Stratigraphical Paleontology of the Tertiary non-marine sediments of Ecuador. *Bulletin Carnegie Museum of Natural History* 9: 1-53.

Camacho, H.H. 1966. Invertebrados. En: A. Borrello (ed.), *Paleontografía bonaerense. Fascículo III*. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. La Plata. pp. 1-159.

Carcelles, A.R. 1950. Catálogo de los Moluscos marinos de la Patagonia. *Anales del Museo Nahuel Huapi* II. Buenos Aires.

Castellanos, Z. A. de. 1967. Catálogo de Moluscos marinos bonaerenses. *Anales Comisión de Investigacionbes Científicas de la Provincia de Buenos Aires* VIII: 1-365.

Castellanos, Z. A. de. 1994. *Los Invertebrados*. Tomo III. Primera Parte: Moluscos. Sigma S.R.L. 206 pp.

Castellanos, Z. A. de y Gaillard, M.C. 1981. Mollusca - Gastropoda: Chilinidae. En: R. A. Ringuelet (Editor), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina* XV fascículo 4: 21-41.

Castellanos, Z. A. de y Landoni, N. 1981. Lymnacidae. En: R. A. Ringuelet (Editor), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina* XV fascículo 5: 55-76.

Cox, L.R. 1960. Gastropoda. General characteristics of Gastropoda. En: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology.(I) Part 1. Mollusca 1*. Geological Society of America and University of Kansas Press. pp. 84-169.

Cuvier, G. 1797. *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. París. 710 pp.

Darragh, T.A. 1990. A revision of the Australian genus *Tylospira* Harris, 1897 (Gastropoda: Struthiolariidae). *Alcheringa* 15: 151-175.

Darwin, Ch. 1846. *Geological Observations on coral reefs, volcanic islands on of South America, etc.* London.

del Río, C.J. 1985. Primera mención de la Subfamilia Architectonicinae (Mollusca: Gastropoda) en el Terciario de la Patagonia. *Ameghiniana* 22 (3-4): 263-268.

del Río, C.J. 1998. Moluscos marinos miocenos de la Argentina y del Uruguay. *Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Monografía* nº 15: 1-151.

Easton, W.H. 1960. *Invertebrate Paleontology*. Harper and Brothers, Publishers. New York. 401 pp.

Fernández, D. 1973. Catálogo de la malacofauna terrestre argentina. *Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. Monografías* 4. 197 pp.

Fernández, D. 1981. Mollusca, Gastropoda. Physidae. En: R. A. Ringuelet (Director), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, XV, fasc. 6.

Ferreira, C.S. 1974. Gastropodes pulmonados de agua doce da Formação Tremembé São Paulo. *Anals Academia Brasileira de Ciencias* 46 (3-4): 663-666.

Ferreira, C.S. y Coelho, A.C.S. 1989. Novo gastrópodo fossil da bacia de São José de Itaborai, Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Endodontidae). *Memories do Instituto Osvaldo Cruz* 84, Suplemento 4: 193-195.

Figueiras, A. 1985. Primera cita para la Argentina del género *Cypraea* Linné, 1758 (Mollusca, Gastropoda) y descripción de una nueva especie para la Formación Roca, Provincia de Río Negro, Argentina. *Patagoniana* 1: 1.

Frassinetti, D. y Covacevich, V. 1981. Architectonicidae en la Formación Navidad, Mioceno, Chile Central. Part I. Heliacinae (Mollusca, Gastropoda). *Revista Geológica de Chile* 13-14: 35-47.

Frassinetti, D. y Covacevich, V. 1982. Architectonicidae en la Formación Navidad, Mioceno, Chile Central. Part III. Architectonicinae (Mollusca, Gastropoda). *Revista Museo Historia Natural* 19: 101-198. Chile.

Fretter, V., Graham, A., Ponder, W.F. y Leindberg, D.L. 1998. Prosobranchia. Introduction. En: P. L. Beesley, G. J. B. Ross y A. Wells (editores), *Mollusca: the Southern Synthesis. Fauna of Australia*. Vol. 5. Part B. CSIRO Publishing. Melbourne. pp. 605-638.

Fritzsche, C.H. 1924. Neue Kreidefaunen aus Südamerika. En: G. Steinmann, Beirträge zur Geologie und Paläontologie von Südamerika. *Neues Jahrbuch fur Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 50: 1-56.

Gaillard, C. y Castellanos, Z. A. de. 1976. Mollusca Gastropoda. Hydrobiidae. En: R. A. Ringuelet (Director), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, XV, fasc. 2.

Golikov, A.N. y Starebogatov, Y.I. 1975. Systematics of prosobranch gastropods. *Malacologia* 15 (1): 185-232.

Gordillo, S. 1995. *Moluscos australes. Una guía ilustrada*. Zagier y Urruty Publications, Buenos Aires, 115 pp.

Graham, A. 1948. *Form and function in the littoral gastropod*. Inaugural lecture, University of London, Birkbeck College, London. 16 pp.

Griffin, M. y Hünicken, M.A. 1994. Late Cretaceous-Early Tertiary Gastropods from Southwestern Patagonia, Argentina. *Jounal of Paleontology* 68 (2): 257-274.

Groves, L.T. y Nielsen, S.N. 2003. A new Late Miocene *Zonaria* (Gastropoda: Cypraeidae) from Central Chile. *The Veliger* 46 (4): 351-354.

Haas, O. 1953. Mesozoic Invertebrate Faunes of Perú Part. 1. General Introduction. Part 2. Late Triassic Gastropods from Central Perú. *Bulletin American Museum Natural History* 101. 328 pp.

Harrington, H.J. 1938. Sobre las faunas del Ordovícico inferior del Norte argentino. *Revista del Museo de La Plata* (nueva serie) 1, Sección Paleontología: 109-289.

Haszprunar, G. 1985.The Heterobranchia - a new concept of the phylogeny of the higher Gastropods. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 23: 15-37.

Haszprunar, G. 1988. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura (Mollusca). *Journal of Molluscan Studies* 54: 367-441.

Herm, D. 1969. Marines Pliozän und Pleistozän in Nord- und Mittel-Chile unter besonderer. Berücksichtigung der Entwickliung der Mollusken Faunen. *Zitteliana* 2: 1-139.

Hickman, C.S. 1980. Gastropod radulae and the assessment of form in evolutionary paleontology. *Paleobiology* 6: 276-294.

Hickman, C.S. y Mc Lean, J.H. 1990. Systematic revision and suprageneric classification of trochacea gastropods. *Natural History Museum Los Angeles County*, Sc. Series 85: 169 pp.

Horny, R.J. 1990. Muscle scars in *Sinuites* (*Strangulites*) (Mollusca) from the Ordovician of Bohemia. *Cas. narod. Mus. Prage* 155 (for 1986): 109-118.

Houbrick, R.S. 1981. Anatomy, biology and sistematics of *Campanile symbolicum* with reference to adaptative radiation of the Cerithiacea (Gastropoda: Prosobranchia). *Malacologia* 21: 263-289.

Hylton Scott, M.I. 1957. Estudio morfológico y taxonómico de los ampulláridos. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales «B. Rivadavia»*, Ciencias Zoológicas, III, 5: 233-333.

Hylton Scott, M.I. 1970. Endodóntidos de la región austral americana (Gastropoda, Pulmonata). *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia»* Zoología X, 18: 267-296.

Hyman, L.H. 1967. *The Invertebrates*. Vol. 6. Mollusca I. McGraw Hill. New York. 726 pp.

Ihering, H. von. 1897. Os molluscos dos terrenos terciarios de Patagonia. *Revista Museu Paulista* 2: 217-335.

Ihering, H. von. 1907. Les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé Supérieur de l'Argentine. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires* serie III, tomo 7.

Jell, P.A., Burret, C.F., Stait, B. y Yochelson, E.L. 1984. The Ordovician bellerophontoid *Peelerophon oehlerti* (Bergeron) from Argentina, Australia and Thailand. *Alcheringa* 8: 169-176.

Kay, E.A., Wells, F.E. y Ponder, W.F. 1998. Class Gastropoda. En: P. L. Beesley, G. J. B. Ross y A. Wells (eds.), *Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia*. Vol. 5. CSIRO Publishing. Melburne. pp. 565-604.

Knight, J.B., Cox, L.R., Myra Keen, A., Smith, A.G., Batten, R.L., Yochelson, E.L., Ludbrook, N.H., Robertson, R., Yonge, C.M. y Moore, R.C. 1960. Mollusca 1. En: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology.(I) Part 1*. Geological Society of America and University of Kansas Press. pp. 1-351.

Kosuge, S. 1966. The family Triphoridae and its systematic position. *Malacologia* 4: 297-324.

Landing, E., Geyer, G. y Bartonski, K.E. 2002. Latest Early Cambrian small shelly fossils, trilobites and Hatch Hill Dysaerobic Interval on the Québec Continental slope. *Journal of Paleontology* 76 (2): 287-305.

Lindberg, D.R. 1988. The Patellogastropoda. En Ponder, W.F. (editor). Prosobranch Phylogeny. *Malacological Review*, Supplement 4: 35-63.

Linsley, R.M. 1977. Some «laws» of gastropod shell form. *Paleobiology* 3: 196-206.

Linsley, R.M. 1978. Shell form and the evolution of gastropods. *American Scientist* 66: 432-441.

Linsley, R.M. y Kier, W.M. 1984. The Paragastropoda: a proposal for a new Class of Paleozoic Mollusca. *Malacologia* 25: 241-254.

Ludbrook, N.H. 1971. Large gastropods of the Families Diastomatidae and Cerithidae (Mollusca: Gastropoda) in Southern Australia. *Transactions Royal Society South Australia* 95 (1): 29-43.

Maury, C. 1925. Fosseis terciarios do Brasil com descripção de novas formas cretaceas. *Monographias do Serviço Geologico e Mineralogico do Brasil*, IV: 1-665.

Maury, C.J. 1935. New genera and species of fossil terrestrial Mollusca from Brazil. *American Museum Novitates* 764: 1-15.

Mc Lean, J.H. 1981. The Galapagos Rift limpet *Neomphalus*: relevance to understanding the evolution of a major Paleozoic-Mesozoic radiation. *Malacologia* 21: 291-336.

Mc Lean, J.H. 1984. Systematics of *Fisurella* in the Peruvian and Magellania faunal provinces (Gastropoda: Prosobranchia). *Contribution in Science, Los Ángeles* 354: 1-70.

Mc Lean, J.H. 1988. New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents, superfamily Lepetodrilacea. Part 1: Systematic descriptions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B 318: 1-32.

Mc Lean, J.H. 1989. New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents: new family Peltospiridae, new superfamily Peltospiracea. *Zoologica Scripta* 18: 49-66.

McLean, J.H. 1990. Neolepeptosidae, a new docoglossate limped family from hydrotermal vents and its relevance to patellogastropod evolution. *Journal of Zoology* 222: 485-528.

Mc Lean, J.H. y Haszprunar, G. 1897. Pyropeltidae, a new family of cocculiniform limpets from Hydrothermal vents. *The Veliger* 30: 196-205.

Miloslavich, P. y Penchaszadeh, P.E. 2001. Adelphophagy and cannibalism during early development of *Crucibulum auricula* (Gmelin, 1791) (Gastropoda: Calyptraeidae) from the Venezuela Caribbean. *The Nautilus* 115, 2: 39-44.

Miquel, S.E. y Bellosi, E.S. 2004. Un nuevo microgastrópodo terrestre (Charopidae) del Eoceno de Patagonia central, Argentina. *Ameghiniana* 41 (1): 111-114.

Morris, T.E. y Hickman, C.S. 1981. A method for artificially protruding gastropod radulae and a new model of radula function. *The Veliger* 24: 85-90.

Morton, J.E. 1965. Form and function in the evolution of the Vermetidae. *Bulletin British Museum Natural History*, Zoology 11: 583-630.

Morton, L.S. y Herbst, R. 1993. Gastrópodos del Cretácico (Formación Mercedes) del Uruguay. *Ameghiniana* 30 (4): 445-452.

Nielsen, S.N. 2005. Cenozoic Strombidae, Aporrhaidae, and Struthiolariidae (Gastropoda: Stromboidea) from Chile: their significance to the interpretation of Southeast Pacific Biogeography and climate. *Journal of Paleontology* 79 (6): 1120-1130.

Nielsen, S.N. y De Vries, Th.J. 2002. Tertiary Xenophoridae (Gastropoda) of Western South America. *The Nautilus* 116 (3): 71-78.

Nielsen, S.N. y Frassinetti, D. 2003. New and little known species of Pseudolividae (Gastropoda) from the Tertiary of Chile. *The Nautilus* 117 (3): 91-96.

Nielsen, S.N., Frassinetti, D. y Bandel, K. 2004. Miocene Vetigastropods and Neritimorpha (Mollusca, Gastropoda) of Central Chile. *Journal of South America Earth Sciences* 17: 73-88.

Nuttall, C.P. 1990. A review of the Tertiary non-marine molluscan faunas of the Pebasian and other inland basins of north-western South America. *Bulletin British Museum (Natural History) Geology Series* 45 (2): 165-371.

Nützel, A. 2002. An evaluation of the Recently proposed Palaeozoic Gastropod Subclass Euomphalomorpha. *Palaeontology* 45 (2): 259-266.

Nützel, A. y Pan H-Z. 2005. Late Paleozoic evolution of the Caenogastropoda: larval shell morphology and implications for the Permian- Triassic mass extinction event. *Journal of Paleontology* 79 (6): 1175-1188.

Olsson, A.A. 1930. Contributions to the Tertiary paleontology of northern Perú. Part 3. Eocene Mollusca and Brachiopoda. *Bulletin of the American Paleontology* 17 (62): 5-73.

Olsson, A.A. 1931. Contributions to the Tertiary paleontology of northern Perú. Part 4. The Peruvian Oligocene. *Bulletin of the American Paleontology* 17 (63): 99-218.

Olsson, A.A. 1944. Contributions to the Paleontology of Northen Peru: Part VII. The Cretaceous of the Paita Region. *Bulletin of American Paleontology*, 28 (111): 1-146.

Ortmann, A.E. 1902. Tertiary Invertebrates. *Report of the Princeton Expedition to Patagonia* IV, 2: 45-332.

Parodiz, J.J. 1949. Un nuevo gastrópodo terrestre del Eoceno de Patagonia. *Physis* XX (57): 174-179.

Parodiz, J.J. 1969. The Tertiary non-marine Mollusca of South America. *Annals of Carnegie Museum* Vol. 40, 242 pp.

Peel, J.S. 1991. Functional morphology of the Class Helcionelloida nov., and the early evolution of the Mollusca: 157-178. En: A. M. Simonetta y S. C. Morris (Ed.), The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. *Proceedings International Symposium held at the University of Camerino*, 27-31 March 1989.

Philippi, R.A. 1887. *Fósiles terciarios y cuartarios de Chile*. Santiago, Chile. 266 pp.

Ponder, W.E. y Lindberg, D.R. 1995. Gastropod phylogeny - challenges for the 90's. En: J. D. Taylor (ed.), *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*. Oxford University Press, Oxford.

Ponder, W.E. y Lindberg, D.R. 1997. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 119: 83-265.

Ponder, W.E. y Warén, A. 1988. Appendix. Classification of the Caenogastropoda and Heterostropha and a list of the family-group names and higher taxa. En: W. F. Ponder (editor), Prosobranch Phylogeny. *Malacological Review*, Supplement 4: 288-328.

Pose, A. 1986. Nuevos hallazgos de *Cypraea posei* en el Gran Bajo del Gualicho. *Patagoniana* II (1): 1-2.

Purchon, R.D. 1968. *The Biology of the Mollusca*. Pergamon Press, Londres. 560 pp.

Reichler, V.A. y Camacho, H.H. 1994. Revisión de los representantes fósiles de la Familia Trochidae (Mollusca, Gastropoda) de la República Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 46: 215-226.

Ridway, S.A., Reid, D.G., Taylor, J.D., Branch, G.M. y Hodgson, A.N. 1998. A cladistic phylogeny of the family Patellidae (Mollusca: Gastropoda). *Philosophical Transactions Royal Society of London*, B 353: 1645-1671.

Ríos, E.C. 1970. *Coastal Brazilian Seashells*. Fundação Cidade Do Rio Grande. Museu Oceanográfico de Rio Grande. 255 pp. Rio Grande. Brasil.

Rossi de García, E. y Levy, R. 1977. Faunas de la Formación Arroyo Verde, Eoceno de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* XIV (1-4): 45-52.

Runnegar, B. 1981. Muscle scars, shell form and torsion in Cambrian and Ordovician univalved molluscs. *Lethaia* 14: 311-322.

Runnegar, B. y Pojeta, J. jr. 1985. Origin and diversification of the Mollusca. En: E. R. Trueman, y M. R. Clarke (editores), *The Mollusca 10. Evolution*. Academic Press, Orlando. pp. 1-57.

Sabattini, N. 1980. Gastrópodos marinos carbónicos y pérmicos de la Sierra de Barreal (Provincia de San Juan). *Ameghiniana* XVII (2): 109-119.

Sabattini, N. 1984. Distribución geográfica y estratigráfica de los Gastropoda, Scaphopoda y Calyptoptomatida del Carbonífero y Pérmico de la Argentina. *Revista del Museo de La Plata* n.s. 8. Paleontología 49: 33-46.

Sabattini, N. y Noirat, S. 1969. Algunos Gastropoda de las Superfamilias Euomphalacea, Pleurotomariaceae y Platyceratacea, del Paleozoico Superior de Argentina. *Ameghiniana* VI (2): 98-118.

Salvini-Plawen, L.V. 1980. A reconsideration of systematics in the Mollusca (Phylogeny and higher classification). *Malacologia* 19: 249-278.

Sánchez, T.M., Waisfeld, B.G., Carrera, M.G., Cech, N. y Sterren, A.F. 2003.Paleoecology and Biotic Events. En: J. L. Benedetto (editor), *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia Y Tecnología. Universidad Nacional de Córdoba. pp. 111-129.

Sepkoski, J.J. jr. 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology* 7: 36-53.

Simanaukas, T. y Sabattini, N. 1997. Bioestratigrafía del Paleozoico Superior marino de la cuenca Tepuel-Genoa. *Ameghiniana* 34 (1): 49-60.

Sowerby, G.B. 1846. Descriptions of tertiary fossil shells from South America. En: Ch. Darwin, *Geological observations on South America*. Londres.

Steinmann, G. y Wilckens, O. 1908. Kreide und Tertiär fossiliens aus den Magellanslandern, gesammelt von der swedishen Expedition 1885-1897. *Arkiv für Zoologi* IV (61): 1-118.

Stilwell, J.D. y Zinsmeister, W.J. 1992. Molluscan systematics and biostratigraphy. Lower Tertiary La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *American Geophysical Union Antarctic Research Series* 55: 1-192.

Tavera, J. 1979.Estratigrafía y paleontología de la Formación Navidad, Provincia de Colchagua, Chile (Lat. 30º50' - 34º S). *Museo Nacional de Historia Natural*, Santiago, Chile. Boletín 36: 5-176.

Thiele, J. 1929-1931. *Handbuch der Systematischen Weichtierkunde*. Gustav Fischer Verlang, Jena. Vol. 1. 778 pp.

Tillier, S. 1989. Comparative morphology, Phylogeny and Classification of Land Snails and Slugs (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora). *Malacologia* 30 (1-2): 1-303.

Vermeij, G.J. y Wesselingh, F.P. 2002. Neogastropod molluscs from the Miocene of Western Amazonia, with comments on marine to freshwater transitions in molluscs. *Journal of Paleontology* 76 (2): 265-270.

Wagner, F. 2001. Phylogenetics of the Earliest Anisotrophically coiled Gastropods. *Smithsonian Contribution to Paleobiology* 88.

Webers, G.F., Pojeta, J. Jr. y Yochelson, E.L. 1992. Cambrian Mollusca from the Minaret Formation, Ellsworth Mountains, West Antarctica. En: G. F. Webers, C. Craddock y J. Splettstoesser (editores), *Geology and Paleontology of the Ellsworth Mountains*. Memoir of the Geological Society of America 170.

Wenz, W. 1938-1944. Gastropoda, Teil 1: Allgemeiner Teil und Prosobranchia. En: D. H. Schindewolf (ed.), *Handbuch der Paläozoologie*, 6. Berlín.

Wenz, W. 1961. *Gastropoda. Teil I Allgemeiner Teil / Prosobranchia*. Gebrüder Borntraeger, Berlín. 240 pp.

Wilbur, K.M. y Yonge, C.M. (editores). 1964. *Physiology of Mollusca*. Vol. I (1966). Academic Press. New York.

Wilckens, O. 1904. Revision der Fauna der Quiriquina Schichten. *Neues Jahrbuch fur Geologie, Mineralogie und Paläontologie* 18: 181-284.

Woods, H. 1922. Mollusca from the Eocene and Miocene deposits of Perú. En: T. O. Bosworth (ed), *Geology of the Tertiary and Quaternary periods in the North West Part of Perú*. pp. 15-113.

Yochelson, E.L. 1971. A new Late Devonian gastropod and its bearing on problems of open coiling and septation. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* nº 3: 231-241.

Yochelson, E.L. 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient molluscs. *Malacologia* 17: 165-191.

Yochelson, E.L. 1979. Early radiation of Mollusca and molluscs-like groups. En: M. R. House (editor), *The Origin of the Major Invertebrates*. Systematic Association Special Volume 12.

Zinsmeister, W.J. 1977. Note on a new occurrence of the Southern Hemisphere Aporrhaid Gastropod *Struthioptera* Finlay and Marwick on Seymour Island, Antarctica. *Journal of Paleontology* 51 (2): 399-404.

Zinsmeister, W.J. y Camacho, H.H. 1980. Late Eocene Struthiolariidae (Mollusca: Gastropoda) from Seymour Island, Antarctic Peninsula and their significance to the biogeography of Early Tertiary shallow-water faunas of the Southern hemisphere. *Journal of Paleontology* 54 (1): 1-14.

Zinsmeister, W.J. y Griffin, M. 1995. Late Cretaceous and Tertiary aporrhaid gastropods from the Southernrim of the Pacific Ocean. *Journal of Paleontology* 69 (4): 692-702.

13 ROSTROCONCHIA

Teresa M. **Sánchez**

INTRODUCCIÓN

Los rostroconchios incluyen especies que durante mucho tiempo fueron de ubicación sistemática problemática, algunas figuraban como bivalvos dudosos y otras eran consideradas afines a los conchóstracos. Esto se resolvió cuando Pojeta y otros autores (Pojeta *et al*., 1972) hicieron un análisis detallado de su particular morfología y las separaron en un grupo independiente, con categoría de clase, dentro de los moluscos.

Los rostroconchios son moluscos con conchilla seudobivalva, esto significa que hay un único centro de calcificación que forma la protoconcha. A partir de la misma, la conchilla crece simétricamente hacia ambos lados lo que les da la apariencia de un bivalvo. Debido a que se trata de un grupo extinguido no hay posibilidades de conocer su anatomía interna ni su fisiología.

Los caracteres diagnósticos de la clase son, además de la condición univalva de la conchilla, el desarrollo de un **pegma**, estructura que conecta entre sí interiormente a las dos caras de la conchilla (Figura **13**. 1 A, B). El pegma está siempre presente en las formas más antiguas de rostroconchios, pero generalmente falta en las familias más avanzadas.

CONCHILLA

COMPOSICIÓN Y PRESERVACIÓN

La conchilla de los rostroconchios, como en la mayoría de los moluscos paleozoicos, es aragonítica. El carbonato de calcio se dispone en por lo menos dos capas, una interna laminar, y otra externa prismática. La aragonita es fácilmente disuelta durante los procesos de diagénesis y en consecuencia, normalmente en los sedimentos clásticos solo se conservan moldes internos. En ocasiones, en sedimentos calcáreos el carbonato de las conchillas se reemplaza por sílice (silicificación). En estos casos se preserva el exterior con la ornamentación completa. Debido a que la conchilla es una única estructura, las caras laterales no aparecen separadas como en los bivalvos, excepto cuando se rompen por el borde dorsal.

ORIENTACIÓN

El desconocimiento de la estructura y disposición de las partes blandas en los metazoos extinguidos es siempre un problema cuando se trata de orientarlos. Normalmente, las impresiones musculares y algunas marcas que pueden quedar impresas en el interior de las conchillas constituyen indicadores útiles, especialmente en los grupos con representantes actuales. En el caso de los rostroconchios, debido a su apariencia similar, la orientación de la conchilla se hace por analogía con los bivalvos.

Mientras en los bivalvos las valvas derecha e izquierda se unen por medio de un ligamento, en los rostroconchios las capas de carbonato de la conchilla son continuas. No obstante, se acepta que, análogamente a lo que ocurre con los bivalvos, los rostroconchios tienen simetría bilateral a ambos lados de un plano que separa las caras derecha e izquierda de la conchilla. En consecuencia, ambas caras resultan especulares entre sí. Aunque las dos caras de la conchilla de los rostroconchios forman parte de una única estructura, se las denominará **valvas** para simplificar la descripción. Téngase en cuenta que no son similares a las dos valvas independientes de los bivalvos (cada una con su propio centro de calcificación). La conchilla crece a partir de un único centro de calcificación, denominado **protoconcha**. En cada una de las valvas se reconoce una pequeña área prominente que señala la máxima convexidad, denominada **umbón** (Figura **13**. 1 C). El margen donde se ubican la protoconcha y los um-

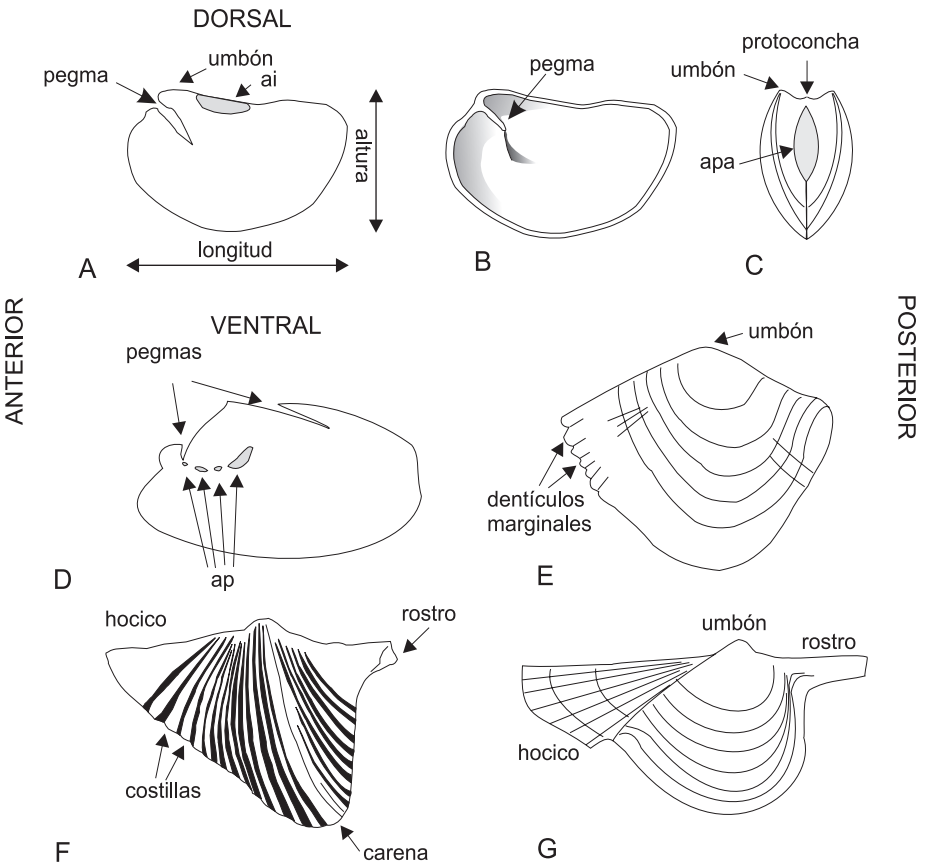


Figura 13. 1. Morfología general de los rostroconchios. A, B. *Ribeiria*. A. vista lateral izquierda, molde interno; B. reconstrucción del interior de la valva derecha mostrando el pegma; C. reconstrucción esquemática de un rostroconchio en vista anterior mostrando la posición de la protoconcha y los umbones; D. *Pseudotechnophorus*, vista lateral izquierda mostrando los músculos impares laterales; E. *Eopteria*, vista lateral izquierda, molde compuesto; F. *Bransonia*, vista lateral izquierda, exterior; G. *Arceodomus*, vista lateral izquierda, exterior. ai, área de inserción muscular impar; ap, área de inserción lateral, músculos pares; apa, abertura permanente anterior (simplificado de Pojeta, 1985).

bones se considera análogo al borde charnelar de los bivalvos, por lo que es dorsal, mientras que el borde opuesto resulta ventral (Figura **13**. 1 A, E, G). Se definen dos medidas principales: **longitud**, extendida entre los extremos anterior y posterior de la conchilla, y **altura**, desde los umbones hasta el borde ventral (Figura **13**. 1 A).

Se acepta que el pegma (cuando es uno solo) está ubicado en la parte anterior, por delante de la región umbonal. En ocasiones se desarrollan dos pegmas, uno anterior y otro posterior. Las regiones anterior y posterior se definen como las partes de la conchilla ubicadas por delante y por detrás de un plano de simetría que pasa a la altura del umbón. En la mayoría de las formas antiguas la conchilla es expandida posteriormente mientras que en los rostroconchios avanzados la región de la conchilla anterior al umbón está más desarrollada que la posterior (Figura **13**. 1 A, G). Hay también especies aproximadamente equilaterales, con un desarrollo casi similar de las áreas anterior y posterior, que generalmente son antecesoras de las formas más avanzadas donde se expande la región anterior (Figura **13**. 1 A, E, G).

CARACTERES EXTERNOS

La conchilla puede ser alargada, de contorno ovalado a subrectangular, con una mayor extensión de la longitud que de la altura (Figura **13**. 5 F), a subrómbica, donde la mayor medida es la correspondiente a la altura (Figura **13**. 5 C). En las formas primitivas los bordes de las dos valvas no cierran completamente y quedan **aberturas permanentes** o **hiancias** (*gapes*) en los márgenes anterior, ventral y posterior de la comisura. La **comisura** es el borde distal de las valvas donde se produce el crecimiento. En muchos rostroconchios el espacio entre las

comisuras aparece casi completamente cerrado; las valvas se tocan prácticamente en toda su extensión a lo largo del margen ventral, sin dejar aberturas permanentes. La abertura permanente anterior (Figura **13**. 1 C) se cierra en pocos casos; usualmente se conserva pero con formas variables (amplia, alargada y estrecha, etc.) y a veces puede estar parcialmente tapada por **dentículos marginales**, pequeñas extensiones de los bordes anteriores de las valvas que se interdigitan (Figuras **13**. 1 E y 5 C). En ocasiones, la extremidad anterior de la conchilla donde se encuentra la abertura permanente anterior se alarga, formando un **hocico** que puede llegar a ser muy pronunciado (Figura **13**. 1 F, G). Cuando no hay abertura permanente ventral, la abertura posterior queda reducida a uno o hasta tres orificios, de los cuales el dorsal generalmente está limitado por una expansión de las dos valvas en forma de tubo llamada **rostro** (Figura **13**. 1 F, G). Con el alargamiento del rostro y del hocico anterior, junto con la reducción del cuerpo central de la conchilla, algunas especies adquieren un aspecto que recuerda al de los escafópodos: una conchilla aproximadamente tubular, con aberturas en los dos extremos (*Pinnocaris*, Figura **13**. 4). Esto ha llevado a plantear una relación entre estos dos grupos de moluscos (ver Origen y evolución). En una familia de conocardioideos las partes laterales y ventral del rostro están envueltas por una cubierta (**capuchón** o **collar**) formada por una sola capa de carbonato. Aparentemente el collar es un engrosamiento generado por el crecimiento continuo de los bordes de las valvas al formar el rostro.

Debido a que las valvas son rígidas y no tienen posibilidad de abrirse, a medida que crecen se producen fisuras o pequeñas fracturas, frecuentemente bien visibles sobre la superficie externa.

Los rostroconchios presentan distintos tipos de ornamentación, similar a la que despliegan los bivalvos. Básicamente, existen dos tipos: concéntrica o paralela a los bordes de la conchilla, y radial o transversa a los bordes. La concéntrica puede consistir de líneas finas, gruesas (**liras**), hasta bandas más espesas llamadas **arrugas**. Estas bandas concéntricas, finas o gruesas, señalan etapas de interrupciones del crecimiento de los bordes o de cambios en el ritmo de secreción de la conchilla. En todos los rostroconchios hay ornamentación concéntrica, incluso en aquéllos en los que la superficie aparenta ser lisa porque las líneas son muy delgadas, debido a que son el producto del crecimiento normal de las valvas. La ornamentación radial parte del ápice de la conchilla y diverge a medida que progresa hacia los bordes. Ésta, que puede faltar en algunos, varía desde una o dos costillas en cada valva, hasta varias, concentradas en una región determinada o cubriendo la totalidad de la superficie valvar. Como en las líneas concéntricas, el espesor de las líneas radiales puede variar desde muy fino hasta grueso (**costillas**). En algunos casos, una (o más) de estas líneas es más gruesa que el resto y se denomina **carena** (Figuras **13**. 1 F y 5 G, H). La superposición de líneas concéntricas y radiales da por resultado un patrón denominado **ornamentación reticulada**. En áreas limitadas de la superficie valvar puede desarrollarse una ornamentación que no es concéntrica ni radial, sino oblicua con respecto a ellas. Se denomina **ornamentación divaricada** y está asociada con costillas radiales en las especies que poseen solo una o dos costillas radiales.

CARACTERES INTERNOS

El rasgo más característico de los rostroconchios es el **pegma**, placa carbonática que conecta transversalmente las dos caras de la conchilla en la región subumbonal anterior (Figura **13**. 1 A, B). En los moldes internos (Figuras **13**. 1 A y 5 B) su disolución deja una profunda hendidura en la región anterior y dorsal de la conchilla. La inclinación y la extensión del pegma son variables: desde una posición aproximadamente vertical hasta sumamente inclinado, casi horizontal, largo o relativamente corto. En unas pocas especies aparecen dos pegmas, uno anterior y otro posterior al umbón (Figuras **13**. 1 D y 5 D). En estos casos, la conchilla se orienta de acuerdo al rostro (posterior). En ejemplares bien preservados se ha observado que el pegma presenta líneas finas, paralelas entre sí, que indicarían que pudo haber servido como sitio de inserción muscular. El tipo de músculos que se han insertado en el pegma es desconocido pero, manteniendo la analogía con los bivalvos, puede suponerse que han sido músculos retractores del pie por su ubicación en la región anterior.

En los rostroconchios antiguos existe una región con marcas de inserción muscular ubicada a lo largo de la línea media dorsal. Se los llama **músculos medianos** debido a su localización (Figura **13**. 1 A, ai). Estas impresiones son impares. En especies de familias más jóvenes suelen conservarse dos tipos de marcas: además de las impares aparecen marcas pares, ubicadas a cada lado de la zona umbonal (Figura **13**. 1 D, ap). También en este caso algu-

nos autores sugieren que las impresiones pares corresponden a áreas de inserción de músculos pedales. En ciertos ejemplares se observan, además, marcas laterales que indicarían el sitio de inserción de la masa visceral sobre la conchilla. Como en los bivalvos, puede haber una línea (**línea paleal**) a lo largo de las valvas, próxima a los bordes ventrales, que se interpreta como zona de inserción del borde del manto. Suele existir, también, un **seno paleal**, indicando el sitio donde el manto se pliega (en los bivalvos el seno paleal indica la zona por donde se extienden los sifones). A diferencia de lo que ocurre en los bivalvos, el seno paleal en los rostroconchios (de acuerdo a la orientación seguida con otras estructuras) es de posición anterior.

En algunas especies la capa más externa de la conchilla secretada en los bordes del manto forma dentículos marginales, que durante el crecimiento se alargan como **costillas internas**, las que son independientes de la ornamentación exterior y aparecen aleatoriamente, en especies con ornamentación externa radial o concéntrica.

SISTEMÁTICA

PHYLUM MOLLUSCA

CLASE ROSTROCONCHIA

Moluscos marinos con conchilla calcárea, seudobivalva, sin charnela ni ligamento, lateralmente simétricos. En algunas formas se desarrolla una estructura (**pegma**) localizada en la región subumbonal, que une interiormente las caras izquierda y derecha de la conchilla. Es probable que hayan poseído un pie extensible. Cámbrico Temprano-Pérmico Tardío.

Pojeta (1987) diferencia dos grandes grupos con categoría de orden dentro de la clase Rostroconchia: Ribeirioida y Conocardioida. Los primeros son los más antiguos y tuvieron un rango estratigráfico menor. Los Conocardioida aparecieron algo más tarde pero llegaron hasta fines del Paleozoico.

Orden Ribeirioida

Rostroconchios con todas las capas de la concha cubriendo el dorso, uno o dos pegmas, generalmente alargados posteriormente. Inserciones musculares principales impares (medianas). Fracturas de la conchilla generalmente ubicadas anteriores al umbón. Cámbrico Temprano-Ordovícico Tardío (?Silúrico Temprano).

Incluyen: Familia Ribeiriidae: géneros *Ribeiria, Pinnocaris*. Familia Technophoridae: géneros *Technophorus, Oepikila, Tolmachovia*. *Heraultipegma* (de ubicación dudosa).

Orden Conocardioida

Rostroconchios con una sola capa de la concha cubriendo el dorso, pegma generalmente ausente, concha normalmente alargada anteriormente. Inserciones musculares pares, laterales; línea paleal marcada en la mayoría. Fracturas de la conchilla a ambos lados además de anteriores y posteriores al umbón. Cámbrico Tardío-Pérmico Tardío.

Incluyen: Familia Eopteriidae: géneros *Eopteria, Talacastella*. Familia Bransoniidae: géneros *Bransonia, Nehedia, Pseudoconocardium*. Familia Conocardiidae: géneros *Conocardium, Arceodomus*. Familia Hippocardiidae: géneros *Hippocardia, Bigalea*.

PALEOECOLOGÍA

Como en otros aspectos, el modo de vida de los rostroconchios se ha deducido por analogía con los bivalvos, en base a la posible función de sus estructuras. En primer lugar, debe tenerse en cuenta que la única valva de los rostroconchios impedía la comunicación con el exterior. Es por eso que quedan aberturas permanentes a lo largo de la comisura. Estas aberturas permitieron tanto la extensión del pie (que posiblemente existió, como en muchos moluscos) como el establecimiento de corrientes inhalantes y exhalantes, necesarias para los procesos de respiración, alimentación y eliminación de deshechos. Las líneas paleales bien marcadas de algunos rostroconchios indican que podían retraer los bordes del manto y los senos paleales anteriores pueden interpretarse como señales de estructuras, tales como borde del manto o tentáculos, utilizados para la alimentación a base de partículas (detritívoros). Es posible suponer también, que las especies con extensas aberturas en el borde posterior pueden haber sido suspensívoras. En general se acepta que la mayoría de los rostroconchios fueron infaunales o semiinfaunales, pero en algunos casos, donde la región anterior es aplastada y tiene desarrolladas fuertes carenas, habrían sido epifaunales.

En la Figura **13**. 2 se esquematiza tentativamente el posible modo de vida de las formas argentinas. *Ribeiria* se ha colocado en una posicion semiinfaunal, con la parte posterior, que es la más desarrollada, sobrepasando la interfase agua-sedimento. *Tolmachovia*, aproximadamente equidimensional, fue interpreta-

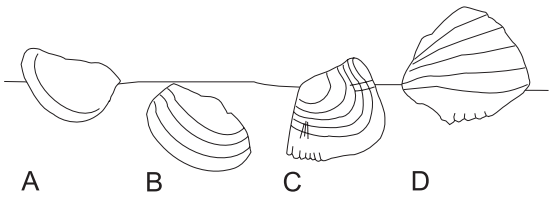


Figura 13. 2. Posible modo de vida de los rostroconchios de Argentina. A. *Ribeiria francae*; B. *Tolmachovia andina*; C. *Eopteria agustini*; D. *Talacastella herrerai*. Los dibujos no están a escala.

da como una forma infaunal, con el extremo posterior ligeramente dirigido hacia la interfase. Siguiendo con este criterio, la especie argentina de *Eopteria*, que tampoco muestra una marcada diferencia entre sus partes anterior y posterior, se representó casi infaunal, con solo una reducida parte (posterior) emergiendo sobre el sedimento. En el caso de *Talacastella*, donde el extremo anterior está comprimido y hay una fuerte carena, se consideró que la posición debió haber sido epifaunal.

BIOESTRATIGRAFÍA. LOS ROSTROCONCHIOS EN LA ARGENTINA

Los rostroconchios aparecieron en el Cámbrico y se diversificaron ampliamente durante el Paleozoico Temprano. Los dos órdenes actualmente reconocidos, Ribeirioida y Conocardioida, proliferaron en el Ordovícico, pero hacia mediados del Paleozoico solo perduraron los conocardioideos, que se extinguieron finalmente en el Pérmico. Se conocen especies en todo el mundo. En Argentina están registrados desde el Cámbrico Tardío (en el norte argentino) hasta el Ordovícico. No existen hasta ahora registros más jóvenes. A pesar que hay pocos géneros conocidos en nuestro país, los dos órdenes están representados. Las especies reportadas incluyen formas asociadas tanto a sedimentos clásticos como a carbonáticos localizados en las cuencas de la Cordillera Oriental (provincia de Jujuy), Sierra de Famatina (provincia de Catamarca) y Precordillera (provincia de San Juan).

En la Cordillera Oriental se ubican los registros más antiguos de rostroconchios: corresponden a la especie *Ribeiria francae* procedente de niveles del Cámbrico alto de la Formación Lampazar (Sánchez, 2000). Otra especie de este género, frecuente en Argentina, es *R. spinosa*, originalmente descripta por Babin y Branisa (1987) para ejemplares de la Formación Sella (Bolivia) de edad arenigiana (Ordovícico Temprano). *R. spinosa* se registra en varios niveles de la misma edad (arenigianos) de las Formaciones Acoite (Cordillera Oriental) y Suri (Sierra de Famatina) (Sánchez, 1997). En el Arenigiano de la Formación San Juan (Precordillera) se ha descripto otra especie, *R. cf. compressa*. El género *Tolmachovia* está representado por la especie *T. andina* que aparece en niveles del Tremadociano alto (Ordovícico Temprano) de la Formación Santa Rosita (provincia de Jujuy) y del Arenigiano temprano (Formación San Bernardo, provincia de Salta) y por una especie no definida (*Tolmachovia* sp.) en el Llanvirniano temprano (Ordovícico Temprano) de la Precordillera (Formación San Juan) (Sánchez, 2003). En nuestro país el género *Eopteria* incluye solo la especie *E. agustini*, procedente de la Formación Cardonal de edad tremadociana temprana (Cordillera Oriental). En rocas carbonáticas del Llanvirniano (Ordovícico Medio) de la Precordillera (Formación San Juan) se identificó material correspondiente a un género y especie endémicos de Argentina, *Talacastella herrerai* (Sánchez, 1986), (Figura **13.** 5 A, B, C, D, F para un reconocimiento de esas especies y Figura **13**. 4 para ubicación temporal). El registro más joven de rostroconchios en Argentina proviene de rocas algo más jóvenes (Caradociano) de la Precordillera, pero estos restos, muy fragmentarios, no permiten llegar a una identificación segura.

IMPORTANCIA BIOESTRATIGRÁFICA Y PALEOBIOGEOGRÁFICA

Hasta ahora los rostroconchios no han sido de utilidad como fósiles guía. Aunque se conoce un relativamente elevado número de especies, la mayoría tiene una distribución areal restringida. Esto hace que, a pesar que algunas tienen una corta duración temporal, no puedan utilizarse para correlaciones ni siquiera entre cuencas vecinas. Este problema está probablemente relacionado a dos motivos. En primer lugar, el conocimiento sobre este grupo es relativamente reciente. Aunque en los últimos años el descubrimiento de nuevas especies en todo el mundo se ha incrementado notablemente, no es comparable al de otros grupos de fósiles, bien conocidos desde el siglo XIX. Por otro lado, debe tenerse en cuenta que la estrecha relación que pudo existir entre estos organismos bentónicos y el tipo de ambiente habría limitado en gran medida su posibilidad de expandirse con rapidez y colonizar nuevas áreas, fenómeno bastante parecido al que ocurre con los bivalvos del Paleozoico Temprano.

Hay que destacar la distribución areal de *Ribeiria spinosa,* que aparece contemporáneamente (Arenigiano medio) en la Sierra de Famatina, Cordillera Oriental y sur de Bolivia. Aunque este no sea un dato confiable para establecer correlaciones, sí es de utilidad para confirmar la continuidad paleogeográfica de estas áreas y, en particular, la pertenencia de la sucesión de la Cordillera Oriental y de Bolivia a la denominada cuenca Andina Central, desarrollada durante el Ordovícico Temprano. *R. spinosa* es una especie considerada característica del continente de Gondwana. En cambio, *R. cf. compressa,* registrada en la Precordillera, es afín a una especie norteamericana (continente de Laurentia durante el Ordovícico). El registro de *R. cf. compressa* en la Precordillera concuerda con las afinidades paleobiogeográficas de esa cuenca durante el Ordovícico Temprano indicadas por otros grupos (trilobites, braquiópodos) que han permitido formular la hipótesis de que la Precordillera fue un *terrane* desprendido del margen de Laurentia en la culminación del Cámbrico, y adosado al margen de Gondwana a fines del Ordovícico (Benedetto *et al*., 1999).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

En el Cámbrico aparece simultáneamente la gran mayoría de los phyla de metazoos. Este evento, conocido como «la explosión cámbrica», ocurrió una única vez en la historia de la vida. Entre los registros más antiguos de organismos con esqueleto, en la base del período (Tommotiano), los moluscos constituyen uno de los grupos más abundantes. Estas primeras formas, que en general son diminutos conos de carbonato de calcio, fueron los que posiblemente dieron origen a las principales clases de este phylum. La radiación de los primeros moluscos, que motivó la aparición de los distintos clados, está estrechamente ligada a cambios en el modo de vida, con el desarrollo de formas de hábitos detritívoros, suspensívoros, herbívoros y predadores (Kouchinsky, 2001).

Los moluscos del Tommotiano (base del Cámbrico) incluyen una serie de formas diminutas cuyas reales relaciones filogenéticas con las típicas clases del phylum están en su mayor parte en discusión. Hay un consenso generalizado acerca de que uno de esos grupos, los helcionelloideos (monoplacóforos), constituyen el tronco del cual se originaron los rostroconchios. Los helcionelloideos son moluscos con conchillas univalvas, lateralmente comprimidas y que en vista lateral muestran el borde ventral curvo y abierto anterior, ventral y posteriormente, como ocurre en los rostroconchios primitivos. Entre los helcionelloideos se hallan los géneros *Anabarella, Pseudomyona* y *Latouchella*, entre otros. Algunos como *Anabarella* (Tommotiano de Siberia) muestran una pequeña inflexión en la parte anterior y por delante del ápice, que recuerda a un pegma reducido, pero sin marcas de inserciones musculares. Hay otras estructuras difíciles de relacionar con el pegma de los rostroconchios, observables en *Eurekapegma* (Cámbrico Medio de Nueva Zelanda), por ejemplo. Este helcionelloideo presenta una placa transversal que une dos caras de la conchilla univalva comprimida pero, a diferencia del típico pegma, esa placa no llega a

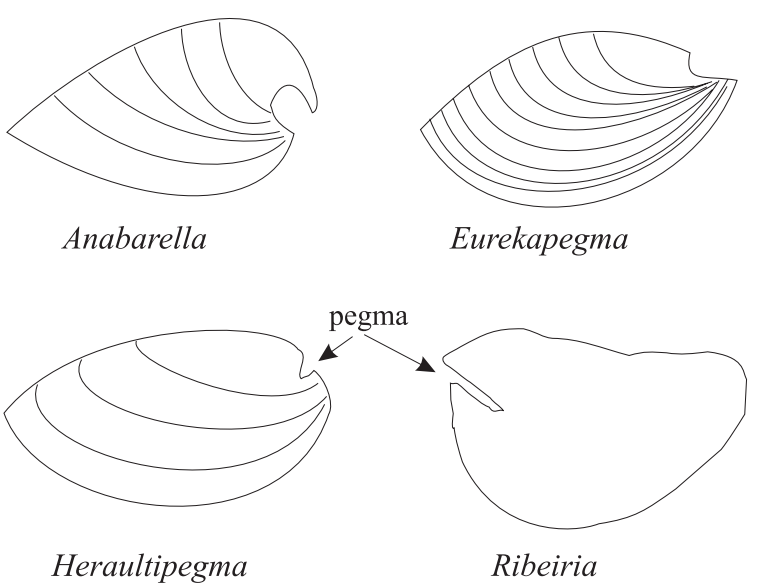


Figura 13. 3. Dos helcionelloideos, *Anabarella* (Tommotiano, Cámbrico basal de Siberia) y *Eurekapegma* (parte alta del Cámbrico Medio de Nueva Zelanda) y dos rostroconchios antiguos, *Heraultipegma* (parte alta del Cámbrico Temprano de Francia) y *Ribeiria francae* (Cámbrico Tardío del noroeste argentino). Nótese el desarrollo del pegma en *Heraultipegma* y *Ribeiria*. Los dibujos no están a escala.

tocar la región dorsal de la conchilla. La estructura de *Anabarella* y la de *Eurekapegma*, aunque no sean realmente pegmas, permiten especular que el pegma tuvo su origen en una estructura de ese tipo y por lo tanto, que el antecesor de los rostroconchios debe encontrarse entre los helcionelloideos. Como es frecuente cuando se trata de fijar los límites entre dos grupos estrechamente emparentados, en esta temprana etapa de la evolución de los moluscos resulta difícil definir los límites entre helcionelloideos y rostroconchios. Así, el carácter definitivo para separar los rostroconchios de sus antecesores monoplacóforos es el desarrollo del pegma. Sin embargo, las cosas no son tan sencillas dado que varios helcionelloideos presentan estructuras parecidas al pegma. El género *Heraultipegma* del Cámbrico Temprano es considerado, por la mayoría de los autores, el rostroconchio más antiguo, aunque algunos sugieren que se trataría en realidad de un helcionelloideo debido a su pegma reducido.

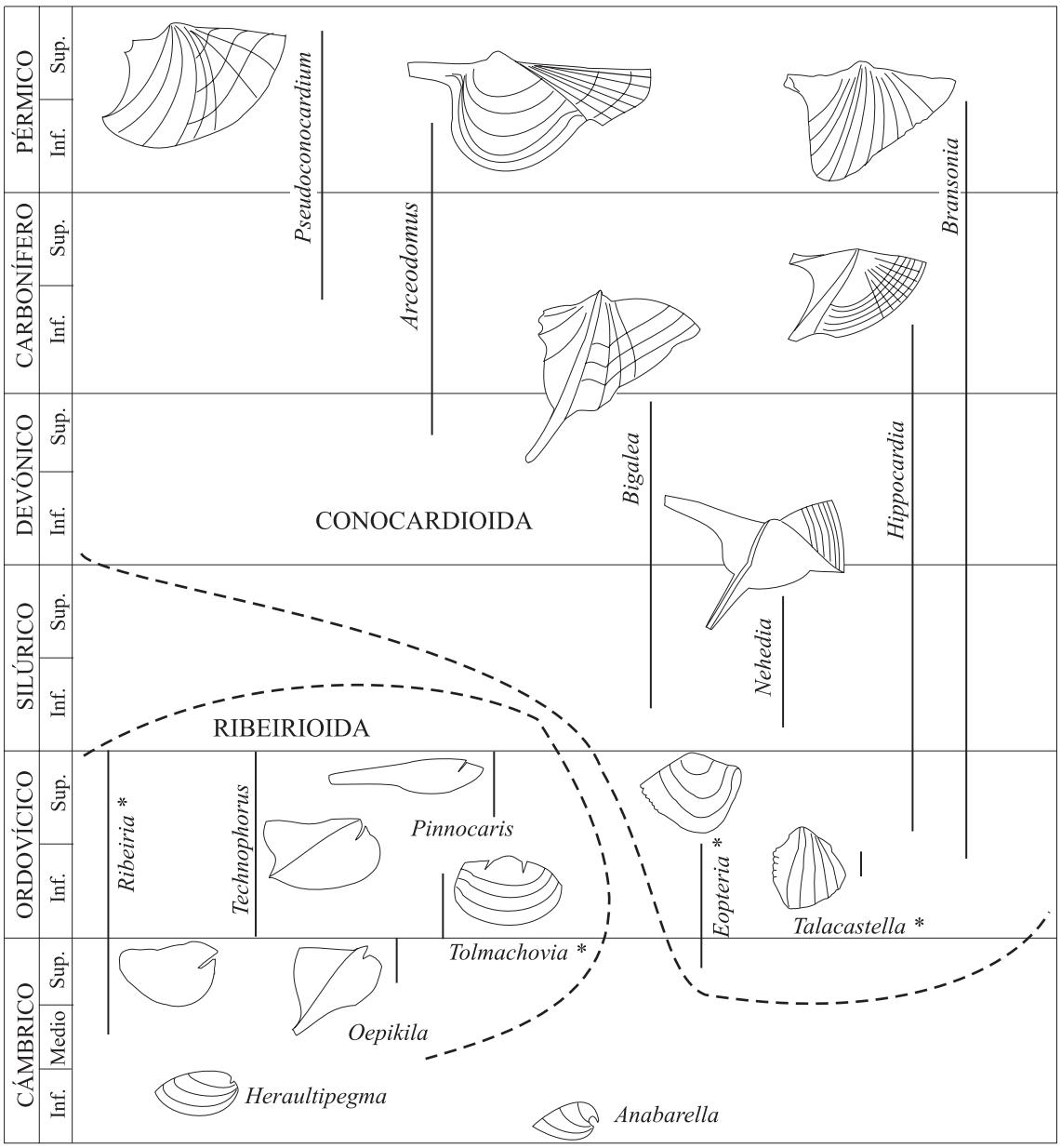


Figura 13. 4. Distribución estratigráfica de algunos géneros de rostroconchios. Las líneas verticales indican el biocrón de cada uno. Los asteriscos señalan los géneros presentes en Argentina. *Anabarella* representa a los helcionelloideos (los dibujos están basados en fotografías de los trabajos de: Babin *et al*., 1999; Johnston y Chatterton, 1983; Pojeta, 1987; Pojeta *et al*., 1977; Sánchez, 2003, y no están a escala).

Por ahora y hasta que aparezcan evidencias más concretas, consideraremos a *Heraultipegma* como un posible rostroconchio (Figura **13**. 3).

Algunos autores han considerado a los rostroconchios el grupo del cual se originaron escafópodos y bivalvos (Pojeta y Runnegar, 1976, 1985). En algunas especies de rostroconchios el alargamiento del hocico y del rostro, las aberturas permanentes limitadas a orificios en esas dos estructuras, y el correlativo adelgazamiento del cuerpo de la conchilla les daban un aspecto muy parecido al de los escafópodos (como *Pinnocaris*, Figura **13**. 4). A partir de esta similitud, se ha sugerido que los escafópodos se originaron de un rostroconchio del tipo de *Ribeiria*, por alargamiento de la conchilla y reducción de las aberturas permanentes a dos orificios, uno anterior y otro posterior. El origen de los bivalvos se explicaría por la aparición de un centro adicional de calcificación, cada uno originando una valva independiente, con un ligamento para mantenerlas unidas, junto con la desaparición del pegma. Estas fueron las bases presentadas por Runnegar y Pojeta (1974) para proponer la división del phylum Mollusca en dos grandes subfilos: Diasoma y Cyrtosoma. Diasoma incluiría rostroconchios, bivalvos y escafópodos, mientras que monoplacóforos, gastrópodos y cefalópodos estarían ubicados en Cyrtosoma. Esta hipótesis del origen de los escafópodos y bivalvos a partir de los rostroconchios se ha basado fundamentalmente en el registro fósil, tal como se lo conocía en la década de 1970, pero nuevos hallazgos realizados después de la mencionada propuesta llevaron a presentar alternativas diferentes, particularmente en lo referente a los géneros involucrados y al posible origen de los escafópodos (McKinnon, 1985). Existe un consenso generalizado acerca del origen de los rostroconchios a partir de los helcionelloideos a principios del Cámbrico, pero la hipótesis de que los rostroconchios hayan sido los antecesores directos de los escafópodos y bivalvos todavía no está completa y satisfactoriamente resuelta (ver Capítulos **11** y **14**).

Se conocen dos géneros de rostroconchios en el Cámbrico basal, *Heraultipegma* (en Francia, Siberia, China, Terranova y Australia) y *Watsonella* (China y América del Norte), y en el Cámbrico Medio se cuenta con el primer registro de *Ribeiria* (Canadá). Hacia el Cámbrico Superior, los rostroconchios se diversificaron y constituyeron una parte importante de las faunas de esa edad en China y Australia. En general, los restos del Cámbrico Superior en ambos países están relacionados con ambientes de aguas cálidas y tranquilas, en sedimentos fangosos de *offshore* y plataformas carbonáticas. Algunas formas, sin embargo, colonizaron otros ambientes, como lo prueba el hallazgo en el noroeste argentino de una especie de *Ribeiria* en el Cámbrico Superior. Recordemos que las sucesiones del noroeste de Argentina del Ordovícico Temprano, que desde el punto de vista paleogeográfico correspondían al margen occidental del continente de Gondwana, se caracterizan por sedimentos clásticos depositados bajo condiciones de aguas templadas a frías.

En el lapso comprendido entre el Cámbrico Tardío y especialmente durante el Ordovícico, se produjo una verdadera radiación en los rostroconchios, con la aparición de numerosos géneros, tanto de Ribeirioida como de Conocardioida (Figura **13**. 4). Los ribeirioidos, registrados a partir del Cámbrico Medio, en el Ordovícico proliferan notablemente, totalizando 5 familias. Las familias Ribeiriidae (*Ribeiria, Pinnocaris)* y Technophoridae (*Technophorus*, *Oepikila, Tolmachovia*), por ejemplo, están distribuidas ampliamente en todo el mundo durante el Cámbrico Tardío y los comienzos del Ordovícico, mostrando algunas variaciones en la morfología externa de la conchilla tanto en ornamentación como contorno. La ornamentación puede estar reducida a líneas concéntricas (*Ribeiria*) o presentar fuertes carenas (*Technophorus* y *Oepikila*). El contorno de la conchilla puede ser aproximadamente ovalado (*Tolmachovia*), o muy alargado (*Pinnocaris*). Todos ellos, a pesar de estas diferencias, comparten un pegma bien desarrollado; en algunos (*Ribeiria*) hay uno solo y en otros (*Tolmachovia*), dos (Figuras **13**. 1 C, 4 y 5 D).

Los ribeirioidos se extinguieron a fines del Ordovícico pero dejaron sus descendientes, los conocardioidos, cuyos representantes más antiguos de la familia Eopteriidae, hacen su primera aparición en el Cámbrico Tardío. Esta familia incluye varios géneros que proliferaron durante el Ordovícico. *Eopteria* es el más antiguo (aparece en el Cámbrico Tardío) y no sobrepasa el Ordovícico Medio. *Talacastella*, del Llanvirniano de Argentina, es un eopteriido restringido a esta edad. A fines del Ordovícico también los eopteriidos se extinguieron pero durante este período otras familias de conocardioidos han aparecido: Bransoniidae e Hippocardiidae. Estas dos familias tienen una extensa distribución temporal: aparecen en el Ordovícico y llegan hasta el Pérmico. El hippocardiido *Pseudoconocardium* alcanzó el Pérmico Tardío. La familia Conocardiidae aparece en el Devónico Temprano y se extiende hasta el Pérmico Temprano. Estas familias fueron las que proliferaron durante gran parte del Paleo-

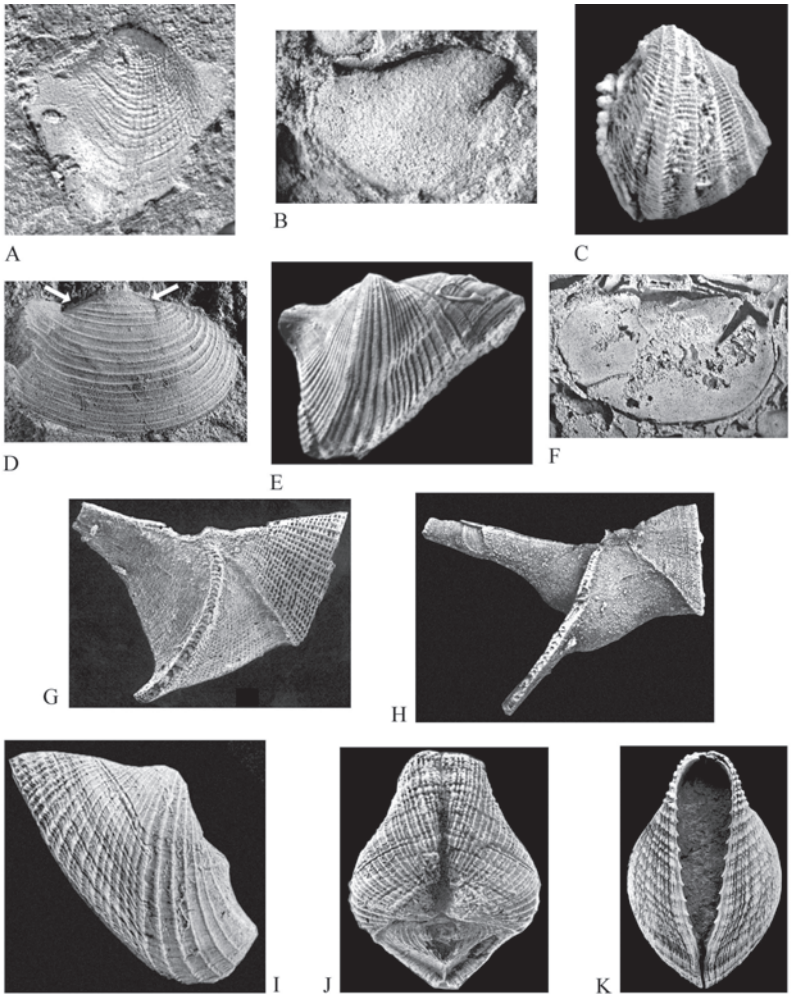


Figura 13. 5. Rostroconchios: A. *Eopteria agustini*. Tremadociano temprano, Cordillera Oriental, noroeste argentino; vista lateral izquierda, molde compuesto (x 3,3); B. *Ribeiria francae*. Cámbrico Tardío, Cordillera Oriental, noroeste argentino; vista lateral derecha, molde interno (x 5,3); C. *Talacastella herrerai*. Llanvirniano temprano, Precordillera argentina; vista lateral izquierda, molde compuesto (x 3); D. *Tolmachovia andina*. Arenigiano, Cordillera Oriental, noroeste argentino; vista lateral derecha, molde interno (x 2,6). Las flechas señalan los pegmas. E. *Bransonia marsi*. Devónico, Francia; vista lateral derecha, exterior (x 1,6); F. *Ribeiria spinosa*. Arenigiano medio, Cordillera Oriental, noroeste argentino; vista lateral derecha, molde interno (x 2,6); G. *Nehedia bergerasi*. Silúrico, Canadá; vista lateral derecha, exterior (x 8,6); H. *Nehedia bainsi*. Silúrico, Canadá; vista lateral derecha, exterior (x 17,3). Compárese el desarrollo de la carena póstero-lateral de las dos especies de *Nehedia* (Figuras G y H); I., J., K. *Apotocardium lanterna*. Carbonífero Superior, América del Norte; I. vista lateral izquierda, J. vista dorsal, K. vista ventral mostrando la abertura permanente (todas x 1). Fotografías reproducidas con autorización de los editores: A, B, C. Asociación Paleontológica Argentina (*Ameghiniana*, Sánchez, 1998, 2000); E, *Revue de Paléobiologie* (Babin *et al*., 1999); G, H, *Canadian Journal of Earth Sciences* (Caldwell y Chatterton, 1995); H, I, J, The Paleontological Society (*Journal of Paleontology*, Hoare *et al*., 2002).

zoico y desarrollaron varios caracteres que las diferencian claramente de los ribeirioidos e incluso de los antiguos eopteriidos. En general, el pegma se halla ausente y las aberturas permanentes están reducidas. Hay un claro desarrollo de la región anterior de la conchilla (*Arceodomus*, Figura **13**. 4) con respecto a la posterior, contrariamente a lo que se nota en los típicos ribeirioidos (Figura **13**. 1 A, G). La mayoría de las conchillas tienen contorno alargado debido al gran desarrollo del hocico y, a veces, del rostro. En algunos conocardioidos, como se dijo, se desarrollan estructuras peculiares alrededor del rostro (collar). Generalmente la ornamentación está muy marcada y pueden aparecer una o más carenas, por ejemplo *Nehedia* (Figura **13**. 5 H) y *Bigalea* (Figura **13**. 4). Representantes de estas familias se han registrado en casi todo el mundo (América del Norte, Caldwell y Chatterton, 1995; Europa, Babin *et al*., 1999). A fines del Paleozoico (Carbonífero y Pérmico) los conocardioidos sufrieron una definida declinación. A principios del Pérmico varios de estos géneros ya han desaparecido y

durante dicho período solo perduran dos, siendo *Pseudoconocardium* uno de ellos.

A diferencia de otros grupos de invertebrados, los rostroconchios no fueron afectados por la gran extinción del Pérmico terminal dado que al comenzar este período ya estaban notablemente disminuidos. Acerca de su declinación y extinción final solo podemos especular. Su reducción desde mediados y fines del Paleozoico es a grandes rasgos correlativa con el incremento y diversificación de los bivalvos. Aunque no conocemos su fisiología, si aceptamos que ocuparon nichos similares se puede pensar que su disminución fue el resultado de la competencia con los bivalvos.

BIBLIOGRAFIA

Babin, C. y Branisa, L. 1987. *Ribeiria, Peelerophon* y otros moluscos del Ordovícico de Bolivia. *4° Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Bolivia), 1: 119-129.

Babin, C., García-Alcalde, J., Gutiérrez-Marco, J.C. y Martínez-Chacón, M.L. 1999. Conocardiacea (Mollusca, Rostroconchia) du Dévonien et du Carbonifère d'Espagne. *Révue Paléobiologie* 18: 173-186.

Benedetto, J.L., Sánchez, T.M., Carrera, M.G., Brussa, E.D. y Salas, M.J. 1999. Paleontological constraints on successive paleogeographic positions of Precordillera terrane during the early Paleozoic. En: V. Ramos y D. Keppie (eds.), *Gondwana-Laurentia connections before Pangea*. Geological Society of America Special Paper 336: 21-42.

Caldwell, M.W. y Chatterton, B.D.E. 1995. Phylogenetic analysis of some Silurian rostroconchs (Mollusca) from northwestern Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 32: 806-827.

Hoare, R.D., Mapes, R.H. y Yancey, T.E. 2002. Structure, taxonomy and epifauna of pennsylvanian Rostroconchs (Mollusca). *Journal of Paleontology* 76, Suppl. Nº 5.

Johnston, D.I. y Chatterton, B.D.E. 1983. Some silicified Middle Silurian rostroconchs (Mollusca) from the Mackenzie Mountains, N.W.T., Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 20: 844-858.

Kouchinsky, A.V. 2001. Molluscs, Hyoliths, Stenothecoids, and Coeloscleritophorans. En: A. Y. Zhuravlev y R. Riding. (eds.), *The ecology of the Cambrian radiation*. Columbia University Press. pp. 326-349.

MacKinnon, D.I. 1985. New Zealand late Middle Cambrian molluscs and the origin of Rostroconchia and Bivalvia. *Alcheringa* 9: 65-81.

Pojeta, J. Jr. 1985. Early evolutionary history of Diasome mollusks. En: D. J. Bottjer y P. D. Hickman, *Mollusks. Notes for a short course*. University of Tennessee, Department of Geological Sciences, Studies in Geology 13. pp. 102-130.

Pojeta, J. Jr. 1987. Class Rostroconchia. En: R. S. Boardman, A. H. Cheetham y A. J. Rowell (eds.), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications. pp. 358-380.

Pojeta, J. Jr. y Runnegar, B. 1976. Paleontology of rostroconch molluscs and the early history of the Phylum Mollusca. *United States Geological Survey, Professional Paper* 8. 88 pp.

Pojeta, J. Jr. y Runnegar, B., 1985. The early evolution of Diasome molluscs. En: E. R. Trueman y M. R. Clarke (eds.), *The Mollusca*. vol.10 Evolution. Academic Press, New York. pp. 295-336.

Pojeta, J. Jr., Runnegar, B., Morris, N.J., y Newell, N.D. 1972. Rostroconchia: A new class of bivalved molluscs. *Science* 177 (4045): 264-267.

Pojeta, J. Jr., Gilbert-Tomlinson, J. y Shergold, J.H. 1977. Cambrian and Ordovician rostroconch molluscs from Northern Australia. *Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics, Bulletin* 171. 54 pp.

Runnegar, B. y Pojeta, J. Jr. 1974. Molluscan phylogeny: The paleontological viewpoint. *Science* 186: 311-317.

Sánchez, T.M. 1986. La presencia de la Familia Eopteriidae (Mollusca, Rostroconchia) en la Formación San Juan (Ordovícico Inferior) de la Precordillera Argentina. *Actas 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza) 1: 123-131.

Sánchez, T.M. 1997. Additional mollusca (Bivalvia and Rostroconchia) from the Suri Formation, early Ordovician (Arenig), western Argentina. *Journal of Paleontology* 71 (6): 1046-1054.

Sánchez, T.M. 1998.Rostroconchia (Mollusca, Diasoma) en la Formación San Juan (Ordovícico Temprano), Precordillera argentina. *Ameghiniana* 35 (3): 345-347.

Sánchez, T.M. 2000. The oldest record of Rostroconchia (Mollusca) from western Gondwana (Cordillera Oriental, northwestern Argentina). *Ameghiniana* 37 (3): 265-269.

Sánchez, T.M. 2003. Bivalves and Rostroconchs. En: J. L. Benedetto (ed.), *Ordovician Fossils from Argentina*. Capítulo 8. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba. pp. 273-294.

14 BIVALVIA

Horacio H. **Camacho**
Susana E. **Damborenea**
Claudia J. **del Río**

INTRODUCCIÓN

Los bivalvos constituyen una clase de moluscos ampliamente reconocida por el público en general. La conchilla o esqueleto calcáreo que, en vida, contiene a las partes blandas del animal, frecuentemente es hallada mezclada con los sedimentos depositados en las playas marinas o a lo largo de los cursos fluviales. Varias especies son utilizadas para la alimentación humana.

Vulgarmente denominados «almejas», en la literatura científica también son designados «lamelibranquios» o «pelecípodos», el primer término en alusión a las características de los órganos respiratorios o branquias, el segundo, con referencia a la forma del pie u órgano que participa en la locomoción.

El nombre de Bivalvia, introducido por Linneo en 1758, adaptado del uso dado por Buonanni en 1681, y aceptado en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Cox *et al*., 1969) y por la mayoría de los autores paleontólogos, se fundamenta en que la conchilla de muchos de estos moluscos está integrada por dos piezas o **valvas** articuladas y fosilizables, característica esta última que no ocurre con las partes blandas, si bien algunas de ellas pueden dejar evidencias de su presencia a través de marcas de adherencia a la superficie interior valvar.

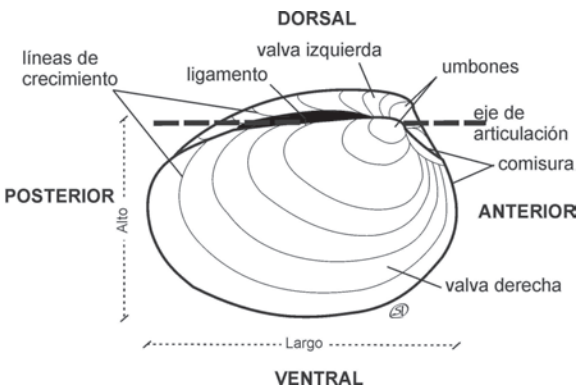


Figura 14. 1. Características generales de la conchilla de los bivalvos. Esquema en vista dorso-lateral derecha de un heterodonto hipotético con las valvas cerradas, mostrando el aspecto exterior y la orientación general de la conchilla.

Entre los invertebrados existen otros grupos con dos valvas, como los braquiópodos, pero la observación cuidadosa de sus respectivas conchillas permite diferenciarlos con facilidad. Las valvas de los Bivalvia en su gran mayoría son iguales o subiguales, lo que determina un plano de simetría bilateral que contiene al **eje de articulación**, que coincide con la dirección ántero-posterior del organismo (Figura **14**. 1).

Estos moluscos son típicamente acuáticos, la mayoría habitantes de ambientes marinos bien oxigenados, desde la zona intermareal hasta la abisal; en una menor proporción viven en aguas salobres o dulces. Predominantemente bentónicos, pueden ser epifaunales, parcial o totalmente infaunales, y unas pocas especies se trasladan en la masa de agua, por cortos trechos. Las especies epifaunales viven apoyadas sobre el sustrato o fijas al mismo mediante un dispositivo orgánico (**biso**) o cementadas. El sustrato puede ser el propio fondo blando o rocoso, o el esqueleto de otros organismos, incluso de un bivalvo. Muchos habitan excavaciones o perforaciones que realizan en los fondos arenosos o duros (rocosos, maderas). No se conocen formas típicamente pelágicas, pero ciertas especies fósiles de gran distribución durante el Paleozoico y Mesozoico podrían haberlo sido; en las especies vivientes la dispersión se efectúa por la larva que tiene una existencia planctónica de pocos días o semanas.

Su distribución general se extiende desde las regiones ecuatoriales hasta las polares, aunque principalmente a nivel genérico y específico suelen ser bastante sensibles a las temperaturas predominantes.

Las formas vivientes miden desde menos de 1 mm hasta más de 1 m de largo pero inicialmente, en el Cámbrico, no superaban los 5 mm (la mayoría medía menos de 2 mm), y recién a

partir del Ordovícico empezaron a aumentar de tamaño. *Tridacna gigas* es el bivalvo viviente más grande del mundo y su manto posee un hermoso colorido debido a que aloja en sus tejidos delicadas algas simbióticas (Zooxanthales) que, mediante la utilización de la luz solar, proporcionan alimento al bivalvo; habita en el Pacífico sudoccidental y alcanza una longitud máxima de 1,70 m.

La mayoría de los bivalvos son suspensívoros y se alimentan de diatomeas, dinoflagelados, otras algas, protozoos y bacterias. Pocos son comedores de detritos orgánicos para lo cual usan estructuras especializadas, y un reducido número es carnívoro.

Se conocen algunas formas comensales sobre equinodermos, crustáceos, tunicados o espongiarios y también un género parásito en el intestino de holoturoideos.

Existe bastante divergencia entre los autores en cuanto al número de especies vivientes y fósiles conocidas; las primeras podrían hallarse en unas 15000, mientras que las segundas, comprendiendo desde el Paleozoico Inferior hasta el Pleistoceno, superarían dicha cantidad.

Entre los bivalvos vivientes hay especies comestibles de gran valor comercial y la industria de las perlas es una de las más valiosas. En los mares australes sudamericanos habitan especies de importancia económica y alto valor alimentario, tales como las vieiras (*Aequipecten tehuelchus*, *Zygochlamys patagonica*), el mejillón (*Mytilus edulis platensis*, *M. e. chilensis*), el mejillín (*Brachidontes purpuratus*), la cholga (*Aulacomya ater*), la almeja amarilla (*Mesodesma mactroides*), la almeja (*Mulinia edulis*), etc. (Gordillo, 1995; Lasta *et al.*, 1998). El nácar proporcionado por algunas especies sirve para la fabricación de botones y otros objetos, y las valvas pulverizadas, cuando se trata de acumulaciones importantes, pueden utilizarse como fertilizantes, alimento y para la fabricación de cal, como en el litoral de la provincia de Buenos Aires. No obstante, también hay especies que provocan importantes daños económicos, como las que perforan las maderas de los muelles y las embarcaciones. Otras formas de agua dulce invaden cañerías y canales donde la acumulación de sus conchillas suele afectar la normal circulación de las aguas. Este perjuicio puede estar acompañado por un daño ecológico, en particular si se trata de especies invasoras exóticas, es decir, provenientes de regiones geográficas lejanas y que, por circunstancias accidentales (transporte por el hombre, embarcaciones) llegaron a su actual área de residencia en la que compiten con las poblaciones autóctonas (Oresanz *et al.*, 2002). Si dichas formas exóticas tienen una elevada capacidad adaptativa, pueden afectar el equilibrio biológico existente al momento de su arribo y hasta provocar extinciones.

Durante los últimos años, la cuenca del Río de la Plata está experimentando una rápida invasión de especies asiáticas (*Limnoperna fortunei*, *Corbicula fluminea*, *Corbicula largillierti*) que, de no controlarse a tiempo, podrá convertirse en un serio peligro para la fauna de moluscos autóctonos (Darrigran, 1997; Darrigran y Damborenea, 2005 a y b).

Los bivalvos constituyen uno de los alimentos preferidos de otros organismos y esta relación presa-depredador existiría desde el Ordovícico (Carter, 1968). Entre los depredadores principales se hallan: aves, tiburones, peces teleosteos, fócidos, espongiarios, gastrópodos carnívoros y asteroideos. Ciertas características morfológicas desarrolladas por estos moluscos pudieron haber servido como estrategia defensiva contra los enemigos, aunque seguramente también resultan útiles para otros propósitos. Las conchillas lisas y de contorno hidrodinámico se introducen más rápido que otras en el sustrato; el incremento del tamaño y espesor de las valvas aumenta la protección contra los depredadores pequeños y la obtención de un hermético cierre valvar dificulta la apertura de la conchilla y así ofrece mayor protección a las partes blandas (Carter, 1968).

El registro actual y fósil señala a los asteroideos como los mayores depredadores de bivalvos; las aves depredan preferentemente sobre los habitantes de la región intermareal; los tiburones y fócidos se alimentan de bivalvos bentónicos de todos los tamaños; los gastrópodos perforan las conchillas para poder extraer las partes blandas. El gastrópodo *Urosalpinx* primero con su rádula raspa la superficie y luego, la ablanda segregando una enzima que disuelve el carbonato de la conchilla. En nuestras costas es frecuente hallar las valvas de la almeja *Tawera gayi* con perforaciones efectuadas por el caracol *Trophon geversianus*.

Finalmente, resulta útil destacar la participación de ciertos bivalvos, en diversas partes del mundo, como factores transvectoriales en la trasmisión de la **«marea roja»**. La ingestión por los mejillones y cholgas de dinoflagelados tóxicos motiva que se pueda producir una elevada concentración de toxinas en el bivalvo, el que al ser consumido por otros organismos, principalmente el ser humano, afecta seriamente su sistema nervioso y hasta alcanza consecuencias letales (Balech, 1986).

ANATOMÍA

MANTO

Todas las partes blandas de los bivalvos se hallan contenidas en un espacio limitado por un integumento o **manto,** el que se compone de dos partes o **lóbulos del manto**, que tapizan interiormente a cada una de las valvas (Figura **14**. 2).

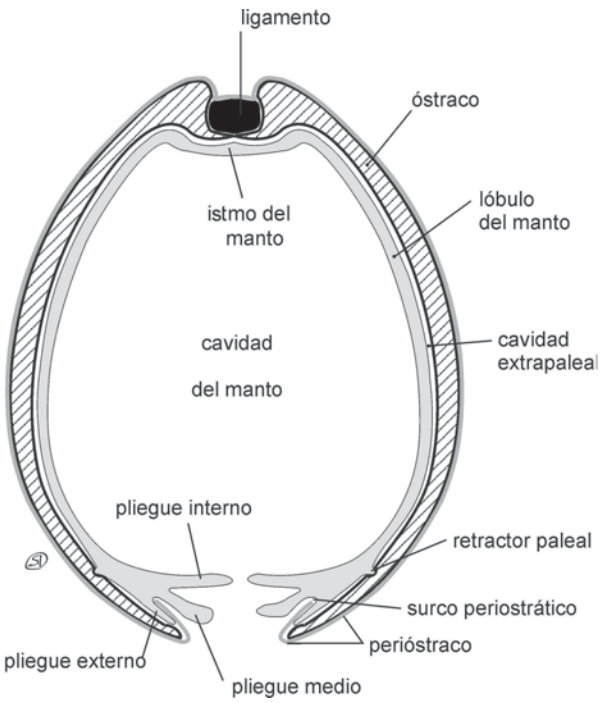


Figura 14. 2. Relación del manto con la conchilla. Esquema de una conchilla cortada transversalmente, con la región dorsal hacia arriba (basado en Yonge, 1954).

En su borde, el manto muestra tres pliegues: el interno contiene los músculos radiales (músculos paleales), el medio lleva tentáculos y órganos sensoriales, y el externo tiene la función de segregar el material orgánico e inorgánico del perióstraco, ligamento y capa calcárea externa de la conchilla. En la base del pliegue externo se encuentra el **surco periostrático**, importante por su función secretora. Las partes viscerales están adheridas dorsalmente al manto, dejando ventralmente un espacio amplio, la **cavidad del manto** o **paleal**, que aloja a las **branquias** u órganos respiratorios (pero que también pueden colaborar en la alimentación). Además, sirve como cámara receptora de las corrientes que llevan el alimento y excretora de los productos genitales y del metabolismo.

El cuerpo, lateralmente comprimido, a diferencia del de los gastrópodos y cefalópodos, carece de una cabeza diferenciada y la boca está representada por una fisura transversal, situada en la región anterior. Tampoco se halla presente una rádula, debido a que fundamentalmente son organismos micrófagos, ni tienen órganos sensoriales concentrados en la región anterior, aunque éstos pueden existir en otras partes del cuerpo.

Los alimentos llegan a la cavidad del manto transportados por una corriente de agua inhalante, la que también proporciona el oxígeno necesario al aparato branquial; otra corriente exhalante se encarga de remover de la cavidad del manto a los productos genitales y aquellos derivados de las funciones renales.

El manto se encuentra adherido a la conchilla a lo largo de una franja angosta (**línea paleal**), próxima y paralela a su borde. El espacio entre la superficie restante del manto y la conchilla constituye la **cavidad extrapaleal**, donde se aloja el **líquido extrapaleal**.

Los lóbulos del manto se hallan dorsalmente unidos en una extensión que se conoce como **istmo del manto**, pero a lo largo del resto de sus bordes pueden permanecer libres o fusionados (Figura **14**. 3). En el primer caso, la cavidad del manto comunica ampliamente con el medio exterior y la corriente inhalante ingresa por la re-

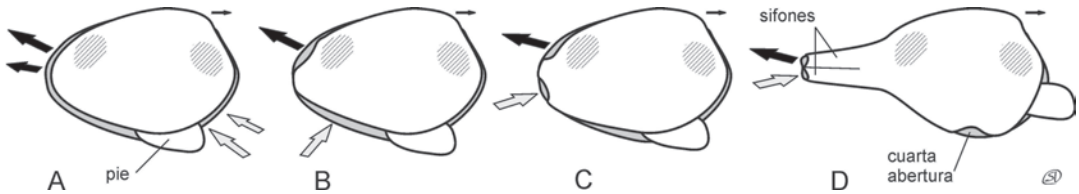


Figura 14. 3. Distintos grados de fusión que pueden presentar los márgenes del manto. Se representa esquemáticamente al manto sin la conchilla que lo cubre, en vista lateral derecha (parte anterior hacia la derecha). Lóbulo derecho del manto: blanco. Lóbulo izquierdo del manto: gris. Músculos aductores: rayado. Corriente inhalante: flecha gris; corriente exhalante: flecha negra. A. márgenes del manto no fusionados; B. márgenes del manto con una región de fusión posterior, separando las áreas inhalante y exhalante; C. márgenes del manto con dos puntos de fusión, separando las corrientes inhalante y exhalante y la abertura anterior para el pie; D. márgenes del manto fusionados con dos sifones posteriores, abertura anterior para el pie y una cuarta abertura paleal ventral (basado en Cox *et al.*, 1969).

gión ventral o anterior, mientras que la exhalante sale por la posterior (Figura **14**.3A).

La fusión a lo largo de los lóbulos nunca es total, ya que pueden quedar una o dos aberturas en la parte posterior vinculadas con las corrientes inhalantes y exhalantes, además de otra más amplia, de posición ventral-anterior, para la salida del pie. Cuando existe solo un orificio posterior, éste es utilizado por la corriente exhalante, mientras la inhalante ingresa por la abertura pedal (Figura **14**. 3 B). Muchos bivalvos poseen dos aberturas posteriores: exhalante dorsal e inhalante ventral (Figura **14**. 3 C).

Los bivalvos infaunales **opistosifonados** tienen la parte posterior de sus lóbulos alargada, en forma de dos tubos cilíndricos, de extensión variable y generalmente retráctiles, denominados **sifones**, el dorsal o superior **exhalante** y el ventral **inhalante** (Figura **14**. 3 D). Los sifones pueden hallarse total o parcialmente separados en toda su longitud. Otros bivalvos (los **anfisifonados**) presentan un sifón inhalante anterior y otro exhalante posterior, o bien pueden ser **monosifonados**, con un único sifón exhalante.

PIE Y BISO

El **pie** es un órgano musculoso, dilatable, que emerge desde la masa visceral a lo largo de la línea media, en dirección anterior, ventral o ántero-ventralmente (Figuras **14**. 3 y 4). Su forma es variable y la denominación de **Pelecypoda** alude a que, en algunos bivalvos, el pie tiene aspecto de hacha con el borde filoso. Su función original fue la de servir como un elemento excavador y locomotor en sustratos relativamente blandos, pero los hábitos adoptados por ciertos linajes de bivalvos a lo largo de su evolución han motivado que, a veces, este órgano se pierda durante las primeras etapas de la ontogenia, o bien, se haya adaptado para reptar sobre un fondo duro.

Muchos bivalvos viven fijos al sustrato por medio de filamentos orgánicos que, en conjunto, se conocen con el nombre de **biso**. Esta fijación puede extenderse durante toda la etapa poslarval o solo en el estadio poslarval temprano. El biso está formado por una sustancia proteica segregada por la **glándula bisal**, ubicada en la base del pie (Figuras **14**. 4 y 9 B-C). El fluido emitido por la glándula solidifica instantáneamente al contacto con el agua originando un **filamento bisal** terminado en un pequeño disco adherente. En caso necesario, la fijación puede ser interrumpida y restablecida en otro lugar más conveniente; el movimiento necesario requerido para ello es realizado por músculos retractores pedales modificados.

El biso se halla ausente en ciertas formas adultas que viven fijas por la cementación de una de sus valvas al sustrato; la materia cementante es carbonato de calcio segregado por la glándula bisal y con posterioridad a la cementación, se produce la atrofia del pie. El biso también se halla ausente o muy poco desarrollado en adultos de ciertas especies muy móviles y otras perforadoras o excavadoras.

La glándula bisal probablemente se originó como un órgano poslarval que servía para el anclaje del individuo juvenil a los granos de arena de la capa superficial del sustrato, en el momento de la metamorfosis. La extensión de la actividad de dicha glándula a la vida adulta habría ocurrido a través de un proceso de pedomorfosis y tuvo gran importancia en la evolución posterior de los bivalvos, pues permitió que muchos linajes pudieran colonizar los sustratos duros, rocosos. En su fase inicial de la evolución, quizá en el Precámbrico, los bivalvos solo pudieron colonizar los depósitos de arena o fango-arenoso, donde permane-

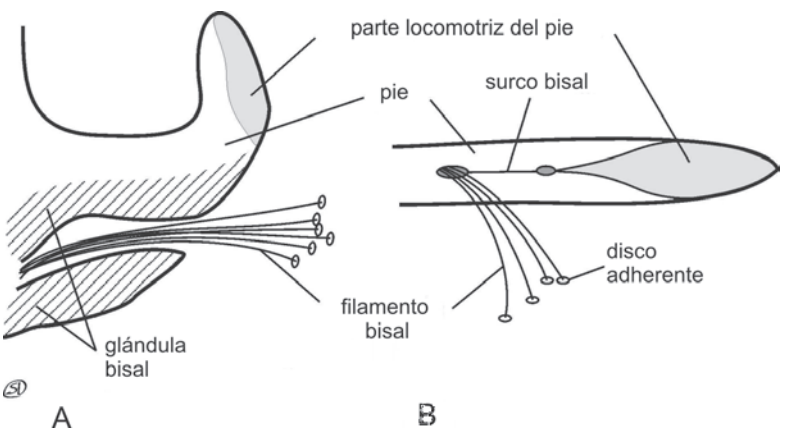


Figura 14. 4. Biso. Esquema del pie de *Pinctada* mostrando la relación entre el pie y el biso. A. corte del pie en sección sagital; B. vista de la cara ventral del pie (basado en Cox *et al.*, 1969).

cían semisumergidos, alimentándose de la materia orgánica contenida en los mismos, y carecían de biso.

BRANQUIAS

La respiración se efectúa por medio de un par de ctenidios, excepcionalmente por la pared del cuerpo. Cada **ctenidio** se compone de un eje longitudinal adosado a la pared visceral, desde el cual parten ventralmente, a uno y otro de sus lados, **filamentos branquiales** ciliados recorridos interiormente por vasos sanguíneos (Figura **14**. 5). Los filamentos poseen una disposición alineada y se hallan en contacto por los cilios constituyendo, en conjunto, una **lámina branquial**. Así, cada branquia se compone de dos láminas o **demibranquias** dispuestas simétricamente, una interna y otra externa.

Las branquias más primitivas, conocidas como **protobranquias**, presentes en el orden Nuculoida, son pequeñas, anchas y foliformes (Figura **14**. 5 A, D). Solo participan en la respiración, mientras que en la alimentación intervienen los **palpos labiales**, que son dos expansiones ciliadas del **labio** o repliegue que rodea a la boca (Figura **14**. 6).

La casi totalidad de los restantes bivalvos llevan branquias **lamelibranquias**, en las que los filamentos son láminas estrechas y alargadas que tienen sus extremos doblados hacia arriba, determinando un perfil branquial en forma de W. En las **filibranquias** los filamentos adyacentes están en contacto solo por sus respectivos cilios, aunque también pueden existir conexiones ciliadas entre las demibranquias ascendente y descendente (Figura **14**. 5 B, E), a diferencia de las **eulamelibranquias**, cuyas ramas se adhieren al manto y/o pie, además de tener conexiones interlaminares a través de un tejido orgánico vascularizado, lo que produce una mayor eficiencia en el filtrado del agua (Figuras **14**. 5 C, F y 6).

Un grupo de bivalvos carnívoros y de aguas profundas (superfamilia Poromyoidea, superorden Anomalodesmata) tiene **septibranquias**, consistentes en un tabique musculoso transversal perforado, que divide a la cavidad branquial en dos partes (Figura **14**. 5 G).

Las branquias se disponen dentro de la cavidad del manto ántero-posteriormente, y la dividen en una subcavidad inhalante (ventral) y otra exhalante (dorsal) (Figuras **14**. 5 D-G y 6).

Los movimientos de los cilios branquiales generan una corriente de agua que lleva a la

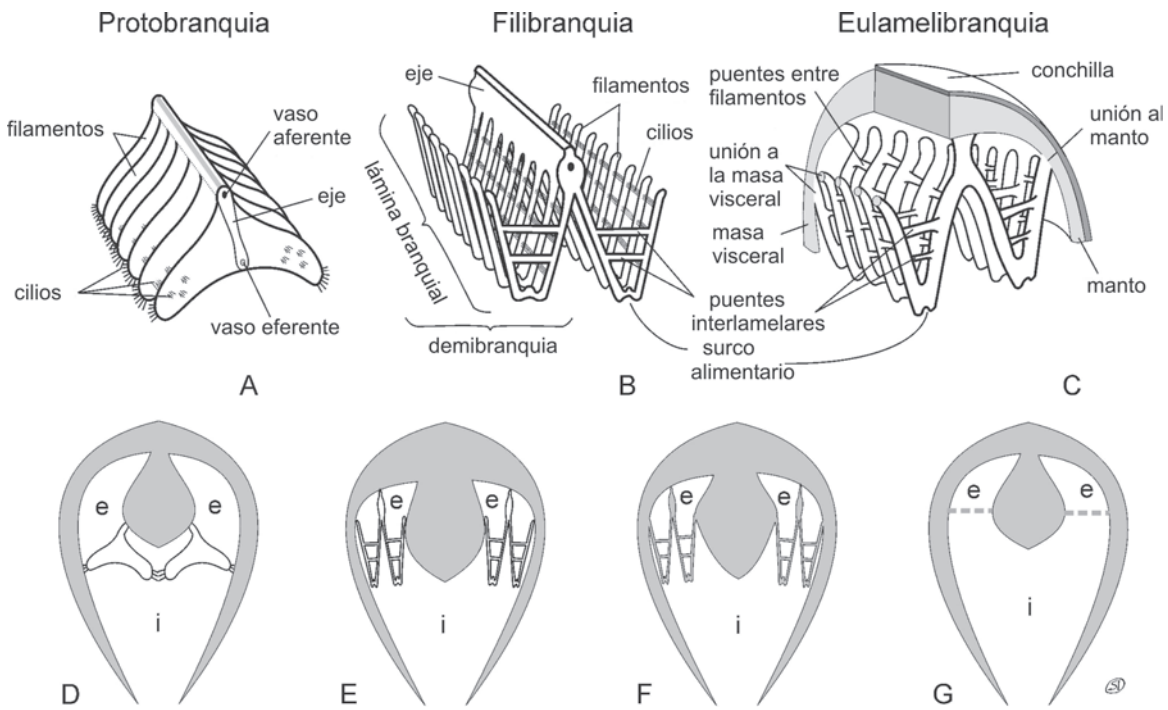


Figura 14. 5. Tipos de branquias. A-C. esquemas simplificados de una porción de una branquia de cada tipo mostrando la morfología general: A. protobranquia; B. filibranquia; C. eulamelibranquia. D-F. esquemas de cortes transversales de conchillas con la parte dorsal hacia arriba, mostrando la disposición de las branquias en la cavidad del manto: D. protobranquias; E. filibranquias; F. eulamelibranquias: G. septibranquias. i = subcavidad inhalante; e = subcavidad exhalante de la cavidad del manto.

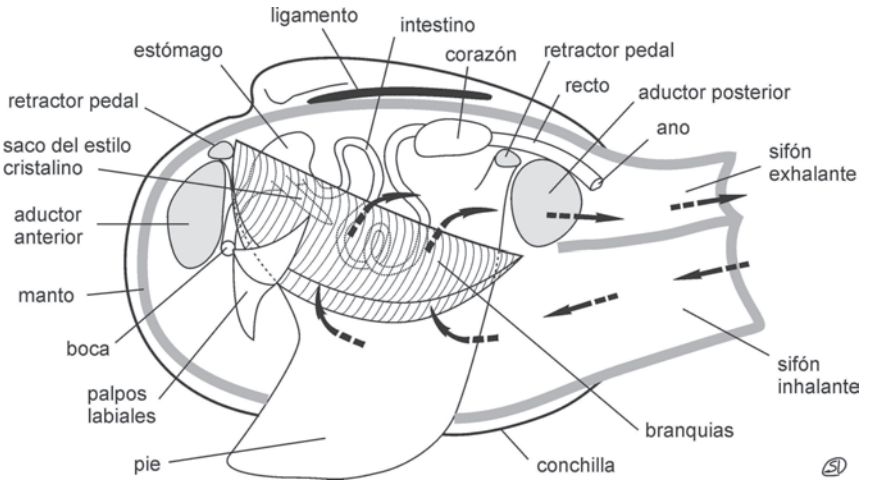


Figura 14. 6. Anatomía. Esquema general de un bivalvo hipotético, con la valva y el lóbulo del manto izquierdos removidos, mostrando la relación entre la distintas partes del cuerpo. Las flechas señalan el sentido de circulación del agua dentro de la cavidad del manto.

cavidad del manto un conjunto heterogéneo de partículas, las que sufren un proceso de selección, eliminándose algunas a través del plano de comisura valvar, mediante contracciones de los músculos aductores. El material restante, después de ser filtrado por las branquias y mezclado con mucus, llega a los palpos labiales donde, previa una nueva selección, pasa a la boca. Las partículas rechazadas, junto con los productos del metabolismo eyectados desde el ano y el CO_2 proveniente del intercambio gaseoso, son descargados por una corriente de agua exhalante (Figura **14**. 6).

SISTEMAS DIGESTIVO Y CIRCULATORIO

El sistema digestivo (Figura **14**. 6) se inicia en la **boca** rodeada por el labio y los palpos labiales los cuales, principalmente en las formas detritívoras, poseen extensiones ciliadas denominadas **probóscides** o **trompas**, que intervienen en la alimentación. Un corto esófago conecta la boca con el estómago donde las partículas alimenticias son nuevamente seleccionadas y digeridas, con la ayuda del **estilete cristalino**, dotado de un movimiento rotatorio que permite mezclar y disgregar las sustancias ingeridas. El estilete produce una enzima que, mezclada con el contenido estomacal, actúa como fermento para la digestión de los carbohidratos. El alimento parcialmente digerido llega a una glándula digestiva donde ocurre la digestión y absorción. Desde el intestino, la materia fecal, aglutinada por una mucosidad, es descargada a través del ano.

El sistema circulatorio consta de un corazón de posición dorsal contenido en la **cavidad pericárdica**, llena de líquido; lo integran dos aurículas y un ventrículo, este último rodea al recto (Figura **14**. 6). La sangre incolora contiene amebocitos que colaboran con el transporte y asimilación del alimento, excreción y conducción del carbonato de calcio. Impelida por el corazón a través de las aortas y arterias llega a senos sanguíneos en los que se produce su oxigenación aunque ya había experimentado este proceso en las branquias. La sangre distribuida por el sistema arterial pasa al sistema venoso y vuelve al corazón, previa purificación en los riñones o nefridios.

SISTEMA EXCRETOR

Se ubica en la parte inferior de la cavidad pericárdica y tiene la forma de un tubo doblado hacia atrás (⊃), con dos ramas paralelas y una sobre la otra. La rama inferior es un riñón verdadero cuya extremidad anterior se comunica con la cavidad pericárdica, llena de fluido, mientras que la posterior continúa en una vejiga que yace sobre el riñón, y abre anteriormente en la cavidad branquial.

Los riñones extraen los deshechos del metabolismo de la sangre y del fluido pericárdico, los cuales, mediante una corriente de agua generada por la pared ciliar de la vejiga, son llevados al medio exterior.

SISTEMA NERVIOSO Y ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

El sistema nervioso comprende tres pares de ganglios principales: cerebro-pleural y visceral, conectados por el nervio paleal, y pedal.

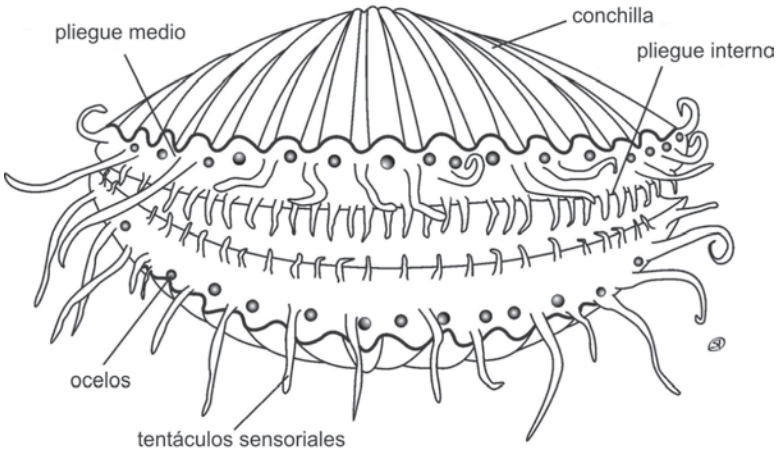


Figura 14. 7. Órganos de los sentidos. Esquema de un pectinoideo con las valvas abiertas, mostrando la posición de los ocelos y tentáculos (redibujado de una fotografía en Abbot y Dance, 1982).

Los órganos de los sentidos están distribuidos por diversas regiones del cuerpo, principalmente en los bordes de los lóbulos del manto y los extremos de los sifones. Los primeros suelen llevar **tentáculos sensoriales**, y entre ellos pueden existir **ojos (ocelos)** bastante elaborados, en otros situados en la extremidad de los sifones, o en el propio borde del manto (Figura **14**. 7).

Próximo a la región pedal se ubica un par de pequeños **estatocistos** cuya función consistiría en mantener el equilibrio. Son dos cavidades llenas de líquido, con las paredes tapizadas por células sensoriales, conteniendo una concreción esférica o **estatolito**.

En la entrada del sifón inhalante, un **osfradio** sirve para detectar la calidad de los alimentos y provoca el cierre de la cavidad paleal cuando la cantidad de sedimentos transportados supera cierto límite.

SISTEMA MUSCULAR

Una musculatura, por lo general bien desarrollada, participa en el accionar de las partes blandas y duras de los bivalvos. Las marcas o impresiones que estos músculos dejan sobre la superficie valvar, correspondientes a sus áreas de inserción, son muy útiles para reconocer su existencia en las conchillas fósiles. Entre los principales se encuentran los aductores, paleales, sifonales y pedales.

Los **músculos aductores** son los de mayor desarrollo y sirven para el cierre de las valvas, ejerciendo así una acción opuesta a la del **ligamento**, encargado de la apertura de las mismas. De acuerdo con su ubicación, los músculos aductores se diferencian en **anteriores** y **posteriores** (Figura **14**. 8). En los bivalvos **dimiarios**, poseedores de ambos músculos, el tamaño de los mismos puede ser igual o subigual (**isomiarios** u **homomiarios**, Figura **14**. 8 A) o diferir notoriamente (**heteromiarios** o **anisomiarios**, Figura **14**. 8 B, C). Cuando la reducción en tamaño del anterior llega hasta su total desaparición, permaneciendo solo el posterior, se dice que el bivalvo es **monomiario** y, en este caso, la única impresión muscular existente ocupa una posición subcentral, aunque siempre algo desplazada hacia la parte posterior (Figura **14**. 8 D).

En muchos casos es posible distinguir, aun en las impresiones, las porciones de fibras lisas y estriadas de cada músculo aductor, ya que los haces están separados. La relativa importancia de los tipos de fibras musculares está relacionada con la forma de vida del bivalvo: en especies sedentarias (como ostras o pectínidos apoyados o bisados) la porción de fibra lisa es dominante, mientras que en pectínidos nadadores la mayor parte del músculo aductor está integrado por fibras estriadas.

El manto se adhiere a la conchilla por medio de los **músculos paleales**, los que actúan en la retracción del mismo antes del cierre de las valvas, y su mayor desarrollo lo presentan a lo largo de los márgenes paleales formando la **línea paleal**. Esta última, en las especies dimiarias conecta a ambos músculos aductores (Figura **14**. 8 A, C), mientras que en algunas de las monomiarias se halla ausente (Figura **14**. 8 D).

La línea paleal puede ser doble, indicando que los músculos tuvieron una doble línea de inserción o que anteriores áreas de fijación del manto no fueron cubiertas por la capa más in-

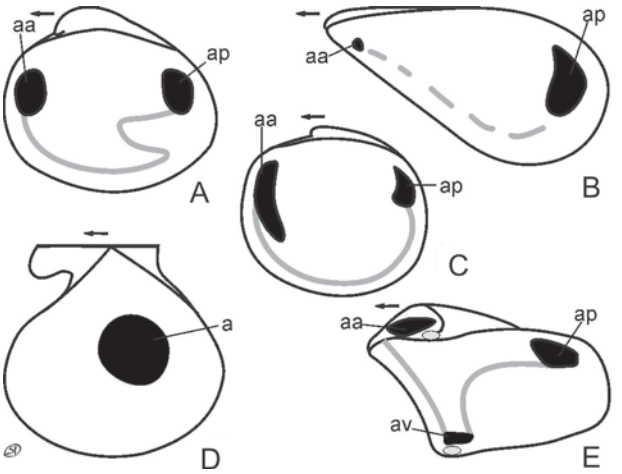


Figura 14. 8. Impresiones de músculos aductores y paleales. Esquemas del interior de valvas derechas; la región anterior de la conchilla se halla hacia la izquierda de cada figura. A. veneroideo; B. mytiloideo; C. lucinoideo; D. pectinoideo; E. foladoideo. a = aductor; aa = aductor anterior; ap = aductor posterior; av = aductor ventral. Aductores (en negro): A-C. dimiarios; A. dimiario isomiario; B-C. dimiarios heteromiarios; D. monomiario; E. con tres músculos aductores, el accesorio ventral desarrollado a partir de los paleales; en gris los cóndilos de apoyo para el movimiento ántero-posterior de las valvas. Paleales (en gris): A, E. con seno paleal; B. línea paleal discontinua; C. línea paleal continua sin seno; D. línea paleal ausente.

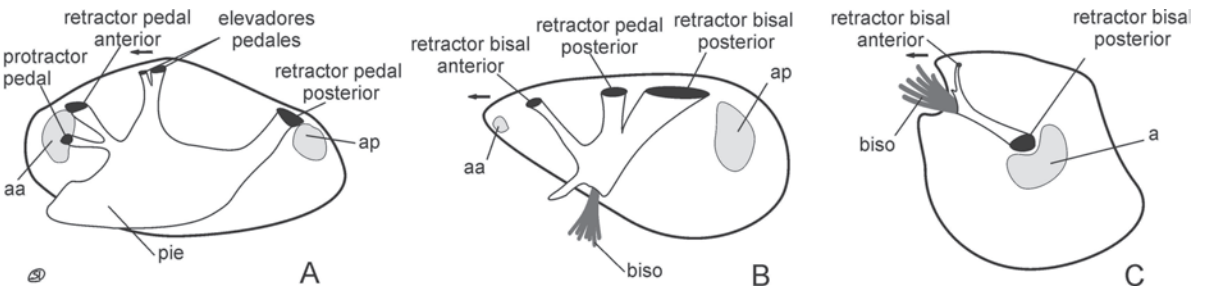


Figura 14. 9. Músculos pedales y bisales. Esquemas del interior de valvas derechas, mostrando la posición de las impresiones de los aductores anterior (aa) y posterior (ap) en gris, de los pedales y bisales en negro. A. dimiario con pie activo (*Tellina*, tellinoideo); B. bisado heteromiario (*Mytilus*, mytiloideo); C. bisado monomiario (*Isognomon*, pterioideo) (esquemas basados en Yonge, 1954).

terna de las valvas. En algunas especies, la línea paleal está definida por una alineación de pequeñas improntas revelando que las fibras musculares del manto se agrupaban en haces (Figura **14**. 8 B). El grupo de las folas presenta una modificación de los músculos paleales por la presencia de un músculo aductor, de posición ventral (Figura **14**. 8 E).

Los sifones son retraídos total o parcialmente entre ambas valvas por medio de los **músculos retractores sifonales**, los que son modificaciones de los músculos paleales. La necesidad de disponer de espacio para los sifones retraídos motiva el retroceso de la línea paleal, originándose una entrante o **seno paleal** (Figura **14**. 8 A). Según posean o no seno paleal, las especies se denominan **senopaleadas** (Figura **14**. 8 A, E) o **integripaleadas** (Figura **14**. 8 B, C), respectivamente.

Los **músculos pedales** actúan en la retracción (**retractores pedales**), extensión (**protractores pedales**) y elevación (**elevadores pedales**) del pie, aunque pueden faltar en ciertas familias cuando el pie se halla atrofiado o ausente. En general producen impresiones equivalentes en ambas valvas, pero en algunos monomiarios inequivalvos las dejan en una sola de ellas. Las marcas de impresión de los retractores, por lo general, se encuentran emplazadas en la región posterior al aductor anterior, y anterior al aductor posterior en el caso de las especies isomiarias (Figura **14**. 9 A), y las de los protractores, por detrás o debajo del aductor anterior (Figura **14**. 9 A). Las marcas de los pedales elevadores se emplazan en la cavidad umbonal, por encima de las impresiones retractoras (Figura **14**. 9 A). Los retractores bisales derivan de los pedales (Figura **14**. 9 B, C).

ALIMENTACIÓN

Todos los bivalvos son micrófagos y no poseen mandíbulas, rádulas o aparatos especiales para manipular, cortar o masticar. De acuerdo con el método de alimentación, los bivalvos pueden ser suspensívoros, detritívoros o carnívoros. La mayoría se alimenta de partículas (diatomeas, dinoflagelados, otras algas y bacterias) que se hallan en suspensión en la masa del agua (**suspensívoros**), algunos lo hacen de partículas alimenticias que se encuentran en

el sedimento que los rodea (**detritívoros**), y unos pocos consumen presas vivas o muertas que atrapan activamente de distinta manera (**carnívoros**).

Estos tres tipos principales de alimentación están relacionados con diferentes clases de branquias: los suspensívoros poseen lamelibranquias, que no solamente filtran el agua para atrapar las partículas en suspensión, sino que además son las encargadas de dirigir esas partículas hasta la boca. Estos bivalvos tienen claramente separadas las corrientes inhalante y exhalante, y filtran gran volumen de agua dentro de su cavidad del manto. Los bivalvos detritívoros pertenecen a dos grandes grupos: los **protobranquios**, con estructuras anteriores ciliadas que penetran el sedimento y lo llevan directamente a la boca, y los **tellinoideos**, que poseen sifones posteriores largos que les permiten aspirar detritos orgánicos o microorganismos de la interfase sedimento/agua. Por su parte los bivalvos carnívoros poseen septibranquias, que ayudan a succionar el agua o la capa superficial del sustrato para atrapar pequeños organismos o sus restos. Este último hábito alimenticio está por lo menos representado en cuatro familias de Anomalodesmata.

La distinción entre suspensívoros y detritívoros es a veces dificultosa, debido a la existencia de «comedores oportunistas», capaces de usar más de un método de alimentación (Cadée, 1984). Algunas especies de Tellinoidea, pertenecientes a los géneros *Tellina*, *Macoma*, *Scrobicularia*, son suspensívoras y detritívoras. Tradicionalmente, los protobranquios Nuculoidea y Nuculanoidea fueron considerados exclusivamente detritívoros, pero tienen especies suspensívoras. *Mytilus edulis* es una especie suspensívora pero también usaría el pie para colectar material depositado en el exterior de la conchilla.

Unos pocos bivalvos desarrollaron otros mecanismos especiales de alimentación. En los que perforan madera (*Teredo* y *Xylophaga*) las branquias no recolectan partículas alimenticias, y el estómago se ha modificado para digerir celulosa. Unos pocos son comensales (Galeommatoidea), y los escasos parásitos viven en los sacos bucales de holoturoideos.

Algunos bivalvos poseen organismos **fotosimbiontes** o **quimiosimbiontes** alojados en distintas partes del cuerpo. Existe una relación de simbiosis entre algunos Cardioidea y Tridacnoidea, que pueden alcanzar gran tamaño, y algas fotosintéticas que se alojan en su manto. Este mecanismos se supone existía también entre los rudistas (Hippuritoidea), grupo mesozoico extinguido restringido a mares someros tropicales (Seilacher, 1998). Por otra parte, se ha descubierto recientemente una relativa variedad de bivalvos (entre ellos varios lucinoideos) que poseen organismos quimiosimbiontes (bacterias quimioautotróficas, metanofílicas o sulfofílicas) alojados en sus branquias o distintas partes del cuerpo, que les permiten habitar ambientes anóxicos, pobres en nutrientes y aun altamente tóxicos (Seilacher, 1990). La acción de las bacterias sobre el sulfuro de las aguas produce carbohidratos y aminoácidos que pueden ser usados como alimentos. En algunos de estos bivalvos (*Solemya*) el tubo digestivo está muy atrofiado. Hábitos similares se han observado en ciertas comunidades de bivalvos habitantes de surgentes volcánicas existentes en las profundidades oceánicas, como la fosa tectónica de las islas Galápagos.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO ONTOGENÉTICO

La mayoría de los Bivalvia tiene un sistema reproductor simple y los sexos son separados; las gametas son descargadas en la cavidad del manto y luego pasan al medio acuático circundante donde se produce la fertilización y el desarrollo del embrión. Algunos muestran caracteres especializados, como hermafroditismo funcional, reversión del sexo, incubación del embrión durante su desarrollo y las etapas larvales y, también, la transformación de una parte del ctenidio como una bolsa incubadora. Los casos de partenogénesis son muy raros.

El **hermafroditismo funcional** ocurre cuando los óvulos y espermatozoides desarrollan y maduran sincrónicamente, pero si el desarrollo de los espermatozoides se acelera con respecto al de los óvulos, resulta el **hermafroditismo protándrico**, como el de *Teredo navalis* y *Ostrea edulis*, donde se produce una alternancia regular de los sexos, con una fase masculina y otra femenina, por cada año. La mitad de la población reproductora comienza como masculina en cada estación y cambia a femenina en la siguiente, mientras en la otra mitad ocurre a la inversa, por lo que siempre se hallan presentes ambos sexos.

A partir del embrión, el desarrollo ontogenético puede darse en forma directa o indirecta. En el caso del desarrollo directo, el bivalvo completa su formación dentro del huevo. En el desarrollo indirecto, el plan básico incluye a dos estadios larvales consecutivos, aunque en algunas especies uno de ellos puede estar ausente. En el primero (**trocóforo**, Figura **14**. 10 A) la

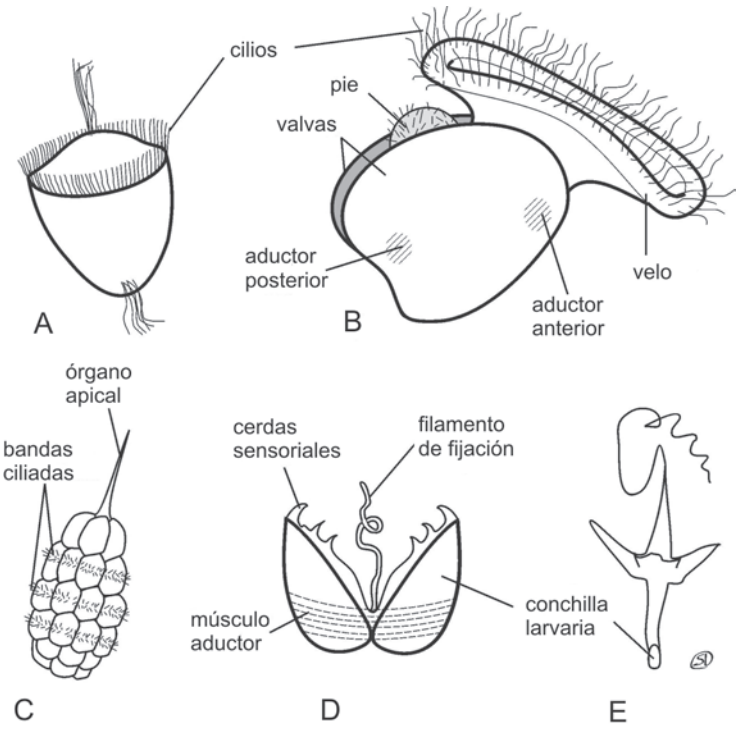


Figura 14. 10. Tipos de larvas de los bivalvos, no a escala. A. trocófora; B. veliger de ostreoideo; C. trocófora con células cobertoras de *Yoldia*; D. gloquidio de Unionidae; E. lasidio de *Mycetopoda* (A, C, D. basados en Ruppert y Barnes, 1969; B. basado en Cox *et al*., 1969; E. basado en Bonetto y Ezcurra, 1965).

invaginación del ectodermo origina a la **glándula de la conchilla**, aparecen los cilios periféricos (**prototroco**) y por último, desarrolla el **surco periostrático**. Los protobranquios poseen larvas trocóforas algo diferentes (Figura **14**. 10 C), cubiertas por grandes células externas. Cuando el prototroco origina al **velo**, se produce el segundo estadio o **veliger** (Figura **14**. 10 B). El velo es un órgano natatorio que consta de dos lóbulos ciliados semicirculares. La larva velígera posee pie, ojos, tentáculos y todas las estructuras primitivas, precursoras de los sistemas del organismo. Al desprenderse el velo, ocurre la metamorfosis desde el estadio larval al organismo juvenil bentónico completamente formado. Al estadio intermedio, cuando coexisten el pie y el velo, se lo denomina **seudoveliger**.

Las larvas velígeras se clasifican en **planctotróficas** y **no planctotróficas** (o **lecitotróficas**), según su tipo de alimentación. Las primeras proceden de huevos con bajo contenido de vitelo, pueden permanecer en el plancton hasta más de 6 meses, se nutren del fitoplancton y poseen gran capacidad de dispersión. Las larvas no planctotróficas proceden de huevos con alto contenido de vitelo y no necesitan alimentarse del fitoplancton. Se las divide en larvas lecitotróficas planctónicas y de desarrollo directo. Las primeras poseen un breve período de permanencia en el plancton (entre minutos hasta unos pocos días), con la consiguiente escasa capacidad de dispersión; en las de desarrollo directo, el organismo se desarrolla íntegramente dentro del huevo, o sea que pasa al estadio veliger y se metamorfiza dentro del mismo, emergiendo un individuo juvenil bentónico.

En algunos bivalvos marinos y de agua dulce, los embriones desarrollan en **bolsas incubadoras** o **marsupios**, dentro de la cavidad del manto, entre las láminas branquiales, y la existencia de la incubación puede quedar revelada en la forma de la conchilla, dando lugar al dimorfismo sexual observable en los árcidos y venerideos recientes y en ciertos fósiles terciarios argentinos, como *Ostrea alvarezii* y *Venericardia inaequalis* (Iribarne *et al*., 1990; del Río, 1995).

En ciertos pelecípodos de agua dulce, los Unionoidea Unionidae, los huevos permanecen un tiempo en incubación en las branquias y desarrollan una larva pequeña, denominada **gloquidio** (Figura **14**. 10 D), con dos valvas unidas por un fuerte aductor larval, pero sin boca ni ano; el manto sirve como órgano de nutrición y el pie es rudimentario. Ya fuera del progenitor, la larva puede adherirse al exte-

rior de un pez por dos largos cordones utilizados para la fijación a las aletas, opérculos o arcos branquiales, hasta completar la metamorfosis y luego vivir al estado libre en el fondo.

Otros bivalvos dulceacuícolas, los Unionoidea Mutelidae, comprenden un grupo de África y otro de América del Sur. Los primeros tienen larva **haustoria**, ectoparásita, grande, con conchilla no calcificada y dos apéndices tubulares, largos, anteriores, que penetran en los tejidos del pez. En los Mycetopodidae sudamericanos, la larva **lasidio**, ectoparásita, con conchilla no calcificada, carece de los apéndices largos y tiene un tamaño mucho menor que la haustoria (Figura **14**. 10 E).

Los mencionados tipos larvales de los bivalvos de agua dulce, diferentes de la veliger característica de las formas marinas, son consecuencia de la larga historia de sus respectivos grupos. *Dreissena* y *Nausitoria* son los únicos bivalvos de agua dulce con larva veliger, libre, nadadora, por lo que serían integrantes relativamente modernos de estos ambientes (Purchon, 1977).

CONCHILLA

MINERALOGÍA, ESTRUCTURA Y DESARROLLO

Los bivalvos poseen un exoesqueleto compuesto por carbonato de calcio y materia orgánica, denominado **conchilla**. Ésta se encuentra formada por dos valvas, que en su gran mayoría están compuestas por tres capas calcáreas, que constituyen el **óstraco** (Figura **14**. 11 A). Exteriormente, la capa externa calcárea está recubierta por el **perióstraco**, de composición orgánica. Algunos géneros recientes de las superfamilias Galaeommatoidea y Chlamydoconchoidea presentan una conchilla interna, formada por dos valvas, con el área juvenil muy grande y circular, sin dientes y sin marcas musculares o paleales.

El carbonato de calcio está representado por los polimorfos **aragonita** y **calcita,** si bien se conoce la presencia de **dahllita** (fosfato carbonático de calcio) en la parte más juvenil de *Pinctada martensi,* y en el perióstraco de *Lithophaga nigra.* Cuando presentes en una misma valva, los sectores calcíticos y aragoníticos siempre están delimitados claramente, integrando distintas capas, y nunca se producen mezclas mineralógicas, ni interdigitaciones cristalográficas o microestructurales. Hay conchillas compuestas íntegramente por aragonita y otras por aragonita y calcita, pero se desconoce la existencia de taxones con conchilla formada únicamente por calcita. Aun en las especies con alto contenido de calcita, la zona larval de la conchilla, la porción calcificada del ligamento y las áreas de fijación musculares, siempre son de composición aragonítica. La materia orgánica de la conchilla, de naturaleza proteica, se denomina **conquiolina,** y es depositada alrededor y dentro de los cristales, así como entre las distintas capas de las valvas.

Las células epiteliales de la superficie del manto segregan el carbonato de calcio y la materia orgánica en el líquido extrapaleal, desde donde se produce la depositación de los polimorfos carbonáticos bajo sus variedades microestructurales. Mientras la capa más externa de la conchilla es segregada por la parte exterior del pliegue externo del manto, las capas media e interna lo son por la superficie general del manto. Por esa razón, las capas interna y media solamente se extienden hasta la línea paleal, y en la franja entre el margen y la misma, la conchilla está integrada por la capa externa únicamente.

Carter (1980) sintetizó el conocimiento del control biológico y ambiental sobre la presencia de las variedades mineralógicas, cristalinas y estructurales de los bivalvos, concluyendo que la formación de los distintos polimorfos así como las microestructuras generadas, resultan del control fisiológico ejercido por el líquido extrapaleal y la materia orgánica. Por otra parte, en ciertos grupos las condiciones ambientales podrían producir modificaciones en los mecanismos secretores. Así, mientras algunas especies de aguas frías de la subfamilia Mytilinae, han incorporado calcita a sus esqueletos, las cogenéricas de aguas tropicales son enteramente aragoníticas. Además, la relación calcita/aragonita en *Mytilus edulis* y *Mytilus californianus* resulta modificada, entre otros factores, por la temperatura y salinidad del agua. De esta manera, el análisis de los polimorfos y microestructura presentes en conchillas fósiles permite inferir condiciones paleoambientales, siempre y cuando se puedan efectuar correlaciones confiables con representantes modernos del grupo en estudio.

La incorporación de calcita a las conchillas durante la evolución de los bivalvos, originalmente aragoníticos, trajo una serie de ventajas de carácter mayormente mecánico. Así, la presencia de capas aragoníticas y calcíticas en contacto, cada una con sus diferentes propiedades fisico-mecánicas, evita la propagación de fracturas verticales desviando la energía en

Cuadro 14. 1. Importancia paleoecológica de los elementos traza en las conchillas.

Además del calcio constituyente de las conchillas, existen otros elementos foráneos como parte integrante de las mismas. De acuerdo con su concentración mínima se los considera elementos trazas o minoritarios. Los más frecuentes son el magnesio y el estroncio, ya que por sus cargas y radios atómicos similares a los del calcio, fácilmente lo sustituyen en las moléculas de calcita o aragonita. Ambos elementos se encuentran tanto en la superficie, cuanto en el interior de los cristales, ya sea incorporados como una fase mineralógica en distintos sectores del esqueleto o diseminados dentro de la materia orgánica. La concentración del magnesio y estroncio en una conchilla depende de varios factores:

a- Proporción original del Mg/Ca de las agua oceánicas.

b- Presencia de calcita o aragonita en el esqueleto: esto obedece al hecho que el magnesio sustituye más fácilmente al calcio del polimorfo calcita, debido a que la magnesita es isoestructural con la calcita, mientras que la estroncianita lo es con la aragonita.

c- Control fisiológico: el organismo determina o favorece la presencia de uno u otro catión en ciertas microestructuras, o controla la variación de la relación Mg/Ca durante el desarrollo ontogenético del mismo.

d- Diagénesis: los efectos diagenéticos pueden reducir notablemente la concentración original del magnesio en las conchillas.

e- Temperatura de las aguas circundantes: es sabido que existe una relación directa entre el aumento de la temperatura y la concentración del Mg en los depósitos inorgánicos, mientras que es inversa para con el Sr. Sin embargo esta relación es muy variable en los organismos vivos, ya que la misma se ve influenciada por factores fisiológicos. Ej. *Mytilus*.

La relación de los isótopos estables del oxígeno, carbono y estroncio contenidos en las conchillas, resulta una excelente herramienta paleoambiental, siempre y cuando las influencias diagenéticas y fisiológicas sobre los mismos sean apropiadamente evaluadas . Estos isótopos se encuentran en los exoesqueletos, y debido al equilibrio entre la relación isotópica de la conchilla con la del agua, cualquier variación ocasionada por cambios en la temperatura o salinidad de las aguas oceánicas, se refleja en la composición isotópica de las conchillas. De esta forma, el cálculo de relaciones isotópicas en los organismos fósiles, permite reconstruir la evolución de las paleotemperaturas a través del tiempo.

Una de las determinaciones isotópicas más usadas en el análisis de paleosalinidades y paleotemperaturas son las que se basan en la relación O^{18}/O^{16}. Esto se debe a que la variación de dicha relación con las temperaturas oceánicas, se encuentra muy bien estudiada y porque los factores fisiológicos influyen mínimamente en la misma. Este método también es aplicable al análisis de los ciclos estacionales de las conchillas, a la velocidad de crecimiento de los exoesqueletos, así como también a la determinación de las variaciones ontogenéticas de estas relaciones isotópicas. En cambio, el uso de la relación C^{13}/C^{12} aplicada a las interpretaciones paleoambientales no es tan exitosa, porque ésta se ve muy afectada por factores diagenéticos. Este método suele usarse, en combinación con el O^{18}/O^{16} para la estimación de paleosalinidades.

Por otra parte, la variación de la relación isotópica Sr^{87}/Sr^{86} de las aguas oceánicas en respuesta a cambios climáticos, es utilizada con frecuencia en la determinación de paleotemperaturas durante el Mesozoico y Cenozoico. Al comparar el contenido Sr^{87}/Sr^{86} presente en las capas calcíticas de las conchillas con la curva estándard, pueden inferirse la edad y temperatura de las aguas donde vivieron los organismos analizados. Este método ha sido aplicado a ostreas y pectínidos miocenos de Argentina, proporcionando las mismas edades calculadas por otros métodos radimétricos como el del K/Ar, contenido en el sedimento adyacente.

Finalmente, el análisis del contenido de proteínas y lípidos de la materia orgánica del exoesqueleto fósil, provee de información sobre la edad del mismo, de la temperatura del ambiente diagenético, y ofrece, a la vez, un registro isotópico y molecular de estrategias tróficas, caminos biosintético y condiciones paleoambientales. Uno de los cálculos más usados es el de la proporción de los aminoácidos D-alloisoleucina/L-isoleucina, pero está limitado al Neógeno y Pleistoceno.

forma paralela a la superficie entre las dos capas. Además, el clivaje de los cristales de calcita en ciertas estructuras foliadas permite que las fuerzas destructoras queden localizadas alrededor del punto de estrés, en lugar de extenderse a zonas más distantes. Otra de las ventajas es la reducción de la densidad de las conchillas por la incorporación de calcita (densidad δ calcita = 2,71 g/cc, densidad δ aragonita = 2,93 g/cc), lo que está relacionado con la capacidad de natación que presentan algunas especies de la familia Pectinidae, o la capacidad de apoyarse sobre un sustrato blando sin hundirse que poseen algunos ostreoideos.

Además del calcio, en la composición química de la conchilla intervienen otros elementos minoritarios, como el magnesio y el estroncio, cuyas proporciones se pueden utilizar como indicadores paleoambientales (Cuadro **14**. 1).

Al sector de la conchilla segregado durante el estadio larval se lo conoce como **prodisoconcha**, siempre de composición aragonítica, y a la conchilla resultante de la metamorfosis, **disoconcha**. La formación de la prodisoconcha se inicia en la larva trocófora, cuando la glándula de la conchilla segrega una cutícula no calcificada, marcando el comienzo de la formación de la capa más externa del perióstraco. A continuación, en la gran mayoría de las especies, la glándula de la conchilla y el surco periostrático producen la calcificación inicial a ambos lados de la cutícula, originándose las

valvas derecha e izquierda. La cutícula permanecerá sin calcificar y dará lugar a la línea charnelar dorsal por la que se articulan ambas valvas. Este primer estadio calcificado corresponde a la **prodisoconcha I (PI)**, la que posee valvas muy delgadas, traslúcidas, semicirculares y carentes de ornamentación, aunque con aspecto granuloso bajo microscopio óptico. Durante el estadio veliger el margen exterior del pliegue externo del manto deposita la **prodisoconcha II (PII)** que, comparada con la PI, resulta más convexa, y posee un ligamento y charnela primitivos (**provínculo**). Los umbones ya están formados y la ornamentación se halla restringida al desarrollo de líneas comarginales. El momento en que la PI encierra por completo a la larva en desarrollo, se considera el límite entre ambas prodisoconchas y, para algunos especialistas, el mismo indicaría la formación del verdadero manto.

La relación entre el tamaño de la PI y PII permite reconocer el modo de desarrollo larval en taxones fósiles. Así, las larvas planctotróficas presentan PI muy pequeñas, mientras que la PII alcanza grandes dimensiones (200-600 μm), reflejando largos períodos planctónicos velígeros. En cambio, en las larvas lecitotróficas planctónicas, la PII está pobremente desarrollada debido a que el estadio velígero fue muy corto, y la longitud de la PI oscila entre 135 μm y 230 μm. En las larvas con desarrollo directo las PI alcanzan las mayores dimensiones conocidas (230-500 μm).

La disoconcha suele presentar ornamentación, forma y charnela muy diferentes a las de la prodisoconcha y sus características morfológicas serán descriptas más adelante.

MICROESTRUCTURAS

Cada capa integrante de una valva se caracteriza por su **microestructura**, la que se halla definida por la composición química y el arreglo

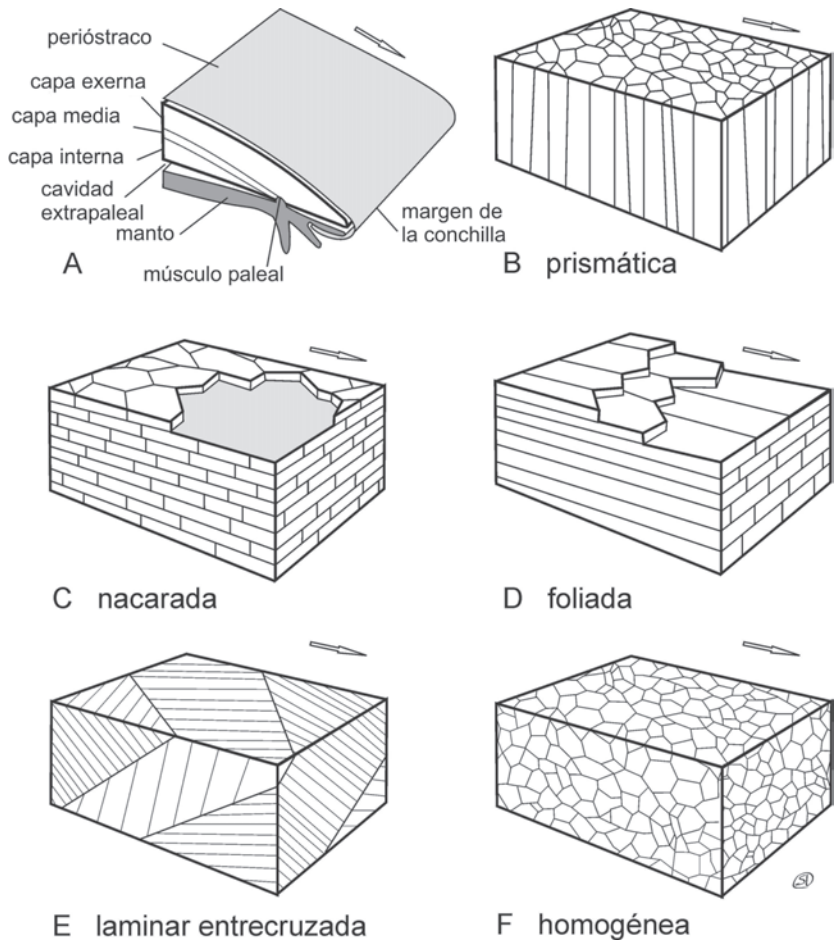


Figura 14. 11. A. bloque del margen de la comisura, esquema de la estructura general de la conchilla y la relación de las distintas capas que la integran con el manto; B-F. principales microestructuras de la conchilla de los bivalvos, esquematizadas en bloques, mostrando una sola capa cada uno; la flecha señala hacia la comisura, en la dirección del crecimiento de la conchilla: B. microestructura prismática, C. microestructura nacarada, D. microestructura foliada, E. microestructura laminar entrecruzada, F. microestructura homogénea.

espacial de los cristales o agregados cristalinos, y puede estudiarse en cortes delgados o superficies pulidas de las valvas. En años recientes se le ha prestado particular atención a este carácter en los bivalvos, habiéndose reconocido diferentes tipos de microestructuras, entre ellas, las denominadas: homogénea, prismática, laminar, nacarada, foliada y entrecruzada.

La microestructura **homogénea** se compone de agregados de cristales aragoníticos, muy pequeños, irregulares, cuyos ejes cristalográficos se disponen sin orientación preferencial (Figura **14**. 11 F).

En la microestructura **prismática** los cristales son de calcita o aragonita, columnares, más largos que anchos, adyacentes y paralelos entre sí (Figura **14**. 11 B). La prismática calcítica es casi exclusiva de la capa externa de los representantes del orden Pterioida y la superfamilia Hippuritoidea, mientras que la aragonítica se presenta en la mayoría de los bivalvos.

La microestructura **laminar** está integrada por cristales o agregados cristalinos con formas de listones que constituyen láminas paralelas o ligeramente oblicuas a la superficie deposicional de la conchilla. La variedad más común es la **nacarada**, de composición aragonítica, y donde las láminas paralelas entre sí se componen de tabletas poligonales o redondeadas, separadas por láminas de conquiolina (Figura **14**. 11 C). El eje cristalográfico c de la aragonita es perpendicular al plano de las capas. Nunca forma la capa externa. La microestructura nacarada muestra dos variedades: **nacarada escalonada** y **nacarada columnar**. En la primera, en un corte perpendicular a la superficie valvar, se observa que las tabletas de las sucesivas láminas se apilan como los peldaños de una escalera o los ladrillos de una pared; en la segunda, en un corte vertical, las tabletas se apilan unas sobre otras formando columnas. Estas estructuras se hallan entre las más primitivas y frecuentes.

Otra variedad de estructura laminar es la **foliada regular**, prácticamente restringida al orden Pterioida. En ella, los cristales con forma de listones calcíticos paralelos entre sí, originan láminas inclinadas con respecto a la superficie deposicional de las valvas, con el eje cristalográfico c orientado en la dirección de crecimiento (Figura **14**. 11 D).

En la microestructura **laminar entrecruzada** se presentan lamelas de 1º y 2º orden. La unidad estructural básica está constituida por agregados cristalinos con forma de listones y varillas. Los listones, paralelos entre sí, originan las lamelas de 2º orden, y la agrupación de éstas, las lamelas de 1º orden. En lamelas de 1º orden adyacentes, las lamelas de 2º orden inclinan en direcciones opuestas, confiriendo a la estructura un aspecto entrecruzado (Figura **14**. 11 E). Cuando la microestructura entrecruzada es aragonítica, se la califica como **porcelanácea**, y si es calcítica **entrecruzada foliácea**. La microestructura **entrecruzada compleja** es similar a la anterior, excepto que las láminas de 1º orden también muestran variadas orientaciones.

RASGOS EXTERIORES, ORIENTACIÓN Y FORMA DE LA CONCHILLA

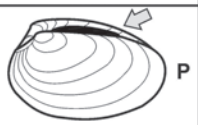
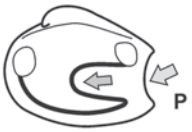
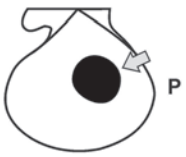
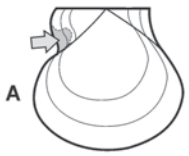
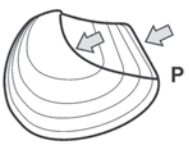
No existe una regla unánime aplicable a la orientación de la conchilla, pero el conjunto de criterios más seguros para reconocer las partes anterior y posterior se sintetiza en el Cuadro **14**. 2.

La **región dorsal** de la conchilla es donde se encuentra el istmo del manto y se emplaza la charnela o aparato que articula ambas valvas. La zona opuesta es la **región ventral**, mientras que las **regiones anterior** y **posterior**, corresponden a la ubicación de la boca y el ano, respectivamente (Figuras **14**. 1 y 12 A). Situando la región dorsal superiormente y la anterior en la dirección del observador, quedan definidas las **valvas izquierda** y **derecha**. El **largo** de la conchilla corresponde a la línea mayor paralela al eje de la charnela, medida desde el extremo anterior al posterior de las valvas; el **alto** es la distancia máxima entre los márgenes ventral y dorsal medida perpendicularmente al eje charnelar; el **ancho** corresponde a la distancia entre dos planos tangentes a cada una de las valvas y paralelos entre sí, y al plano de la **comisura** o línea determinada por la unión de las valvas.

La **forma** de la conchilla está determinada por el contorno de las valvas en vista lateral, y se la designa comparándola con las formas de géneros bien conocidos. Así, el término **pectiniforme**, evoca la forma de la del género *Pecten* (Figura **14**. 13 A), la **mytiliforme** a la del género *Mytilus* (Figura **14**. 9 B), **ensiforme** a la de *Ensis*, etc. Las conchillas pueden presentar una extensión posterior o **rostro**; en otras esta región puede estar **truncada** en un margen posterior recto (Figura **14**. 13 C).

La región dorsal donde comenzó la calcificación de la conchilla se denomina **ápice**. A continuación, se encuentra la zona más convexa de la valva, llamada **umbón,** que representa la transición entre el ápice y el resto de la superficie valvar (Figura **14**. 12). La zona interior de las valvas coincidente con el umbón es la **cavi-**

Cuadro 14. 2. Criterios para la orientación de las conchillas de bivalvos.

INDICAN PARTE POSTERIOR	INDICAN PARTE ANTERIOR
El ligamento alojado en ninfas 	Estructuras relacionadas con el pie hiancia pedal 
Estructuras relacionadas con los sifones: seno paleal hiancia sifonal 	Estructuras relacionadas con el biso hiancia bisal 
El músculo mayor en heteromiarios (excepción: lucinoideos) 	
En monomiarios, músculo aductor más próximo al borde posterior 	seno bisal 
Extremo aguzado (rostro) 	ctenolio 
Carena diagonal única Porción truncada del margen 	

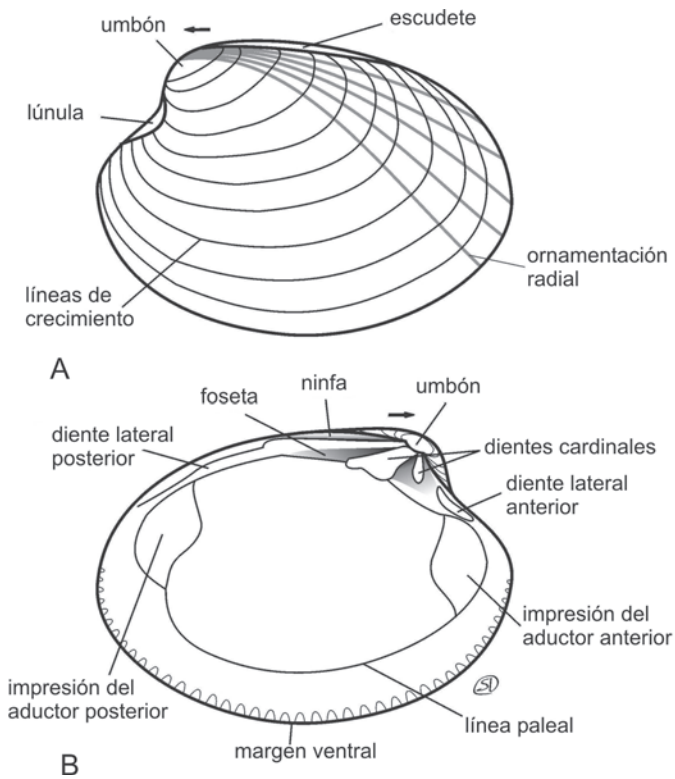


Figura 14. 12. Esquema general de la conchilla de un heterodonto hipotético mostrando: A. los caracteres externos y B. los caracteres internos principales.

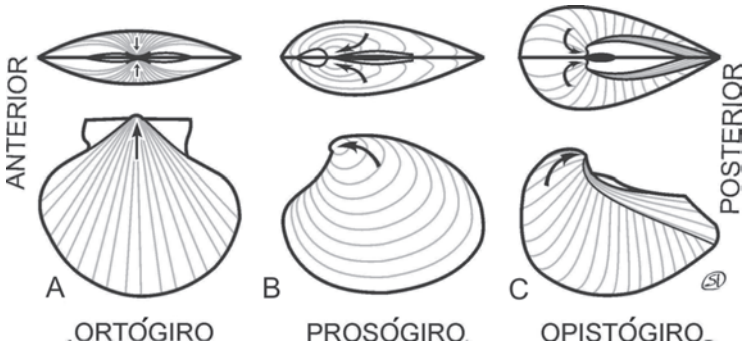


Figura 14. 13. Tipos de conchilla según los umbones. Vistas dorsales (arriba) y laterales izquierdas (abajo) de tres bivalvos en vista externa. A. umbón ortógiro de un Pectinoidea; B. umbón prosógiro de un Crassatelloidea; C. umbón opistógiro de un Trigonioidea.

dad umbonal. Los umbones son **opistógiros** cuando se inclinan hacia la parte posterior de la conchilla, **prosógiros** si lo hacen hacia adelante, y **ortógiros** (o **mesógiros**) cuando los umbones de ambas valvas se enfrentan (Figura **14**. 13).

Si las dos valvas son iguales (simétricas) o aproximadamente semejantes entre sí, las conchillas se califican como **equivalvas,** en cuyo caso el plano que contiene a la comisura coincide con el sagital del animal y es un plano de simetría (Figura **14**. 14 A y C). Las valvas son **inequivalvas** cuando presentan distinto grado de globosidad u ornamentación en cada valva, y no puede hacerse coincidir la comisura con un plano de simetría (Figura **14**. 14 B y D). Vistas lateralmente, las mismas pueden ser **equilaterales**, en el caso que el ápice y el umbón ocupen un lugar central sobre la línea dorsal, y las partes anterior y posterior de las valvas constituyan imágenes especulares (Figura **14**. 14 A y B). Son **inequilaterales** cuando el umbón se encuentra desplazado hacia el borde anterior o posterior, en cuyo caso generalmente las zonas anterior y posterior difieren en tamaño y forma (Figura **14**. 14 C y D). Cuando el umbón se sitúa en el extremo anterior de la línea dorsal, se lo denomina **terminal**. En términos de oblicuidad, se considera el ángulo formado entre la línea dorsal y la línea media de la valva, la cual pasa por los umbones y llega hasta el margen ventral: las valvas son **aclinas** si ese ángulo es de 90° (Figuras **14**. 14 A y 15 F); si es agudo, entonces son **prosoclinas** (inclinadas hacia adelante, Figuras **14**. 14 C y D), u **opistoclinas** (inclinadas hacia atrás, Figura **14**. 15 E) si el ángulo es mayor de 90°.

El margen dorsal de algunos bivalvos suele modificarse por el desarrollo de áreas triangulares aplanadas a cada lado del umbón, denominadas **aurículas** (superfamilia Pectinoidea), o por la presencia de un **lóbulo** anterior (Ambonychioidea, Kalenteroidea, Figura **14**. 15 G), o una **expansión alada** posterior. Las aurículas (Figura **14**. 15 A, B y E) pueden ser dos (anterior y posterior) o una, separadas o

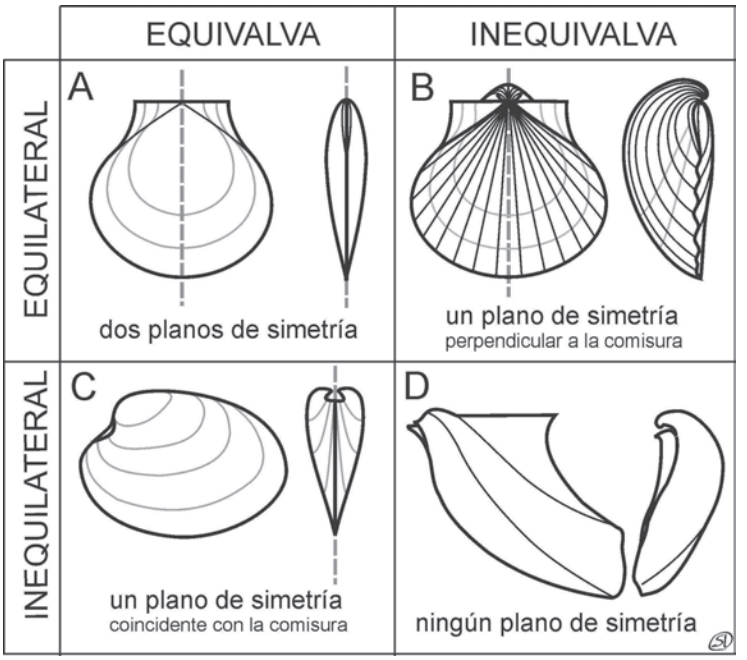


Figura 14. 14. Forma general de las conchillas (equivalvas e inequivalvas) y de las valvas (equilaterales e inequilaterales) de los bivalvos según la simetría. Esquemas del aspecto exterior general de conchillas con ambas valvas articuladas, en vistas lateral izquierda y anterior. Con línea cortada se indican los planos de simetría. Los diagramas corresponden a esquemas simplificados de los siguientes géneros de bivalvos presentes en el Jurásico sudamericano: A. *Entolium* (equivalva equilateral); B. *Weyla* (inequivalva equilateral); C. *Cardinia* (equivalva inequilateral); D. *Gervillaria* (inequivalva inequilateral, torsionada).

no del **disco** por líneas netas o **suturas**. La función de estas estructuras es variada: básicamente prolongan la línea dorsal, de modo que el eje de articulación coincide con una estructura sólida; también pueden contribuir a proteger la corriente exhalante alejándola de la conchilla. En el caso de bivalvos bisados las aurículas proporcionan dos puntos extras de apoyo, permitiendo que el biso se fije al sustrato dentro de un triángulo virtual formado por tres puntos, impidiendo de este modo que la conchilla sea dada vuelta.

En el caso de organismos adultos bisados, la presencia del biso se encuentra registrada en el área anterior de las valvas. Una de las posibles marcas dejadas es el **seno bisal,** que consiste en una pequeña concavidad del margen valvar por debajo del lóbulo anterior de algunos géneros como *Pteria.* Si esta entrada es profunda, como ocurre en ciertos pectínidos, se la designa **escotadura bisal**, la cual está situada por debajo de la aurícula anterior de la valva derecha (Figura **14**. 15 B). En el borde ventral de la escotadura puede disponerse el **ctenolio**, formado por una hilera de dientes cortos y arqueados, entre los cuales pasan las fibras del biso (Figura **14**. 15 B). De este modo las fibras se fijan a lo largo de una línea, reforzando la resistencia del biso a la torsión (por corrientes o depredadores) y al desprendimiento del sustrato. Acompañando al biso existen otras modificaciones, tales como la reducción del mar-

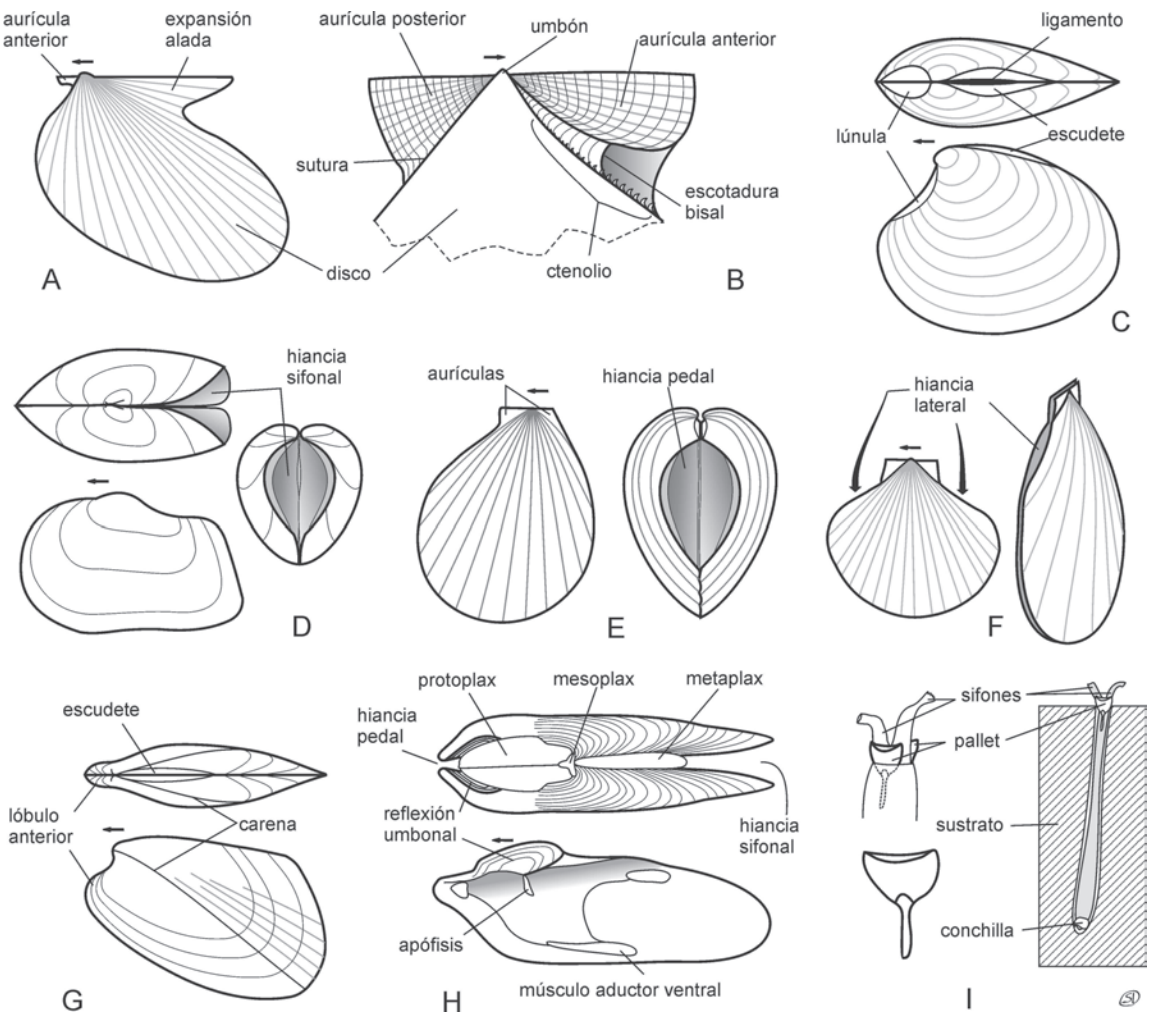


Figura 14. 15. Estructuras especiales de la conchilla. A. aurícula anterior y expansión alada posterior en un Aviculopectinoidea, vista lateral izquierda; B. aurículas anterior y posterior, sutura, escotadura bisal y ctenolio en un Pectinoidea bisado, vista lateral derecha de la región dorsal; C. lúnula y escudete en un Veneroidea, vistas dorsal y lateral izquierda; D. hiancia sifonal en un Myoidea, vistas dorsal, lateral izquierda y posterior; E. hiancia pedal en Limoidea, vistas lateral izquierda y anterior; F. hiancias laterales (subauriculares) en un Pectinoidea nadador, vistas lateral y oblicua; G. lóbulo anterior en un Kalenteroidea, vistas dorsal y lateral izquierda; H. placas accesorias a la conchilla en un Pholadoidea, vista dorsal, apófisis en interior de valva derecha; I. *pallets* en un Pholadoidea, detalle del extremo de los sifones con los *pallets* en posición, un *pallet* aislado y esquema de la posición general de vida con indicación de la posición de los *pallets*.

gen anterior, aun hasta desaparecer, con umbones terminales (*Pteria, Mytilus*).

Otras estructuras comunes en el margen dorsal son la **lúnula** y el **escudete**, bien desarrollados en casi todos los integrantes del orden Veneroida (Figura **14**. 15 C, G). La primera se sitúa por delante del umbón, tiene forma de corazón y se supone que proporciona estabilidad a los organismos infaunales durante el proceso de enterramiento. El escudete es un área elongada, paralela y adyacente al margen dorso-posterior. Su ornamentación e inclinación, así como la presencia, en algunos grupos, de una arista paralela a su longitud, lo diferencian del resto de la superficie valvar.

Las **hiancias** son aberturas permanentes en la conchilla, es decir una región donde ambas valvas no quedan en contacto cuando la conchilla se cierra. Su función es permitir el paso de órganos voluminosos que no son retraidos completamente en la conchilla (sifón: Figura **14**. 15 D, pie: Figura **14**. 15 E), o dejar paso a estructuras que salen permanentemente al exterior (como el biso), permitir el paso de chorros de agua con las valvas cerradas (algunos pectinoideos nadadores, Figura **14**. 15 F). Pueden ser: posteriores o sifonales, anteriores (pedales o bisales), y laterales o auriculares (en pectinoideos nadadores).

Muchos bivalvos perforantes poseen **placas accesorias** calcáreas (Figura **14**. 15 H), y algunos tienen además estructuras calcáreas llamadas ***pallets*** (Figura **14**. 15 I), que no se hallan en contacto con la conchilla, y que utilizan para cerrar la parte distal de la perforación cuando el animal está retraido.

Las valvas crecen por sus márgenes, y las sucesivas posiciones del borde son registrados en la superficie valvar como **líneas comarginales de crecimiento** (paralelas al margen), las que también pueden indicar cambios en la velocidad de secreción carbonática (Figura **14**. 12). Sobreimpuestas a estas líneas, se observan rasgos ornamentales de tipo radial, comarginal u oblicuo. La **ornamentación radial** consiste en costillas o pliegues, o ambos, que divergen desde el umbón hacia el margen ventral (Figura **14**. 16 A).

Algunas formas poseen otra costulación que también diverge desde el umbón, pero en forma oblicua al margen (Figura **14**. 16 C). La **ornamentación comarginal** está compuesta por lamelas o costillas paralelas al margen ventral (Figura **14**. 16 B), que pueden presentar escamas, proyecciones espinosas o tubérculos, situados en su intersección con la escultura radial (Figura **14**. 16 D-F). Resulta de importancia taxonómica la presencia de **microesculturas**,

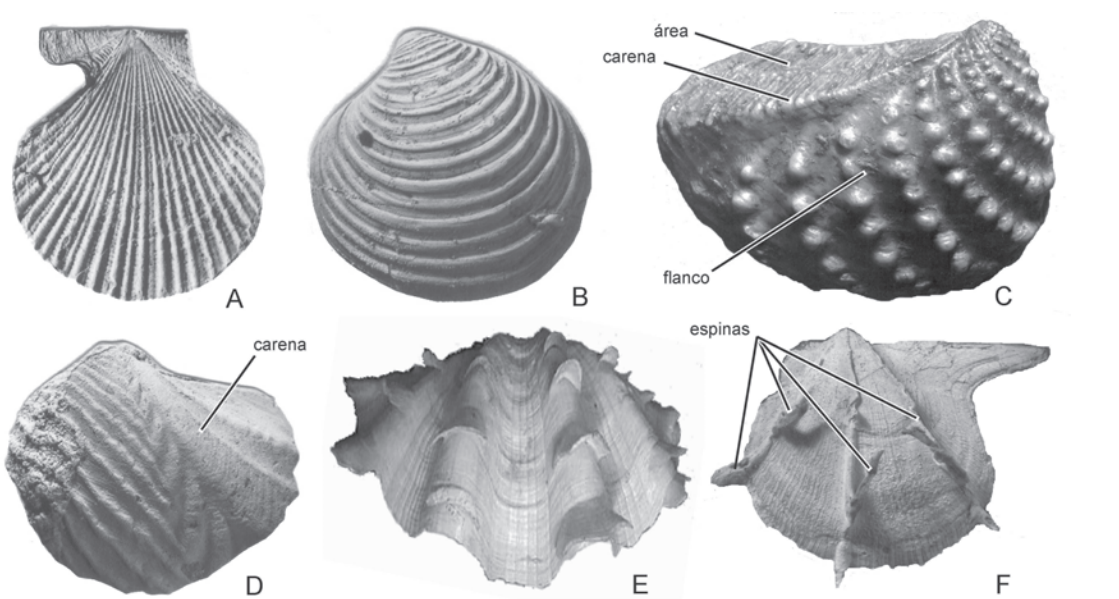


Figura 14. 16. Tipos de ornamentación en la conchilla de los bivalvos. A. costulación radial, *Chlamys textoria*, MLP 23607, Jurásico Temprano, Argentina; B. ornamentación comarginal, *Eriphyla lotenoensis*, MLP 1669, Jurásico Tardío, Argentina; C. carena umbonal y diferenciación de ornamentación comarginal en área y oblicua tuberculada en flancos, *Myophorella* sp., Jurásico; D. flanco con costillas en «V», *Iotrigonia radixscripta*, MLP 6710, Jurásico Medio, Argentina; E. ornamentación radial con escamas, *Tridacna* sp., viviente; F. ornamentación radial con espinas, *Palmoxytoma* sp., Jurásico Temprano, Nueva Zelanda.

las que ya están presentes en los estadios iniciales de la disoconcha, pudiéndose extender o no al resto de la superfice y ser diferente sobre ambas valvas. La microescultura **camptonectes**, por ejemplo, que consiste en delgadas estrías que divergen desde el umbón y corren oblicuas a los elementos radiales, es común en las superfamilias Pectinoidea, Limoidea y Anomioidea. La microescultura ***shagreen*** es un reticulado semejante a la malla de un tamiz, formado por el contacto entre lamelas comarginales de trazado sinuoso u ondeado, común en varios géneros de pectínidos.

RASGOS INTERIORES

Los caracteres internos de las valvas (Figura **14**. 12 B) incluyen a los relacionados con su articulación y las marcas de fijación de los músculos y del manto. La articulación está dada por la **charnela**, una estructura situada en la región dorsal de la conchilla, integrada por **dientes** y **fosetas**, el **ligamento** y, en algunos grupos, también por **placas calcáreas accesorias**. Las charnelas se clasifican de acuerdo con las características de la dentición y se conocen cuatro tipos básicos (adonta, taxodonta, actinodonta y heterodonta).

La función de los dientes y fosetas en los bivalvos es servir de guía para evitar la rotación ántero-posterior de las valvas durante el cierre y asegurar que éste sea hermético. Generalmente se encuentran por debajo del eje de articulación.

Si los dientes no están desarrollados (ostreoideos, solemioideos, *Anodonta*) se trata de una charnela **adonta**, común en formas del Paleozoico (Figura **14**. 17 A). Secundariamente esta charnela también es frecuente en bivalvos excavadores profundos (superorden Anomalodesmata) y en algunos cementados o bisados.

La charnela **taxodonta** consiste en una serie de dientes cortos, paralelos entre sí, rectos o en forma de «v» asimétrica invertida, que pueden ocupar todo el margen dorsal (**arcoideos**), o estar divididos en una hilera anterior y otra posterior, separadas por un espacio donde se ubica el ligamento (**nuculoideos**). Algunos autores distinguen, según su origen, las charnelas taxodontas **ctenodontas** (Figura **14**. 17 B) = primarias (Nuculoidea) y las taxodontas **seudoctenodontas** (Figura **14**. 17 C) = secundarias (Arcoidea).

Cuando los dientes divergen desde el umbón, siendo los más externos casi paralelos y adyacentes al margen dorsal, se trata de una charnela **actinodonta** (Figura **14**. 17 D), una de las denticiones más primitivas, existente en muchos bivalvos del Paleozoico Inferior. Se halla en formas de agua dulce como *Amblema* (Unionoidea) y en la superfamilia Trigonioidea se presenta una variante denominada **esquizodonta** (Figura **14**. 17 E), con pocos dientes muy fuertes y crenulados, radiando de los umbones.

La charnela **heterodonta** se caracteriza por poseer dos tipos de dientes: **cardinales**, situados por debajo del umbón, y **laterales,** más alejados del mismo, separados de los cardinales por espacios adontos, y que en muchos casos pueden no estar presentes (Figura **14**. 17 F).

Para describir la charnela heterodonta se han ideado varios sistemas de fórmulas, que permiten una notación clara de los dientes y fosetas y sus relaciones. En el sistema propuesto por Bernard y Munier-Chalmas, que permite identificar homologías, es necesario conocer la ontogenia de la charnela. En el primer estadio que sigue al larval, los dientes aparecen como lamelas paralelas al margen dorsal (identificadas con números romanos, impares los de la valva derecha y pares los de la valva izquierda). Las lamelas anteriores originan los dientes laterales anteriores (con la misma denominación) y todos los cardinales (con números arábigos según qué lamelas los han originado). Las lamelas posteriores solamente originan los dientes laterales posteriores. En el ejemplo ilustrado en la Figura **14**. 17 G, correspondiente a un Veneroidea, los dientes cardinales de la valva derecha anterior, medio y posterior, se indican con los números y letras 3a, 1 y 3b, respectivamente. En este ejemplo, la valva izquierda tiene tres cardinales (anteriores 2a y 2b, y posterior 4b), además de un lateral anterior (AII) y otro posterior (PII). Teniendo en cuenta la mencionada designación numérica, cada bivalvo heterodonto puede identificarse mediante una fórmula dentaria similar a una fracción, en la que el numerador indica los dientes de la valva derecha, y el denominador a los de la valva izquierda, comenzando por la parte anterior, y ubicando cada término en la posición relativa que guardan los dientes entre sí, como se muestra en el ejemplo (Figura **14**. 17 G):

$$\frac{\text{AI}\quad \text{AIII}\quad 3a\quad 1\quad 3b\quad \text{PI}\quad \text{PIII}}{\text{AII}\qquad\qquad 2a\quad 2b\quad 4b\quad \text{PII}}$$

La charnela heterodonta presenta muchas variantes, que en algunos casos se conocen con otros nombres. La charnela **paquidonta** se caracteriza por dientes muy grandes, pesados y

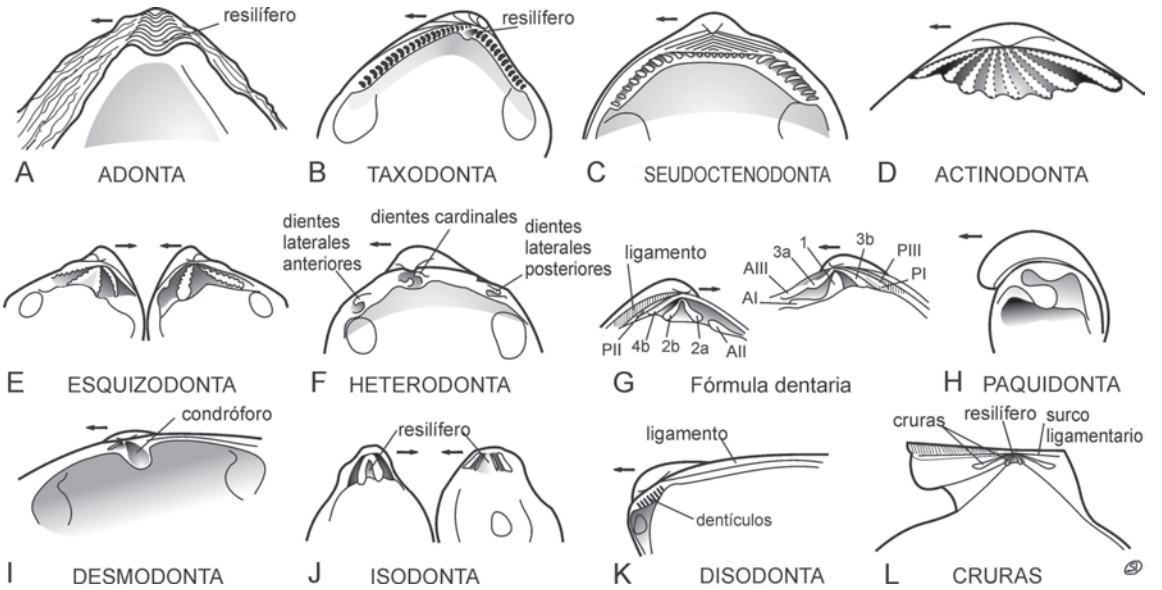


Figura 14. 17. Tipos de dentición, esquemas de vistas internas, la flecha señala en cada caso la parte anterior. A. adonta, valva derecha de un Ostreoidea; B. taxodonta ctenodonta, valva derecha de un Nuculoidea; C. taxodonta seudoctenodonta, valva derecha de un Arcoidea; D. actinodonta, valva derecha de un Trigonioidea; E. esquizodonta, valvas izquierda y derecha de un Trigonioidea; F. heterodonta, valva derecha de un Cardioidea; G. nomenclatura charnelar de Munier-Chalmas, ejemplificada por un Veneroidea (ver explicación en texto); H. paquidonta, valva derecha de un Hippuritoidea; I. desmodonta, valva derecha de un Mactroidea; J. isodonta, valvas izquierda y derecha de un Plicatuloidea; K. disodonta, valva derecha de un Mytiloidea; L. cruras, valva derecha de un Pectinoidea.

globosos, y es propia de los rudistas (Figura **14**. 17 H). La **desmodonta** posee dientes muy pequeños, atrofiados, relacionados con un ligamento interno con condróforo (Figura **14**. 17 I).

El término charnela **isodonta** se reserva para aquellas variedades en las que solo hay dos dientes iguales en cada valva, situados simétricamente, a ambos lados de un resilífero (Figura **14**. 17 J). La charnela **disodonta** se caracteriza por pequeños dentículos situados cerca del umbón (Figura **14**. 17 K).

Las charnelas de algunos pectínidos constituyen a su vez una variedad isodonta, en las que a ambos lados del resilífero se ubica más de un diente lameliforme conocidos en la literatura como **cruras**, pero que algunos consideran verdaderos dientes, con fosetas en las valvas opuestas (Figura **14**. 17 L). Puede haber cruras en otras partes del interior de las aurículas.

LIGAMENTO

La función principal del **ligamento** es abrir las valvas cuando los músculos aductores se relajan, pero también sirve para mantenerlas unidas en sus márgenes dorsales, por lo que su forma y composición se relaciona con ambas funciones.

Dos capas diferentes componen al ligamento: una externa o **laminar** y otra interna o **fibrosa**. La primera, de material orgánico, segregada por el borde del manto, es elástica a la compresión y la tensión. La segunda, compuesta de aragonita y material orgánico, segregada por el epitelio del istmo del manto, es elástica, principalmente a las fuerzas de compresión.

La sustancia orgánica córnea del ligamento, llamada **conquiolina**, en gran parte es de naturaleza proteica.

De acuerdo con su posición en el borde dorsal, los ligamentos resultan **externos** si son visibles cuando las valvas están cerradas, reconociéndose como **opistodéticos** cuando se hallan situados por detrás del umbón (Figura **14**. 18 A), **anfidéticos,** si se extienden a ambos lados del mismo (Figura **14**. 18 B), y **prosodéticos** si están limitados a la parte anterior al umbón (Figura **14**. 18 C). Si el ligamento no es visible una vez cerradas las valvas, entonces constituye un ligamento **interno** llamado **resilio**. Según Newell y Boyd (1970), el ligamento es considerado «interno», si el resilio se halla enteramente debajo del eje charnelar. Este ligamento puede fijarse en una depresión triangular denominada **resilífero** (Figura **14**. 18 D), situada entre la hilera de dientes posteriores y anteriores de algunas charnelas taxodontas (Nuculoidea) o isodontas (Plicatuloidea) o en un proceso interno, amplio, en forma de cuchara,

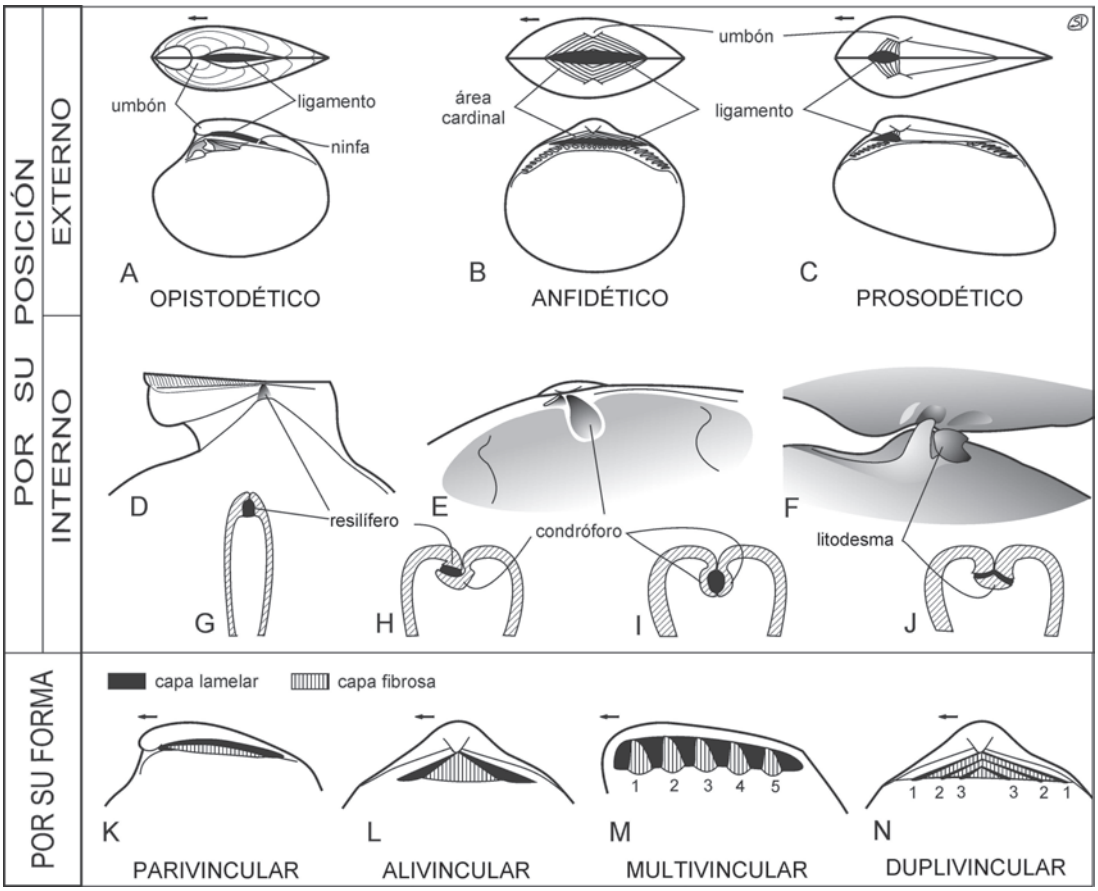


Figura 14. 18. Tipos de ligamento. A-J. según su posición: A. externo opistodético; B. externo anfidético; C. externo prosodético; D. interno con resilífero; E. interno con condróforo; F. interno con litodesma; G-J. cortes transversales de conchillas con ligamento interno, a la altura del ligamento, mostrando su relación con la conchilla; G. con resilífero en ambas valvas; H. con resilífero en una de las valvas y condróforo en la otra; I. con condróforo en ambas valvas; J. con litodesma. K-N. según su forma: K. parivincular; L. alivincular; M. multivincular; N. duplivincular.

proyectado ventralmente, común en los bivalvos desmodontos, llamado **condróforo** (Figura **14**. 18 E, H, I). Éste puede estar presente en ambas valvas (*Laternula*, *Periploma*, Figura **14**. 18 I) o en una sola (*Mya*, Figura **14**. 18 H). A veces, el condróforo se encuentra reforzado por una lámina calcárea accesoria llamada **litodesma** (Poromyoidea y Pandoroidea) (Figura **14**. 18 F, J).

Atendiendo a su forma, el ligamento puede ser alivincular, parivincular, multivincular y duplivincular. El **parivincular** tiene forma elongada, cilíndrica, es opistodético (Figura **14**. 18 K), y muy común en bivalvos excavadores superficiales, por su efectividad. Representa el tipo de ligamento más primitivo, del cual han derivado todos los demás. En los Heterodonta es externo y se inserta sobre unas superficies calcáreas de las valvas denominadas **ninfas** (Figura **14**. 12 B), las que se disponen a lo largo del borde dorsal, por encima de los dientes cardinales. En los Mytiloidea existe una variante, conocida como **planivincular**, interno y sin ninfas. El ligamento **alivincular** (Figura **14**. 18 L), de forma triangular, aplanada, con la capa lamelar simétrica, comúnmente anfidético, externo o interno, con la capa fibrosa inserta en el resilífero y la capa laminar extendiéndose a ambos lados, está muy distribuido en la subclase Pteriomorphia (ostras, limas, pectínidos). En el ligamento **multivincular** varias porciones de la capa fibrosa se insertan en resilíferos independientes, separados entre sí por la capa laminar, y situados en posición posterior a los umbones (Figura **14**. 18 M). Este ligamento crece por adición de nuevas capas fibrosas en la parte posterior, y se encuentra, por ejemplo, en la familia Isognomonidae de los Pterioidea y en los Inoceramoidea. Por último, el ligamento **duplivincular** consiste en una alternancia de capas laminares angostas que se ubican en surcos y capas fibrosas anchas, generalmente dispuestas en forma de «V» invertida (Figura **14**. 18 N). Suelen ser ligamen-

tos anfidéticos externos, aunque existen opistodéticos y prosodéticos, donde únicamente se desarrolla una de las ramas de la «V». Común en el orden Arcoida. En ciertos grupos de bivalvos, como algunos rudistas y pholadoideos, el ligamento ha desaparecido, y la función de abrir las valvas es cumplida mediante otro mecanismo.

SISTEMÁTICA

Los bivalvos tienen en la actualidad miles de especies y es un grupo excelentemente representado en el registro fósil. Sin embargo, la clasificación a niveles altos todavía se discute. Este es en parte el resultado de las líneas de investigación llevadas independientemente por zoólogos y paleontólogos. Los zoólogos utilizaron tradicionalmente estructuras de las partes blandas, como tipo de branquias, grado de fusión de los márgenes del manto, pie, tipo de estómago, desarrollo de los palpos labiales. Los paleontólogos utilizaron caracteres de la conchilla, como dentición, impresiones musculares, tipo de ligamento y siempre estuvieron más dispuestos a adaptarse a las clasificaciones zoológicas que los zoólogos a aceptar algunas filogenias demostradas por el registro fósil. Esta tendencia se ha neutralizado con el desarrollo de simposios y reuniones conjuntas (Yonge y Thompson, 1978; Johnston y Haggart, 1998; Harper *et al.*, 2000). Grandes avances recientes han sido la utilización de la microestructura de la conchilla en la megaclasificación de los bivalvos, que ha demostrado poseer significado filogenético (Carter, 1990), y la aplicación de datos moleculares.

Durante casi todo el siglo XX la taxonomía de los bivalvos recibió poca atención y estuvo en parte «estancada». Muy pocos investigadores adhirieron a los métodos cladistas o a utilizar datos moleculares. En cambio, en los últimos 10 años ha habido una modificación importante en ese aspecto.

El primer análisis cladista aplicado a los bivalvos (y el primero para cualquier grupo de moluscos) fue el de Waller (1978). Sin embargo, varios autores posteriores expresaron que los bivalvos no poseen suficientes caracteres en su conchilla para hacer practicable un análisis de ese tipo, o que poseen demasiados convergentes. No obstante, nuevas características siguieron apareciendo, especialmente la microestructura de la conchilla. En los bivalvos actuales se han utilizado últimamente carac-

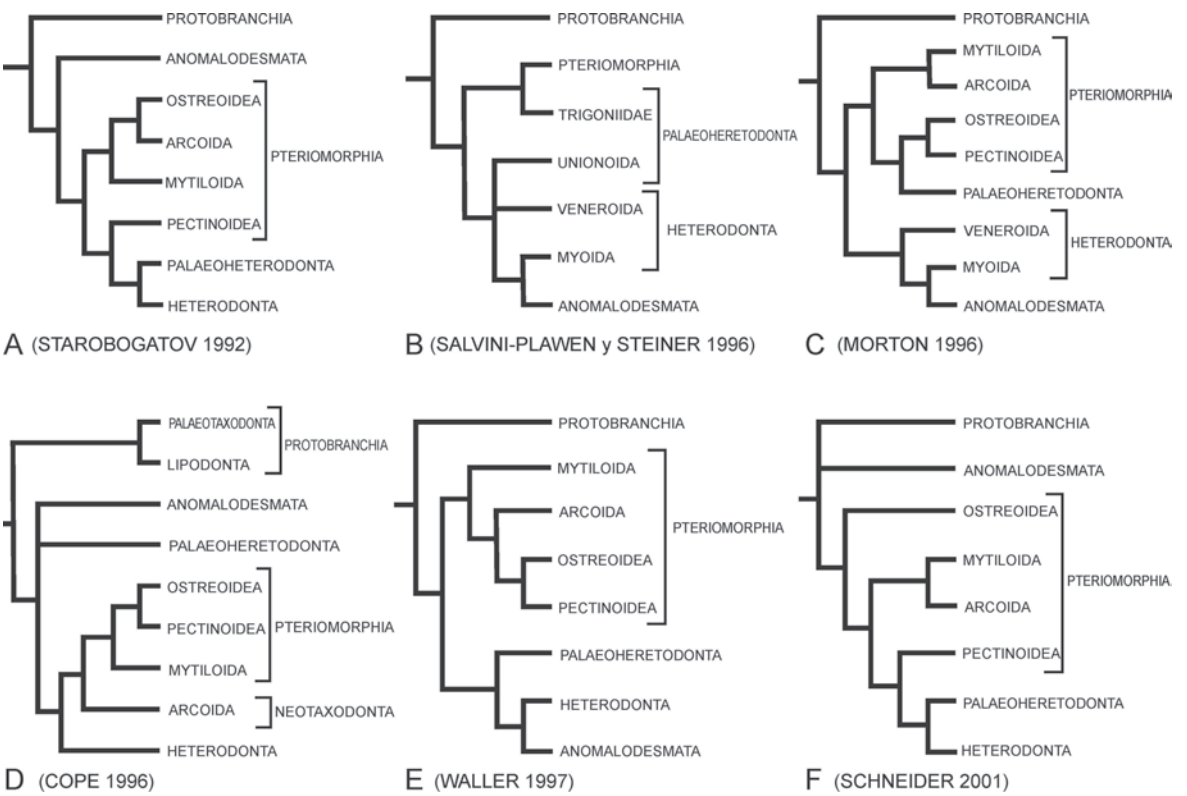


Figura 14. 19. Cladogramas propuestos por diversos autores para los principales grupos de bivalvos, basados en distintos juegos de caracteres anatómicos, paleontológicos y moleculares.

Cuadro 14. 3. Sistemática de la Clase Bivalvia (basada en Amler, 1999).

Subclase	Infraclase	Superorden	Orden	Superfamilia
Protobranchia	Palaeotaxodonta		Nuculoida	Fordilloidea Nuculoidea Nuculanoidea Ctenodontoidea Nucinelloidea
	Lipodonta		Solemyoida	Solemyoidea
		?	Praecardioida	Praecardioidea
Autobranchia	Pteriomorphia	Isofilibranchia	Mytiloida	Mytiloidea
		Prionodonta	Cyrtodontida	Cyrtodontoidea Falcatodontoidea
			Arcoida	Cardiolaroidea Arcoidea Limopsoidea
		Eupteriomorphia	Pterioida	Ambonychioidea Pterioidea Inoceramoidea Pinnoidea
			Limoida	Limoidea
			Ostreoida	Ostreoidea Lamellodontoidea Dimyoidea Plicatuloidea
			Pectinoida	Pterinopectinoidea Aviculopectinoidea Pseudomonotoidea Monotoidea Halobioidea Pectinoidea Anomioidea
	Heteroconchia	Palaeoheterodonta	Actinodontoida	Cycloconchoidea Babinkoidea Glyptarcoidea
			Trigonioida	Trigonioidea
			Unionoida	Archanodontoidea Anthracosioidea Unionoidea
		Heterodonta	Myoida	Myoidea Gastrochaenoidea Hiatelloidea Pholadoidea
			Hippuritoida	Megalodontoidea Hippuritoidea
			Veneroida	Chamoidea Lucinoidea Galeommatoidea Chlamydoconchoidea Cyamioidea Carditoidea Crassatelloidea Cardioidea Tridacnoidea Mactroidea Solenoidea Tellinoidea Dreissenoidea Arcticoidea Glossoidea Corbiculoidea Veneroidea
		Anomalodesmata	Pholadomyoida	Pholadomyoidea Sinodoroidea Ceratomyoidea Pandoroidea Clavagelloidea
			Septibranchia	Verticordioidea Poromyoidea Cuspidarioidea
			Modiomorphoida	Modiomorphoidea
	?			Praelamellodontoidea

teres moleculares y otros nuevos, como la morfología del esperma.

Entre los aportes filogenéticos elaborados en los últimos años, se pueden citar los de Cox (1960), Cox *et al*. (1969-1971), Pojeta (1971, 1978), Purchon (1987), Waller (1978, 1998), Cope (1997, 2000) y Carter *et al*. (2000).

El análisis molecular está todavía poco desarrollado. Los estudios realizados hasta ahora sugieren que los bivalvos son un grupo polifilético, aunque la mayoría de los autores coincide en la probabilidad de que esto se revierta con mejores muestreos.

No hay consenso acerca de cuál es el grupo hermano de los bivalvos, Waller (1998) utilizó los Rostroconchia. Las apomorfías de la clase según este autor son las siguientes:

- Dos valvas calcáreas durante toda la ontogenia que forman la conchilla externa.
- Ligamento que conecta dorsalmente las valvas.
- Músculos aductores que cierran las valvas (el posterior siempre ubicado por debajo del recto).
- Sin rádula, odontóforo ni mandíbulas u órganos bucales asociados.
- Glándula bisal o su precursor.
- Cilios laterofrontales en las branquias.
- Riñones en forma de U.

Las últimas propuestas de clasificación tratan de diferenciar entre caracteres apomórficos y plesiomórficos, pero muchos aspectos todavía se discuten (Waller, 1978, 1998; Morton, 1996; Cope, 1995, 1997; Schneider, 2001; Figura **14**. 19). En este capítulo se utiliza un resumen de la clasificación compilada por Amler (1999), basada mayormente en las ideas de Waller (1998) (Cuadro **14**. 3). En la misma se reconocen unas 70 superfamilias (que es la categoría más útil en el grupo). Por encima del nivel de superfamilia la clasificación está en debate y las subclases tendrían una unidad evolutiva, pero son difíciles de caracterizar morfológicamente. En cambio, habría consenso en una dicotomía fundamental entre Protobranchia y Autobranchia.

CLASE BIVALVIA

SUBCLASE PROTOBRANCHIA

Bivalvos marinos con protobranquias y conchilla nacarada interiormente.

INFRACLASE PALAEOTAXODONTA

Bivalvos con el pie bifurcado, palpos labiales en proboscis, protobranquias; larvas de tipo especial y estilo cristalino reemplazado por un cono rotatorio de sedimento mezclado con mucus. Adultos sin biso. Conchilla equivalva, exclusivamente aragonítica, de microestructura variable pero generalmente, con capa interna nacarada. La mayoría con dentición taxodonta, aunque los hay adontos o actinodontos, isomiarios, con ligamento opistodético o alivincular interno. Marinos e infaunales, en su mayor parte detritívoros. Cámbrico Temprano-Holoceno (Figura **14**. 20).

Son considerados los bivalvos más primitivos y los géneros *Pojetaia* y *Fordilla* del Cámbrico Temprano, habrían sido paleotaxodontos. En la actualidad, *Nucula* es un representante de los Nuculoida, de distribución cosmopolita que, aparentemente, diferiría muy poco de sus progenitores ordovícicos.

INFRACLASE LIPODONTA

Bivalvos marinos, adontos y con perióstraco grueso extendido por fuera de las capas calcáreas de la conchilla. Algunas especies vivientes son infaunales detritívoras, y presentan adaptaciones especiales para vivir en ambientes anóxicos. Ordovícico Temprano-Holoceno.

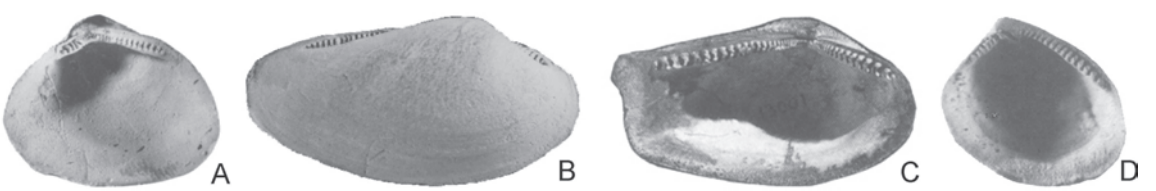


Figura 14. 20. Ejemplos argentinos de la Infraclase Palaeotaxodonta. A. *Malimania triangularis*, Carbonífero, San Juan, IPI 266, X 1,5; B. *Palaeoneilo patagonidica*, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 6251, X 2; C. *Neilo ortmanni*, Oligoceno, Santa Cruz, CPBA 13001, X 1,4; D. *Nucula oblicua*, Holoceno, Buenos Aires, MLP 25969, X 4 (A. de González, 1994; B. fotografía S. Damborenea; C. de del Río, 2004; D. de Aguirre, 1993).

Esta subclase fue propuesta por Cope (1995) para los Solemyoidea, con protobranquias y capa externa prismato-nacarada e interna homogénea. Otros autores (Waller, 1998), incluyen este grupo en los Palaeotaxodonta, o en una subclase aparte (Cryptodonta), junto con los Praecardioida (Johnston y Collom, 1998). Contienen pocos géneros, siendo *Solemya* el más conocido.

SUBCLASE AUTOBRANCHIA (= AUTOLAMELLIBRANCHIA = AUTOLAMELLIBRANCHIATA)

Comprende a todos los miembros de la clase Bivalvia, excepto los Protobranchia. En general, poseen lamelibranquias o algunas de sus modificaciones.

INFRACLASE PTERIOMORPHIA

No pueden ser definidos sintéticamente. Varias superfamilias muestran tendencias convergentes o paralelas en muchos caracteres, y el rango de variabilidad morfológica es muy grande. Los márgenes del manto no están fusionados; el pie es reducido o ausente; branquias filibranquias o eulamelibranquias. El recto posee una sección aplanada, lo que produce *pellets* fecales con forma de cinta, muy característicos.

El ligamento de los adultos es discontinuo con respecto al resilio larval, y el opistodético original es reemplazado por sistemas alivinculares, duplivinculares o multivinculares. Anisomiarios o monomiarios, la mayoría con la parte anterior de la conchilla reducida, siendo común la presencia de biso en los adultos. Dentición muy variable: actinodonta, taxodonta, adonta. Conchilla aragonítica o calcítica, de microestructura variable.

La mayoría son marinos, aunque también hay formas de ambientes salobres o aguas dulces. Tienen una amplísima gama de hábitos de vida y todos son suspensívoros. Ordovícico Temprano-Holoceno (Figura **14**. 21).

SUPERORDEN ISOFILIBRANCHIA

Grupo de bivalvos creado para incluir al orden Mytiloida, o mytiloideos, como los mejillones, que algunos autores consideran una subclase aparte. Son formas equivalvas, inequilaterales, con los umbones próximos a la extremidad anterior; interior comúnmente nacarado; biso generalmente presente, heteromiarios. Marinos, salobres o de agua dulce. Devónico-Holoceno. Géneros típicos son *Mytilus*, *Brachidontes*, *Modiolus* (Figura **14**. 21 E) del Ordovícico Temprano-Holoceno.

SUPERORDEN PRIONODONTA

Grupo de bivalvos filibranquios que incluye a los órdenes Cyrtodontida y Arcoida. Ordovícico-Holoceno.

Los Cyrtodontida son bivalvos paleozoicos (Ordovícico-Devónico) con conchilla ovoidea y charnela con dientes anteriores y posteriores separados por una zona edentada.

Los Arcoida (Ordovícico-Holoceno) contienen a formas sedentarias isomiarias, equivalvas, con área cardinal circular hasta trapezoidal, muchas con ornamentación radial. Charnela taxodonta. Con numerosos géneros principalmente a partir del Mesozoico y hasta la actualidad, entre los que se pueden mencionar: *Arca*, *Barbatia*, *Cucullaea*, *Glycymeris*, *Glycymerita* (Figura **14**. 21 N), *Limopsis*.

Cope (1995) introdujo la subclase Neotaxodonta con las superfamilias Arcoidea y Limopsoidea, ambas constituyendo al orden Arcoida, caracterizado por su dentición continua debajo del umbón.

SUPERORDEN EUPTERIOMORPHIA

Se incluye en esta categoría a una gran variedad de bivalvos, en su casi totalidad marinos, reunidos en los órdenes Pterioida, Limoida, Ostreoida, Pectinoida.

Los Pterioida (Ordovícico-Holoceno) tienen conchilla generalmente inequivalva y pleurotética, inequilateral, heteromiaria o monomiaria (Figura **14**. 21 G); ligamento opistodético o anfidético, alivincular, multivincular o duplivincular y microestructura nacarada, laminar cruzada o foliada.

Los Ambonychoidea (Ordovícico-Jurásico), con conchilla muy inequilateral (Figura **14**. 21 A), incluyen géneros marinos, como *Myalina* y *Eurydesma*, y otros salobres, como *Naiadites*.

Entre los Pterioidea (Ordovícico-Holoceno), el género *Pteria* (Triásico-Holoceno) posee aurículas muy desarrolladas.

Los Inoceramoidea (Pérmico-Cretácico) incluyen a una gran variedad de géneros, especialmente mesozoicos, tipificados por *Inoceramus* y *Retroceramus* (Figura **14**. 21 K), con conchilla ovalado-alargada y ornamentación concéntrica y/o radial; mientras que los Pinnoidea (Carbonífero-Holoceno) se caracterizan por la con-

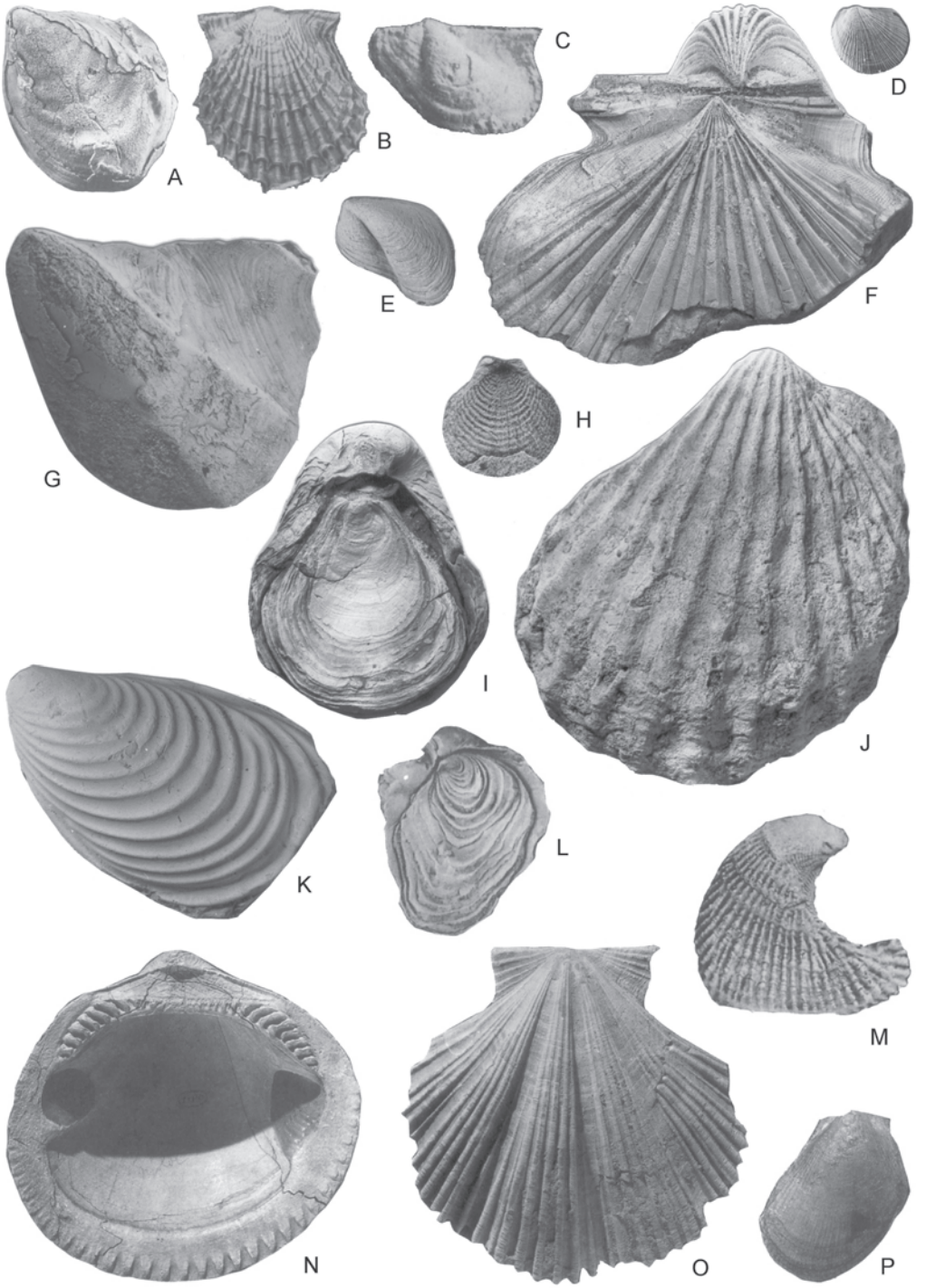


Figura 14. 21. Ejemplos argentinos de la Infraclase Pteriomorphia. A. *Posidoniella malimanensis*, Carbonífero, San Juan, IPI 118, X 1; B. *Acanthopecten jaguelensis*, Carbonífero, La Rioja, IPI 1891, X 1; C. *Leiopteria veladerensis*, Carbonífero, La Rioja, IPI 1890, X 3; D. *Otapiria neuquensis*, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 16480, X 1; E. *Modiolus gerthi*, Jurásico Temprano, Mendoza, MLP 19702, X 1; F. *Weyla bodenbenderi*, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 16543, X 0,75; G. *Gervillaria pallas*, Jurásico Temprano, Chubut, DNGM 8646, X 1; H. *Posidonotis cancellata*, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 15761, X 2; I. *Gryphaea cf. impressimarginata*, Jurásico Tardío, Mendoza, MLP 24322, X 1; J. *Ctenostreon neuquense*, Jurásico Medio, Neuquén, BS SA 1001/183, X 0,75; K. *Retroceramus patagonicus*, Jurásico Medio, Neuquén, MLP 23388, X 1; L. *Gryphaeostrea callophyla*, Daniano, GHUNLPam 1267, X 0,8; M. *Cubitostrea ameghinoi*, Daniano, GHUNLPam 1363, X 1; N. *Glycymerita cuevensis*, Mioceno, Santa Cruz, MACN-pi 122, X 0,75; O. *Reticulochlamys proxima*, Mioceno, Santa Cruz, CPBA 16823, X 0,75; P. *Lima (Limaria) patagonica*, Mioceno, Santa Cruz, MACN-pi 230, X 2. (A. de González, 1994; B-C. de González, 1997; D-K. fotografías S. Damborenea; L-M. de Casadío, 1998; N-P. de del Río, 2004).

chilla triangular o en forma de cuña, umbón cerca del extremo anterior y hiancia posterior. Géneros cenozoicos comunes son *Pinna* y *Atrina*.

El orden Limoida (Carbonífero-Holoceno) incluye formas típicamente con dos aurículas, la anterior a veces reducida o ausente, y la posterior poco diferenciada del resto de la conchilla; ligamento interno triangular, charnela edentada o taxodonta débil, monomiarios; algunos son nadadores. Ejemplos: *Lima* (Figura **14**. 21 P), *Ctenostreon* (Figura **14**. 21 J).

El orden Ostreoida (Triásico-Holoceno) contiene bivalvos como *Ostrea*, *Gryphaea* (Figura **14**. 21 I) y *Exogyra*, muy comunes en el Mesozoico y Cenozoico. El adulto generalmente se halla cementado al sustrato por la valva izquierda, por lo que carece de pie y biso, y la línea paleal es entera; son inequivalvos, edentados, con el área ligamentaria dividida en tres partes por un resilífero medio.

Los Pectinoida (Ordovícico-Holoceno) constituyen un orden muy bien representado a partir del Paleozoico Tardío hasta la actualidad. La conchilla generalmente es orbicular, subequilateral, con expansiones auriculiformes; descansan sobre el sustrato apoyados sobre la valva derecha. Monomiarios, con seno bisal debajo de la aurícula anterior derecha en la mayoría, por lo menos en los juveniles; el adulto puede llevar vida libre, visado o cementado. Escultura comúnmente radial, a veces también concéntrica o lisos. Géneros frecuentemente mencionados en la literatura sudamericana son: *Aviculopecten*, *Claraia*, *Deltopecten*, *Pseudomonotis*, *Posidonia*, *Bositra*, *Oxytoma*, *Entolium*, *Amusium*, *Chlamys* (Figura **14**. 16 A), *Hinnites*, *Pecten*, *Weyla* (Figura **14**. 21 F), *Reticulochlamys* (Figura **14**. 21 O), *Neithea*, *Monotis*, *Plicatula* y *Spondylus*.

INFRACLASE HETEROCONCHIA

Se caracterizan por la presencia de ninfas. Muchos poseen los márgenes del manto fusionados y sifones; la mayoría eulamelibranquios. Conchilla muy variable, generalmente aragonítica, inequilateral, con umbones mayormente prosógiros no terminales. Dentición bien desarrollada en muchos, actinodonta o heterodonta, con ligamento generalmente externo opistodético.

La mayoría son marinos excavadores en sustratos blandos, aunque también los hay de aguas dulces o salobres.

En el Paleozoico fueron elementos menores en las faunas de bivalvos, pero en el Mesozoico experimentaron una gran radiación y actualmente son los más diversificados. Cámbrico-Holoceno (Figura **14**. 22).

SUPERORDEN PALAEOHETERODONTA

Conchilla equivalva con microestructura prismático-nacarada; ligamento anfidético u opistodético, externo y paravincular. Charnela con pocos dientes más o menos radiales y divergentes desde la región umbonal, en algunos géneros estriados transversalmente, a veces también puede haber dientes laterales, pero no se hallan separados de los cardinales como en los Heterodonta. Algunos autores (Newell, 1965; Cope, 1995) los consideran con rango de subclase. Cámbrico-Holoceno.

Durante el Paleozoico existieron formas primitivas correspondientes al orden Actinodontoida; en el Mesozoico predominaron los Trigonioida, mientras los Unionoida lo hicieron en el Cenozoico.

El orden Trigonioida (Devónico-Holoceno) incluye formas marinas con la conchilla equivalva, trigonal, ovalado-romboidal y posteriormente truncada o subtruncada; generalmente la superficie se halla recorrida por costillas radiales que divergen desde el umbón y/o pliegues comarginales, aunque algunas pueden ser casi lisas; ligamento externo opistodético, aductores pequeños; valva izquierda con un diente charnelar fuerte medio y dos dientes en la derecha; superficie dental estriada transversalmente.

Este orden fue muy numeroso y diversificado desde el Triásico al Cretácico Tardío, cuando casi se extinguió, sobreviviendo escasas especies en la actualidad. En las cuencas australes mesozoicas adquirieron gran desarrollo y estuvieron representados por numerosos géneros y subgéneros, algunos de ellos endémicos (Figura **14**. 22 D-E). Entre los géneros presentes se hallan: *Anditrigonia*, *Pterotrigonia*, *Steinmanella*, *Trigonia*, *Frenguelliella*, *Myophorella* (Figura **14**. 16 C) y *Scaphorella* (Figura **14**. 22 E).

El orden Unionoida (Triásico-Holoceno) reúne a conchillas de agua dulce, isomiarias, nacaradas, con umbones ornamentados y charnela con dentición, cuando presente, constituida por prominentes dientes cardinales debajo de los umbones, y largas láminas detrás de los mismos, que no serían homólogas de los dientes laterales de los Heterodonta. En la fauna de bivalvos dulceacuícolas sudamericanos, el género más conocido es *Diplodon*.

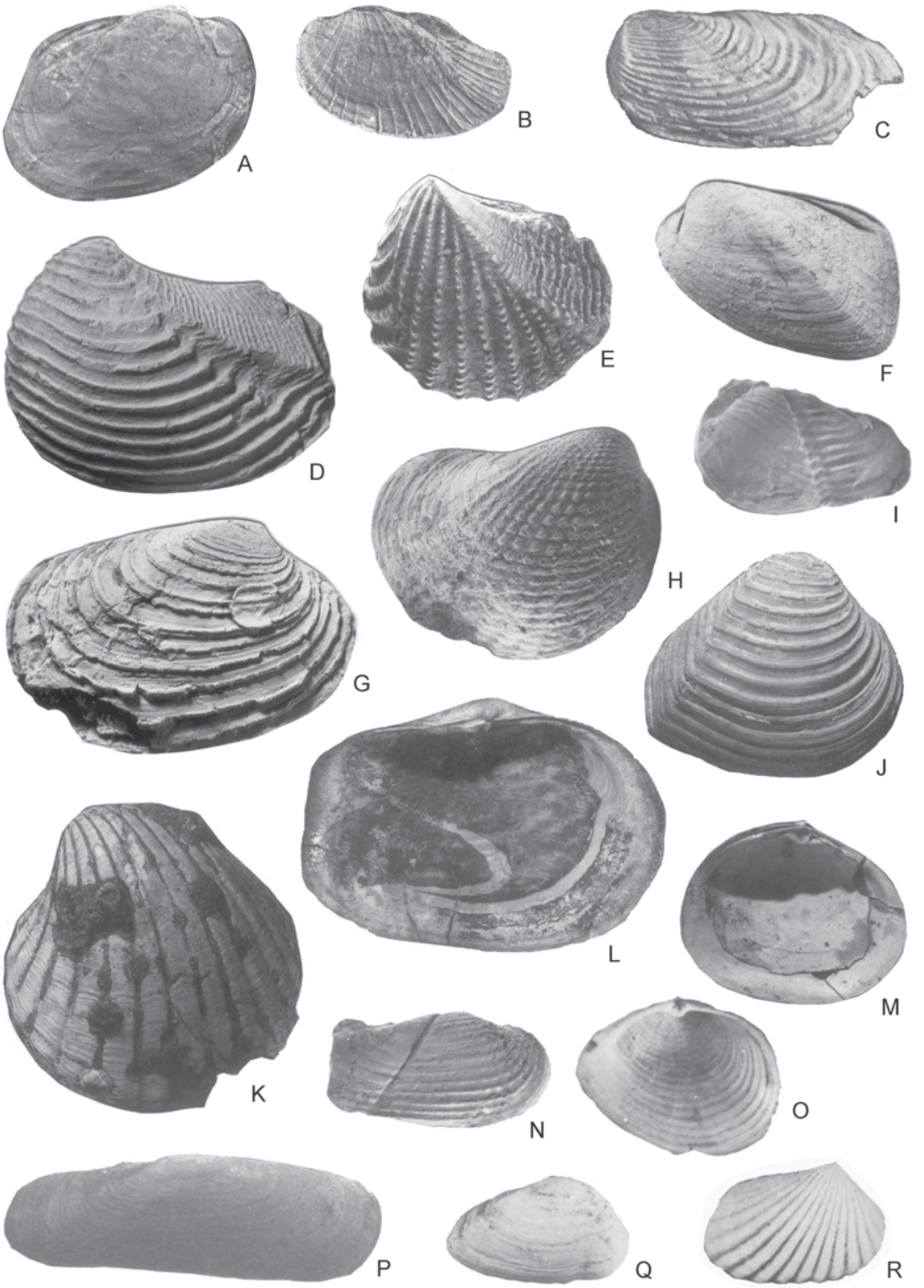


Figura 14. 22. Ejemplos argentinos de la Infraclase Heteroconchia. A. *Zaplaella capillaensis*, Ordovícico Tardío, Salta, CEGH-UNC 20940, X 1; B. *Ucumaris conradoi*, Ordovícico Temprano, Jujuy, CEGH-UNC 20554, X 3; C. *Wilkingia riojana*, Carbonífero Tardío, La Rioja, IPI 1894, X 1,3; D. *Frenguelliella inexspectata*, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 13008, X 1; E. *Scaphorella leanzai*, Jurásico Medio, Neuquén, MLP 6305, X 1; F. *Kalentera riccardii*, Jurásico Temprano, Mendoza, MLP 24294, X 1; G. *Cardinia andium* y *Atreta* sp. como epizoo, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 24316, X 1; H. *Pholadomya cf. decorata*, Jurásico Temprano, Mendoza, DNGM 6932, X 1; I. *Pholadidea frenguelli*, Eoceno, Santa Cruz, MLP 22849, X 3; J. *Crassatella patagonica*, Mioceno, Santa Cruz, EASPU 352, X 2; K. *Venericor abasolensis*, Mioceno, Santa Cruz, CPBA 11041, X 0,5; L. *Panopea sierrana*, Oligoceno, Santa Cruz, CPBA 13009, X 0,6; M. *Mactra garreti*, Mioceno, Santa Cruz, EASPU 466, X 2; N. *Clavipholas? pholadoides*, Eoceno, Santa Cruz, MLP 22563, X 1,5; O. *Raeta plicatella*, Holoceno, Buenos Aires, ZI 4504, X 0,5; P. *Tagelus plebeius*, Holoceno, Buenos Aires, MLP 25943, X 1; Q. *Erodona mactroides*, Holoceno, Buenos Aires, MLP 25945, X 0,5; R. *Carditamera guppyi*, Holoceno, Buenos Aires, MLP 25968, X5 (A. de Sánchez *et al*., 2003; B. de Sánchez y Vaccari, 2003; C. de González, 1997; D-H. fotografías S. Damborenea; I, N. de Griffin, 1991; J-M. de del Río, 2004; O-R. de Aguirre, 1993).

SUPERORDEN HETERODONTA

Bivalvos eulamelibranquios, marinos, con sifones bien desarrollados, lúnula y escudete a veces presentes; ligamento opistodético y charnela con dientes diferenciados en cardinales y laterales; microestructura laminar cruzada, compleja o prismática, nunca nacarada. Ordovícico-Holoceno.

Comprende a los órdenes Myoida, Hippuritoida y Veneroida.

Los Myoida (Carbonífero-Holoceno) son formas excavadoras o perforantes, con conchilla delgada, sifones bien desarrollados, edentados o con un diente cardinal en cada valva, sin lúnula ni escudete o poco desarrollados. Algunos géneros (*Mya*, *Corbula*, *Erodona,* Figura **14**. 22 Q) poseen ligamento interno; las folas (Pholadoidea) están muy especializadas para perforar estratos u otros materiales (Figura **14**. 22 I, N). Si bien son en su mayoría marinos, los hay de ambientes salobres o de aguas dulces. Géneros muy conocidos son *Teredo*, *Xylophaga* y *Martesia*, comúnmente hallados sobre maderas.

Los Hiatelloidea, como el género *Panopea,* son anidadores o cavadores, por lo que su conchilla posee por lo menos una hiancia posterior y sifones muy bien desarrollados, además de un fuerte pie (Figura **14**. 22 L).

El orden Hippuritoida (Silúrico-Cretácico Tardío) reúne a bivalvos heterodontos aberrantes, con conchilla gruesa y pocos dientes gruesos. Viven principalmente fijos y son fuertemente inequivalvos, cosmopolitas, aunque de bajas latitudes y dominantes en ambientes de arrecifes. Incluyen a las superfamilias Megalodontoidea e Hippuritoidea.

Los Megalodontoidea (Silúrico-Cretácico Temprano) son formas de tamaño mediano a grande, de valvas gruesas, umbones prosógiros, superficie lisa, ninfas gruesas, ligamento externo opistodético; poseen dientes cardinales y a veces, laterales, impresión aductora anterior profunda. Un género característico es *Megalodon*.

Los Hippuritoidea (Jurásico Tardío-Cretácico Tardío) son generalmente conocidos como **rudistas**. Solitarios o gregarios, vivían fijos al sustrato por una de sus valvas, fuertemente inequivalvas; generalmente, la valva fija era la mayor y tenía forma cónica o enroscada, mientras que la libre era más pequeña y operculiforme. Contribuyeron a la formación de arrecifes en zonas tropicales.

El orden Veneroida (Ordovícico-Holoceno) es el más numeroso y diversificado de los Heterodonta. Son bivalvos generalmente equivalvos, isomiarios, con dientes cardinales y laterales bien diferenciados, aunque los laterales pueden estar reducidos o faltar. En su mayoría son formas activas, raramente sedentarias, cavadoras o sésiles.

Los Chamoidea (?Cretácico Tardío, Paleoceno-Holoceno) viven cementados al sustrato, por lo menos temporalmente, poseen dientes cardinales fuertes y laterales débiles; la escultura está bien desarrollada y es concéntrica o radial, a veces con fuertes espinas. Un género típico es *Chama.*

Los Lucinoidea (Silúrico-Reciente) pueden vivir simbióticamente con bacterias oxidadoras del azufre, y carecen de sifón inhalante.

La sistemática de este orden de bivalvos comprende a numerosas familias y subfamilias con muchos géneros de gran distribución geográfica durante el Mesozoico y Cenozoico. Entre los géneros más mencionados en la literatura se hallan: *Lucina*, *Cardita*, *Venericardia*, *Astarte*, *Eriphyla* (Figura **14**. 16 B), *Crassatella*, *Cardinia* (Figura **14**. 22 G), *Cardium*, *Tridacna*, *Mactra* (Figura **14**. 22 M), *Solen*, *Tellina*, *Macoma*, *Ptychomya*, *Corbicula*, *Venus*, *Pitar*, *Dosinia* y *Chione*.

SUPERORDEN ANOMALODESMATA

Incluyen a algunos de los bivalvos más raros y muchos autores los separan como una subclase aparte. Son organismos marinos con conchilla aragonítica, internamente nacarada y externamente prismática, frecuentemente con hiancias pedales y sifonales. Charnela adonta, ligamento reducido o ausente, isomiarios. Ordovícico Temprano-Holoceno.

El orden Pholadomyoida (Ordovícico-Holoceno) incluye a formas frecuentemente excavadoras y algunos viven en el interior de tubos calcáreos. Están bien representados a partir del Paleozoico, pero experimentaron una importante diversificación durante el Mesozoico y Cenozoico, cuando aparecieron géneros como *Cercomya*, *Thracia*, *Pleuromya* y *Pholadomya* (Figura **14**. 22 H).

El orden Septibranchia (Triásico-Holoceno) comprende a formas carnívoras cuya cavidad branquial se halla dividida en dos cámaras por una partición muscular transversal. Ejemplos son *Verticordia*, *Poromya* y *Cuspidaria*.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los Bivalvia son moluscos esencialmente acuáticos, en su mayoría marinos, que habitan con preferencia la región bentónica sublitoral, aunque también se los encuentra hasta las pro-

fundidades abisales. La salinidad y la temperatura se cuentan entre los factores que más influyen en su distribución.

Tienen gran valor en los análisis paleoambientales debido a su estrecha relación con el tipo de sustrato, la buena presencia en el registro fósil desde el Cámbrico, su gran diversidad y abundancia en variados paleoambientes, y excelente representación en los medios acuáticos actuales.

Estos moluscos viven en un amplio rango de temperaturas del agua; en general el tamaño y espesor de la conchilla decrecen al disminuir la temperatura. Son más comunes en aguas bien oxigenadas, aunque algunas especies oportunistas o con adaptaciones especiales pueden vivir en ambientes pobres en oxígeno hasta completamente anóxicos. Es amplio también el rango de salinidad que soportan, desde aguas dulces continentales hasta mares hipersalinos, pero son mucho más diversos en condiciones de salinidad marina normal.

La salinidad y la temperatura tienen poca influencia sobre los hábitos de vida, en cambio la depredación condiciona notablemente algunos aspectos generales de la morfología funcional de los bivalvos, como la secreción del biso o la excavación, aunque se conoce menos su influencia en el desarrollo de variantes morfológicas específicas para protegerse de depredadores (cementación, espinas sifonales). Los factores más importantes que afectan el modo de vida de los bivalvos son la disponibilidad de alimento, el tipo de sustrato y el movimiento del agua. La morfología funcional de las valvas está muy relacionada con el carácter del sustrato. En cuanto a la turbulencia del agua, puede decirse que en general prefieren ambientes con movimiento del agua moderado; en condiciones turbulentas predominan los cementantes, nidificadores, perforantes y excavadores rápidos.

El estudio de la diversidad morfológica de los bivalvos en relación a distintas estrategias de

Cuadro 14. 4. Grupos ecomórficos principales y sus rasgos morfológicos asociados.

FORMA DE VIDA			Seno o hiancia bisal	Músculos aductores	Línea paleal	Hiancia		Forma de las valvas	Tipo de ligamento	Ornamentación	Características especiales	Ejemplos
						sifonal	pedal					
Bisados	Epibisados	Comisura vertical	SI	heteromiarios	sin seno	NO	NO	equivalvas subtriangulares	variado	variada	parte anterior reducida, aplanamiento ventral	*Mytilus Isognomon Lima*
		Comisura horizontal	SI	monomiarios	ausente	NO	NO	inequivalvas aplanadas	variado	variada	pectínidos con aurículas desiguales, ctenolio, ángulo umbonal < 90°	*Chlamys Anomia Pododesmus*
	Endobisados		SI	heteromiarios	sin seno	NO	NO	equivalvas	variado	variada		*Modiolus Pinna*
Cementantes			NO	monomiarios (dimiarios)	ausente	NO	NO	inequivalvas gruesas	variado	a veces espinas	área de cementación, xenomorfismo, comisura en zig-zag	*Ostrea Spondylus rudistas*
Apoyados			NO	monomiarios	ausente	NO	NO	inequivalvas inferior más gruesa	variado	variada	plano-convexos, estructuras estabilizadoras	*Pecten Weyla Gryphaea*
Nadadores			NO	monomiarios	ausente	NO	NO	subequivalvas equilaterales	interno	escasa	hiancias laterales, aurículas subiguales, ángulo umbonal 90°	*Amussium Lima Entolium*
Excavadores	Superficiales		NO	isomiarios	sin (o con) seno	NO	NO	equivalvas gruesas	opistodético	variada	posteriormente truncados, con lúnula	*Glycymeris Trigonia Cardium*
	Profundos		NO	isomiarios	con seno	SI	NO	equivalvas delgadas	interno	lisos	dentición reducida o ausente	*Pholadomya Ensis Lucina*
Perforantes	Químicos		NO	isomiarios	sin seno	NO	NO	equivalvas subcilíndricas	variado	lisos	perióstraco grueso	*Lithophaga Botula*
	Mecánicos		NO	tres aductores	con seno	SI	SI	equivalvas delgadas	puede faltar	espinas	placas accesorias, conchilla reducida	*Teredo Xylophaga Pholas*
Nidificadores			a veces	variado	sin seno	NO	NO	irregular	variado	variada	adaptación de la forma al espacio disponible	*Tridacna Arca*
Tubícolas			NO	NO	NO	NO	NO	muy reducidas	NO	NO	cripta tubiforme	*Clavagella*

modo de vida ha demostrado que existen morfologías adaptativas recurrentes (Stanley, 1970), tipificadas cada una por conjuntos de caracteres específicos (Cuadro **14.** 4).

Muchos bivalvos (especialmente los infaunales) viven con su comisura orientada en posición perpendicualr a la interfase entre el sustrato y el agua, pero existen algunos (comunes entre los epifaunales, aunque también los hay infaunales) que lo hacen con una de las valvas contra el sustrato o de manera que la comisura queda aproximadamente paralela u oblicua a la interfase. Estos últimos bivalvos se denominan **pleurotéticos**, y se reconocen por ser inequivalvos en algún grado (valvas derecha e izquierda con convexidad, espesor, ornamentación o aun coloración diferentes), pueden poseer valvas torsionadas, cuya comisura no se halla en un plano y, en el caso de los pleurotéticos epifaunales, son casi siempre monomiarios (Figura **14**. 23). Los pleurotéticos incluyen a todos los bivalvos cementantes, la mayoría de los apoyados, muchos bisados y algunos excavadores.

Sin embargo, estos hábitos no son ejercidos con exclusividad, presentándose frecuentes combinaciones de los mismos. Algunas especies excavadoras (especialmente árcidos) emplean un débil biso para aumentar la estabilidad en los estratos blandos. Otras especies que viven fijas por el biso, pertenecientes a los géneros *Isognomun* y *Barbatia,* habitan introducidas a la manera de una cuña entre colonias de corales o rocas, igual que algunas especies nidificadoras libres. Muchas formas nadadoras, como los pectínidos, pasan buena parte de su existencia apoyadas en el fondo o fijas por el biso. *Petricola pholadiformis* normalmente vive como un excavador en sedimentos blandos o perforador en sustratos duros. En el canal de Beagle, *Hiatella solida* se fija por el biso a los sustratos rocosos y al cachiyuyo, en latitudes menores es perforadora en arenas duras o incrustante de bivalvos y gastrópodos, y en Brasil vive fija sobre rocas, estrellas de mar y briozoos o entre tubos de poliquetos (Gordillo, 1995).

Estas variaciones en hábito pueden producirse a lo largo de la ontogenia, como se deduce a veces de cambios morfológicos registrados en la conchilla.

La diversidad de formas que presentan las conchillas se correlaciona con la diversidad de

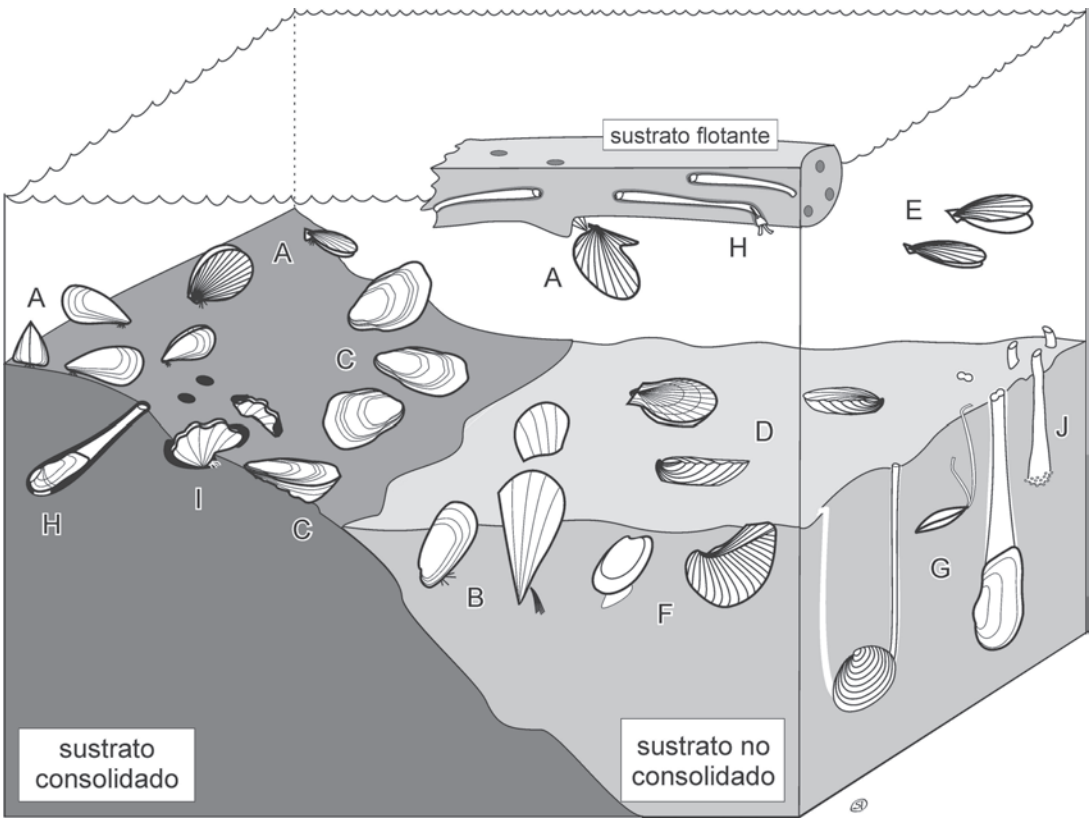


Figura 14. 23. Bloque diagrama de un ambiente litoral marino con distintos tipos de sustratos mostrando los grupos ecomórficos principales de los bivalvos. Los distintos bivalvos no se han dibujado a escala. A. epibisados; B. endobisados; C. cementantes; D. apoyados; E. nadadores; F. excavadores superficiales; G. excavadores profundos; H. perforantes; I. nidificadores; J. tubícolas.

hábitats ocupados y la variedad de modos de vida adoptados, y así grupos de bivalvos poco relacionados filogenéticamente pueden desarrollar conchillas con caracteres similares.

A continuación se tratarán los principales grupos ecomórficos reconocidos, con sus características principales, las cuales se hallan sintetizadas en el Cuadro **14**. 4 y graficadas en la Figura **14**. 23.

BISADOS

Esta categoría incluye bivalvos que se fijan al sustrato por el biso, especialmente aquéllos que mantienen esta forma de fijación durante toda su vida (Figura **14**. 24). Una primera distinción debe hacerse entre los que poseen un biso que se fija sobre el sustrato (epifaunales), por eso llamados **epibisados**, de aquéllos en los cuales el biso se fija dentro del sustrato (semiinfaunales o infaunales), denominados **endobisados**.

Entre los primeros, se halla un grupo variado de bivalvos que penden libremente por el biso de sustratos elevados y firmes (algas, ramas de corales, etc.) y así poseen una relativa alta capacidad de orientación según las corrientes, pudiendo llegar a ser seudoplanctónicos (Figura **14**. 24 A). Estos bivalvos poseen formas hidrodinámicas, muchos son altamente prosoclinos con gran desarrollo de la aurícula posterior (que permite alejar de la conchilla la corriente exhalante), tienen valvas delgadas y lateralmente achatadas.

Otros epibisados, en cambio, viven fuertemente adheridos al sustrato por el biso. Podemos aquí distinguir aquéllos que mantienen su comisura perpendicular al sustrato (varios Mytiloidea, Limoidea, por ejemplo, Figura **14**. 24 D), de los pleurotéticos (muchos Pectinoidea, Anomioidea, por ejemplo). *Mytilus* y *Brachidontes* viven fijos al sustrato por un biso pequeño, de manera que la conchilla permanece muy cerca de la zona de adherencia, y carece casi de movilidad (Figura **14**. 24 E). Entre los Anomiidae, los géneros *Anomia*, *Paranomia* y *Pododesmus* tienen un biso corto, a veces parcialmente calcificado, muy fuerte (Figura **14**. 24 I). La valva inferior (derecha) es plana y con un orificio para el pasaje del biso. Muchos Pectinoidea viven

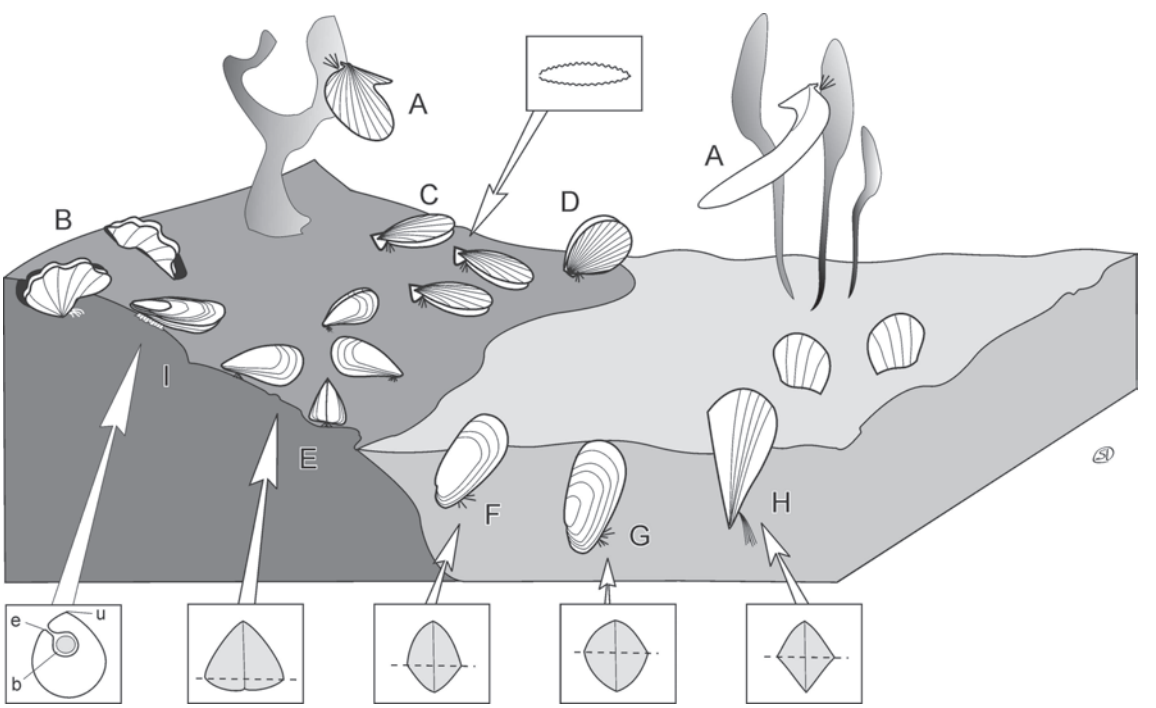


Figura 14. 24. Distintos ejemplos de bivalvos bisados y algunas de sus características. A. pendientes, *Pteria, Gervillia*; B. bisados habitantes de fisuras, *Tridacna*; C. epibisados con la comisura paralela al sustrato, véase sección transversal, comparar con Figuras **14**. 27 D y 28 D, *Chlamys*; D-E. epibisados con la comisura perpendicular al sustrato, D. *Lima*, E. *Mytilus*, véase sección transversal, comparar con Figuras F, G y **14**. 31 A; F-H. endobisados: F. semiinfaunal, *Modiolus*, véase sección transversal, comparar con Figuras E, G y **14**. 31 A; G. infaunal, *Modiolus*, ver sección transversal, comparar con Figuras E, F y **14**. 31 A; H. semiinfaunal, *Pinna*, véase sección transversal; I. epibisado con biso calcificado, *Anomia*, véase esquema del interior de la valva derecha, mostrando la posición de la escotadura bisal (e) y el biso calcificado (b) en relación con el umbón (u).

fijos por el biso durante parte o toda su vida, son pleurotéticos con la valva derecha en contacto con el sustrato (Figura **14**. 24 C).

Se puede incluir en esta categoría a otras formas bisadas que habitan en las fisuras existentes en fondos duros, rocosos, arrecifales o entre raíces de plantas acuáticas (Figura **14**. 24 B). En estos ambientes donde predominan la poca iluminación, baja energía, buena circulación del agua y protección, habitan preferentemente especies de *Lima* e *Isognomum*, si bien ocasionalmente también pueden hallarse representantes de grupos como Pterioidea y Mytiloidea, que más comúnmente habitan otros ambientes. La presencia de filamentos bisales relativamente largos permite que las conchillas se muevan fácilmente. Las conchillas son predominantemente redondeadas a ovaladas, algo inequilaterales, poco convexas y con aurículas posteriores pequeñas.

Los endobisados tienen su biso fijo dentro del sedimento, y pueden ser totalmente infaunales (Figura **14**. 24 G) o semiinfaunales (Figura **14**. 24 F, H). Los mytiloideos endobisados se distinguen de los epibisados por la sección transversal rómbica, no aplanada ventralmente, la presencia de lóbulo anterior, umbones no terminales y forma ovoide en lugar de subtriangular. *Pinna* (Figura **14**. 24 H) ha mantenido una forma de vida endobisada desde el Jurásico; en este caso el biso es muy fuerte y buena parte de la conchilla queda expuesta y puede ser dañada, lo que se compensa con una alta capacidad de regeneración, única entre los bivalvos.

CEMENTANTES

Algunos bivalvos pueden fijarse al sustrato duro por un proceso de cementación a través de la secreción de carbonato de calcio (Figura **14**. 25). De esta manera suelen vivir fijos durante toda o parte de su vida. Por lo general habitan en la plataforma submarina, a escasa profundidad, donde predominan condiciones de alta energía y buena iluminación. Este hábito fue adquirido independientemente al menos por 4 linajes diferentes, de los cuales el de las ostras es el mejor conocido por su importancia comercial. La fijación se efectúa por la valva inferior (izquierda en *Ostrea*, derecha en *Spondylus* e *Hinnites*) y la secreción tiene lugar por la glándula del pie en el momento de la metamorfosis. En *Hinnites* la cementación se produce tardíamente en el desarrollo, luego de un estadio bisado.

En general son conchillas gruesas, inequivalvas, monomiarias, con la valva inferior más convexa y globosa, mientras que la superior tiende a ser de menor tamaño, hasta casi operculiforme. Pueden ser solitarios o gregarios y presentar una fuerte ornamentación de costillas, espinas y líneas concéntricas. Estas características les permiten ofrecer buena resistencia contra la acción de las olas y corrientes, así como también, de defensa contra los depredadores. La conformación general de la conchilla depende de las condiciones predominantes del ambiente, pero siempre el plano de comisura es mantenido suficientemente elevado sobre la superficie sedimentaria para evitar las contaminaciones.

Durante el Terciario algunos linajes de ostras se caracterizaron por el gran tamaño, como por ejemplo, *Crassostrea maxima*, común en el Terciario Inferior de la Patagonia, donde forma bancos de singular espesor, con ejemplares cuya conchilla llega a medir hasta 25 cm de largo y 16 cm de ancho (Ortmann, 1902), mientras que el espesor de cada valva puede totalizar varios centímetros. Eran ostras principalmente gregarias y las acumulaciones de sus valvas, a veces halladas en posición de vida, cementadas por la zona umbonal, indican antiguas superficies elaboradas durante ingresiones marina bajo condiciones de alta energía.

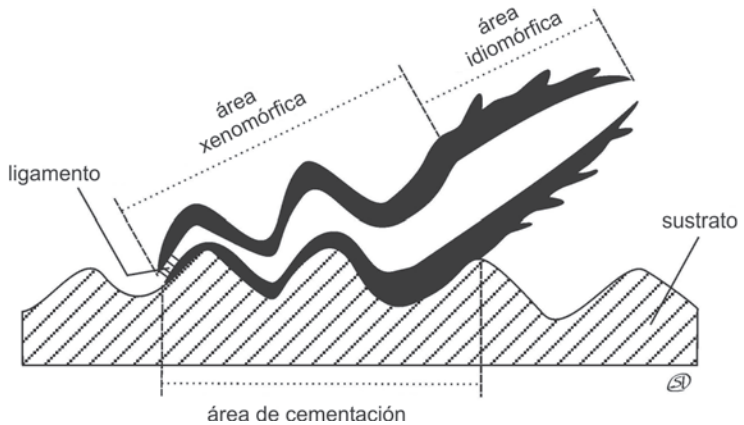


Figura 14. 25. Esquema de un corte longitudinal de una ostra cementante mostrando el desarrollo del área de cementación, el área xenomórfica y el área idiomórfica de la conchilla (modificado de Cox *et al.* 1971).

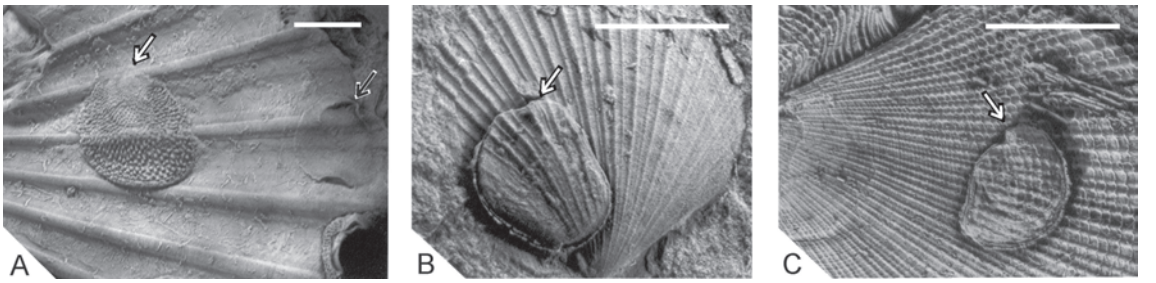


Figura 14. 26. Área xenomórfica. Valva izquierda del plicatuloideo *Harpax rapa* (Jurásico Temprano andino) cementado por la valva derecha, mostrando la sobreimpresión de escultura xenomórfica de acuerdo con el sustrato. A. sobre una valva izquierda de *Weyla alata* (MLP 26561); B. sobre valva izquierda de *Kolymonectes weaveri* (MLP 26560); C. sobre valva derecha de *Agerchlamys wunschae* (MLP 23658). Las flechas blancas señalan el umbón de la valva izquierda de los ejemplares de *Harpax rapa*. Nótese en A (extremo derecho) otro ejemplar de *H. rapa* (flecha negra), del cual se ha preservado solamente la valva derecha (cementada). En todos los casos se trata de conchillas juveniles cuya área de cementación llega hasta el margen de la conchilla. La escala gráfica equivale a 1 cm (tomado de Damborenea, 2002 a).

Los bivalvos cementantes tienen la facultad de «copiar» en sus valvas los detalles superficiales del sustrato, a veces solo en la valva inferior, otras en ambas valvas, lo que se conoce como **xenomorfismo**. Ello es consecuencia de la necesidad de mantener, durante el crecimiento, en perfecta coincidencia los bordes del manto a lo largo de la comisura, para obtener un más perfecto cierre valvar. Mientras el bivalvo es joven y la conchilla muy delgada, debe crecer muy ajustada al sustrato, de manera que la valva cementada reproducirá, en negativo, las características del sustrato (**área de cementación**, Figura **14**. 25). Dado que el margen de la valva libre debe ajustarse al máximo al de la otra valva en la comisura, sin dejar «claros», tendrá igualmente que reproducir las irregularidades que presenta el sustrato, pero en positivo (**área xenomórfica**) (Figuras **14**. 25 y 26). Leanza (1956), Casadío (1998) y Damborenea (2002 a) han descripto casos de xenomorfismo en ostras del Terciario Inferior de Patagonia y en plicatuloideos del Jurásico Inferior de la cuenca Neuquina.

La adaptación a la cementación de la conchilla alcanzó su máxima expresión en algunos rudistas del Jurásico Superior-Cretácico Inferior del mar de Tethys. Tenían conchilla grande y gruesa, enroscada y no enroscada, fuertemente cementada, con la valva derecha cónica y la izquierda opercular. Algunas especies llegaban a los 0,50 m de altura. En el Cretácico desarrollaron formas tubulares alargadas, cónicas elevadas o de tonel, de paredes gruesas. Fueron muy importantes como formadores de arrecifes, donde vivían muy hacinados. En áreas de activa sedimentación solían ser muy inequivalvos y con gran ornamentación.

Algunos bivalvos cementados en su estadio juvenil, pasan al estado de apoyados durante la ontogenia, como el ostreoideo *Gryphaea*.

APOYADOS

Algunos bivalvos epifaunales libres viven apoyados sobre el sustrato sin necesidad de fi-

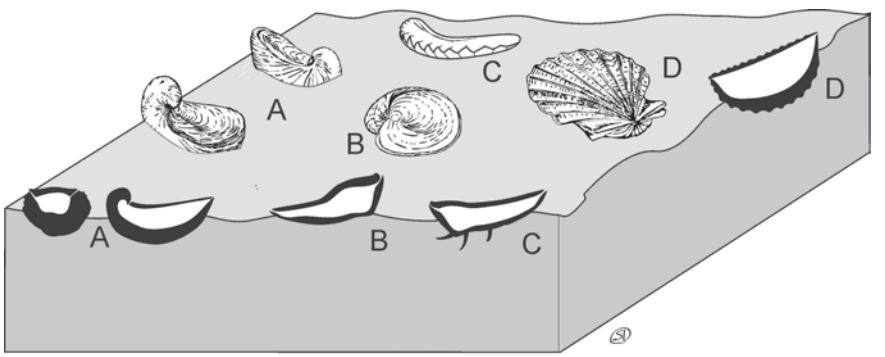


Figura 14. 27. Bivalvos apoyados sobre sustrato particulado. Contra los márgenes del bloque-diagrama se representan secciones de los mismos ejemplos. A. *Gryphaea*, semiinfaunal, la valva izquierda es más pesada que la derecha, que es operculiforme; B. *Ceratostreon*, epifaunal, con extensiones estabilizantes; C. *Arctostrea*, semiinfaunal, con forma semilunar y espinas estabilizantes en la valva izquierda; D. *Weyla*, semiinfaunal, con valva derecha muy convexa y espesa, valva izquierda plana a cóncava (comparar con Figuras **14**. 24 C y 28 D).

jarse por el biso o cementarse, excepto, a veces, en la etapa juvenil. Esta modalidad está bien ejemplificada en los Pectinoidea, ciertos Limoidea y representantes de otros grupos que normalmente son infaunales (Figura **14**. 27). Habitan ambientes muy variados en cuanto a profundidad, energía y naturaleza del sustrato.

Entre las ostras, los géneros *Gryphaea, Exogyra* y *Arctostrea* (el primero con enroscamiento sobre el plano de simetría, el segundo enroscado en un plano desplazado lateralmente y el tercero con forma de media luna), tienen adultos que se liberan de la cementación, quedando las valvas apoyadas sobre el sustrato, con la inferior pesada y tendiendo a hundirse en el sedimento, lo que se evita con el crecimiento hacia arriba de la valva inferior (Figura **14**. 27 A). Los adultos raramente exhiben áreas de cementación grandes, desarrollando en cambio estructuras estabilizadoras como aurículas, pliegues, surcos y espinas (Figura **14**. 27 B, C).

Los pectinoideos con este hábito poseen valvas casi equilaterales, con la línea charnelar corta, son pleurotéticos sobre la valva derecha, que es más convexa. Algunos han desarrollado la capacidad de nadar. Los que tienen la valva derecha muy convexa pueden descansar en depresiones que ellos mismos hacen mediante la eyección de chorros de agua contra el sustrato blando. Ejemplos son el género viviente *Pecten* y los mesozoicos *Weyla*, muy abundante en el Jurásico Inferior andino (Figura **14**. 27 D), y *Neithea*.

NADADORES INTERMITENTES

Algunos bivalvos pueden permanecer cierto tiempo en la masa de agua mediante movimientos natatorios que consiguen realizar cerrando bruscamente sus valvas y arrojando fuertes chorros de agua a través de hiancias dorso-laterales situadas debajo de las aurículas, obteniendo una «propulsión a chorro», que desplaza al organismo en la dirección opuesta (Figura **14**. 28). Las conchillas de pectinoideos equivalvas, equilaterales y poco convexas suelen ser mejores nadadoras que las inequivalvas, y esas condiciones permiten que durante la natación el plano de la comisura pueda ser llevado horizontalmente, apenas levemente inclinado hacia el fondo (Figura **14**. 28 B).

Los mejores nadadores poseen la superficie externa de la conchilla totalmente lisa, aunque a veces llevan costillas internas como refuerzo, por ejemplo *Amussium* (Figura **14**. 28 D).

Si bien el hábito de nadar se habría originado en los pectinoideos como una reacción de escape ante ataques de depredadores (Figura **14**. 28 A), los nadadores más eficientes pueden utilizar este modo de desplazarse para complementar su dieta con organismos vivos cazados activamente, como hace *Propeamussium*.

Algunos Limoidea pueden desplazarse por la masa de agua batiendo las valvas, pero en este caso los movimientos natatorios, que se realizan con el plano de comisura perpendicular al sustrato, son ayudados por movimientos del pliegue medio del manto, que está muy desarrollado y lleva largos tentáculos.

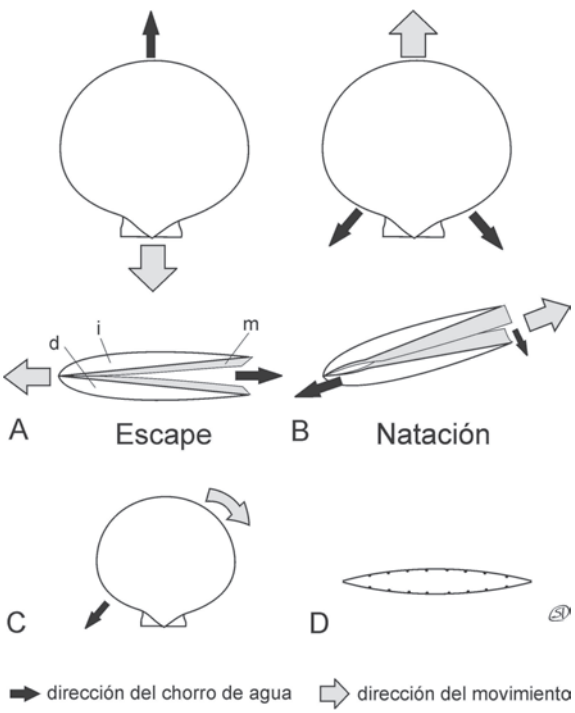


Figura 14. 28. Bivalvos nadadores, pectinoideos. A. movimientos de escape, en vista superior y lateral, d, valva derecha, i, valva izquierda, m, manto; B. movimientos de natación, en vistas superior y lateral, la componente vertical del movimiento está dada por la expulsión de agua a través de los márgenes del manto sobrepuestos, la componente horizontal por expulsión de agua a través de las hiancias laterales o auriculares; C. movimiento de giro en vista superior; D. sección de una conchilla de un pectinoideo nadador, exteriormente lisa y con costillas internas (comparar con Figuras **14**. 24 C y 27 D).

EXCAVADORES

Muchos bivalvos habitan durante toda su vida, o parte de ella, en sustratos compuestos principalmente por guijarros, arena o barro. Allí permanecen inmóviles o efectuando pequeños desplazamientos, enterrados, pero siempre manteniendo comunicación con la masa de agua suprayacente. Estas características

habrían sido las del ambiente original de los protobranquios primitivos, no especializados, que se alimentaban de la materia orgánica existente en la superficie del sustrato. Sus conchillas debían tener contorno casi circular y ser equivalvas, equilaterales, isomiarias y sin seno paleal. Los adultos carecían de un mecanismo de fijación. Posteriormente este medio experimentó la invasión de formas más especializadas, excavadoras y filtrantes, que aún persisten y, en su mayoría, utilizan este sustrato como protección contra peligros físicos y la acción de depredadores. La cantidad de penetración y la velocidad con que ésta se efectúa depende, en gran medida, de los caracteres morfológicos de la conchilla.

Los bivalvos se encuentran entre los invertebrados mejor adaptados a enterrarse en sustrato blandos particulados. La penetración en el mismo se inicia con la selección del lugar adecuado y se produce siguiendo una serie de pasos repetidos que constituyen secuencias de excavación (Figura **14**. 29): apertura de las valvas que actúan como ancla, protrusión del pie en forma de cuña, contracción de los músculos aductores que provoca el cierre de las valvas y dilatación de la parte distal del pie, con lo que se logra un cambio de anclaje, y contracción de los músculos retractores pedales que arrastran la conchilla hacia el pie (Trueman y Ansell, 1969; Stanley, 1970; Seilacher y Seilacher, 1994).

Los bivalvos excavadores pueden clasificarse según la velocidad de enterramiento en rápidos y lentos. Los rápidos son aquéllos que viven en sustratos móviles, donde se requiere reenterramiento frecuente, y los que por ser detritívoros, deben desplazarse por el sustrato para obtener alimentos. Los bivalvos de tamaño pequeño pueden enterrarse más rápidamente que los grandes; los que tienen conchillas esféricas son excavadores lentos, mientras que los discoidales, aplanados o cilíndricos son más rápidos. Los bivalvos con escultura superficial prominente son excavadores lentos, mientras que la escultura divaricada favorece la velocidad del sepultamiento. Un extremo anterior aguzado y el mayor espesor de la conchilla situado dorsalmente, se asocian a la rapidez del sepultamiento. Se ha demostrado también que la presencia de lúnula favorece un enterramiento rápido.

Con relación a la movilidad y la textura del sustrato, puede decirse que los excavadores rápidos en sustratos móviles, de grano grueso, generalmente tienen conchilla espesa y lisa, mientras que en los bivalvos de ambientes inestables pero no tan móviles, la misma es más delgada. Los excavadores en sedimentos blandos de grano fino son típicamente pequeños y muchos poseen conchillas delgadas, mientras que los que se entierran en sedimentos estables y firmes tienen morfologías más variadas.

El hecho de que muchos excavadores tengan sifones cortos motiva que deban vivir con su extremidad posterior muy cerca de la interfase agua-sedimento (Figura **14**. 30 A-E). Los bivalvos que habitan cerca de la superficie, como *Cardium edule*, poseen conchilla relativamente pequeña, corta y globosa, bien ornamentada; son excavadores lentos, que insumen gran energía en su trabajo y permanecen casi inmóviles. Otro ejemplo de excavador superficial es *Glycymeris*, con conchilla equivalva, subglobosa a globosa, isomiaria y generalmente con fuerte ornamentación externa, la cual se opone a una mayor penetración.

Muchos excavadores superficiales viven en ambientes litorales donde los centímetros superiores del sustrato son muy inestables, por lo que tienen que ser muy eficientes para volver a ocupar rápidamente su posición de vida luego de ser desenterrados; éstos poseen liga-

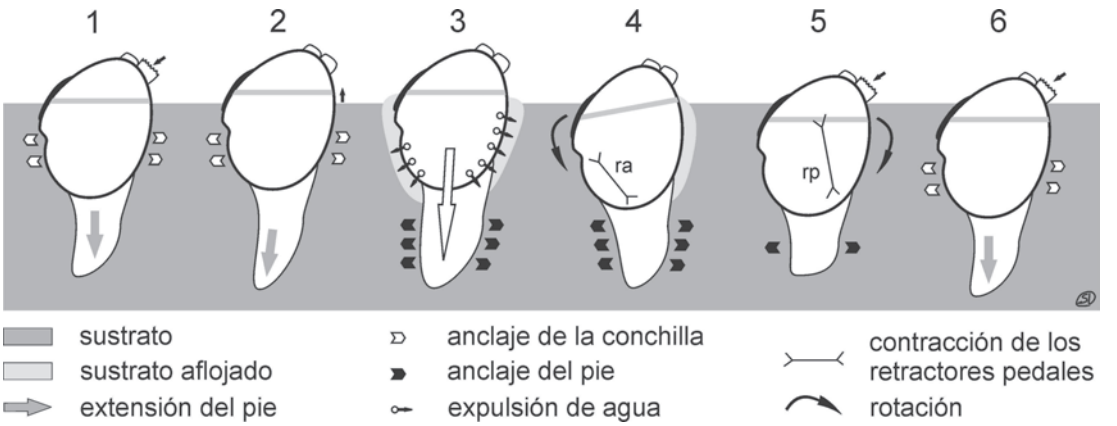


Figura 14. 29. Serie de diagramas mostrando la secuencia de excavación de un bivalvo generalizado en seis pasos (1 a 6). La banda gris muestra la posición de la conchilla con respecto a la interfase agua-sedimento (modificado de Trueman y Ansell, 1969).

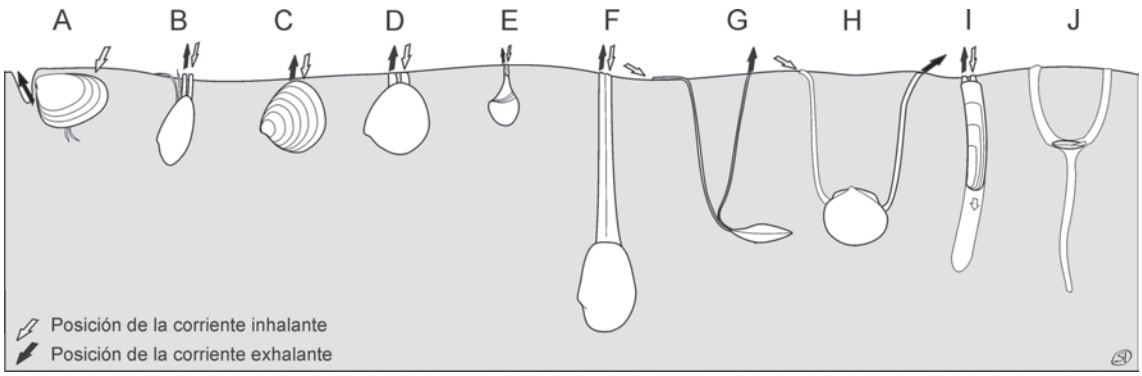


Figura 14. 30. Bivalvos excavadores, no a escala. A-E. excavadores superficiales: A. *Nucula*, detritívoro no sifonado; B. *Yoldia*, detritívoro sifonado; C. *Astarte*, suspensívoro no sifonado; D. *Mercenaria*, suspensívoro sifonado; E. *Cuspidaria*, carnívoro. F-J. excavadores profundos: F. *Mya*, suspensívoro sifonado; G. *Tellina*, detritívoro sifonado; H. *Lucina*, con tubo mucoso inhalante anterior construido por el pie y tubo mucoso posterior construido por el sifón; I. *Ensis*, que posee la capacidad de retraerse dentro del sedimento; J. *Solemya*, habitante de tubos en forma de Y en ambientes deficientes en oxígeno.

mento opistodético parivincular y buena dentición.

Entre los excavadores superficiales es común la presencia de un extremo posterior truncado, que en posición de vida se ubica paralelo a la interfase agua-sedimento, como en los trigonioideos.

Los excavadores profundos, en cambio, viven enterrados a mayor profundidad y poseen largos sifones que les permiten llegar a la superficie del sedimento (Figura **14**. 30 F-J). En general poseen conchillas más delgadas y menos ornamentadas que los superficiales, en muchos con amplios senos paleales y hiancias sifonales; en algunos la dentición es adonta o muy atrofiada, y el ligamento es interno. Los más extremos excavadores profundos pierden en el adulto la capacidad de reenterrarse si son removidos.

La mayoría de los excavadores viven con el plano de comisura vertical, los pocos pleurotéticos (como los tellinoideos, Figura **14**. 30 G), se reconocen por la conchilla inequivalva.

PERFORANTES

Los mecanismos utilizados para perforar sustratos firmes pueden ser químicos, mecánicos, o una combinación de ambos, y la perforación resultante les sirve, principalmente, como protección. Este hábito se ha desarrollado en al menos 9 familias de bivalvos (Savazzi, 1999).

Lithophaga disuelve las superficies calcáreas segregando por su extremidad anterior una mucosidad que contiene ciertas glicoliproteinas, mientras la existencia de un grueso perióstraco protege a las valvas. La conchilla de los bivalvos perforantes químicos suele tener forma cilíndrica alargada y estrecha, de sección redondeada a subovalada (Figura **14**. 31 A). Algunos, como *Lithophaga* y *Botula*, retienen un biso que refuerza la fijación.

La perforación mecánica consiste en la abrasión del sustrato producida por movimientos de la conchilla contra la pared de la cavidad alojamiento. El sustrato puede ser de naturaleza muy variada. El bivalvo se fija al extremo de la perforación por el pie (Figura **14**. 31 B) o el biso. Cuando los músculos aductores se relajan, las valvas son presionadas contra las paredes de la perforación y se produce el raspado a través de movimientos hacia adelante y hacia atrás de la conchilla, debido a la contracción de los músculos bisales o pedales y el manto. La contracción de los posteriores empuja la conchilla hacia adelante, mientras que la de los anteriores lo hace hacia atrás. Muchos poseen placas accesorias y *pallets* (Figura **14**. 31 C), y algunos han desarrollado un tercer músculo aductor ventral y cóndilos de apoyo en la región umbonal o ventral (Figuras **14**. 8 E y 15 H).

Pholas y *Teredo* perforan mecánicamente utilizando estructuras especializadas, entre ellas un disco succionador en el pie que permite anclar la conchilla al fondo de la perforación (Figura **14**. 31 C); *Hiatella* utiliza sifones especializados para adherirse a las paredes, y *Teredo* segrega un tubo calcáreo secundario dentro de la perforación que es realizada de manera de no interceptar otras perforaciones cercanas (Figura **14**. 31 D).

En *Teredo*, la conchilla ha sido reducida en su parte anterior, aunque el animal permanece alargado (Figura **14**. 31 D). Generalmente, en los perforantes mecánicos, la parte anterior de la conchilla es más ancha, puede hallarse modificada y contener elementos accesorios; la

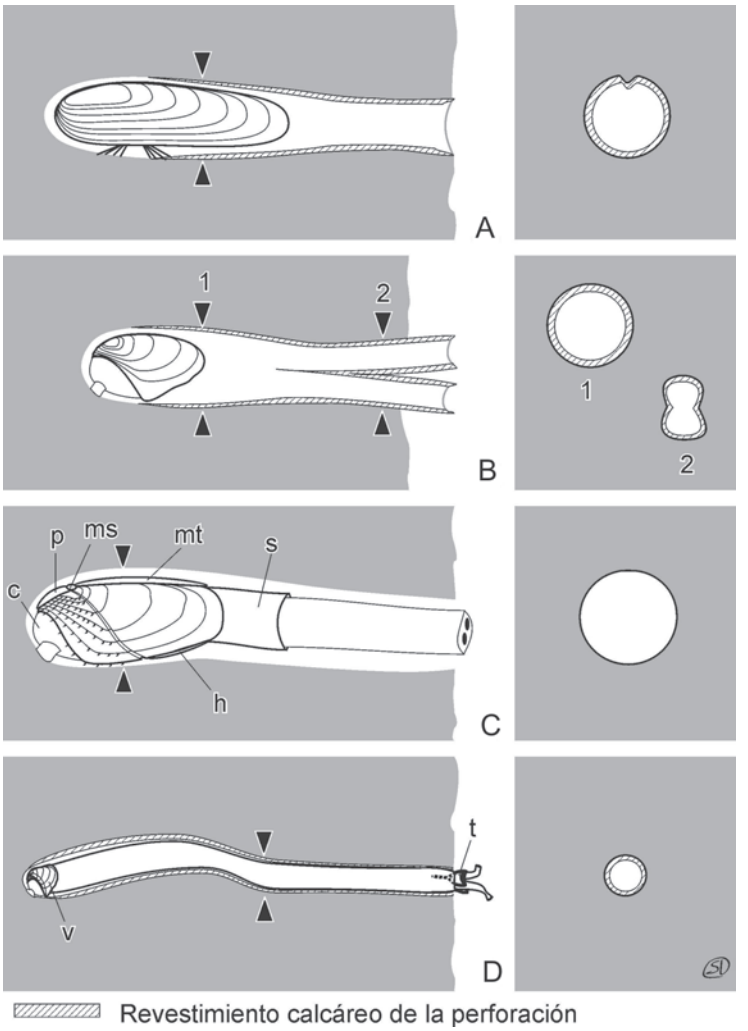


Figura 14. 31. Bivalvos perforantes. A la izquierda, secciones longitudinales de las perforaciones mostrando los bivalvos en posición de vida; a la derecha, secciones transversales de las perforaciones. A. *Lithophaga*, perforante químico sobre sustratos calcáreos, nótese que las fibras del biso están divididas en dos manojos para facilitar el movimiento ántero-posterior dentro de la perforación; B. *Gastrochaena*, perforante químico-mecánico sobre sustratos calcáreos, fijo por el pie, con la perforación extendida posteriormente por tubos calcáreos; C. *Zirfaea*, perforante mecánico sobre sustratos pelíticos semiconsolidados, la conchilla posee un callo (c) anterior y varias placas calcáreas accesorias (p: protoplax, ms: mesoplax, mt: metaplax, h: hipoplax, s: sifonoplax); D. *Teredo*, perforante mecánico en madera, con conchilla muy reducida (v) y *pallets* (t) cerrando la abertura de la perforación.

parte posterior es atenuada y modificada para proteger la base de los sifones, los cuales, como en los foladideos, a veces no pueden retraerse totalmente. Los umbones son poco prominentes y las hiancias sifonales y pedales se hallan bien desarrolladas. La existencia de espinas en la parte anterior de algunos (*Teredo*) ayudaría a la abrasión de las paredes de la perforación, mientras que la ornamentación actuaría como estabilizante durante la excavación.

Martesia perfora madera en ángulo recto a la superficie, para la protección y provisión de alimento; *Xylophaga* lo hace en mar abierto, particularmente en grandes profundidades y *Teredo* degrada los fragmentos de madera que constituyen una parte importante de su alimento. En estos casos, las valvas funcionan como verdaderas mandíbulas para raspar la madera y las partículas producidas pasan a la boca y el estómago. En los Pholadoidea el estómago contiene un pequeño apéndice que almacena temporariamente fragmentos reducidos de arena o rocas, los que ayudan a la trituración de los contenidos estomacales.

NIDIFICADORES

Este hábito se define como el utilizado por bivalvos que viven en cavidades o fisuras, ya sea bisados, cementados o simplemente encajados. Es un hábito facultativo de muchos de ellos, y común en los estadios juveniles que luego se tornan perforantes cuando adultos. Las adaptaciones son más de comportamiento que morfológicas (Savazzi, 1999). El único carácter en común es la gran plasticidad en la morfología de la conchilla, como resultado de las restricciones impuestas por el espacio disponible.

Entre las formas epifaunales bisadas se halla un conjunto de especies que habitan ambientes costeros, adheridas por el biso al fondo duro de depresiones preexistentes, cuya forma pueden modificar algo por movimientos de la con-

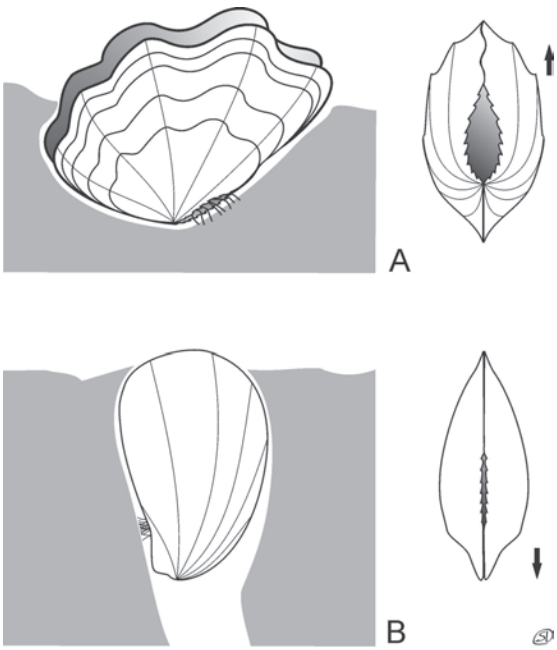


Figura 14. 32. Bivalvos nidificadores bisados. A la izquierda, en posición de vida dentro de cavidades o grietas naturales; a la derecha, detalle de la zona ventral mostrando los márgenes de la abertura bisal aterrazados. Las flechas señalan la parte anterior. A. *Tridacna*, B. *Beguina*.

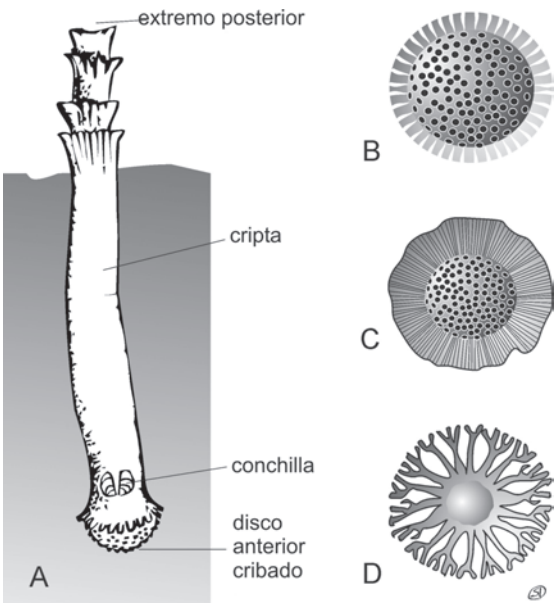


Figura 14. 33. Bivalvos tubícolas. A. *Aspergillium* en posición de vida dentro de sustrato particulado; B-D. diferentes tipos de discos anteriores en géneros de bivalvos tubícolas.

chilla. Ejemplos típicos se hallan entre los Tridacnoidea (*Tridacna*, Figura **14**. 32 A), Carditoidea (*Beguina*, Figura **14**. 32 B), Pectinoidea (*Pedum*), Pinnoidea (*Streptopinna*). Muchos otros son nidificadores ocasionales, como algunos Arcoidea y Pterioidea. Se trata de conchillas en su mayoría de contorno rectangular, trapezoidal a subovaladas, biconvexas, con umbones prominentes. La forma de las mismas se adapta al espacio disponible. El eje de elongación de la conchilla es mantenido paralelo al eje de la cavidad ocupada, lo que junto con la forma de adherencia al sustrato, ofrece buena protección al organismo contra los peligros físicos y biológicos.

Este hábito se desarrolló aisladamente en un número de familias que poseen otras formas de vida.

TUBÍCOLAS

Hay algunas especies de bivalvos que excavan hidráulicamente en el barro y viven verticalmente enterradas en sustratos blandos. Tienen una conchilla juvenil bivalva, pero el adulto posee un tubo calcáreo construido secundariamente llamado **cripta** (Figura **14**. 33), abierto en el extremo posterior y perforado en el anterior (Figura **14**. 33 B-D). Las valvas pueden estar libres dentro de la cripta, o una o ambas pueden estar fusionadas a la misma. Se ha desarrollado en 3 familias (de los Pholadoidea, Gastrochaenoidea y Clavagelloidea), y en la mayoría ha evolucionado a partir de ancestros perforantes (Savazzi, 1999). Es un claro ejemplo de un retorno secundario a sustratos blandos, en grupos en los cuales se había perdido la habilidad de excavar.

Estos bivalvos no pueden cambiar la posición de la cripta, que se construye en forma vertical en el sustrato y actúa como ancla por su longitud, función reforzada por la presencia en algunos de clastos cementados en el exterior. La parte posterior de la cripta puede ser reparada luego de una rotura, y su extremo en general posee alguna estructura que restringe el acceso.

BIVALVOS DE AGUA DULCE

Varios linajes de bivalvos han invadido los sistemas de agua dulce desde el Devónico, y a través del tiempo, adquirieron adaptaciones especiales y una distribución, en muchos casos, casi cosmopolita, como los Unionoidea. Sus conchillas comúnmente tienen valvas delgadas y lisas o poco ornamentadas y, en una misma especie, la forma es bastante variable.

Los bivalvos de agua dulce prefieren los ambientes no contaminados, especialmente los grandes ríos o amplios lagos, donde abundan

hasta los 2 m de profundidad, si bien algunos viven en ciertos lagos por debajo de los 30 m (Pennak, 1953).

Los ejemplares de mayor tamaño y las poblaciones más numerosas suelen hallarse en los ríos correntosos; en los ambientes fluviales las conchillas tienden a ser más gruesas que en los lacustres y los fondos estables son más propicios que los inestables para el desarrollo de las poblaciones numerosas. También actúan desfavorablemente el aumento de la acidez del agua y la disminución de la temperatura. Durante la estación fría, muchas especies tienden a introducirse en el sustrato. El aumento de la salinidad es otro factor limitante, si bien los Mycetopodidae pueden tolerar aguas que no superen los 30 g por litro (Bonetto *et al.*, 1962).

LOS BIVALVOS COMO PRODUCTORES DE TRAZAS

Los bivalvos, debido a su estrecha relación con el sustrato, son productores de diversas estructuras biogénicas que pueden quedar preservadas en el registro fósil, y que son comunes en distintos ambientes (Bromley, 1990; Seilacher y Seilacher, 1994; Buatois *et al.*, 2002).

Los bivalvos excavadores pueden dejar huellas diversas de su actividad como bioturbadores del sustrato, ya sea como trazas de descanso (*Lockeia*), de locomoción (*Protovirgularia*) o de escape. Se han encontrado casos de gradación entre estos tipos de trazas, que son muy abundantes en planicies de mareas. Los bivalvos detritívoros (tanto los protobranquios como los tellinoideos) retrabajan grandes cantidades de sedimento superficial, a veces oscureciendo o destruyendo la estructura sedimentaria original u otro tipo de trazas.

Los bivalvos perforantes producen estructuras de bioerosión en madera (*Teredolites*) o sustratos líticos, generalmente calcáreos (*Gastrochaenolites*). Las perforaciones en sustratos calcáreos de muchos bivalvos tienen sección casi circular porque el bivalvo gira dentro de la cavidad y es común que la recubran mediante la secreción de un revestimiento calcáreo (Figura **14**. 31).

Finalmente, los *pellets* fecales de los bivalvos constituyen estructuras de biodepositación, que pueden acumularse sobre la superficie o dentro del sedimento.

PALEOBIOGEOGRAFÍA

Los moluscos bivalvos siempre han sido muy utilizados en los análisis biogeográficos, especialmente a partir del Mesozoico, y debido a su abundancia son muy útiles para establecer la naturaleza y discutir el origen de los patrones de biodiversidad marina. En la actualidad la diversidad mayor se encuentra en la región ecuatorial, disminuyendo progresivamente hacia las latitudes más altas. Se ha encontrado que esta tendencia generalmente se mantuvo a través del tiempo, incrementándose durante el Cenozoico (Crame, 1996; Jablonski *et al.*, 2000).

Las faunas de bivalvos del Ordovícico Temprano estaban restringidas a los márgenes del Gondwana, pero durante el Ordovícico Medio pueden reconocerse diferencias latitudinales en su composición (Cope, 2002). Así, los pteriomorfios y nuculoideos se distribuyeron preferentemente en las bajas paleolatitudes, mientras que los heteroconquios preferían latitudes medias a bajas. La colonización de las plataformas carbonáticas de Laurentia y Báltica, en el Ordovícico Tardío, produjo una gran diversificación de los pteriomorfios.

Durante el Ordovícico no se pueden reconocer entidades paleobiogeográficas basadas en bivalvos, debido a que la mayoría de los géneros se hallan restringidos a una cuenca (Sánchez, 2003), probablemente en parte como consecuencia del escaso conocimiento. Por ejemplo, de los 35 géneros presentes en el Ordovícico argentino, 19 están restringidos a la Argentina, siendo particularmente alta la proporción de géneros endémicos en el Caradociano temprano de la Precordillera y en el Arenigiano de la Sierra de Famatina.

Ya en el Paleozoico Tardío y de una forma más marcada en el Pérmico, pueden reconocerse faunas de altas y bajas latitudes (Shi y Grunt, 2000). En esta época los bivalvos sudamericanos adquieren mayor presencia por el número de taxones. El Pennsylvaniano Medio peruano contiene, en sus facies marinas, *Allorisma*, *Astartella* y *Aviculopecten*, géneros que también se mencionan en el Pennsylvaniano y Pérmico Temprano de la cuenca Paraná (sur del Brasil), donde los ambientes interglaciales están caracterizados por los Aviculopectinidae (*Aviculopecten*, *Limipecten*), además de *Sanguinolites*, *Allorisma*, *Nuculana*, *Schizodus*, *Myalina* y *Promytilus*.

En el Pérmico Temprano brasileño también dominan formas típicas de aguas frías pero de baja salinidad, endémicas, como la fauna de Estrada Nova con géneros tales como: *Casterella*, *Ferrazia*, *Pyramus*, *Jacquesia*, *Leinzia*, *Nadiadopsis*,

Barbosaia, etc. Formas similares se hallan en la cuenca Karoo de Sudáfrica, por lo que ambas regiones debieron comunicarse.

En la Precordillera argentina, el Carbonífero lleva bivalvos de agua dulce o salobre (*Naiadites*, *Anthraconaia*, *Carbonicola*, *Palaeanodonta*, *Anthraconauta*, *Anthracosphaerium*) y en las facies marinas el Carbonífero Temprano está caracterizado por la presencia de *Palaeoneilo*, *Posidoniella* y *Sanguinolites*, mientras que formas características del Carbonífero Tardío son especies de *Aviculopecten*, *Phestia*, *Palaeolima* y *Streblochondria*; en todos estos casos la fauna correspondería a formas relacionadas con condiciones de aguas frías. Sin embargo, la situación cambia hacia el Pérmico Temprano, cuando la composición de la fauna de bivalvos de la Precordillera evidencia un marcado predominio de elementos de amplia distribución geográfica y otros considerados de afinidades tethysianas, asociados a aguas cálidas. Entre estos últimos se pueden citar *Septimyalina*, *Acanthopecten* (Figura **14**. 21 B), *Wilkingia* (Figura **14**. 22 C) y *Edmondia*, registrándose únicamente *Merismopteria* como género exclusivamente gondwánico; otras formas comunes en las faunas típicas gondwánicas de la Precordillera son *Oriocrassatella* y *Promytilus*.

Los bivalvos marinos alcanzan mayor representatividad en el Pérmico Temprano de la cuenca Tepuel-Genoa (sudoeste del Chubut), donde se ha comenzado a aplicarlos con fines bioestratigráficos, junto con otros invertebrados (Pagani y Sabattini, 2002). La base del Pérmico se caracteriza por *Myofossa*, *Quadratonucula* y *Atomodesma*, además de *Pyramus*, *Sanguinolites*, *Phestia*, etc. Más arriba se hallan otras asociaciones que revelan la diversidad lograda en el Pérmico Temprano de la región. Paleobiogeográficamente, la fauna de

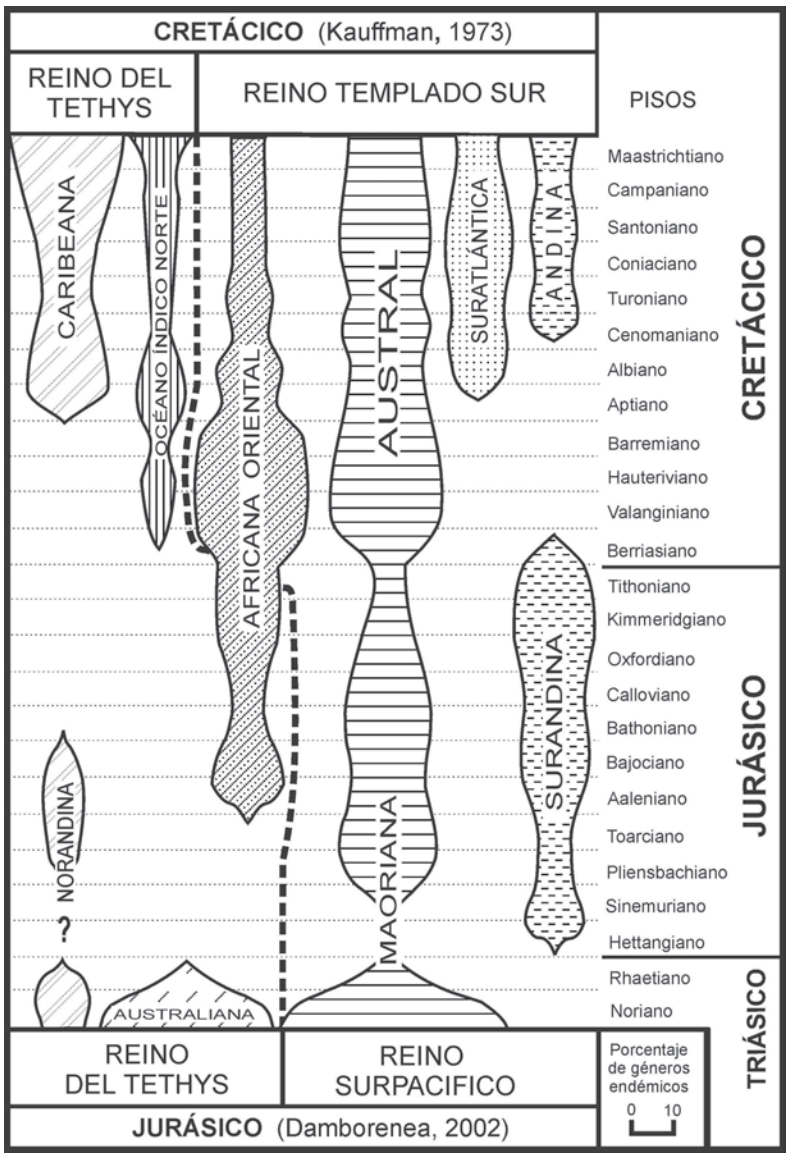


Figura 14. 34. Unidades paleobiogeográficas marinas durante el Jurásico y Cretácico del hemisferio sur, basadas sobre la distribución de los bivalvos. La escala horizontal corresponde al porcentaje de géneros endémicos. Se observa el aumento del número de biocoremas con el tiempo (de 3 en el Triásico Tardío a 6 en el Cretácico Tardío), y el cambio de reino de la unidad Africana Oriental debido al incremento de la influencia de faunas australes por el establecimiento del Corredor de Mozambique a fines del Jurásico (modificado de Kaufmann, 1973 y Damborenea, 2003).

bivalvos del Carbonífero Tardío del Chubut muestra cierta estrecha afinidad con formas europeas; por otra parte, en el Pérmico Inferior bajo (Asseliano-Sakmariano) las afinidades están claramente marcadas con Australia y hacia el Pérmico Inferior alto (Artinskiano-Kunguriano) ocurre algo semejante a lo observado en la Precordillera, constituyéndose una fauna de mezcla con afinidades tethysianas, evidenciando la influencia de aguas cálidas.

Es destacable, tanto en la fauna del Chubut como de la Precordillera, la ausencia de los géneros *Eurydesma* y *Deltopecten*, típicos de aguas frías, y de distribución gondwánica durante el Pérmico Temprano. Estos son conocidos como característicos de las faunas de bajas temperaturas en las Sierras Australes de la provincia de Buenos Aires, Sudáfrica, Australia y norte de India. El Pérmico Inferior de las Sierras Australes está caracterizado por la denominada «fauna de *Eurydesma*», integrada además, por los géneros *Deltopecten*, *Stutchburia*, *Leptodesma*, *Allorisma*, y *Myonia*, entre otros. Esta asociación de bivalvos es comparable con las registradas en las Formaciones Rio do Sul y Rio Bonito de la cuenca Paraná (sur del Brasil), debido al desarrollo de condiciones ambientales similares.

El Mesozoico se caracterizó por una nueva radiación de los bivalvos, facilitada por la desintegración de la Pangea, el mayor desarrollo de las plataformas continentales y las modificaciones en las distribuciones de los continentes y mares, asociadas con modificaciones paleoclimáticas.

En el Mesozoico se puede observar la existencia prácticamente continua en el tiempo, de tres grandes unidades paleobiogeográficas o Reinos, basados en la distribución de los bivalvos: Boreal, Tethys y Austral (Kauffman, 1973; Damborenea 2002 b, 2003, Figura **14**. 34). La mayor diversidad se ubicó siempre en las regiones de bajas latitudes, coincidentes con la posición del mar de Tethys, mientras que los Reinos Boreal y Austral exhibieron menor diversidad y una alta proporción de taxones bipolares. El fenómeno de la bipolaridad de las faunas de bivalvos puede reconocerse ya en el Pérmico (Shi y Grunt, 2000) y Jurásico Temprano (Damborenea, 1993), aunque es mucho más claro en el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano (Crame, 1993).

La transgresión del Triásico Medio introdujo, en Chile, una fauna de pelecípodos con afinidades europeas, integrada por especies de los géneros *Daonella*, *Trigonia*, *Nuculopsis*, *Palaeonucula* y *Parallelodon*. En el Triásico Superior (Noriano) se halla *Monotis subcircularis* de distribución pacífica, pues se la ha reconocido en Chile, Perú, Ecuador, Colombia, California hasta Alaska. En Colombia y Perú además, contiene *Myophorigonia jaworskii*.

Pérez y Reyes (1994, 1997) destacan la importancia que ya adquieren los Trigonioida en el Triásico chileno, especialmente los Minetrigoniidae con especies de los géneros *Minetrigonia*, *Myophorigonia*, *Perugonia* y *Maoritrigonia*, en su gran mayoría propios de la Región Circumpacífica.

La única localidad argentina con Triásico marino se halla en la región del río Atuel (provincia de Mendoza), la que proporcionó especies de *Cassianella*, *Palaeocardia*, *Septocardia*, *Otapiria* y *Minetrigonia*, características del Triásico Tardío (Riccardi *et al*., 1997).

La abundancia y variedad de los bivalvos sudamericanos se incrementan a partir del Jurásico, y los estudios más modernos se relacionan con las faunas jurásicas de cuencas argentinas y chilenas (Pérez, 1982; Damborenea, 1987 a, b, 2002 a; Aberhan, 1994) donde existen localidades (río Atuel, Piedra Pintada, Quebrada Asientos) que proporcionaron muchas especies de estos moluscos, entre los que se destacan los trigoniodeos, inocerámidos, pectinoideos y ostreoideos. Para todo el Jurásico Inferior andino, desde Alaska hasta Chubut, es característico el género *Weyla* (Figura **14**. 21 F).

Teniendo en consideración la distribución de las especies de bivalvos con relación a las geografías dominantes, durante el Jurásico Temprano del margen sudoriental pacífico, se han distinguido los siguientes agrupamientos de especies (Damborenea, 1996):

- Especies de bajas latitudes (Tethys) presentes en la región andina central, por ejemplo las de los géneros *Lithiotis* y *Gervillaria* (Figura **14**. 21 G).
- Especies locales, registradas en los Andes australes. Constituyen un caso particular de las especies endémicas, restringidas a la totalidad de la región austral, por ejemplo las de los géneros *Groeberella* y *Gervilletia*.
- Especies «pacíficas», distribuidas a lo largo del borde pacífico y solo esporádicamente, a la región del Tethys, por ejemplo las de los géneros *Otapiria* y *Weyla* (Figura **14**. 21 D, F).
- Especies cosmopolitas, de distribución prácticamente global, por ejemplo las de los géneros *Entolium* y *Plagiostoma*.
- Especies de altas latitudes: pueden ser bipolares, de distribución discontinua, restringidas a las altas latitudes de ambos hemisferios, por ejemplo las de los géneros *Kolymonectes*, *Agerchlamys* y *Kalentera* (Figura **14**. 22 F), o australes (especies de *Asoella*).

Durante el Mesozoico sudamericano, los bivalvos constituyeron un elemento destacado en las asociaciones bentónicas distribuidas a lo largo del borde pacífico. En el Triásico y Jurásico más Temprano hubo una mayor influencia austral, pero luego se incrementó la componente tethysiana, seguramente favorecida por el establecimiento del Corredor Hispánico. A partir del Jurásico Tardío aparecen elementos sudafricanos y australianos que habrían migrado a través del Corredor de Mozambique (Figura **14**. 34).

Durante el Cretácico, desde el norte de Chile hasta el Canadá, los rudistas forman espesas calizas arrecifales. Más al sur, los bivalvos muestran gran abundancia y diversificación, pero no fueron objeto de revisiones modernas. En el Neocomiano se destacan especies de *Virgotrigonia*, *Anditrigonia* y *Steinmanella* y ostreidos como *Ostrea*, *Aetostreon* y *Exogyra*.

En el Cretácico Superior austral se hallan inocerámidos, *Pterotrigonia*, *Aucellina* e integrantes de la fauna de *Lahillia luisa*, que muestran vinculaciones con Tierra del Fuego, Antártida y Nueva Zelanda.

Hacia fines del Cretácico se produjo la última fragmentación del Gondwana y la fauna pantropical relativamente uniforme del Cretácico fue progresivamente separada, lo que condujo a la desaparición de la Provincia Austral mesozoica. En su lugar se generaron nuevas unidades biogeográficas, como la Provincia Weddelliana, del final del Cretácico (Zinsmeister, 1979). Ésta desarrolló en un mar somero de aguas templado frías que se extendía desde el sur de América del Sur hacia el noreste y este de Australia, abarcando la Antártida, islas Chatham, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda. Se caracterizó por sus géneros cosmopolitas, indo-pacíficos, tethysianos y el dominio de taxones originados en esta región y que estuvieron restringidos a las altas latitudes, conocidos como «elementos paleoaustrales». Entre ellos, los bivalvos *Austrotrigonia*, *Pacitrigonia*, *Mixtipecten*, *Linucula*, *Austrocucullaea*, *Neilo* (*Neiloides*), *Spineilo*, *Austroneilo*, *Lahillia*, *Electroma* y *Pteromyrtea* fueron formas abundantes y comunes entre América del Sur, Nueva Zelanda, islas Chatham y Antártida.

La fragmentación del bloque Antártico-Australiano en el Paleoceno Tardío, la separación definitiva en el Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano de América del Sur y Antártida, y el progresivo desplazamiento de Nueva Zelanda, Australia y América del Sur hacia sus posiciones actuales, produjo un nuevo diseño paleocirculatorio en la región, que condujo al aislamiento, cada vez más pronunciado, de estas placas. Durante el Eoceno, la Provincia Weddelliana comenzó a perder su identidad y, en su lugar, desarrollaron asociaciones endémicas y altamente diversificadas, con solo algunos géneros en común. En el Eoceno antártico aún perduran elementos paleoaustrales representados por *Lahillia* y *Austroneilo*, entre otros. En Patagonia, para entonces se registra la aparición de taxones de origen pacífico, como *Yoldia* (*Calohardia*), *Solen* (*Eosolen*), *Periploma* (*Aelga*) y *Venericor*.

En el extremo austral sudamericano, para el Oligoceno Tardío-Mioceno Medio, los elementos paleoaustrales se habían prácticamente extinguido y los endémicos alcanzaban ya el 30% de la totalidad de las faunas, estando representados por *Iheringinucula*, *Neoinoceramus*, *Monteleonia*, los venéridos *Ameghinomya*, *Retrotapes*, *Austrocallista* y los pectínidos *Jorgechlamys*, *Reticulochlamys* (Figura **14**. 21 O) y *Zygochlamys*. Asimismo, aparecen nuevos géneros de origen pacífico, tales como *Nodipecten*, *Patinopecten* y *Swiftopecten*. En esos momentos se registra una nueva corriente migratoria representada por elementos de dispersión cenozoica (Beu *et al*., 1997), la mayoría de los cuales son gastrópodos, observándose un intercambio faunístico entre el sur de América del Sur y Nueva Zelanda, en ambas direcciones.

En los comienzos del Mioceno Tardío tuvo lugar otro notable cambio faunístico en las asociaciones terciarias australes. Se extinguieron el 85% de los moluscos que hasta entonces habían caracterizado los mares patagónicos, se registró el arribo de la primer corriente migratoria desde la región caribeña, y nuevos géneros paratropicales de aguas cálidas, originados en la misma durante el Oligoceno-Mioceno Temprano, extendieron su distribución geográfica hasta el extremo sur americano. La fauna quedó integrada por un 56% de elementos caribeños, los que definieron a las Provincias miocenas Valdesiana y Paraniana, situadas a lo largo del litoral atlántico, desde el norte de la Patagonia hasta el sur del Brasil (Martínez y del Río, 2002 a, b). Los bivalvos estuvieron representados por *Polymesoda*, *Lucinisca*, *Antinioche*, *Parvilucina*, *Chionopsis s. str.*, *Lamelliconcha*, *Pitarella*, *Pitar s. str.*, *Dinocardium*, *Mactromeris* y *Hexacorbula*. El definitivo establecimiento de la Corriente de Malvinas produjo un enfriamiento de las aguas superficiales, lo que motivó que el gradiente térmico se hiciera progresivamente más marcado a partir del Mioceno Tardío, provocando que los elementos caribeños se retrajeran en su distribución, hacia el norte, donde la mayoría aún habita. Con la extinción de esta fauna en el Atlántico

sudoccidental se puso fin a la breve existencia de las Provincias Valdesiana y Paraniana.

Las actuales Provincias Argentina y Magallánica, que se extienden desde el sur del continente americano hasta el sur del Brasil, solo conservan un 15% de los géneros del Mioceno Tardío, y se caracterizan por registrar la primera aparición de los elementos magallánicos posmiocenos, los que les confieren su identidad (Martínez y del Río, 2002 a, b).

Durante el Neógeno se reconocen numerosas provincias sobre el litoral de América del Norte y Central (Addicott, 1966; Valentine, 1961; Hall, 1960; Petuch, 1988), todas ellas limitadas por gradientes térmicos latitudinales, al igual que las 18 provincias recientes sudamericanas.

LOS BIVALVOS DE AGUA DULCE FÓSILES DE AMÉRICA DEL SUR

La mayoría de los bivalvos fósiles sudamericanos pertenecen a los **náiades** o almejas nacaríferas correspondientes a las superfamilias Unionoidea y Muteloidea (orden Unionoida), según posean larva gloquideo o lasidio, respectivamente.

Los Unionoidea son de distribución prácticamente mundial, pero la familia Hyriidae está restringida a la América del Sur (subfamilia Hyriinae) y Australasia. Entre los Hyriinae, un género común viviente y fósil es *Diplodon*, que actualmente habita en la cuenca del río Paraná, pero que en el pasado geológico tuvo una distribución continental mucho mayor. Exceptuando una mención en el Triásico de Pennsylvania (E.U.A.) y otra en el Jurásico Medio de la Península Antártica (Camacho, 1957; Herbst y Camacho, 1970), las restantes especies fósiles de *Diplodon* son sudamericanas. En el Jurásico Medio de Patagonia (Morton y Herbst, 2001) se hallan *Diplodon simplex* y *D. matildense*, mientras que del Jurásico Superior-Cretácico Inferior del Uruguay, fueron descriptas dos especies (Martínez y Figueiras, 1991); otras especies se hallan en el Cretácico Medio y Superior de la Patagonia y en el Terciario de Colombia, Ecuador, Perú, Chile y Argentina. El Paleoceno brasileño proporcionó a *Paxyodon priscus*, poco conocido.

Los típicos Muteloidea sudamericanos corresponden a la familia Mycetopodidae, viviente al oriente de la cordillera andina, con géneros como *Mycetopoda*, *Monocondylea* y *Anodontites*, entre otros. El primero de ellos habita en la cuenca rioplatense y en los ríos de la pendiente atlántica del sur del Brasil, pero carecería de fósiles, excepto una especie triásica en Pennsylvania (E.U.A.). *Monocondylea* posee especies en el Oligoceno de Colombia y Mioceno de Ecuador, mientras que *Anodontites* se conoce fósil en el Cretácico Superior de Bahía (Brasil) y Terciario Superior del noreste argentino.

En el Jurásico Superior-Cretácico Inferior del Uruguay (Formación Tacuarembó) se halló una almeja de gran tamaño, *Tacuaremboia caorsii* (Martínez *et al.*, 1993).

El origen de los Unionoida sudamericanos es desconocido, aunque en general, se acepta que los mismos no tendrían relación con los que vivieron en el continente durante el Paleozoico. Parodiz y Bonetto (1963) y Parodiz (1969) sostienen que podrían haberse originado en América del Norte, posiblemente en el Triásico, y desde allí, en el Cretácico, emigrado al resto de las Américas. Sin embargo, no se puede desechar un origen gondwánico, dada la distribución ya alcanzada durante el Jurásico Medio austral.

Igualmente frecuentes en los sedimentos de agua dulce son algunos miembros de la superfamilia Corbiculoidea (orden Veneroida). Actualmente, el género *Polymesoda* es típico del sur de los Estados Unidos y América Central hasta Venezuela y Chile, mientras que *Neocorbicula* está distribuido desde Guayana hasta el Río de la Plata, con especies fósiles a partir del Paleoceno Inferior (Daniano) en Argentina, Chile, Bolivia y Ecuador.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los bivalvos poseen, en general, poca utilidad en bioestratigrafía, debido a su dependencia de las facies y a su lenta velocidad de evolución. Sin embargo, una de las numerosas aplicaciones del conocimiento de los bivalvos fósiles es el desarrollo de zonaciones bioestratigráficas locales, que suelen ser muy útiles debido a la abundancia de estos moluscos en facies litorales o cercanas a la costa.

El conocimiento de los bivalvos paleozoicos no ha sido aún sistematizado para este uso, aunque se han aplicado localmente, por ejemplo en el Carbonífero no marino de Gran Bretaña, donde son útiles para la correlación de las capas con carbón. Con respecto a los marinos, su empleo en este aspecto está comenzando a explorarse, por ejemplo en los depósitos carbonífero-pérmicos de Argentina (Pagani y Sabattini, 2002).

Por otro lado, los estudios están mucho más avanzados en rocas pospaleozoicas, y hay varios grupos de bivalvos que han sido utilizados con éxito en zonaciones bioestratigráficas,

Cuadro 14.5. Zonación del Jurásico Temprano y Medio de Argentina basada en bivalvos, correlacionada con la biozonación local de amonites (modificado de Damborenea, 1994).

SIST	SERIE	PISO	BIOZONAS PARA ARGENTINA	
			AMONITES	BIVALVOS
JURÁSICO			*Peltoceratoides-Parawedekindia*	?
	MEDIO	Caloviano		
			R. (L.) patagoniensis	*Retroceramus* aff. *galoi*
			Proximum	
			Bodenbenderi	
			Vergarensis	*Retroceramus stehni*
		Bathoniano	*Steinmanni*	*Retroceramus patagonicus*
			Cadomites-Tulitidae	
		Bajociano	*Megasphaeroceras magnum*	*Retroceramus marwicki*
			Humphriesianum	*Parainoceramus? westermanni*
			Emileia (C.) giebeli	*Parvamussium andium*
			Pseudotoites singularis	
		Aaleniano	*Puchenquia malarguensis* *"Zurcheria" groeberi* *Bredyia manflasensis*	*Meleagrinella*
	INFERIOR	Toarciano	*Dumortieria*	
			Phlyseogrammoceras tenuicostatum	
			Phymatoceras	*Parvamussium* cf. *pumilum*
			Collina chilensis	
			Peronoceras pacificum	
			Peronoceras largaense	
			Dactylioceras hoelderi	
			Tenuicostatum	*Posidonotis cancellata*
		Pliensbachiano	*Fanninoceras disciforme*	*Radulonectites sosneadoensis*
			Fanninoceras fannini	
			Fanninoceras behrendseni	*Otapiria neuquensis*
			Dubariceras	
			Tropidoceras	
			Miltoceras	
		Sinemuriano	*Epophioceras*	*Cardinia* cf. *listeri*
			?	*Otapiria pacifica*
			"Agassiceras"	
		Hettangiano	*"Vermiceras"*	
			Badouxia canadensis	
			"Waehneroceras-Schlotheimia"	*Palmoxytoma* cf. *cygnipes*
			"Psiloceras"	
			Psiloceras rectocostatum	
			?	

Cuadro 14. 6. Asociaciones de bivalvos oligocenos y miocenos de la Patagonia oriental (modificado de del Río, 2004).

Edad		Asociaciones	Especies dominantes
Mioceno	Tardío	Zona de "*Aequipecten*" *paranensis*	*Glycymerita magna, Anadara (Rasia) bravardi,* "*Chlamys*" *actinodes, Amusium paris, Chionopsis australis, Pitar mutabile, Retrotapes ninfasiensis,* "*Turritella*" *piramidesia, Epitonium borcherti, Trophon laciniatus santacrucensis*
	Medio	*Nodipecten* sp. - *Venericor abasolensis, Glycymerita camaronesia*	*Antarctodarwinella iheringi,* "*Turritella*" *hautali,* "*Turritella*" *rustica, Ficula distans, Valdesia astraensis*
	Temprano	*Pseudoportlandia glabra - Antimelatoma quemadensis*	*Glycymerita cuevensis, Hedecardium philippi, Sveltia major, Xymene dautzembergi, Zeacuminia santacruzensis, Eoturris santacrucensis,* "*Calyptraea*" *pileolus, Ataxocerithium juliana*
		Reticulochlamys zinsmeisteri Struthiolarella patagoniensis Pleuromeris cruzensis	*Neoimbricaria patagonica, Crassatella patagonica, Struthiolarella ameghinoi, Valdesia collaris, Sassia bicegoi, Adelomelon pilsbry, Reticulochlamys proximus*
		Jorgechlamys centralis - Reticulochlamys borjasiensis	*Neoinoceramus ameghinoi, Lima patagonica,* "*Chlamys*" *jorgensis, Ameghinomya darwini, Retrotapes scutata, Valdesia aequistriata, Eoturris jorgensis,* "*Hadriania*" *jorgensis,*
Oligoceno		*Panopea sierrana - Parynomya patagonensis*	"*Calyptraea*" *juliana, Valdesia pseudocollaris,* "*Turritella*" *patagonica, Neilo ortmanni, Dosinia burmeisteri, Zygochlamys geminata*

como los pterioideos halóbidos en el Triásico. El Mesozoico de Nueva Zelanda fue originalmente dividido en unidades tiempo-roca locales, en la mayoría de los casos, considerando la distribución de los bivalvos. En diversos lugares del mundo (especialmente en el hemisferio norte) se han propuesto para el Jurásico y Cretácico biozonaciones sobre la base de monotoideos, buchidos, pectinoideos o inoceramoideos, muy útiles para la correlación.

Riccardi *et al*. (1993, 2000) y Damborenea (1990, 1994) han propuesto una biozonación del Jurásico-Cretácico andino, basada principalmente en pectinoideos, inoceramoideos y trigoniodeos (Cuadro **14**. 5). En el Jurásico Inferior se hallan especies de *Otapiria* (Figura **14**. 21 D), *Palmoxytoma*, *Cardinia* (Figura **14**. 22 G), *Radulonectites*, *Posidonotis* y *Parvamussium*; en el Jurásico Medio es importante *Retroceramus* (Figura **14**. 21 K), mientras que en el Jurásico Superior (Tithoniano) existe una variada fauna de bivalvos caracterizada por un desarrollo de Myophorellinae y Anditrigoniinae, entre las trigonias, y *Deltoideum lotenoense* entre los ostreáceos.

Para el Neógeno de Patagonia se propuso una zonación basada en moluscos en la que se reconocen 6 asociaciones caracterizadas fundamentalmente por el contenido de sus pectínidos (Cuadro **14**. 6) (del Río, 1988, 2004).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

La idea de que la conchilla bivalva de los pelecípodos podría haber derivado de la univalva de algún molusco primitivo es antigua y fue expuesta en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Part I, 1960: 21-22; Part N, 1969: 109), aclarando que los Monoplacophora contendrían caracteres que los ubicarían entre los ancestros más probables.

El hallazgo de numerosas y variadas conchillas en el Cámbrico Inferior y Medio del hemisferio norte dio renovado impulso a las investigaciones relacionadas con el origen y las relaciones filogenéticas de esta clase de moluscos. Si bien fue demostrado que no todas las conchillas halladas correspondían a los Bivalvia, las que realmente pertenecen a ella no solo contienen rasgos que podrían orientar en cómo habrían sido los primitivos representantes de la clase, sino que exhiben caracteres morfológicos intermedios que permitieron arrojar luz sobre las formas ancestrales y las primeras etapas de su evolución en el Paleozoico Temprano.

Un avance importante tuvo lugar en las postrimerías del siglo XX, con los trabajos de Pojeta y Runnegar (1974, 1976), Runnegar y Jell (1976) y Pojeta (1975, 1978, 1980) basados principalmente en el estudio de formas del Cámbrico Temprano-Cámbrico Medio, correspondientes a taxones morfológicamente intermedios entre los monoplacóforos helcionelloi-

deos y *Fordilla troyensis*, del Cámbrico Temprano alto, el más antiguo bivalvo conocido. Entre las formas intermedias se halla *Heraultipegma* (Cámbrico Temprano de Siberia, China, Francia, Australia), y un rostroconchio primitivo, comprimido, muy similar a *Fordilla* aunque seudobivalvo que, por descalcificación de su margen dorsal posterior, podría haber dado lugar al ligamento opistodético de los bivalvos. Un organismo que mostraría que ello fue posible es *Myona*? *queenslandica* (Cámbrico Medio medio de Australia) con una protoconcha univalva (que permite considerarla un rostroconchio) pero cuyo adulto habría poseido un margen dorsal flexible, motivando que, en unas pocas conchillas las valvas se muestren separadas a lo largo de lo que probablemente fue el eje charnelar.

Heraultipegma a su vez también puede relacionarse con monoplacóforos helcionelláceos, univalvos y lateralmente comprimidos, como *Anabarella* y *Mellopegma* (Cámbrico Temprano y Medio), los que mostrarían vinculaciones con helcionéllidos más típicos, como *Helcionella* y *Latouchella*, que no son lateralmente comprimidos y con la abertura de la conchilla limitada al lado ventral.

Por lo tanto, la secuencia siguiente mostraría el origen de los Bivalvia a partir de formas con conchilla univalva:

Latouchella → *Anabarella* + *Mellopegma* → *Heraultipegma* →

Myona? queenslandica → *Fordilla troyensis*

El cambio de rostroconchio a bivalvos habría sido bioquímico y expresado morfológicamente como un margen dorsal elástico; la compresión lateral de la conchilla de algunos helcionelloideos pudo proporcionar el mecanismo por el cual herbívoros epifaunales se convirtieron en excavadores de sedimentos. Así, *Heraultipegma* y *Fordilla* habrían sido infaunales suspensívoros.

La conclusión de que los Bivalvia no serían descendientes directos de los Monoplacophora sino de los Rostroconchia, constituyó uno de los motivos para que fueran reunidos, junto con los Scaphopoda, en el subphylum Diasoma. Los Rostroconchia serían la clase ancestral de los Diasoma y se habrían originado de los helcionelloideos lateralmente comprimidos, dando lugar a los Bivalvia por un lado y a los Scaphopoda por el otro.

Los Monoplacophora fueron ubicados en el subphylum Cyrtosoma, junto con Gastropoda y Cephalopoda (Runnegar y Pojeta, 1974; Pojeta y Runnegar, 1976; Pojeta, 1980).

Runnegar y Pojeta (1974) incluyeron en los Monoplacophora, además de los Helcionelloidea (como *Latouchella* y *Helcionella*), a otros grupos de moluscos, como los Tryblidoidea, ejemplificados por los géneros cámbricos *Pilona* y *Tryblidium* y el viviente *Neopilina*. Ambos grupos, con conchilla bilateralmente simétrica, fueron considerados exogástricos (ápice de la conchilla anterior y conchilla expandida posteriormente), y diferenciados por el grado de enroscamiento de la conchilla.

Estas relaciones filogenéticas entre helcionéllidos y tryblidoideos fueron cuestionadas por Peel (1991 a, b), para quien ambos grupos representarían linajes diferentes de moluscos sin torsión: los helcionéllidos estarían enroscados endogástricamente y representarían un linaje mayor, denominado clase Helcionelloidea. Los tryblidoideos constituirían un linaje menor (orden Tryblidiida) dentro de la subclase Tergomya (exogástrica), en el sentido de Horny (1965), pero que Peel (1991 a, b) propone elevar a la clase Tergomya.

Mientras los Helcionelloidea resultarían los ancestros directos de los Rostroconchia, como propusieron Runnegan y Pojeta (1974), y ambos serían endogástricos, en cambio los Bivalvia derivarían, no de los helcionelloideos, sino de algún tergomyano tryblidoideo primitivo o de un molusco tryblidoideo exogástrico. En consecuencia, los Diasoma no pueden considerarse monofiléticos, por comprender a dos linajes diferentes pero paralelos: Tergomya - Bivalvia (exogástrico) y Helcionelloidea - Rostroconchia (endogástrico).

La clase Monoplacophora, según Peel (1991 a, b) debería dejar de tener un significado formal, debido a las distintas acepciones adquiridas a lo largo de las últimas décadas, si bien informalmente se podría considerar que incluye a Tergomya, Helcionelloidea y otras clases de moluscos.

La idea de Peel de excluir a los Rostroconchia como ancestros de los Bivalvia, por ser endogástricos, fue criticada por Waller (1998) alegando que Peel no presentó evidencias de que los Rostroconchia hayan sido endogástricos; por el contrario, existirían razones indicadoras de que eran exogástricos. Aparentemente, Peel consideró endogástricos a los Rostroconchia por su posible derivación de un bivalvo lateralmente comprimido, tal como *Mellopegma*, al que interpretó como endogástrico, pero que Waller y otros autores consideran exogástrico.

Pojeta y Runnegar (1976) derivaron a los Bivalvia de rostroconchios primitivos, como los ribeirioideos, considerando a ambos exogástricos y por lo tanto, no relacionados con

los escafópodos o cefalópodos, los que compartirían un ancestro endogástrico.

Morris (1979) y Waller (1998) argumentaron que el ligamento de los Bivalvia originalmente estaba detrás de los umbones, indicando un origen exogástrico ancestral, y la presencia en el Cámbrico Temprano del rostroconchio ribeirioideo *Watsonella siberica*, con conchilla larval dividida completamente, mostraría que, en efecto, los Bivalvia se originaron de ribeirioideos primitivos.

Según Waller (1998), los Scaphopoda deberían ser removidos del subphylum Diasoma (en el que Runnegar y Pojeta, 1974 incluyeron a Rostroconchia, Bivalvia y Scaphopoda) por no ajustarse a su definición, y transferidos a los Cyrtosoma. En cambio, los Tryblidiida merecerían ser incluidos en los Diasoma (y no en los Cyrtosoma).

La derivación de los bivalvos a partir de los rostroconchios ribeirioideos, seudobivalvos, también fue criticada por Vogel y Gutmann (1980). Para dichos autores, partiendo de un molusco primitivo bastante similar a *Neopilina* viviente, con conchilla univalva, es posible desarrollar una conchilla bivalva como respuesta a un cambio de ambiente, desde un sustrato firme a otro blando, como reptador epibentónico. Cada cambio producido [conchilla bivalva mineralizada, presencia de músculos aductores, ligamento, biso y cambio de una alimentación vegetariana (algal) a filtrante] es explicado como significando una mejora adaptativa.

ETAPAS EVOLUTIVAS INICIALES Y PRIMERA GRAN RADIACIÓN

El descubrimiento de importantes faunas de bivalvos en el Paleozoico Inferior de varias partes del mundo, realizado, en particular, durante las últimas décadas, contribuyó significativamente a la comprensión de las etapas evolutivas iniciales de esta clase de moluscos, así como a la elaboración de una clasificación basada en las relaciones filogenéticas. Esta tarea resultó beneficiada con el reconocimiento de formas morfológicamente intermedias y la aplicación de enfoques novedosos, entre los que se contaron el estudio de las microestructuras y los aportes de la filogenia molecular basada en el ribosoma 18S.

Dichas investigaciones no solo permitieron destacar la importancia que tuvieron ciertas modalidades evolutivas (convergencias, pedomorfosis, etc.) en la evolución de linajes diferentes, sino que también sirvieron para poner en evidencia la existencia de un proceso de diversificación durante el Paleozoico Temprano, a través del que surgieron todos los grupos principales de bivalvos vivientes en la actualidad.

Los bivalvos más antiguos geológicamente son los protobranquiados del Cámbrico, cuyas conchillas no superan el tamaño de 5 mm. Por lo tanto, fueron organismos que debieron vivir dispersos entre los granos de los sedimentos, resultando difícil decidir acerca de su naturaleza infaunal o epifaunal. *Fordilla troyensis* del Cámbrico Temprano (Tommotiano-Botomiano) de Siberia y *Pojetaia runnegari* distribuida en Australia, desde el Tommotiano hasta el Cámbrico Medio, podrían ser también protobranquios. Otros géneros, como *Tuarangia* y *Comya* del Cámbrico Medio tardío del norte europeo y Australasia (Berg-Madsen, 1987) y *Arhouiella* del Cámbrico Medio de Marruecos, poseen afinidades inciertas. En el Cámbrico Superior solo se conoce *Tuarangia*, por lo que existiría una falta de documentación cámbrica superior que, según Cope (1995, 1997) es desafortunada, pues coincidiría con la aparición de la branquia filibranquia. La derivación de esta branquia directamente de la protobranquia (Cope, 1995) fue un hecho de gran importancia en la evolución de los bivalvos, que habría desencadenado la gran radiación adaptativa de estos moluscos en el Ordovícico Temprano, y permitido el incremento de tamaño. Con anterioridad se creía que todos los bivalvos ordovícicos habían sido protobranquios y que la filibranquia había desarrollado separadamente durante el Silúrico Temprano en diferentes grupos.

Recién a partir del Ordovícico se nota una tendencia al aumento de tamaño, lo que habría permitido explotar una variedad de nuevos hábitats. Las formas ancestrales ordovícicas debieron diferir poco de los nucúlidos modernos, los que tienen tres capas aragoníticas (interna de nácar laminado, media de nácar lenticular y externa prismática), una característica que también se presenta en los Monoplacophora y Archaeogastropoda, por lo que debió ser la microestructura de los moluscos primitivos.

La evolución de la filibranquia, que liberó a los bivalvos de la dependencia del sedimento para la alimentación, posiblemente ocurrió al comienzo del Tremadociano y fue el elemento desencadenante de la explosión evolutiva del Ordovícico Temprano, cuando se incrementó la diversidad, las conchillas aumentaron su tamaño (pasando de 1-2 mm de largo en el Cámbrico, a 10-15 mm en el Arenigiano temprano

y más de 25 mm en el Llanvirniano). Este tipo de branquia alimentadora permitió la competencia, en igualdad de condiciones, con los braquiópodos. Todos los tipos de alimentación, excepto los suspensívoros sifonados, se desarrollaron en esta primera radiación.

El conocimiento de los bivalvos ordovícicos es escaso, pero uno de los lugares del mundo donde están bien representados y estudiados es en Argentina (Sánchez, 2003). En el Tremadociano se registran especies restringidas a la región perigondwánica, que incluye los registros de Argentina, mientras que con anterioridad habrían tenido una distribución más cosmopolita (Cope y Babin, 1999). Muchos bivalvos del Ordovícico Temprano pertenecerían a la familia Praenuculidae, pero los nuculoideos ya pudieron estar presentes en el Cámbrico y *Pojetaia*, por sus características, habría sido uno de ellos. En el Arenigiano temprano se hallan los prenucúlidos *Paulinea* y *Pensarnia*, lo que haría pensar que, durante el Ordovícico Temprano tuvo lugar una importante diversificación de los prenucúlidos, y sus formas más primitivas originaron a los Cardiolariidae, con charnela asimétrica, que podrían haber sido un nexo entre los Protobranchia y Autobranchia.

A partir de un prenucúlido del Ordovícico Temprano, *Autolamella branchi*, habrían derivado los Ctenodontoidea, por alargamiento de la parte anterior y retroceso de los umbones.

La divergencia entre los prenucúlidos y el grupo quimioautotrófico integrado por los Solemyoidea y Nucinelloidea, debió ocurrir antes del Arenigiano temprano. Las marcadas diferencias entre ambos, desde que aparecen los primeros en el Ordovícico Temprano y los segundos en el Pérmico, permiten sugerir que tuvieron largas historias separadas. Los Solemyoidea son adontos, mientras que los Nucinelloidea son dentados y pequeños (1-5 mm de largo), por lo que deben ser más primitivos y haber derivado antes que el otro grupo.

Algunos de los bivalvos del Ordovícico Temprano de Argentina representarían los primeros registros de grandes grupos (Sánchez, 2003), como los Anomalodesmata (*Ucumaris* del Tremadociano superior, Figura **14**. 22 B), Heteroconchia (*Intihuarella* del Tremadociano superior) y Arcoida (*Catamarcaia* del Arenigiano medio).

La mayor innovación en el tronco nucúlido apareció en el Silúrico Temprano, cuando desarrolló un ligamento interno con resilio. Algunas de estas formas evolucionaron dientes largos en los extremos de la placa charnelar, característico de los nucúlidos modernos.

Varios grupos de eulamelibranquios pudieron haber derivado de los cardiolaroideos, a juzgar por el plan charnelar que presentan estos últimos. Los autobranquiados se caracterizan por su modo de vida epifaunal, lo que pudo deberse a la retención del biso durante el estadio poslarval.

El origen de los Trigonioida puede retrotraerse al Ordovícico Temprano-Medio, con el género *Noradonta*, cuya dentición recuerda a la de un cardiolaroideo. A partir del mismo es posible llegar hasta el género *Lyrodesma* del Llanvirniano-Wenlockiano, en una secuencia que muestra la disminución gradual y pérdida de la fuerte asimetría charnelar que caracterizó a los primeros miembros del linaje. Entre los lyrodesmátidos y los trigonioideos posteriores se ubicarían los Schyzodontidae, con inserción ligamentaria muy similar a la de los lyrodesmátidos, pero sin dientes estriados. La dentición schizodóntida probablemente se originó por retención pedomórfica de la dentición juvenil lyrodesmátida.

Los Trigonioida y Unionoida comparten una conchilla con microestructura prismático-columnar de aragonita. Los uniónidos vivientes son eulamelibranquios, una condición que ya habrían tenido en el Cretácico, pues en el Triásico Tardío eran filibranquios, constituyendo así el único ejemplo de cambio del grado filibranquio a eulamelibranquio ocurrido dentro de un mismo linaje, aunque es posible que esta transición haya tenido lugar varias veces en bivalvos no relacionados, por lo que la branquia eulamelibranquia sería polifilética (Cope, 1997).

Los Anomalodesmata son bivalvos excavadores, edentados, con conchilla prismato-nacarada como la de los nucúlidos, cuyo origen es desconocido. El género más antiguo conocido es *Arenigomya* del Arenigiano temprano de Gales del Sur. Los más primitivos habrían sido filibranquios, mientras que los grados eulamelibranquios y septibranquios aparecieron después.

Entre los Heteroconchia, *Glyptarca*, del Arenigiano, es un Glyptarcoidea con características dentarias que permitirían derivarlo de un ancestro cardiolárido, como los actinodóntidos.

Los Glyptarcoidea heteroconchios son los candidatos más probables como ancestros de los Pteriomorphia, entre los cuales los Arcoida pudieron derivar directamente de glyptarcoideos primitivos. Los pteriomorfios más primitivos son cyrtodóntidos del Tremadociano tardío de Australia; en el Arenigiano medio de Argentina se halla *Catamarcaia*, con ligamento

duplivincular (el más antiguo conocido) y conchilla con tres capas aragoníticas (externa prismática, media laminar cruzada e interna laminar cruzada compleja), la que sería una modificación de la glyptarcana ancestral, y *Zaplaella* (Figura **14.** 22 A). Entre los pteriomorfios, los cyrtodóntidos son conocidos del Tremadociano; de ellos derivaron los ambonychidos y pterioideos en el Arenigiano y de estos últimos, los mytílidos.

Después del Ordovícico Medio o Tardío no se registra ninguna otra subclase nueva de Bivalvia y las que entonces existieron aún viven, lo que destaca la importancia de la radiación del Paleozoico Temprano en la filogenia de esta clase.

A partir del Paleozoico Tardío, la evolución de los Bivalvia se caracterizó por la diversificación, cada vez mayor, que fue teniendo lugar en cada una de las infraclases existentes, particularmente entre los Heteroconchia, Pteriomorphia y Trigonioida. Dicha diversificación se expresó en el incremento del número de familias, géneros y especies, sin duda superior al de las desapariciones, lo que llevó a que los pelecípodos ocupen un lugar preponderante en las faunas marinas actuales.

Seguramente, una excepción a lo expresado arriba, sean los Trigonioida, que en el Mesozoico lograron una distribución cosmopolita y desarrollaron gran diversidad morfológica externa pero que, al final del Cretácico prácticamente desaparecieron, salvo unas pocas especies de los géneros *Eotrigonia* y *Neotrigonia* conocidos en el Terciario Inferior del sur de Australia y 6 especies vivientes de *Neotrigonia* australianas.

La diversificación evolutiva de los bivalvos fue un proceso que tuvo lugar paralelamente con las importantes modificaciones paleogeográficas y paleoclimáticas producidas en la superficie terrestre desde el Carbonífero-Pérmico, y que contribuyeron a la proliferación de los hábitats.

BIBLIOGRAFÍA

Abbott, R.T. y Dance, S.P. 1982. *Compendium of Seashells*. E.P. Dutton, Inc. New York. 410 pp.

Aberhan, M. 1994. Early Jurassic Bivalvia of northern Chile. Part. 1 Subclasses Palaeotaxodonta, Pteriomorphia and Isofilibranchia. *Beringeria* 13: 1-115.

Addicott, W.O. 1966. Late Pleistocene marine paleoecology and zoogeography in Central California. *United States Geological Survey, Professional Paper* 523 C: C1-C21.

Aguirre, M.L. 1993. Caracterización faunística del Cuaternario marino del noreste de la Provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47 (1): 31-54.

Amler, M.R.W. 1999. Synoptical classification of fossil and Recent Bivalvia. *Geologica et Paleontologica* 33: 237-248.

Babin, C. y Gutiérrez-Marco, J.C. 1991. Middle Ordovician bivalves from Spain and their phyletic and palaeogeographic significance. *Palaeontology* 34 (1): 109-148.

Balech, E. 1986. Moluscos tóxicos, dinoflagelados y aguas rojas. Actualización de conocimientos. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* CCXIII: 61-78.

Benton, M. y Harper, D. 1997. *Basic Palaeontology*. A.W. Longman Ltd., Edimburgh. 324 pp.

Berg-Madsen, V. 1987. *Tuarangia* from Bornholm (Denmark) and similarities in Baltoscandian and Australasian late Middle Cambrian faunes. *Alcheringa* 11: 245-259.

Beu, A.G., Griffin, M. y Maxwell, P.A. 1997. Opening of the Drake Passage gateway and Late Miocene to Pleistocene cooling reflected in Southern Ocean molluscan dispersal: Evidence from New Zealand and Argentina. *Tectonophysics* 281: 83-97.

Boardman, R.S., Cheathom, A.H. y Rowell, A.J. 1987. *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 713 pp.

Bonetto, A.A. y Ezcurra, I.D. 1965. Estudio comparado de las formas larvales de Mutelidae Ortmann y su significación sistemática y zoogeográfica (Mollusca, Pelecypoda). *Anales del 2º Congreso Latinoamericano de Zoología* (Sao Paulo), 2: 55-71.

Bonetto, A.A., Maciel, I. y Pignalberi, C. 1962. Algunos factores ecológicos vinculados a la distribución de los náyades en el río Paraná y sus afluentes. *Dirección General de Recursos Naturales, Santa Fé, Publicación Técnica* 12: 167-175.

Bradshaw, M. 1970. The dentition and musculature of some Middle Ordovician (Llandeilo) bivalves from Finistire, France. *Palaeontology* 13 (3): 623-645.

Bromley, R.G. 1990. *Trace Fossils. Biology and Taphonomy*. Unwin Hyman Ltd., Londres. 280 pp.

Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Aceñolaza, F.G. 2002. *Trazas fósiles. Señales de comportamiento en el registro estratigráfico*. Museo Paleontológico Egidio Feruglio Publicación Especial 2: 1-382.

Cadée, G.C. 1984. «Opportunistic feeding», a serious pitfall in trophic structure analysis of (paleo)-faunes. *Lethaia* 17: 289-292.

Camacho, H.H. 1957. Observaciones geológicas y petrográficas en Bahía Esperanza, Puerto Paraiso e Islas Shetland del Sur y Melchior. En Observaciones Geológicas en Bahía Esperanza. *Publicaciones Instituto Antártico Argentino* 4: 25-30.

Carter, J.G. 1980. Environmental and Biological controls of Bivalve shell mineralogy and microstructure. En: D. C. Rhoads y R. A. Lutz (editores), *Skeletal growth of aquatic organisms*. Plenum Press, New York. pp. 69-113.

Carter, J.G. (ed.). 1990. *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. Van Nostrand Reinhold, New York, Vol. 1: 832 pp., vol. 2: 200 pp.

Carter, J.G. y Aller, R.C. 1975. Calcification of the bivalve periostracum. *Lethaia* 8: 315-320.

Carter, J.G. y Clark II, G.R. 1985. Classification and Phylogenetic significance of molluscan shell microstructure. En: D. J. Bottjer, C. S Hickman y P. D. Ward (editores), *Mollusks. Notes for a short course*. University of Tennessee. Department of Geological Sciences. Studies in Geology 13: 50-71.

Carter, J.G., Campbell, D.C. y Campbell, M.R. 2000. Cladistic perspectives on early bivalve evolution. En: E. M. Harper, J. D. Taylor y J. A. Crame (eds.), The evolutionary Biology of the Bivalvia. *Geological Society of London, Special Publication* 177: 47-79.

Carter, R.M. 1968. On the biology and palaeontology of some predators of bivalved mollusca. *Palaeobiogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 4: 20-65.

Carter, R.M. 1972. Adaptations of British Chalk Bivalvia. *Journal of Paleontology* 46 (2): 325-340.

Casadío, S. 1998. Las ostras del límite Cretácico-Paleógeno de la Cuenca Neuquina(Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *Ameghiniana* 35 (4): 449-471.

Castellanos, Z.A. de. y Landoni, N. 1990. La Familia Mycetopodidae Gray, 1840, en la República Argentina. En: *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina XVI, Moluscos pelecípodos, Fascículo 1. Mycetopodidae*. FECIC, Buenos Aires. pp. 7-86.

Clarkson, S.W.K. 1998. *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. George Allen y Unwin Ltd., Londres. 4º ed.

Cope, J.C.W. 1995. The early evolution of the Bivalvia. En: J. D. Taylor (editor), *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*. Oxford University Press. pp. 361-370.

Cope, J.C.W. 1997. The early phylogeny of the Class Bivalvia. *Palaeontology* 40: 713-746.

Cope, J.C.W. 2000. A new look of early bivalve evolution. *Geological Society of London, Special Publication* 177: 81-95.

Cope, J.C.W. 2002. Diversification and biogeography of bivalves during the Ordovician Period. En: J. A. Crame y A. W. Owen (eds.), Palaeobiogeography and Biodiversity Change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiations. *Geological Society, London, Special Publication* 194: 25-52.

Cope, J.C.W. y Babin, C. 1999. Diversification of bivalves in the Ordovician. *Geobios* 32: 175-185.

Cox, L.R. 1960. Thoughts on the classification of the Bivalvia. *Malacological Society of London, Proceedings* 34: 60-88.

Cox, L.R., Newell, N.D., Boyd, D.W., Branson, C.C., Casey, R., Chavan, A., Coogan, A.H., Dechaseaux, C., Fleming, C.A., Haas, F., Hertlein, L.G., Kauffman, E.G., Myra Keen, A., LaRocque, A., McAlester, A.L., Moore, R.C., Nuttall, C.P., Perkins, B.F., Puri, H.S., Smith, L.A., Soot-Ryen, T., Stenzel, H.B., Trueman, E.R., Turner, R.D. y Weir, J. 1969-1971. Mollusca 6. Bivalvia. En: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N*. Vol. I-III. The Geological Society of America and The University of Kansas. 1224 pp.

Crame, J.A. 1993. Bipolar molluscs and their evolutionary implications. *Journal of Biogeography* 20: 145-161.

Crame, J.A. 1996. Antarctica and the evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm. *Terra Antarctica* 3 (2): 121-134.

Crenshaw, M.A. 1980. Mechanisms of shell formation and dissolution. En: D. C. Rhoads y R. A. Lutz (editores), *Skeletal growth of aquatic organisms*. Plenum Press, New York. pp. 115-131.

Damborenea, S.E. 1987 a. Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part 1. Stratigraphical Introduction and Superfamilies Nuculanacea, Areacea, Mytilacea and Pinnacea. *Palaeontographica* A 199 (1-3): 23-111.

Damborenea, S.E. 1987 b. Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part 2. Superfamilies Pteriacea, Buchiacea, Mytilacea and part of Pectinacea. *Palaeontographica* A 199 (4-6): 113-216.

Damborenea, S.E. 1990. Middle Jurassic inoceramids from Argentina. *Journal of Paleontology* 64 (5): 736-759.

Damborenea, S.E. 1993. Early Jurassic South American pectinaceans and circum-Pacific paleobiogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 100 (1-2): 109-123.

Damborenea, S.E. 1994. Circum-Pacific correlation of Argentine Early and Middle Jurassic bivalve zones. *Geobios, Mémoire Special* nº 17.

Damborenea, S.E. 1996. Palaeobiogeography of Early Jurassic Bivalves along the Southeastern Pacific margen. *XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, Actas V: 151-167.

Damborenea, S.E. 2002 a. Early Jurassic bivalves of Argentine. Part. 3 Superfamilies Monotoidea, Pectinoidea, Plicatuloidea and Dimyoidea. *Palaeontographica* A 265: 1-119.

Damborenea, S.E. 2002 b. Jurassic evolution of Southern Hemisphere marine palaeobiogeographic units based on benthonic bivalves. *Geobios, Mémoire Special* nº 24.

Damborenea, S.E. 2003. Unidades paleobiogeográficas marinas jurásicas basadas sobre moluscos bivalvos: una visión desde el Hemisferio Sur. *Anales Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Buenos Aires), 53 [2001]: 141-160.

Darrigran, G.A. 1997. Invasores en la Cuenca del Plata. *Ciencia Hoy* 7 (38): 17-22.

Darrigan, G. y Damborenea, C. 2005 a. El mejillón dorado *Limnoperma fortunei* (Dunker, 1857) en la Cuenca del Plata. En: P. E. Penchaszadeh (Coordinador), *Invasores. Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña*. EUDEBA. Buenos Aires. pp. 39-102.

Darrigan, G. y Damborenea, C. 2005 b. La almeja de agua dulce *Corbicula fluminea* (Müller, 1774). En: P. E. Penchaszadeh (Coordinador), *Invasores. Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña*. EUDEBA. Buenos Aires. pp. 133-213.

del Río, C.J. 1988. Bioestratigrafía y Cronoestratigrafía de la Formación Puerto Madryn (Mioceno medio) - Provincia del Chubut - Argentina. *Anales Academia Nacional Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 40: 231-254.

del Río, C.J. 1995. Sexual dimorphism in the Tertiary carditid *Venericardia inaequalis* (Philippi, 1887) (Argentina). *Anales de la Sociedad Científica Argentin*a 225 (2): 103-112.

del Río, C.J. 2004. Tertiary marine molluscan assemblages of Eastern Patagonia (Argentina): a biostratigraphic analysis. *Journal of Paleontology* 78 (6): 1101-1122.

González, C.R. 1994. Early Carboniferous Bivalvia from western Argentina. *Alcheringa* 18: 169-185.

González, C.R. 1997. Late Carboniferous Bivalvia from western Argentina. *Geologica et Paleontologica* 31: 193-214.

Gordillo, S. 1995. *Moluscos australes. Una guía ilustrada*. Zaguier y Urruty Publications, Buenos Aires. 115 pp.

Griffin, M. 1991. Eocene bivalves from the Río Turbio Formation, southwstern Patagonia (Argentina). *Journal of Paleontology* 65 (1): 119-146.

Hall, C.A. 1960. Displaced Miocene molluscan provinces along the San Andres fault, California. *University California Publications, Geological Series* 34 (6): 281-308.

Harper, E.M. 1991. The role of predation in the evolution of cementation in bivalves. *Palaeontology* 34 (2): 455-460.

Harper, E.M. 1997. The molluscan periostracum, an important constraint in bivalve evolution. *Palaeontology* 40 (1): 71-97.

Harper, E.M., Taylor, J.D. y Crame, J.A. (eds.). 2000. The Evolutionary Biology of the Bivalvia. *Geological Society, London, Special Publication* 177: 1-494.

Harrington, H.J. 1938. Sobre las faunas del Ordovícico Inferior del Norte argentino. *Revista Museo de La Plata*, nueva serie I: 109-289.

Herbst, R. y Camacho, H.H. 1970. Sobre el hallazgo de bivalvos de agua dulce (Unionidae y Mycetopodidae) en el Terciario Superior de Empedrado, Provincia de Corrientes, Argentina. *Ameghiniana* VII (4): 335-340.

Horny, R.J. 1965. *Cyrtolites* Conrad, 1938 and its position among the Monoplacophora (Mollusca). *Sbornik narod nihi Musea i Prage* 21 (2): 57-70.

Hudson, J.D. 1963. The recognition of salinity-controlled mollusc assemblages in the great Estuarine Basins (Middle Jurassic) of the Inner Hebrides. *Palaeontology* 11 (1): 163-182.

Iribarne, O., Pascual, M. y Zampatti, E. 1990. An uncommon oyster breeding system in a Late Tertiary Patagonian species. *Lethaia* 23 (2): 153-156.

Itearte, C.F. 2001. *Pisidium chiquitanum* new species from Santa Cruz de la Sierra, Bolivia (Bivalvia: Sphaeriidae). *The Nautilus* 115 (2): 50-54.

Jablonsky, D. y Lutz, R.A. 1980. Molluscan larval shell morphology ecological and paleontological application. En: D. C. Rhoads y R. A. Lutz (editores), *Skeletal growth of aquatic organism*. Plenum Press, New York. pp. 323-377.

Jablonsky, D. y Lutz, R.A. 1983. Larval ecology of marine benthic invertebrates: paleobiological implications. *Biological Reviews* 58: 21-89.

Jablonski, D., Roy, K. y Valentine, J.W. 2000. Analysis of the latitudinal diversity gradient in marine bivalves. En: E. M. Harper, J. D. Taylor y J. A. Crame (eds.), The Evolutionary Biology of the Bivalvia. *Geological Society, London, Special Publication* 177: 361-365.

Jefferies, R.P.S y Minton, R.P. 1965. The mode of life of two jurassic species of *Posidomia* (Bivalvia). *Palaeontology* 8 (1): 156-185.

Jefferies, R.P.S. 1960. Photonegative young in the Triassic lamellibranch *Lima lineata* (Schlotheim). *Palaeontology* 3 (2): 362-369.

Johnson, A.L.A. y Lennon, C.D. 1990. Evolution of gryphaeate oysters in the mid-Jurassic of Western Europe. *Palaeontology* 33 (2): 453-486.

Johnston, P.A. y Collom, C.J. 1998. The Bivalve Heresies – Inoceramidae are Cryptodonta, not Pteriomorphia. En: P. A. Johnston y J. W. Haggart (eds.), *Bivalves: An Eon of Evolution*. University of Calgary Press. pp. 347-360.

Johnston, P.A. y Haggart, J.W. (editores). 1998. *Bivalves: An Eon of Evolution*. Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell. Calgary.

Kauffman, E.G. 1973. Cretaceous Bivalvia. En: A. Hallam (ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier. pp. 353-383.

Kennedy, W.J., Taylor, J.D. y Hall, A. 1968. Environmental and biological controls on bivalve shell mineralogy. *Biological Reviews* 44: 499-530.

Lasta, M.L., Ciocco, N.F., Bremec, C.S. y Roux, A.M. 1998. Moluscos bivalvos y gasterópodos. En: E. E. Boschi (ed.), *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 2*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Mar del Plata. pp. 115-142.

Leanza, A.F. 1956. Una curiosa ostra del Terciario patagónico. *Ostrea imitatrix* n. sp. *Revista Asociación Geológica Argentina* XI (1): 72-75.

Liljedahl, L. 1985. Ecological aspects of a silicified bivalve fauna from the silurian of Gotland. *Lethaia* 18: 53-66.

Liljedahl, L. 1991. Contrasting feeding strategies in bivalve from the Silurian of Gotland. *Palaeontology* 34 (1): 219-235.

Martínez, S.A. y del Río, C.J. 2002 a. Late Miocene Molluscs from the Southwestern Atlantic Ocean (Argentina and Uruguay): a paleobiogeographic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology* 188: 167-187.

Martínez, S.A. y del Río, C.J. 2002 b. Las provincias malacológicas miocenas y recientes del Atlántico sudoccidental. *Anales de Biología* 24: 121-130.

Martínez, S. y Figueiras, A. 1991. Two new species of Mesozoic *Diplodon* (Bivalvia: Hyriinae) from Uruguay. *Walkerana* 5 (14): 217-223.

Martínez, S., Figueiras, A. y Da Silva, J.S. 1993. A new Unionoid (Mollusca, Bivalvia) from the Tacuarembó Formation (Upper Triassic-Upper Jurassic), Uruguay. *Journal of Paleontology* 67 (6): 962-965.

Mc Alister, A.L. 1962. Systematics, affinities and life habits of *Babinka*, a transitional ordovicean lucinoid bivalve. *Palaeontology* 8 (2): 231-244.

Mc Kinnon, D. 1982. *Tuarangia paparua* n. gen. and n. sp., a late Middle Cambrian pelecypod from New Zealand. *Journal of Paleontology* 56 (3): 589-598.

Morris, N.J. 1979. On the origin of the Bivalvia. En: M. R. House (editor), *The origin of Major Invertebrate Groups*. Systematics Association, Special Volume nº 12. Academic Press, London. pp. 381-413.

Morton B. 1996. The Evolutionary History of the Bivalvia. En: J. D. Taylor (ed.), *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. Oxford University Press. Oxford. pp. 337-359.

Morton, L.S. 1984. *Diplodon baqueroensis* nov. sp. (Unionidae - Pelecypoda) de la Formación Baqueró (Cretácico Medio) de Santa Cruz, Argentina. *Facena* 5: 89-96.

Morton, L.S. y Herbst, R. 2001. Nuevas especies del género *Diplodon* Spix (Bivalvia, Unionidae), del Jurásico Medio (Formación La Matilde), Provincia de Santa Cruz. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales* n.s. 3, 2: 159-164.

Morton, L.S. y Sepúlveda, E.G. 1988. Bivalvos dulceacuícolas de la Formación Ñorquinco (Oligoceno), en la cuenca del río Percy, Provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 25 (2): 149-154.

Newell, N. 1965. Classification of the Bivalvia. *American Museum Novitates* 2206: 1-25.

Newell, N.D. y Boyd, D.W. 1970. Oyster-like Permian Bivalvia. *American Museum Natural History* 143: 1-281.

Orensanz, J.M., Schwindt, E., Pastorino, G., Bortolus, A., Casas, A., Darrigran, G., Elías, R., López Gappa, J.J., Obenat, S., Pascual, M., Penchaszadeh, P., Piriz, M.L., Scarabino, F., Spivak, E.D. y Vallarino, E.A. 2002. No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic species in the southwestern Atlantic. *Biological Invasions* 4: 115-143.

Ortmann, A.E. 1902. Tertiary Invertebrates. *Reports of the Princeton University. Expedition to Patagonia* IV, 2: 45-332. Princeton.

Ortmann, A.E. 1921. South American Naiades. *Memoir Carnegie Museum* 8: 451-670.

Pagani, M.A. y Sabattini, N., 2002. Biozonas de moluscos del Paleozoico superior de la Cuenca Tepuel-Genoa (Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 39 (3): 351-366.

Parodiz, J.J. 1969. The Tertiary non-marine Mollusca of South America. *Annals of the Carnegie Museum* 40: 1-242.

Parodiz, J.J. y Bonetto, A.A. 1963. Taxonomy and zoogeographic relationships of the South American Naiades (Pelecypoda: Unionacea and Mutelacea). *Malacologia* 1: 179-214.

Peel, J.S. 1991 a. Funtional morphology of the Class Helcionelloida nov., and the early evolution of the Mollusca. En: A. M. Simonetta y S. Conway Morris (editores), *Proceedings International Symposium held at the University of Camerino* (27-31 March 1989). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 157-177.

Peel, J.S. 1991 b. The Classes Tergomya and Helcionelloida, and early molluscan evolution. *Bulletin Grønlands Geologiska Undersøelse* 161: 11-65.

Pennak, R. W. 1953. *Fresh-water invertebrates of the United States. Chapter 37. Pelecypoda.* The Ronald Press Co., Nueva York. pp. 694-726.

Pérez, E. 1982. Bioestratigrafía del Jurásico de Quebrada Asientos, norte de Potrerillos, región de Atacama, Chile. *Boletín Servicio Nacional Geológico y Minero* 137: 1-149.

Pérez, E. y Reyes, R. 1994. Presencia de *Maoritrigonia* Fleming, 1962 (Bivalvia: Minetrigoniidae) en el Triásico Superior de Sudamérica; descripción de dos especies nuevas. *Revista Geológica de Chile* 21 (1): 105-117.

Pérez, E. y Reyes, R. 1997. Nuevos antecedentes acerca de la sistemática y cronoestratigrafía del orden Trigonioida en el Triásico y Jurásico de Chile. *VIII Congreso Geológico Chileno*, Actas 1: 573-577.

Petuch, E.J. 1988. *Neogene History of Tropical American Molluscs*. Florida Atlantic University and the Coastal Education and Research Foundation. Virginia. 217 pp.

Pilsbry, H.A. 1911. Non Marine Mollusca of Patagonia. *Report Princeton Expedition to Patagonia, 1896-1899*. 3, 5: 513-683.

Pojeta, J. 1971. Review of Ordovician pelecypods. *Unites States Geological Survey Professional Paper* 695: 1-46.

Pojeta, J. 1975. *Fordilla troyensis* Barrande and early pelecypod phylogeny. *Bulletin of American Paleontology* 67: 363-384.

Pojeta, J. 1978. The origin and early taxonomic diversification of pelecypod. *Philosophical Transactions Royal Society of London* B284: 225-246.

Pojeta, J. 1980. Molluscan Phylogeny. *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 16: 55-80.

Pojeta, J. y Palmer, T.G. 1976. The origin of rock boring in mytilacean pelecypods. *Alcheringa* 1: 167-179.

Pojeta, J. y Runnegar, B. 1974. *Fordilla troyensis* and the early history of pelecypod mollusks. *American Scientist* 62: 706-711.

Pojeta, J. y Runnegar, B. 1976. The Palaeontology of Rostroconch Mollusks and the Early history of the Phylum Mollusca. *Unites States Geological Survey Professional Paper* 968.

Popov, S.V. 1986. Composite prismatic structure in Bivalvia Shell. *Acta Paleontologica Polonica* 31: 2-26.

Purchon, R.D. 1977. *The Biology of the Mollusca*. Pergamon Press. Oxford. 560 pp.

Purchon, R.D. 1987. Classification and evolution of the Bivalvia: An analytical study. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B 316: 277-302.

Reid, R.G.B. y Brand, D.G. 1986. Sulfide-oxidizing symbiosis in lucinaceans: implications for bivalve evolution. *The Veliger* 29: 3-24.

Riccardi, A.C., Damborenea, S.E. y Manceñido, M.O. 1993. Invertebrados mesozoicos. En: V. Ramos (ed.), Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Mendoza. *Relatorio XII Congreso Geológico Argentino*, II-12: 329-339.

Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O. y Ballent, S.C. 2000 [1999]. El Jurásico y Cretácico de la Cordillera Principal y la Cuenca Neuquina. 3. Bioestratigrafía. En: R. Caminos (Ed.), Geología Argentina, *Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales* 29 (16): 419-432.

Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O., Scasso, R., Lanés, S. e Iglesia Llanos, M.P. 1997. Primer registro de Triásico marino fosilífero de la Argentina. *Revista Asociación Geológica Argentina* 52 (2): 228-234.

Runnegar, B. y Jell, P.H. 1976. Australian Middle Cambrian molluscs and their bearing on early molluscan evolution. *Alcheringa* 1: 109-138.

Runnegar, B. y Pojeta, J. 1974. Molluscan phylogeny. The paleontological viewpoint. *Science* 186: 311-317.

Ruppert, E.E. y Barnes, R.D. 1969. *Zoología de los Invertebrados*. McGraw Hill Interamerican Editores. Mexico.

Sánchez, T.M. 2003. Bivalves and Rostroconchs. En: J. L. Benedetto (ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología. Universidad Nacional de Córdoba. pp. 273-294.

Sánchez, T.M. y Vaccari, N.E. 2003. Ucumariidae new family (Bivalvia, Anomalodesmata) and other bivalves from the Early Ordovician (Tremadocian) of northwestern Argentina. *Ameghiniana* 40 (3): 415-424.

Sánchez, T.M., Marengo, L. y Astini, R.A. 2003. Late Ordovician Bivalvia Heteroconchia (Cycloconchidae and Glyptarcidae) from western Argentina. *Ameghiniana* 40 (3): 433-440.

Savazzi, E. 1982. Adaptations to tube dwelling in the Bivalvia. *Lethaia* 15: 275-297.

Savazzi, E. 1987. Geometric and functional constraints on bivalve shell morphology. *Lethaia* 20: 293-306.

Savazzi, E. 1990. Biological aspects of theorethical shell morphology. *Lethaia* 23: 195-212.

Savazzi, E. 1999. Boring, Nestling and Tube-dwelling Bivalves. En: E. Savazzi (ed.), *Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton*. John Wiley & Sons Ltd. pp. 205-237.

Schneider, J.A. 2001. Bivalve systematic during the 20th Century. *Journal of Paleontology* 75 (6): 1119-1127.

Scheneider, J.A. y Carter, J.C. 2001. Evolution and phylogenetic significance of cardioidea shell microstructure. *Journal of Paleontology* 75 (3): 607-643.

Seilacher, A. 1990. Aberration in bivalve evolution related to photo and chemosymbiosis. *Historical Biology* 3: 289-311.

Seilacher, A. 1998. Rudists as Bivalvian Dinosaurs. En: P. A. Johnston y J. W. Haggart (eds.), *Bivalves: An Eon of Evolution*. University of Calgary Press. Calgary. pp. 423-436.

Seilacher, A. y Seilacher, E. 1994. Bivalvia trace fossils: A lesson from actuopaleontology. *Courier Forschungsins Institut Seckenberg* 169: 5-15.

Shelton, P.W. 1976. Functional morphology of the Hippuritidae. *Lethaia* 9: 83-100.

Shi, G.R. y Grunt, T.A. 2000. Permian Gondwana-Boreal antitropicality with special reference to brachiopod faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology* 155 (3/4): 239-263.

Simpson, C.T. 1920. Synopsis of the Naiads or pearly fresh-water mussels. *Proceeding U.S. National Museum* 22: 501-1044.

Stanley, M.S. 1977. Coadaptation in Trigonidae; a remarkable family of burrowing bivalves. *Palaeontology* 20 (4): 869-899.

Stanley, S.M. 1968. Post-Palaeozoic adaptative-radiation of infaunal bivalve molluscs: a consequence of mantle fusion and siphon formation. *Journal of Paleontology* 42 (1): 214-229.

Stanley, S.M. 1970. Relations of shell form to life habits in the Bivalvia (Mollusca). *Geological Society Memoir* 125.

Stanley, S.M. 1972 Funtional morphology and evolution of bissally attached bivalve mollusks. *Journal of Paleontology* 46 (1): 165-212.

Taylor, J.D. 1973. The structural evolution of the bivalve shell. *Palaeontology* 16 (3): 519-534.

Taylor, J.D. y Laymand M. 1972. The mechanical properties of bivalve (Mollusca), shell structures. *Palaeontology* 15: 73-87.

Taylor, J.D., Kennedy, W.J. y Hall, A. 1969. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction. Nuculacea-Trigoniacea. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* Zoology, Suppl. 3. 125 pp.

Taylor, J.D., Kennedy, W.J. y Hall, A. 1973. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. II. Lucinacea-Clavagellacea. Conclusiones. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* Zoology 22 (9): 255-294.

Thomas, R.D.K. 1975. Funtional morphology, ecology and evolutionary conservation in the Glycymeridae (Bivalvia). *Palaeontology* 18 (2): 217-254.

Trueman, E.R. y Ansell, A.D. 1969. The mechanism of burrowing into soft substrates by marine animals. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 7: 315-366.

Turner, R.D. 1959. The Family Pholadidae in the western Atlantic and the Eastern Pacific. *Johnsonia* 3: 1-64.

Ubukata, T. 2000. Theorical morphology of hinge and shell form in Bivalvia: geometric constraints derived from space conflict between umbons. *Paleobiology* 26: 606-624.

Valentine, J.W. 1961. Paleoecologic molluscan geography of the Californian Pleistocene. *University California Publications, Geological Series* 34 (7): 309-442.

Vermeij, C.J. 1983. Traces and trends of predation, with special reference to bivalve animals. *Palaeontology* 26 (3): 455-466.

Vogel, K. y Gutmann, W.F. 1980. The derivation of pelecypods: rôle of biomechanics, physiology and environment. *Lethaia* 13: 269-275.

Waller, T.R. 1978. Morphology, morphoclines and a new classification of the Pteriomorphia (Mollusca, Bivalvia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B 284: 345-365.

Waller, T.R. 1984. The ctenidium of scallop shells: Functional morphology and evolution of a key family-level character in the Pectinacea (Mollusca, Bivalvia). *Malacologia* 25: 203-219.

Waller, T.R. 1998. Origin of the Molluscan Class Bivalvia and a phylogeny of major groups. En: P. A. Johnston y J.W. Haggart (eds.), *Bivalves: An Eon of evolution*. University of Calgary Press, Calgary. pp. 1-47.

Weedon, M.J. 1990. Shell structure and affinity of vermiform «gastropods». *Lethaia* 23: 297-310.

Yancey, T.E. y Boyd, D.W. 1983. Revision of the Alatoconchidae: a remarkable family of Permian bivalves. *Palaeontology* 26 (3): 497-520.

Yochelson, E.L. 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient molluscs. *Malacologia* 17: 165-191.

Yochelson, E.L. 1981. *Fordilla troyensis* Barrande: «The oldest known pelecypod» may not be a Pelecypod. *Journal of Paleontology* 55 (1): 113-125.

Yonge, C.M. 1954. The monomyarian condition in the Lamellibranchia. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 62: 443-478.

Yonge, M. 1978. Significance of the ligament in the classification of the Bivalvia. *Proceedings Royal Society of London* B 202: 231-248).

Yonge, M. y Thompson, T.E. (eds.). 1978. Evolutionary systematics of bivalve molluscs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B 284: 199-436.

Zinsmeister, W.J. 1979. Biogeographic significance of the Late Mesozoic and Early Tertiary moluscan faunes of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland. En: J. Gray y A. Boucot, (eds.), Historical Biogeography, Plate Tectonics and Changing Environment. *Proc. 37th. Am. Biol. Colloquium and Selected Paper*, Oregon. pp. 349-355.

GLOSARIO

A

Abapical: hacia el lado opuesto del ápice.
Abdomen: tagma posterior de los insectos, formado en los actuales por 9 o 10 segmentos reconocibles.
Abertura accesoria: abertura en la conchilla de foraminíferos planctónicos que no conduce directamente a las cámaras principales, sino que se extiende a través de estructuras accesorias.
Abertura interiormarginal: abertura en la conchilla de un foraminífero enroscado, situada en la base de la última cámara, que puede ocupar una posición umbilical, extraumbilical o ecuatorial.
Abertura secundaria: abertura adicional o suplementaria en la cámara principal de un foraminífero, de posición areal, sutural o periférica.
Abiótico: de origen no biológico; ambiente caracterizado por la ausencia de organismos.
Abisal: en el océano, profundidad superior al 1½ km.
Aboral: opuesto al lado oral.
Acelomado: organismo bilaterio que carece de seudoceloma o celoma y por lo tanto, de una cavidad corporal.
Aceptor: receptor.
Ácido nucleico: polímero orgánico de tipo ácido compuesto por secuencias de nucleótidos (ejemplo: ADN, ARN).
Acmé: momento de mayor abundancia o diversidad de un grupo de organismos.
Acontia: porción terminal libre de algunos mesenterios.
Acreción: proceso por el cual pequeñas partículas y gases en la nébula solar se aglutinan para formar cuerpos mayores, eventualmente de tamaño planetario. Proceso por el que dos o más placas continentales se fusionan para formar un continente mayor.
Acritarco: microfósil orgánico planctónico de afinidades biológicas desconocidas.
Acrosfera: en cnidarios, extremo globular de ciertos tentáculos, con numerosos nematocistos.
Actinofaringe: ver estomodeo.
Adapertural: en dirección a la abertura.
Adapical: en dirección al ápice. Hacia el ápice.
Adaptación: desarrollo de características por parte de un organismo, que le permiten mejor condición de vida en el ambiente que habita.
Adaxial: sobre el mismo lado, o dirigido hacia el eje de un organismo.
Adsorción: incorporación y adhesión de un gas, un líquido o una sustancia disuelta a una fina capa de moléculas de la superficie de un sólido.
ADN (ácido desoxirribonucleico): material hereditario.
Adoral: hacia la abertura.
Adradios: en Scyphomedusae, los radios ubicados a mitad de distancia entre los interradios.
Aeróbico: organismo capaz de vivir en presencia de oxígeno libre.
***Aff.* (*affinis*)**: término que en Biología indica relación pero no identidad específica.
Afloramiento (*upwelling*): ascenso de aguas profundas y ricas en nutrientes a la superficie, donde favorecen el desarrollo del fitoplancton; normalmente está asociado con zonas costeras. Ver surgencia, corriente ascendente.
Agente de alteración: cualquier factor que en su interacción con restos o señales de organismos provoca cambios o modificaciones que dan lugar a su conservación diferencial.
Agradacional: apilamiento de parasecuencias acumuladas bajo una tasa de sedimentación aproximadamente equivalente a la tasa de acomodación y que, por lo tanto, no refleja una tendencia neta de somerización o profundización.
Ahermatípico: coral que no contiene algas simbióticas y puede vivir en profundidades a las que no llega la luz solar. No integra arrecifes.
Albufera: laguna que forma el mar en las playas bajas.
Alga: término que actualmente carece de valor formal como taxón en una clasificación. En general, con el mismo se alude a una gran variedad de organismos acuáticos (marinos, agua dulce), eucariotas fotosintetizadores, uni- o multicelulares, de gran importancia como productores de compuestos ricos en energía y que constituyen la base de la cadena alimentaria de toda la vida acuática animal.
Alga azul-verdosa: ver cianofitas.
Aloestratigrafía: esquema estratigráfico que enfatiza la presencia de discontinuidades y discordancias.
Alopátricas: especies o poblaciones cuyas distribuciones geográficas no contactan entre sí, por lo que no puede existir intercambio genético entre ellas.
Aluvial: sedimento depositado por un río.
Alveolada (Alveolata): taxón incluido en los Protozoa.
Alveolar: superficie con numerosas pequeñas cavidades que le confieren el aspecto de un panal.
Alvéolo: en cefalópodos, cavidad profunda en la cual el fragmocono se hunde.
Antapical: parte situada posteriormente a la apical.
Ámbar: resina vegetal fosilizada, en general bastante dura y usualmente de color castaño-amarillento, que perdió los componentes volátiles. Cuando la resina se desliza desde el tronco de los árboles, comúnmente arrastra insectos o restos vegetales que luego pueden encontrarse fosilizados como momificaciones.
Ambiente: suma total de todas las condiciones externas (bióticas y abióticas) que actúan sobre un organismo. Ver hábitat.

Ambiente turbidítico: ambiente acuático con gran cantidad de sedimento en suspensión.

Amebocito: célula móvil en los tejidos y fluidos del cuerpo, activa en la asimilación y excreción.

Ameboide: con forma de ameba; con lobopodios.

Ametábolo: tipo de desarrollo de los insectos Apterygota, con larvas muy similares al adulto. Mudan durante toda su vida, aún después de alcanzar la capacidad reproductiva. A veces se utiliza el término también para los Phthiraptera (piojos), pero en estos el apterismo es secundario (adaptación al ectoparasitismo), y no se producen mudas después de alcanzar el estadio reproductivo.

Aminoácido: cualquiera de los 30 ácidos orgánicos que contiene el grupo amino NH_2; son constituyentes fundamentales de las proteínas.

Ampolla rectal: dilatación del proctodeo, poco antes del ano, donde tienen lugar la regulación hídrica e iónica.

Anaeróbico: organismo capaz de vivir en ausencia de oxígeno libre.

Anamórfico: esquema de desarrollo ontogenético en que se forman sucesivamente los somitos, no solo durante la vida embrionaria; la cantidad definitiva se alcanza durante la vida libre (larval) después de varias mudas. Caracteriza especialmente a los Crustacea, a algunos Myriapoda y, entre los Hexapoda a la clase Protura. Ver también epimórfico y protomórfico.

Anamorfosis: metamorfosis evolutiva y muy simple experimentada por ciertos artrópodos en el período posembrionario.

Anatomía: ciencia que trata de las características y relaciones de las distintas partes de los cuerpos orgánicos.

Ángulo alveolar: ángulo que posee la abertura del alvéolo en un cefalópodo.

Ángulo apical: ángulo que tiene el ápice del fragmocono de un cefalópodo.

Anisométrico: objeto cuyas partes son desiguales entre sí. Dícese de las cristalizaciones en tres ejes de diferente longitud.

Annulus: surco circular, típico en el eje de un hidroide. A menudo se forma a partir de una banda estrecha y delgada de perisarco; suele encontrarse en grupos muy relacionados entre sí.

Anoxia: ausencia de oxígeno.

Anóxico: que carece de oxígeno; anaeróbico.

Anthocodio: parte distal de un pólipo donde se demarcan la boca y los tentáculos. En muchos casos se puede retraer en el interior del cáliz, el estolón o en la ramificación.

Anthostele: parte inferior espesada de la pared del cuerpo del pólipo, dentro de la cual es introducido el anthocodio, comúnmente endurecida por espículas. Puede ser equivalente al cáliz (cálice).

Antigénico: relativo al antígeno (= sustancia que introducida en un organismo animal, da lugar a reacciones de defensa, tales como formación de anticuerpos).

Antracita: variedad de carbón con menos del 10% de materias volátiles y más del 90% de carbono; arde lentamente con llama sin humo pues no desprende materias volátiles. Representa el último paso de la carbonización, dentro de la serie de combustibles minerales que comprende de menor a mayor grado de carbonización: turba, lignito, hulla, antracita.

Anular: con forma cíclica o de anillo.

Aparato o **Cuerpo de Golgi**: organela membranosa en la célula de un eucariota; comúnmente contiene productos de síntesis celular.

Apéndice: en Arthropoda, estructura perteneciente al soma, par y articulada.

Apendicularia (Appendicularia): tunicado planctónico marino con notocorda en el estadio adulto y cuerpo dividido en tronco y cola, usualmente de 2-3 mm de talla.

Apical: referido al ápice.

Apodesma: plano de ruptura en el apéndice de los crustáceos.

Ápodo: que carece de patas.

Apomixis: reproducción sin fecundación, por ejemplo, la partenogénesis (descendencia producida a partir de óvulos no fecundados).

Apomorfía: carácter avanzado, derivado o evolucionado.

Áptero: que carece de alas.

Apterygota: subclase de los Insecta, primariamente sin alas, con desarrollo ametábolo, y con mudas periódicas durante toda su vida. En la actualidad es poco numerosa.

Aragonita: carbonato de calcio ortorómbico, que difiere en estructura cristalina y dimorfismo de la calcita.

Arcillita: roca de grano fino derivada de los limos y arcillas.

Arco: barra curva que une las espinas principales del esqueleto interno de Nassellaria.

Arenisca: roca formada por partículas de arena o cuarzo, cementadas con arcilla, carbonato de calcio u otros materiales aglomerantes.

Arenita: roca sedimentaria consolidada, compuesta de partículas de arena (0,06-2 mm de diámetro).

ARN (ácido ribonucleico): ácido nucleico encargado de traducir la información genética contenida en el ADN.

Arquenterón: cavidad digestiva primitiva del embrión de un metazoo, formada por gastrulación.

Arqueobacteria: procarionte que representaría una de las primeras formas celulares que existieron sobre la Tierra.

Arquetipo: plan ideal primitivo sobre el que se basan grupos de organismos como moluscos, vertebrados, etc.

Asexual: ciclo reproductivo que no involucra la fusión de los núcleos de gametas distintas.

Asfalto: sustancia parda o negra, sólida o semisólida, bituminosa, constituida casi totalmente de carbono e hidrógeno.

Asimilación: incorporación al protoplasma del alimento digerido.

Asociación: grupo de especies que vive en el mismo lugar.

Astogenia: crecimiento, desarrollo de una colonia.

Astogenético: estadio en el crecimiento y desarrollo de una colonia.

Asulcal: lado del pólipo opuesto al sifonoglifo.

Atdabaniano: piso del Sistema Cámbrico, situado en su base, inmediatamente por encima del piso Tommotiano.

Atelóptica: comunidad adaptada a vivir por debajo del nivel crítico de penetración de la luz.

ATP (Adenosinatrifosfato): compuesto orgánico frecuentemente implicado en la transferencia de energía del enlace fosfato. Está formado por adenosina y tres grupos fosfato. Principal fuente de energía celular.

Autapomorfía: estado derivado de un carácter presente en un solo grupo taxonómico. Estado de caracteres propios de un grupo.

Autigénico: mineral formado en un sedimento durante o después de su depositación.

Autóctono: oriundo o propio del lugar en el que se encuentra.

Autoecología: ecología de un organismo o grupo individual, a diferencia de la ecología de toda la comunidad.

Autogamia: autofertilización.

Autolisis: proceso de autodestrucción mediado por enzimas hidrolíticas.

Autopaleoecología: estudio de las relaciones entre los organismos individuales y su ambiente.

Autotomía: pérdida deliberada de parte del cuerpo.

Autótrofo: organismo capaz de sintetizar compuestos orgánicos complejos necesarios para su subsistencia.

Autozooide: pólipo con ocho tentáculos y mesenterios bien desarrollados; constituye la única clase de pólipo en especies monomórficas. Pólipo más grande en especies dimórficas. A menudo es el término apropiado para definir a un pólipo.

Axoplasto: núcleo central del sistema axopodial (estructura citoplásmica).

B

Backshore: zona costera ubicada inmediatamente por encima de la línea de alta marea.

Bacteria: organismo unicelular (monera) en el que el material genético está disperso en el citoplasma; sin núcleo diferenciado.

Bafon: comunidad fanerogámica sumergida y los organismos errantes convivientes.

Báltica: continente paleozoico constituido principalmente por la península escandinava y la región rusa europea hasta los Montes Urales.

Baltoscandia: antiguo continente que comprendía a los terrenos que ahora circundan el Mar Báltico.

Barra axial: sinónimo de espina axial.

Basurero (*scavenger*): organismo que se alimenta de materia animal muerta.

Batial: profundidad oceánica entre 200 y 2000 m.

Batipelágica: región pelágica entre 1000-4000 m de profundidad.

Bentónico: organismo asociado al fondo de un cuerpo de agua. En ambientes marinos, la región bentónica comprende las zonas: litoral o intertidal (delimitada por la baja y alta marea), sublitoral (hasta los 200 m de profundidad), batial (entre los 200 y 2000 m), abisal (entre los 2000 y los 6000 m) y hadal (por debajo de los 6000 m). Los organismos bentónicos se clasifican a su vez en epibentónicos y endobentónicos o infaunales. Los epibentónicos son aquéllos que viven sobre el sedimento y los infaunales dentro de él. Los epibentónicos pueden ser sésiles (fijos al sustrato) o móviles.

Bentos: ambiente dentro o sobre los sedimentos del fondo de un río, lago u océano; organismos que viven allí.

Big-Bang: ver Teoría del *Big-Bang*.

Bilaterio: organismo perteneciente al grupo metazoo de los Bilateria, caracterizado por su simetría bilateral y presencia de mesodermo.

Biocenosis: comunidad biótica formada por plantas y animales que se condicionan mutuamente y se mantienen a través del tiempo en un territorio definido y en estado de equilibrio. Conjunto de restos fósiles que permanecieron juntos en el lugar donde vivieron.

Biocorema: unidad biogeográfica de cualquier rango en la escala jerárquica.

Biocrón: espacio de tiempo abarcado por la vida de un taxón o la extensión de una biozona.

Biodiversidad: variedad de organismos considerados en todos los niveles; incluye a las comunidades de organismos dentro de hábitats particulares.

Bioestratigrafía: estratigrafía de las rocas basada en su contenido fósil.

Biofacies: caracteres biológicos o carácter fósil de una facies estratigráfica. Asociación de fósiles que reflejan el ambiente y las condiciones de origen de la roca.

Biogénico: sedimento compuesto por restos vegetales y/o animales.

Biogeografía: estudio de la distribución de los organismos en el espacio.

Bioherma: construcción sobre el fondo del mar con forma de domo o lente, realizada por organismos secretores de carbonato de calcio, incluidos procariotas, algas, foraminíferos y metazoos.

Bioindicador: grupo especial de organismos (fósiles) que proporciona información precisa sobre paleoclimatología, paleogeografía y paleoecología.

Bioluminiscencia: producción de luz por organismos vivos.

Bioma: categoría superior de hábitat en una región particular del mundo, como la tundra de Canadá o la selva lluviosa del Amazonas.

Biomasa: peso o volumen de materia animal o vegetal por unidad de área.

Biomaterial: materia que constituye los organismos.

Biomineralización: depositación de mineral por la actividad biológica.

Biopolímero: polímero que interviene en los procesos biológicos (ejemplos: proteínas, ácidos nucleicos).

Biósfera: área ocupada por los organismos vivos. Incluye parte de la litósfera, hidrósfera y atmósfera.

Biostromo: cuerpo de rocas formado por organismos, más o menos paralelo a la estratificación.

Biota: comunidad de organismos de una región dada o período determinado.

Biotopo: área y zona de profundidad ocupada por una fauna o flora particular.

Bioturbación: alteración de un sedimento blando o firme provocada por la actividad de los organismos.

Biozona (Zona bioestratigráfica): unidad bioestratigráfica; la más pequeña usada en la correlación estratigráfica. Grupo de estratos identificado por su contenido fosilífero o su carácter paleontológico. Se la denomina por la especie o las especies más características.

Biserial: conchilla con cámaras dispuestas en dos hileras.
Bitumen (betún): sustancia compuesta principalmente de carbono e hidrógeno que se encuentra en la Naturaleza en estado líquido o sólido.
Blastoporo: orificio formado por la invaginación de células en la gástrula embrionaria, que conecta el arquenterón con el exterior. En los protostomados abre en el sitio de la futura boca; en los deuterostomados se convierte en el ano y la boca se forma en otro lugar.
Blastostilo: gonóforo de forma reducida por la pérdida de tentáculos y boca.
Blástula: estadio temprano de un embrión; frecuentemente una esfera hueca de células.
Bone Beds: acumulación densa de esqueletos animales .
Boreal: perteneciente al norte; en Biología y Paleontología se lo usa con referencia a las provincias bióticas del norte.
Bot: sustancia muy parecida a la cera elaborada por insectos que la depositan en algunas plantas, sobre las hojas, flores y frutos.
Botrioidal: agregado de minerales de crecimiento regular en forma de racimo de uvas.
Branquia: ctenidio.
Braquíptero: que tiene alas reducidas, no aptas para el vuelo.
Brazo oral: prolongación bucal que participa en la captura del alimento.
Brotación: reproducción asexual de un organismos por desarrollo y separación de uno o más individuos nuevos a partir del cuerpo de un progenitor.
Buche: porción dilatada del estomodeo, donde se almacenan alimentos antes de pasar al mesenterón; la digestión puede comenzar allí con enzimas salivales, y/o provenientes del mesenterón.
Bulla: cubrimiento total o parcial de las aberturas primarias y secundarias, en cuyos bordes puede llevar una o más aberturas accesorias. Típica de los foraminíferos orbulínidos.
Burgess Shale: yacimiento fosilífero del Cámbrico Medio, situado en la Columbia Británica (Canadá).

C

Calcarenita: arenita en la que los fragmentos de partículas carbonáticas constituyen más de la mitad de la roca conocida.
Calcita: forma cristalina rombohédrica del carbonato de calcio.
Cálice: ver muralla.
Calicoblasto: en cnidarios, epitelio escamoso interdigitado donde se realiza la calcificación primaria.
Caliza: roca sedimentaria con más de 50% de carbonato de calcio, de origen biogénico, químico o detrítico.
Canaliculada: que posee series de finas cavidades tubulares.
Cancellada: superficie con aspecto de panal debido a la intersección de escultura radial y concéntrica.
Caníbal: organismo que come miembros de su misma especie.
Capa nacarada: capa calcificada más interna de la conchilla, compuesta de estratos horizontales de cristales de calcita o aragonita entre capas de conquiolina.
Caparazón: cubierta endurecida que cubre el dorso de muchos artrópodos.
Capuchón: ver escudo.
Carácter adquirido: carácter originado durante la vida de un individuo debido al ambiente o a una causa funcional.
Carbohidrato: compuesto orgánico integrado por carbono, hidrógeno y oxígeno.
Carnívoro: comedor de carne. Organismo que come animales.
Carroñero: organismo que se alimenta habitualmente de animales muertos en forma natural o por accidente, o que fueron matados por otros organismos. Animal que se alimenta de carroña (alimento en descomposición). Ver necrófago y basurero.
Categoría superior: categoría taxonómica por arriba de la especie.
Cefalosoma: en Copepoda, tagma que resulta de la fusión del céfalon con 1 (a veces 2) somitos torácicos.
Cefalotórax: tagma anterior de muchos crustáceos, que resulta de la fusión del céfalon con uno o más somitos torácicos.
Celenterón: cavidad central en el cuerpo de los cnidarios (cavidad gastrovascular).
Celoma: cavidad secundaria del cuerpo, revestida por el peritoneo.
Célula: unidad estructural y funcional de los seres vivos.
Célula eucariota: célula con núcleo verdadero (con membrana nuclear), en el que se localiza el material genético.
Célula procariota: célula de las bacterias y cianofíceas (algas azul-verdosas), carente de membrana nuclear.
Celulosa: hidrato de carbono complejo, insoluble, formado por la unión de moléculas de glucosa. Constituyente principal de la pared celular de todas las plantas, algunos protistas y los tunicados.
Cenénquima: tejido formado de mesoglea y escleritos, ubicado en la base de los pólipos, que penetra por medio de una red de solenia en los canales gastrodérmicos más grandes.
Cenogenético: carácter adaptativo adquirido que no refleja formas ancestrales.
Cenosarco: esqueleto calcáreo formado por capas concéntricas superpuestas y que se hallan separadas por huecos.
Cenozoico: división superior del Eón Fanerozoico.
Cera: sustancia sólida, blanda, amarillenta y fundible que segregan las abejas para formar las celdillas de los panales. También la fabrican algunos otros insectos.
Cera cuticular: compuesto que junto con la cutina, forma la cutícula que recubre la pared celular de la epidermis vegetal. Su función consiste en evitar la deshidratación, la acción de organismos patógenos, contaminantes, etc.
Cerco: apéndice del último segmento abdominal de muchos insectos, a veces muy modificado. Generalmente ejerce funciones sensoriales.
***Cf.* (comparar)**: término que en Biología significa comparar un taxón con otro no relacionado directamente.

Chert: roca sedimentaria silícea, densa, muy dura, microcristalina o criptocristalina. Puede ser de origen orgánico o inorgánico.
Chevrón: en forma de «V».
Cianobacteria: procariota fotosintetizador con clorofila. Muchas son fotosintetizadoras aeróbicas (productoras de oxígeno) y algunas son anaeróbicas (no productoras de oxígeno). Antes llamadas algas azul verdosas, cianofitas o myxofitas.
Cianofita: alga azul verdosa. Cianobacteria.
Ciclo de la materia: recorrido que realizan en la Naturaleza los materiales utilizados por los organismos. Estos materiales son continuamente reutilizados y reciclados dentro y entre los seres vivos.
Ciclo de vida: período de tiempo que va desde el nacimiento de un organismo hasta su muerte.
Cigoto: huevo formado por la unión de dos células sexuales (óvulo y espermatozoide).
Cilindro de predación: superficie delimitada por la corona tentacular de una medusa o pólipo.
Cilio: pequeña prolongación citoplasmática en la superficie de muchas células, capaz de realizar un movimiento vibratorio; sirve para la locomoción celular y la creación de corrientes de agua.
Cirro: tentáculo marginal sensitivo de longitud variable y aspecto filiforme, formado por células vacuoladas.
Citoplasma: protoplasma celular (excepto el núcleo).
Citostoma: boca.
Cladística: filogenética.
Cladismo: forma de clasificación basada principalmente en la agrupación de los taxones en función de la posesión de caracteres semejantes («derivados») que difieren de la condición ancestral.
Clado: grupo taxonómico formado por un taxón ancestral y sus descendientes. Un grupo monofilético.
Cladogénesis: ramificación de un linaje para formar un clado; evolución divergente causada por especiación.
Cladograma: diagrama de árbol que representa las relaciones filogenéticas entre los taxones.
Clasificación: acción de agrupar a los organismos en una jerarquía de categorías (especie, género, familia, orden, clase, phylum, reino).
Clasificación «ranqueada»: clasificación que sigue el Sistema Linneano de reino, clase, orden, familia, género y especie.
Clasificación natural: clasificación que refleja la historia evolutiva del taxón.
Clasteca: roca sedimentaria compuesta principalmente de fragmentos derivados de rocas pre-existentes y transportados mecánicamente a sus lugares de depositación.
Cleptoparásito: parásito cuyas larvas se desarrollan en los nidos de otras especies.
Clitelo: porción glandular hinchada de la epidermis de ciertos anélidos, que segrega el capullo y el material nutritivo para el embrión.
Clivaje: tendencia de un mineral a romperse a lo largo de superficies paralelas a los planos internos atómicos.
Clorocruorina: hemoglobina de color verde.
Cloroplasto: organela rodeada por una membrana, que contiene clorofila y enzimas usadas en la fotosíntesis por las células eucariotas.
Cluster: agrupamiento de ejemplares con el objeto de obtener una representación lo más simple posible de sus relaciones mutuas.
Cnida: nematocisto.
Cnidoblasto: célula epitelial de origen intersticial formadora del cnida.
Cnidocil: diminuto pelo disparador que se proyecta desde el extremo apical del cnida; a veces suficientemente grande para ser visualizado por microscopía óptica.
Coal Measures: término estratigráfico europeo para la parte superior del Carbonífero. Contiene importantes mantos de carbón.
Coanoflagelado: flagelado en el que la base del flagelo lleva un collar transparente y delgado.
Cocolito: placa calcárea que forma la cobertura externa de los cocolitofóridos.
Cocolitofórido: diminuta alga marina planctónica perteneciente a las crisofitas, con dos flagelos y un cubrimiento de pequeñas placas calcáreas.
Colágeno: proteína fibrosa que forma parte de las fibras de los huesos, cartílagos, tendones, ligamentos y otros tejidos conjuntivos.
Colonia: grupo de individuos de una especie que viven juntos y crecen unos a partir de otros.
Columela: formación esqueletaria axial del lumen.
Columna: cuerpo de un pólipo Anthozoa.
Comarginal: estructura que refleja el primer borde de la conchilla, especialmente en bivalvos y gastrópodos; equivalente a concéntrico.
Comata: en fusulínidos, material reabsorvido y vuelto a depositar a cada lado de un túnel.
Comensalismo: asociación de dos o más organismos (comensales) de diferentes especies, en la cual uno o más se benefician y los otros no son dañados.
Complejo núcleoaxopodial: conjunto de axopodios y estructura central asociada a los mismos.
Compuesto refractario: compuesto resistente a la degradación microbiana.
Compuesto volátil: compuesto fácilmente degradado por la actividad microbiana.
Comunidad: grupo de organismos que habitan en un ambiente común e interdependientes.
Cóndilo: protuberancia redondeada y dura de un esclerito, que articula sobre la superficie cóncava de otro esclerito.
Cono en cono: concreción en forma de conos de fibras carbonáticas, con sus ejes perpendiculares al plano de estratificación.
Conodonte: elemento denticuliforme de composición fosfática que habría formado parte de un aparato masticador. Son exclusivamente marinos y se los utiliza como indicadores bioestratigráficos.
Conoteca: en cefalópodos, proóstraco más la pared delgada que reviste al fragmocono.
Conquiolina: componente proteínico de una conchilla similar a la quitina de los artrópodos.
Consumidor: organismo que se alimenta de otros seres vivos.
Convergencia evolutiva: similitud entre órganos u organismos debido a la evolución independiente a lo largo de linajes similares, más bien que a un ancestro común.
Copal: compuesto intermedio en la formación de ámbar y que resulta de la maduración de la resina producida por algunas plantas.

Copépodo (Copepoda): crustáceo planctónico muy abundante en aguas marinas e interiores, normalmente de unos pocos milímetros de talla.
Copulador (aparato): estructura abdominal de los machos, a veces muy modificada, adaptada para la transferencia del espermatóforo o del esperma.
Coralio: esqueleto de una colonia de corales.
Coralito: esqueleto calcáreo individual (polipito).
Corallimorpharia: orden actual de Zoantharia, integrado por anémonas solitarias o coloniales, sin representantes fósiles.
Corallum: ver coralio.
Cordilo: pequeño tentáculo modificado con otolitos endodérmicos; constituye el «órgano auditivo» más común entre las medusas.
Corriente ascendente (*upwelling*): movimiento ascendente mediante el cual las aguas de los niveles subsuperficiales son llevadas hasta la superficie, desde profundidades generalmente menores de 100-200 metros, y removidas desde el área de transporte por el flujo horizontal, produciéndose así un aporte de nutrientes a las aguas superficiales empobrecidas por el consumo biológico. Ver afloramiento.
Corriente de turbidez: movimiento de una masa de agua que contiene materiales detríticos terrígenos en suspensión, cuya densidad permite que descienda por gravedad las pendientes marinas (talud continental, cañones submarinos) o lacustres.
Cosmopolita: organismo que está distribuido ampliamente a través de todo el mundo.
Cratón: parte de la corteza continental que permaneció estable por lo menos durante los últimos 1000 m.a.
Crecimiento monopodial: eje principal de la colonia que conserva una simple línea de crecimiento, originando pocas o muchas ramificaciones laterales.
Crecimiento simpodial: eje pincipal de la colonia formado por la zona proximal de una serie de ramificaciones laterales más cortas, con forma espiral o zigzag.
Criofílico: organismo que prefiere vivir en agua fría.
Criptocristalino: depósito tan finamente dividido que no permite reconocer los cristales.
Crisis biótica: evento de cambio brusco; ocurrencia de corta duración con relación al tiempo total considerado. La crisis es imprevisible e implica que los organismos involucrados no estaban preparados para enfrentarla y por lo general, se extinguieron. Ver mortalidad en masa.
Cromatóforos: células con pigmento.
Cromista (Chromista): taxón predominantemente fotosintético, próximo a los Protozoa y Plantae.
Crown group: *cluster* de linajes que se supone muestran todas las apomorfías de los taxa vivientes.
Ctenidio: branquia. Estructura donde se realiza el intercambio gaseoso durante la respiración.
Cuenca oceánica: parte de la corteza terrestre más allá del borde continental.
Cuerno apical: en radiolarios, prolongación externa de la espina apical.
Cuerpo graso: órgano, generalmente difuso, que almacena sustancias de reserva, en especial lípidos.
Curtido: endurecimiento de la cutícula producido por la formación de uniones químicas entre las cadenas de proteínas. Ver también esclerotizada.
Cután: componente insoluble que caracteriza la cutícula vegetal fósil.
Cutícula: en Arthropoda, capa inerte secretada por la epidermis, que reviste la superficie externa, tráqueas, parte anterior y posterior del canal alimentario, parte de los conductos genitales, etc.
Cutina: compuesto insoluble que forma junto con las ceras la cutícula de los vegetales actuales. Se caracteriza por su resistencia a los reactivos químicos.
Cypris: larva bivalva y planctónica de Cirripedia. Se denomina «cypris» por su semejanza con un Ostracoda.

D

Dactiloestilo: eje central constituido por espículas y alojado en los poros por donde se proyectan los pólipos dactilozooides.
Dactiloporo: tipo de poro por donde se proyecta el pólipo dactilozooide.
Dactilozooide: pólipo especializado en la defensa de la colonia.
Depósito de *Washover*: depósito acumulado a partir de tormentas generadas por el viento, que corta la isla barrera y derrama su carga formando cuerpos lobados o en manto en la zona de la albufera.
Depredador (predador): organismo que caza y mata a otros (presas) para alimentarse.
Deriva continental: concepto que indica que los continentes experimentaron grandes desplazamientos horizontales, durante uno o más períodos geológicos.
Desarrollo directo: ciclo en el que las larvas completan la mayor parte o todo su desarrollo en cámaras o dentro de masas de huevos, acortando la fase pelágica.
Desove: conjunto de huevos depositados en un mismo acto por la hembra.
Detritívoro: organismo que se alimenta de materia orgánica muerta (detritos animales y vegetales) y de la microflora (bacterias y hongos) que se desarrolla sobre ella.
Detrito: materia orgánica recién muerta o parcialmente descompuesta.
Deuterostomio: organismo celomado en el que el blastoporo embrionario se transforma en el ano.
Diagénesis: cambio físico, químico o biológico sufrido por un esqueleto u organismo después de su depositación final, excluido el producido por meteorización o metamorfismo. Proceso que implica cambios físicoquímicos en un sedimento y que lo convierten en una roca consolidada.
Diapausa: estado de inactividad fisiológica, hormonalmente regulada, desencadenada por factores ambientales.
Diastrofismo: movimiento interno de la corteza terrestre producido por procesos tectónicos y que causa deformación de las rocas.
Diatomea: alga silícea marina o de agua dulce.
Diatomita: roca constituida, en su gran mayoría, por frústulos de diatomeas.
Diblástico: animal que produce durante su desarrollo solo dos tipos de capas celulares, ectodermo y endodermo. Ver diploblástico.
Dicondíleo: articulación de dos escleritos con dos puntos móviles, que permite movimientos en un solo plano; se aplica especialmente a las mandíbulas de los insectos Zygentoma y de los Pterygota.

Dimorfismo: presencia de dos tipos morfológicos (formas) diferentes en una única población.
Dinoflagelado (Dinofícea): protista marino o de agua dulce con un estadio nadador libre y dos flagelos desiguales. Algunos con afinidades vegetales y otros animales. Muchos altamente tóxicos (marea roja).
Dioico: las estructuras reproductivas de ambos sexos se encuentran en individuos separados. Existen machos y hembras.
Diplobástico: organismo con dos capas embrionarias: endodermo y ectodermo (diblástico).
Disaeróbico: falto de oxígeno o con insuficiente oxígeno.
Disco basal (disco pedal): base adherente y chata de muchos pólipos solitarios de Anthozoa.
Disco oral: extremo distal de un pólipo de Anthozoa donde se encuentran la boca y los tentáculos.
Discontinuidad: cualquier interrupción en la sedimentación que puede representar un intervalo de tiempo, durante el cual la misma ha cesado y/o la erosión ha ocurrido.
Discontinuidad de potencial redox: superficie que separa sedimento oxigenado de sedimento anóxico.
Distribución disyunta: presencia de un taxón en áreas separadas entre sí.
Divaricada: en moluscos, ornamentación constituida por pares de costillas ampliamente divergentes.
Diversidad: número de taxones en un área local o una región. Medida de la variedad de taxones en una comunidad que tiene en cuenta la abundancia relativa de cada uno de ellos.
Dolomita: especie mineralógica compuesta por carbonato de calcio y magnesio.
Dominio: máxima categoría usada en la clasificación biológica. Los reconocidos son Eukarya, Archaea y Bacteria.
Durófago: aplícase a aquellos depredadores especializados en consumir presas provistas de conchilla o caparazón.

E

Ecdysozoa: grupo monofilético de phyla protostomios que presentan muda.
Ecoespacio: hábitat disponible para el establecimiento de interacciones ecológicas.
Ecología: ciencia que estudia las relaciones de los organismos con su ambiente físico y biológico.
Ectodermo: capa celular externa de la pared corporal de los invertebrados.
Ectoparásito: parásito que vive en la superficie externa del hospedador.
Ectoplasma: zona externa del citoplasma.
Ectosoleniano: que tiene un cuello externo en forma de tubo (ejemplo: *Lagena*).
Ediacara: localidad de Australia considerada tipo del período Ediacárico.
Ediacárico: período con el que finaliza el Proterozoico. Aproximadamente equivalente al Rifeico.
Efira (ephyra): medusa Scyphozoa inmadura que se elimina del escifistoma.
Eh: potencial de oxidación; capacidad oxidante de un elemento.
Élitro: primer par de alas muy esclerotizadas en Coleoptera y Dermaptera, en las que no se reconocen las nervaduras; no intervienen en el vuelo y forman un «estuche» sobre el abdomen.
Embrión: estadio inicial en el desarrollo de un organismo con reproducción sexual.
Empupar: en los insectos holometábolos, paso del último estadio larval al de pupa.
Enanismo ecológico: fenómeno que ocurre cuando las condiciones ambientales son desfavorables a algunas generaciones de organismos. Por ejemplo, cambio en las condiciones climáticas o escasez de comida pueden ser desfavorables a una determinada población de insectos lo que acarrea una reducción drástica de su tamaño corpóreo en las futuras generaciones.
Endodermo (gastrodermis): capa celular interna de la pared corporal de los invertebrados.
Endoesqueleto: esqueleto interno.
Endogamia: apareamiento entre individuos estrechamente emparentados.
Endogástrico: en moluscos, enroscamiento de la conchilla con la parte ventral hacia el lado interno.
Endoparásito: parásito que vive dentro de su huésped.
Endoplasma: parte interna del citoplasma.
Endosimbiosis: relación entre dos organismos diferentes, en la que uno (el endosimbionte) vive dentro de los tejidos o células del otro, obteniendo beneficios ambos organismos.
Enroscamiento dextrógiro (dextrorso): en moluscos, conchilla enroscada en el sentido horario.
Enroscamiento levógiro (sinistrorso): en moluscos, conchilla enroscada en el sentido contrario al horario.
Enterocelomado: organismo que posee una cavidad corporal originada a partir del tubo digestivo larval.
Entidad conservada: cualquier resto o señal de un organismo del pasado. Entidad tafonómica.
Entidad obtenida: entidad registrada que ha sido evidenciada u observada.
Entidad producida: entidad tafonómica que se encuentra en la fase inicial del proceso de fosilización. Resultado del proceso de producción de una entidad tafonómica.
Entidad registrada: cualquier evidencia de un organismo del pasado observable en el registro geológico. Entidad tafonómica observable (observada o no).
Entidad paleobiológica: organismo que vivió en el pasado
Entidad tafonómica: fósil. Entidad conservada. Cualquier evidencia de un organismo del pasado.
Entosoleniano: en foraminíferos, que tiene una extensión apertural interior en forma de tubo.
Enzima: proteína que interviene acelerando reacciones químicas específicas. Importante en la síntesis y descomposición de otras moléculas.
Ephyra: ver efira.
Epibentónico: organismo que vive sobre el fondo de una cuenca.
Epibionte: organismo que forma parte de una epibiosis.
Epibiosis: asociación de organismos que viven sobre otros.
Epidermis: ver ectodermo.
Epifauna: animales que viven sobre la superficie de un sustrato.

Epimórfico: esquema de desarrollo ontogenético en que los somitos se forman sucesivamente solo durante la vida embrionaria, hasta alcanzar la cantidad definitiva. Caracteriza a algunos Myriapoda y a todos los Insecta. Ver también anamórfico y protomórfico.

Epipelagial (epipelágico): referido al estrato superior del océano entre 0 y 200 m de profundidad.

Epiplancton: plancton de la región epipelagial, adherido a material flotante.

Epiteca: cubierta de tejido esqueletal que recubre externamente al coralito.

Epitelio: capa celular que cubre la superficie interna y externa de los organismos multicelulares.

Epizoo: organismo que vive sobre otro.

Equilibrio punctuado: modo evolutivo caracterizado por períodos relativamente largos de estasis morfológica, interrumpidos por drásticos cambios debido al aislamiento alopátrico de pequeñas poblaciones ancestrales.

Equisetal: planta vascular sin semilla perteneciente a la División Sphenophyta, caracterizada por la presencia de verticilos de hojas, con crecimiento herbáceo o arbóreo.

Erosión: modificación del relieve por factores externos que, actuando sobre la superficie del suelo o a escasa profundidad, eliminan a todo o parte de los materiales existentes.

Escifistoma: pólipo tetrámero de las medusas Scyphozoa.

Escifopólipo: ver escifistoma.

Esclerito (espícula): depósito (calcáreo o silíceo) de forma variada que constituye el esqueleto de diversos grupos de invertebrados. En los artrópodos, área rígida de la cutícula, separada de otras por áreas membranosas, flexibles.

Escleroblasto: célula formadora de espículas de origen ectodérmico.

Escleroproteína (albuminoide): proteína animal como la queratina del cabello y las uñas y el colágeno de los huesos.

Esclerotizado/a: cutícula que deviene rígida por contener proteínas curtidas, a las que puede sumarse carbonato de calcio. Ver también curtido.

Escudo (capuchón): en *Nautilus*, estructura córnea que cubre la abertura cuando las partes blandas se retraen dentro de la conchilla.

Escultura divergente: en bivalvos, escultura de costillas primarias radiales desde el umbón.

Esférula marginal: vesícula situada en el parapeto o en la fosa de un actiniario.

Esfingolípido: clase de lípidos de membrana.

Esmectita: arcilla con 20-25% de agua, blanda, homogénea, suave, que absorbe las grasas.

Especiación: proceso de generación de nuevas especies**.**

Especiación alocrónica: formación de especies debida a la separación temporal (cíclica o lineal) de una población.

Especiación alopátrica: formación de especies debida al aislamiento espacial (micro o macrogeográfico) de una población.

Especie: categoría taxonómica básica situada debajo del nivel de género. Entre organismos con reproducción sexual, grupo de poblaciones capaces de cruzarse entre sí, y que están reproductivamente aisladas de otras. En los procariotes, muchos protistas y la mayoría de los organismos fósiles, colección de ejemplares de morfología similar, comúnmente gradacional a través de todos los ejemplares, que se puede suponer vivieron en continuidad espacial o temporal.

Especie guía: especie con distribución bioestratigráfica restringida. Ver fósil-guía.

Espermateca: receptáculo en el sistema genital femenino, donde se alojan los espermatozoides hasta ser utilizados para fecundar los huevos.

Espermatofita: planta con semillas.

Espermatóforo: estructura elaborada por secreciones del aparato reproductor del macho, que aloja una masa de espermatozoides para ser transferidos a la vía genital de la hembra.

Espícula: ver esclerito.

Espina apical: una de las espinas del esqueleto interno de los naselarios.

Espina axial (axobate): una de las espinas del esqueleto interno de los naselarios.

Espiráculo: abertura externa, par, de las tráqueas o filotráqueas (pulmones de Arachnida). En los insectos hay dos pares torácicos y ocho abdominales, pero a veces algunos o todos, no son funcionales.

Espiritrompa: aparato bucal de los Lepidoptera adultos, formado por la unión de las maxilas, adaptado para libar néctar.

Espirocisto: cnidocisto de características adherentes.

Espora: célula originada asexualmente, capaz de producir un nuevo organismo.

Esporopolenina: sustancia componente de la cubierta de las esporas y los granos de polen. Es una de las sustancias vegetales más resistente a los agentes químicos.

Esporosaco: ver gonóforo.

Esquisto: roca de grano mediano a grueso de origen metamórfico regional.

Esquizocelomado: organismo con una cavidad corporal originada durante el desarrollo embrionario por clivaje del mesodermo.

Esquizogamia (esquizogonía): formación asexual de embriones.

Esquizonte (agamonte): en foraminíferos, generación que se divide asexualmente para formar individuos, comúnmente con conchilla microesférica.

Estatocisto: órgano sensorial de algunos invertebrados, que detecta gravedad, aceleraciones angulares o sonidos de baja frecuencia.

Estenohalino: organismo intolerante a una amplia variación de la salinidad.

Estenotermo: organismo con capacidad de tolerancia restringida a los cambios de temperatura.

Estereocilia: en cnidarios, empalizada de gruesos microvilli que rodean al cnidocil. Los microvilli pueden estar separados o muy juntos constituyendo un collar.

Estolón: eje o pedúnculo.

Estomodeo: porción anterior del canal alimentario, tapizado internamente de cutícula.

Estrategia k: selección que ocurre en ambientes estables, relativamente constantes, donde son importantes la competencia y otros factores dependientes de la densidad poblacional.

Estrategia r: selección que se produce en un ambiente impredescible, donde son importantes los factores físicos, independiente de la densidad. Poblaciones muy fluctuantes.
Estratificación entrecruzada *hummocky*: estratificación generada a partir de formas de lecho en domo y cubeta.
Estratigrafía secuencial: estudio de facies sedimentarias genéticamente relacionadas dentro de un marco de superficies con significado cronoestratigráfico.
Estrato nacarado: ver capa nacarada.
Estrés ambiental: cambios importantes en el ambiente capaces de ocasionar extinciones locales o mortalidad en masa.
Estrobilización: proceso reproductivo en medusas Scyphozoa por el cual se originan pre-medusas o efiras móviles.
Estróbilo: zona central del escifistoma.
Estromatolito: estructura orgánico-sedimentaria producida por la captación, aglutinación y/o precipitación de sedimento como resultado del crecimiento y actividad metabólica de microorganismos, especialmente algas cianofitas.
Estuario: zona de mezcla de agua marina y dulce en la boca de ríos, bahías o albuferas.
Etología: ciencia que estudia el comportamiento de los organismos.
Eubacteria: bacterias verdaderas. Todas las bacterias con excepcion de las arqueobacterias. Se diferencian de éstas en la química proteínica y celular, y por la presencia de peptidoglucano en la pared celular.
Eucariota: organismo cuyas células contienen un núcleo diferenciado. Incluye a los protistas, hongos, plantas y animales.
Eucelomado: organismo que en estado adulto posee una cavidad corporal revestida por mesodermo, que rodea al tubo digestivo.
Euhalino: sinónimo de salinidad marina normal. Adjetivo que se aplica a cuerpos de agua que poseen una salinidad variable entre 30 y 35 ‰.
Eumetazoa: organismos con verdaderos tejidos que cumplen variadas funciones. Se diferencian en triploblásticos o diploblásticos según tengan o no mesodermo.
Eurihalino: organismo tolerante a una amplia variación de salinidad.
Euritermo (euritérmico): organismo con amplia capacidad de tolerancia a los cambios de temperatura.
Euritópico: habitante de aguas salobres en un ambiente de transición donde las condiciones, especialmente de salinidad, suelen ser muy variables.
Eusociales: insectos en los que existe atención de crías, convivencia de dos o más generaciones, y división del trabajo. Ejemplos: Isoptera (termites), Hymenoptera (hormigas, algunas avispas, algunas abejas).
Eustático: variación en el nivel del mar causada por movimientos tectónicos o crecimiento-derretimiento de glaciares.
Eutrofización: proceso de incremento de la disponibilidad de nutrientes y, por ende, de biomasa de organismos.
Euxínico: ambiente sin oxígeno pero con sulfuro de hidrógeno libre.
Evaporita: roca sedimentaria no clástica de minerales precipitados desde soluciones acuosas, debido a la evaporación.
Evolución convergente: modelo evolutivo con desarrollo de morfologías más o menos similares, entre linajes no emparentados cercanamente.
Evolución en mosaico: evolución resultante de una marcada diferencia en la tasa evolutiva de diferentes caracteres de un determinado taxón.
Evolución filética: evolución por incremento gradual de cambios durante un largo tiempo.
Evolución iterativa: modelo evolutivo en el que un grupo ancestral origina, periódicamente, descendientes morfológicamente similares.
Exita: en artrópodos, estructura ubicada en el lado «externo» de un apéndice locomotor, de función variada.
Exoesqueleto: esqueleto externo secretado por el ectodermo.
Exogástrico: en moluscos, enroscamiento de la conchilla con la parte ventral hacia el lado externo del eje de enroscamiento.
Explosión evolutiva (Radiación evolutiva) Cámbrica: proliferación abrupta de taxones durante el período Cámbrico.
Extinción en masa: desaparición de una proporción significativa de especies vivientes en un horizonte estratigráfico particular.
Exumbrela: ver umbrela.
Exuvia: resto de exoesqueleto liberado durante la muda de los artrópodos.

F

Fábrica: relaciones espaciales que guardan entre sí los componentes de una estructura esqueletaria (conchilla de bivalvos o braquiópodos, por ejemplo).
Facies: carácter general de una roca sedimentaria, particularmente en lo referente a las condiciones en que se originó.
Facies heterolítica: depósitos de arenisca y pelita interestratificados.
Familia: categoría taxonómica entre orden y género; un orden puede contener varias familias y cada una de éstas, varios géneros.
Fanerozoico: división de la historia de la Tierra con categoría de Eón que comprende a los períodos o sistemas Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico.
Fango de radiolarios: sedimento pelágico formado, en más de un 30%, por restos de radiolarios.
Faringotrema: hendidura branquial que perfora la faringe.
Fauna: todos los animales de una región o de un período determinado.
Fauna evolutiva: conjunto de taxones superiores (especialmente clases) que tienen historias de diversificación similares y juntas dominaron las biotas de un intervalo extenso de tiempo geológico. Todos lograron al mismo tiempo su máxima diversidad.
Fauna Evolutiva Cámbrica: dominada por trilobites, braquiópodos inarticulados, monoplacóforos, hiolítidos, eocrinoideos y arqueociátidos, además de taxones problemáticos de la «pequeña fauna con conchilla»

(*small shelly fauna*) del Tommotiano. Su mayor diversidad la logró en el Cámbrico Medio tardío y Cámbrico Tardío temprano y, a partir del Cámbrico más Tardío, comenzó una larga declinación gradual.

Fauna Evolutiva Moderna: dominada por pelecípodos, gastrópodos, condrictios y osteictios, briozoos gimnolemados, malacóstracos y equinoideos. La mayoría de estas formas aparecieron durante el Cámbrico y Ordovícico, pero se diversificaron lentamente en el Paleozoico, dominando a partir del Triásico durante el Mesozoico y Cenozoico.

Fauna Evolutiva Paleozoica: dominada por braquiópodos articulados y una contribución importante de crinoideos, corales, ostrácodos, cefalópodos y briozoos estenolemados. Estos grupos fueron los componentes mayores de las evoluciones ordovícicas hasta pérmicas.

Fauna Ibexiana: dominada principalmente por géneros y familias de trilobites durante el Ibexiano.

Fauna Tommotiana: integrada por taxones que vivieron durante el comienzo del Cámbrico (Piso Tommotiano), caracterizados por su diminuto tamaño y la presencia de esqueletos fosfáticos y cónicos. Conocida generalmente como la *Small Shelly Fauna*, incluyó formas sésiles y móviles, suspensívoras y depredadoras.

Fauna Whiterockiana: fauna que reemplazó a la Ibexiana a partir del Ordovícico Medio y que adquirió gran diversificación en el Ordovícico Tardío, siendo los trilobites uno de sus componentes más destacados.

Fenética: teoría y práctica de la taxonomía basada en la similitud total de los individuos que constituyen el grupo en estudio.

Fermentación: degradación de sustancias en ausencia de oxígeno.

Fermento: proteínas que poseen la capacidad de catalizar reacciones en los seres vivos. Actúan bajando la energía de activación, logrando un establecimiento más rápido del equilibrio.

Filamento: fino túbulo helicoidal de barbas imperfectas que mide 5 µm en la base y 2 µm en el extremo abierto, pudiendo variar según el tipo de nematocisto.

Filamento septal: borde libre de aspecto trilobulado de los mesenterios.

Filético: perteneciente a una línea de descendencia.

Filogenética: teoría y práctica de la taxonomía basada en el trabajo de Will Henning. Utiliza los cambios de estado de un carácter para reconstruir las relaciones de parentesco entre los organismos y luego expresar estas hipótesis en clasificaciones que reflejan dichas relaciones.

Filogenia: desarrollo histórico de una línea o líneas de evolución en un grupo de organismos; origen y evolución de las categorías superiores.

Filogenia molecular: filogenia basada en el estudio de las moléculas de organismos vivientes y de aquellas conservadas en las rocas y los fósiles.

Filtrador: animal que obtiene su alimento filtrando partículas alimenticias suspendidas en el agua (suspensívoros).

Filotráquea: saco respiratorio ubicado en la parte anterior y ventral del opistosoma de algunos arácnidos (Scorpionida, Uropygi, Amblipygi y la mayoría de las especies de Araneae). Puede haber 1, 2 o 4 pares. La pared anterior de cada filotráquea está plegada en una serie de laminillas (de 5 a 150) donde se produce el intercambio gaseoso. Sinónimo: «pulmones».

Fisión: reproducción asexual de protistas por división celular.

Fital: organismo que vive sobre la superficie de las algas y plantas acuáticas, alimentándose de ellas.

Fitófago: animal que se alimenta de sustancias vegetales. Ver también herbívoro.

Fitoplancton: plancton vegetal.

Flagelo: extensión protoplasmática relativamente larga y delgada de una célula protista o metazoaria.

Flora: todas las plantas de una región o período de tiempo determinado.

Fluorescencia: calidad de fluorescente; dícese de aquellos minerales cuya autoluminiscencia cesa tan pronto como se detiene el aporte de energía que la proveyó.

Flysch: facies sedimentaria marina, espesa, principalmente compuesta de barros calcáreos, margas calcáreas o facies caracterizadas por delgados estratos gradados, en su mayoría desprovistos de fósiles.

Fm: ver formación.

Folículo testicular: en los insectos, cada uno de los lóbulos de un testículo, con su germario propio.

Foreshore: zona costera ubicada entre las líneas de baja marea y alta marea.

Forma: término neutro para un individuo único o unidad taxonómica.

Formación (Fm.): unidad fundamental de la clasificación litoestratigráfica, caracterizada por su uniformidad litológica que le permite ser diferenciada en el campo de otras adyacentes y, por lo tanto mapeada sin dificultad.

Formación Ferrífera Bandeada (Formación de Hierro Bandeado): rocas sedimentarias, típicamente laminadas, compuestas por una alternancia de estratos con, por lo menos, el 25% de hierro (óxido, hidróxido, etc.) y capas de *chert*, calcedonia o cuarzo. Generalmente, más antigua de 1700 m.a.

Forcípulas: primer par de patas del tronco de Chilopoda (Myriapoda) terminadas en fuertes uñas, en cuyo extremo desemboca una glándula de ponzoña. A veces llamadas maxilipedios.

Fosfolípido: lípido que presenta un grupo fosfato en su composición. Forma parte de la estructura de la membrana celular y de las organelas.

Fósil químico (quimiofósil): compuesto químico preservado en la roca, originalmente manufacturado por los organismos.

Fósil-guía: fósil de especial interés estratigráfico por tener una gran distribución geográfica y reducida distribución temporal.

Fótico: referido a la luz; en ecología, zona de penetración de la luz en la columna de agua.

Fotoautótrofo: organismo que utiliza la luz solar como fuente primaria de energía para la síntesis de compuestos orgánicos.

Fotorreceptor: terminación nerviosa sensitiva que responde a estímulos lumínicos y está relacionada con el sentido de la visión.

Fotósforo: órgano que produce bioluminiscencia.

Fotosimbionte: simbionte que obtiene su energía de la luz solar.

Fotosíntesis: proceso por el que las plantas producen hidratos de carbono a partir de CO_2, agua y luz solar.

Fototrófico: organismo que por medio de la fotosíntesis obtiene la energía que necesita para vivir.
Foveolado: dícese de una superficie cubierta por diminutos hoyuelos o depresiones, por lo general subcirculares a subhexagonales.
Friable: término aplicable a un sedimento o roca sedimentaria que se desmenuza con facilidad.
Ftanita: pizarra silícea, compacta, criptocristalina, en la que no se puede reconocer la textura orgánica de los esqueletos de radiolarios y diatomeas que la componen pues se han convertido en calcedonia y cuarzo.
Furca caudal: en Crustacea, par de ramas fusionadas o articuladas al telson. En Collembola (Hexapoda), apéndice del cuarto segmento abdominal que constituye el elemento principal del aparato saltador.

G

Gameta: célula germinal (óvulo y espermatozoide).
Gamogonía: formación sexual de embriones.
Gamonte: generación formadora de gametas en la reproducción sexual de los foraminíferos, generalmente con conchilla megaloesférica.
Gastrodermis: ver endodermo.
Gastroporo: tipo de poro por el que se proyecta el pólipo gastrozooide.
Gastrozooide: en cnidarios, pólipo encargado de la alimentación de la colonia.
Gástrula: estadio embrionario de los metazoos, posterior al estadio de blástula. Su aspecto recuerda a una copa, con una cavidad (arquenterón) tapizada por el endodermo y abierta al exterior a través de un blastoporo.
Gen: unidad funcional de la herencia.
Gen Hox (gen homeótico): gen que por medio de su expresión regula el plan general de desarrollo del embrión.
Género: categoría taxonómica ubicada por arriba de especie y debajo de familia. Incluye a un cierto número de especies con características similares y emparentadas.
Geolípido: lípido o productos de su descomposición que se han preservado en la geósfera.
Georreceptor: terminación nerviosa sensitiva especializada en responder a la fuerza de la gravedad.
Geosinclinal: depresión de la corteza terrestre a gran escala (+20 km) alargada y móvil, con un grueso espesor sedimentario.
Germario: porción de la gónada donde se alojan y multiplican los estadios precoces de las células germinales.
Glándula digestiva: en los cefalópodos, órgano primario que secreta enzimas digestivas. También cumple funciones de absorción y excreción.
Glicérido: éster de alcohol glicerol en el que por lo menos un grupo hidroxilo es reemplazado por un ácido graso.
Glicoproteina: proteína combinada con un carbohidrato.
Glomérulo: pequeño conjunto de capilares asociado con el tubo urinario.
Glucolípido: lípido que presenta un hidrato de carbono en su composición. Forma parte de la estructura de la membrana celular.
Glucosidasa: enzima que degrada hidratos de carbono.
Gnatoquilario: apéndice bucal impar que se halla por detrás de las mandíbulas en Diplopoda y Pauropoda (Myriapoda).
Gónada: órgano productor de gametas.
Gondwana: gran masa continental que existió en el Paleozoico y parte del Mesozoico en el hemisferio sur, constituida principalmente por la unión de América del Sur, África, Antártida, India y Australia.
Gonoducto: conducto por donde se descargan las gametas desde las gónadas.
Gonóforo: tejido modificado de protección o soporte de los huevos de las medusas hembras de algunas especies. Muchas veces se denomina esporosaco.
Gonoporo: abertura al exterior de un gonoducto.
Gonoteca: estructura tubular quitinosa que rodea al gonóforo; típicamente cerrado en el extremo superior hasta que la medusa o plánula se desarrolla y está lista para ser eliminada.
Gonozooide: pólipo encargado de la reproducción de la colonia.
G.P.S.: *global positioning system* (sistema de posicionamiento global).
Grado: nivel de organización evolutiva obtenido por dos o más taxa.
Gradualismo punctuado: evolución a través del tiempo en la cual el cambio morfológico progresa gradualmente pero está marcado por bruscos cambios rápidos.
Gregario: que habitualmente vive en grupos de numerosos individuos.
Grupo: reunión de dos o más formaciones que componen una misma sucesión estratigráfica. Término neutro para un número de unidades taxonómicas relacionadas.
Grupo amino: NH_2.
Grupo carboxilo: COOH.
Grupo hermano: taxón o clado que comparte un ancestro común inmediato con el grupo en cuestión.
Guarda (rostro): estructura sólida con forma cónica que constituye la zona apical de la conchilla. Generalmente es la única parte de ésta que fosiliza en los Coleoidea (Cephalopoda).

H

Hábitat (ambiente): lugar y condiciones donde normalmente vive un animal o una planta.
Hadal: profundidad oceánica superior a los 6000 m.
Hadeano: lapso de tiempo geológico transcurrido entre el origen de la Tierra y la edad de las rocas más antiguas reconocidas en la corteza terrestre.
Halófilo: organismo que crece en tierra o agua con alto contenido de sales.
Haploide: estadio en el ciclo reproductivo donde el núcleo celular tiene la mitad del número total de cromosomas.
Hectocótilo: en cefalópodos, brazo modificado de los machos usado para la transferencia de los espermatóforos a la hembra.
Hematófago: animal que se alimenta de sangre de vertebrados.

Hemimetábolo: tipo de desarrollo de insectos, con larvas morfológicamente parecidas al adulto, y pterotecas de desarrollo progresivo. Generalmente ambos estadios no comparten el hábitat ni el modo de vida.
Hemocelo (hemocele): cavidad del cuerpo llena de sangre.
Hemoglobina: pigmento respiratorio rojo.
Herbívoro: animal que se alimenta de materiales vegetales. Ver fitófago.
Hermafrodita: individuo con dos sistemas reproductores, masculino y femenino.
Hermafroditismo alternativo: intercambio errático de sexo adoptado por un organismo.
Hermafroditismo consecutivo: hermafroditismo en el cual el individuo cambia, comúnmente una vez, de macho a hembra (protandria), o menos comúnmente de hembra a macho (protoginia).
Hermafroditismo funcional: función consecutiva o simultánea de los órganos sexuales masculino y femenino en el mismo individuo.
Hermafroditismo secuencial: condición en que un organismo primero es de un sexo y luego de otro (protandria, protoginia).
Hermafroditismo simultáneo: el organismo tiene al mismo tiempo órganos sexuales masculinos y femeninos.
Hermatípico: corales arrecifales. Formas coloniales y estructuralmente complejas con algas Zooxanthellae (algas simbioticas) en la gastrodermis.
Hemolinfa: sangre de los animales invertebrados.
Heterocariótico: con núcleos de diferentes tipos.
Heterocronía: cambios a través del tiempo en la aparición o grado de desarrollo de los caracteres ancestrales.
Heteromorfo: amonite mesozoico, generalmente desenroscado, curvo o helicoidal.
Heterótrofo: organismo incapaz de utilizar materiales inorgánicos para sintetizar los compuestos orgánicos necesarios para su crecimiento. Obtiene estos productos alimentándose de otros organismos o de sus productos (carnívoros, herbívoros, parásitos, carroñeros, saprófitos).
Hialino: transparente.
Hidrante: porción terminal de un pólipo que posee tentáculos, hipostoma y abertura bucal.
Hidratos de carbono: ver carbohidrato.
Hidrocarburo: compuesto orgánico natural integrado por carbono e hidrógeno. Un ejemplo es el petróleo.
Hidrocaulo: caulo. Eje principal de un pólipo Hydrozoa o de una colonia.
Hidrocladia: rama del eje principal o caulo.
Hidrofílico: que tiene afinidad por el agua.
Hidrofóbico: que no tiene afinidad por el agua.
Hidrólisis: escisión de una molécula en dos por la adición de iones H^+ y OH^- a partir del agua.
Hidrorhiza: conjunto de formaciones tubulares que adhieren el hidrocaulo o tallo colonial al sustrato.
Hidroteca: copa quitinosa que rodea al hidrante en la mayoría de los hidrozoos tecados.
Hidroxiapatita: principal componente de los huesos y dientes.
Higrorreceptor: terminación nerviosa sensitiva que capta humedad.
Hilandera: apéndice modificado que produce la seda con que las arañas tejen las telas, nidos y capullos.
Hiperhalino (hipersalino): adjetivo que se aplica a cuerpos de agua con salinidad mayor a 60-80 ‰.
Hipognato: ver ortognato.
Hipónomo: en cefalópodos, tubo muscular ventral a través del cual el agua es expelida desde la cavidad del manto. Se considera que evolucionó a partir del pie molusco.
Hipostoma: región terminal de un hidrante sobre el cual se situa la boca. Puede ser cónico o esférico.
Hirnantiano: último piso del Ashgilliano (Ordovícico Superior) comprendido entre los 446 y 444 millones de años, caracterizado por el desarrollo de un evento glacial.
Híspida: superficie cubierta por espinas cortas y finas, como un cabello.
Histricófero: microfósil tipo quiste espinoso; muchos son de dinoflagelados, mientras otros se llaman acritarcas acantomorfos.
Holofilético: monofilético. Que comparte un origen común.
Holometábolo: tipo de desarrollo de insectos, con larvas muy diferentes del adulto, sin pterotecas; entre el estadio larval y el adulto se intercala el de pupa, típicamente con grandes pterotecas.
Holoplanctónico: organismo que realiza la totalidad de su ciclo de vida en el plancton.
Homeomorfía: presencia de características similares por convergencia.
Homeomorfos: organismos con características similares pero que no descienden de un antecesor común o éste es muy lejano.
Homología: desarrollo y evolución de estructuras similares pero que cumplen funciones diferentes en grupos que comparten un ancestro común.
Homoplasia: correspondencia morfológica entre diferentes organismos debido a la convergencia evolutiva o evolución paralela.
Huesped (*host*): organismo que aloja a otro como parásito.
Hulla: variedad de carbón. Combustible fósil que contiene entre un 75% y un 90% de carbono y entre un 20% y un 35% de compuestos volátiles. Se forma por compresión del lignito.
Humus: materia orgánica en descomposición asociada al suelo y que procede de restos vegetales.

I

Iapetus (Proto-Atlántico): océano del final del Proterozoico-Paleozoico Temprano, situado entre las Placas Báltica y Laurentia.
Ibexiano: época o piso con el que comienza el período Ordovícico en América del Norte y correspondiente al intervalo Tremadociano-Arenigiano medio de las secciones bentónicas.
Icnita: traza fósil también conocida como icnofósil. Estructura sedimentaria de origen orgánico como rastros de huellas, galerías y perforaciones.
Icnoespecie (isp.): nombre específico formalmente asignado a una traza fósil.
Icnogénero: traza fósil que por sus características puede ser diagnosticada, asignándole el carácter taxonómico de valor genérico, aunque no constituye un verdadero género biológico.

Implosión: ruptura de las paredes de una cavidad por presión interna.
Indígena: especie nativa, no introducida.
Inductura: capa calcárea secretada por la superficie del manto de un gastrópodo, en el lado interno de la abertura de la conchilla.
Infauna: animales que viven dentro del sedimento, en un ambiente acuático.
Infaunal: animal bentónico que vive dentro del sustrato.
Infralitoral: perteneciente a la parte más interna de la zona sublitoral (entre baja marea y unos 100 m de profundidad).
Insectívoro: animal que se alimenta principalmente de insectos.
Insecto ametábolo: insecto que carece de desarrollo en estadios.
Insecto holometábolo: insecto que presenta desarrollo en estadios (huevo, larval, pupal y adulto).
Integumento: envoltura, cobertura.
Interfase: superficie de límite.
Interfase sedimento-agua: límite entre la masa de agua y el sedimento infrayacente en el fondo de un lago, laguna, mar, océano, etc.
Interfluvio: región entre valles incisos.
Interradios: en Scyphomedusae, los 4 radios situados a 45°, entre los perradios.
Intersticial: perteneciente a los espacios entre las partículas de arena. Organismo que vive en los intersticios.
Intertidal (zona): zona entre los niveles de mareas más alta y más baja, a lo largo de la costa de los océanos.
Invertebrados: animales carentes de endoesqueleto óseo o cartilaginoso.
Isótopo: cada una de las formas de un elemento químico diferenciables por el número de neutrones presentes en el núcleo.
Iteroparidad: estrategia reproductiva en la cual las hembras tienen más de un ciclo reproductivo durante su vida.

L

Lacinia mobilis (pl. ***Laciniae mobiles***): en Remipedia, Peracarida y algunas larvas de Malacostraca, diente móvil ubicado entre el proceso molar e incisivo de la mandíbula.
Lacustre (límnico): perteneciente a los lagos.
Larva: estado de desarrollo posembrionario sexualmente inmaduro, que puede diferir del adulto en la morfología, nutrición y hábitat.
Larva actínula: larva de un pólipo de coral, con boca y tentáculos; por metamorfosis origina una medusa.
Larva cidipoidea: larva de los ctenóforos Cydippida, de vida libre y muy parecida al adulto.
Larva pilidium: larva ciliada de los nemertinos marinos, con una boca ventral pero sin ano.
Larva plánula: estadio larval nadador de un pólipo de coral.
Larva tornaria: larva pelágica de hemicordados que presenta una banda ciliada alrededor de la boca, a los lados del cuerpo y el ano, para luego dividirse en secciones dorsal y ventral.
Larva trocófora: fase que corresponde al primer estadio en el desarrollo de algunos invertebrados; posee forma de trompo con una banda ciliada ecuatorial y mechones apical y distal.
Larva veliger: larva desarrollada a partir de la trocófora, en algunos invertebrados, dotada de un velo para nadar.
Larva zoea: larva de un crustáceo.
Laurasia: gran masa continental que existió en el Paleozoico y parte del Mesozoico en el hemisferio norte, constituida por la unión de América del Norte, Asia y Europa; junto con Gondwana, integró la Pangea.
Laurentia: continente que tuvo existencia independiente entre el Proterozoico Tardío y Paleozoico Temprano, constituido principalmente por América del Norte y Groenlandia.
Leiosfera: acritarco esporomorfo simple con una pared relativamente lisa.
Licofita: planta vascular sin semilla caracterizada por crecimiento herbáceo o arbóreo, hojas micrófilas dispuestas espiraladamente y esporangios asociados a las hojas.
Lignina: polímero orgánico no polisacárido que junto con la celulosa y las hemicelulosas forma la madera.
Lignito: variedad de carbón. Combustible fósil que contiene entre un 60% y un 75% de carbono y resulta de la compresión de la turba.
Límnico: lacustre.
Linaje: secuencia evolutiva ordenada desde la especie ancestral a las especies descendientes (o viceversa).
Línea de compensación del carbonato de calcio: nivel o profundidad por debajo de la cual, en los océanos, el carbonato de calcio (calcita) se disuelve tan rápidamente como es depositado.
Linfa: líquido incoloro derivado del plasma sanguíneo al cual se parece por su composición; contiene leucocitos.
Lipasa: enzima que hidroliza lípidos.
Lípido: compuesto orgánico insoluble en solventes polares como el agua pero que se disuelve fácilmente en solventes orgánicos no polares. Incluye las grasas, los aceites, las ceras, los esteroides, los glucolípidos, los fosfolípidos y los carotenos.
Lisoclina: profundidad en la columna de agua a la cual comienza la disolución de carbonato. Línea que marca la separación entre la zona que recibe más carbonatos de los que puede asimilar y la que no está saturada. Se la conoce analizando la química del agua, a diferencia del nivel de compensación de la calcita, obtenido por inspección de los sedimentos.
Litófago: organismo que perfora las rocas y establece en ellas su habitación.
Litoral: relativo a la costa del mar, especialmente la zona entre mareas (intertidal, intercotidal).
Litósfera: porción sólida de la Tierra que incluye la parte superior del manto y cuyo espesor es de 100 km.
Lobópodo: seudopodio con terminación redondeada que interviene principalmente en la locomoción de los protozoos. Grupo de protozoos caracterizado por sus apéndices lobulados.
Lofoforado: grupo de animales protostomios portadores de una corona de tentáculos ciliados (lofóforo) con funciones respiratoria y alimentaria.
Lofóforo: sistema complejo para la obtención del alimento que puede estar constituido por un anillo de

diez tentáculos ciliados retráctiles, provistos de un lumen celómico.
Lumen: cavidad en una glándula, ducto, vaso u órgano.
Lutita: roca sedimentaria de grano fino que originalmente fue barro.
Lutita Burgess: ver Burgess Shale.

M

Macrobentos: organismos macroscópicos bentónicos.
Macromareal: rango de mareas superior a 4 m.
Macróptero: que tiene alas bien desarrolladas, adecuadas para el vuelo.
Madreperla: ver nácar.
Manglar: terreno en la zona tropical cubierto por agua durante las grandes mareas, y con vegetación propia de agua salada (marjal).
Manto: en invertebrados, pliegue de la pared del cuerpo que cubre la región visceral.
Manubrio: en cnidarios, extensión en forma de trompa que cuelga por debajo de la campana y termina en una boca.
Manykiano: subpiso basal del Tommotiano, a veces separado con la categoría de piso. Se caracteriza por la abundancia y diversidad de los rastros fósiles.
Mar epírico (epéirico): mar epicontinental de gran extensión que cubre el interior continental y en el cual se deposita una secuencia cíclica marina y continental. Ejemplo: el mar epéirico paleozoico de América del Norte, que contiene secuencias cíclicas de sedimentación bien documentadas.
Mar epicontinental: mar epéirico.
Mar epúrico: mar sobre la plataforma continental o dentro de una masa continental. Usado, en particular, para comunicaciones marinas antiguas.
Marga: roca sedimentaria calcárea arcillosa.
Margen umbrelar: borde de la umbrela de los cnidarios.
Marjal: terreno bajo y pantanoso.
Maxilipedio: apéndice poscefálico de Crustacea y Chilopoda modificado para la alimentación.
Mecanorreceptor: terminación nerviosa sensitiva que responde a estímulos mecánicos como el tacto, la presión, las vibraciones, el sonido y las contracciones musculares.
Mechón: parte basal del filamento que puede estar presente o no según el tipo de nematocisto.
Meconio: material no digerido y excreciones que se eliminan por el ano poco antes de empupar, al abrirse la conexión entre el mesenterón y el proctodeo, en las larvas de Neuroptera y de Hymenoptera Apocrita.
Medusa: en los cnidarios, forma nadadora, libre y planctónica.
Medusa craspédota: denominación correspondiente a las medusas del orden Hydrozoa por poseer una formación membranosa llamada velo, que rodea al canal anular.
Medusa holopelágica: aquella que realiza todo su ciclo de vida en la comunidad planctónica.
Medusa meropelágica: aquella que realiza parte de su ciclo de vida en la comunidad planctónica.
Meiobentos: ver meiofauna.
Meiofauna: organismos que viven intersticialmente entre los granos de sedimento arenoso; incluye a todos los pequeños metazoos bentónicos que pasan a través de una malla de 0,500 mm, pero son retenidos en una de 0,063 (o 0,045 mm).
Membrana celular (membrana plasmática): capa lipoproteica que rodea a la célula y contiene el citoplasma.
Meridional: del sur.
Meroplancton: organismos que viven solo una parte de su existencia en el plancton.
Mesenterio: en cnidarios, partición delgada y radial, no calcárea, que une la faringe a la pared del cuerpo (columna) dividiendo la cavidad gastrovascular (celenterón) del pólipo.
Mesenterón: porción media del canal alimentario, internamente tapizado de un epitelio glandular y de absorción.
Mesodermo: capa embrionaria intermedia ubicada entre el endodermo y el ectodermo.
Mesoesqueleto: estructura esquelética que afecta al mesodermo.
Mesofauna: animales que viven dentro de un sustrato, como el suelo o un sedimento acuático.
Mesoglea: capa de células no estructurada con consistencia de jalea presente entre ecto y endodermo en organismos diploblásticos.
Mesohalino: medio con salinidad entre 3-16,5%.
Mesomareal: rango de mareas entre 0 y 2 m.
Mesopelágico: referido a las capas oceánicas de entre 200 y 1000 m de profundidad.
Mesozoico: era intermedia del Eón Fanerozoico, entre Paleozoico y Cenozoico.
Metabolismo: conjunto de procesos físicos y químicos mediante los cuales se produce y mantiene la materia viva organizada.
Metabolito: sustancia formada en un proceso metabólico.
Metagénesis: alternancia de generaciones.
Metamería: división del cuerpo de un animal en una serie lineal de segmentos más o menos similares.
Metamorfosis: cambio de una forma o estadio a otro.
Metamorfismo: proceso que produce cambios estructurales y mineralógicos en cualquier tipo de roca, en respuesta a las condiciones físicas y químicas que difieren de aquellas bajo las cuales las rocas se formaron originalmente.
Metanauplius (pl. **metanauplii**): en Crustacea, larva con 3 pares de apéndices funcionales (anténulas, antenas y madíbulas) y somitos adicionales con primordios de apéndices.
Metanefridio: tubo fino que actúa como órgano excretor en los moluscos y braquiópodos.
Metanofílico: organismo (bacteria) que utiliza el metano para su subsistencia.
Metasepto: septo suplementario que aparece en los Rugosa luego de los septos secundarios.
Metazoo: animal multicelular.
Meteorización: desintegración de las rocas en la superficie terrestre o próxima a ella, debido a su exposición a agentes físicos, químicos o biológicos.
Micrita: matriz de calizas semiopaca a opaca, microcristalina, compuesta de carbonatos precipitados químicamente, con cristales menores de 5 µm de diámetro.

Microestructura: estructura presente en la valva de los moluscos cuando se la observa al microscopio.
Micrófago: animal que utiliza organismos microscópicos para su alimentación.
Micromareal: rango de mareas entre 2 y 4 m.
Microtúbulo: estructura cilíndrica hueca hallada en el citoplasma y nucleoplasma de protistas, que puede estar involucrada en la extensión y contracción del protoplasma. Está presente en varias organelas.
Mineralización: adición o sustitución de componentes minerales.
Miocito: miofibrilla alojada en la célula epitelio-muscular.
Mionema: diminuta fibra contráctil.
Mitocondria: estructura de la célula eucariota en la que se produce la transferencia de la energía química derivada de la rotura de los alimentos hacia el trifosfato de adenosina (ATP). Contiene su propio material genético.
Mixoeuhalino (mixohalino): adjetivo que se aplica a cuerpos de agua con una salinidad variable entre 30 y 40 ‰.
Moco (mucus): secreción espesa y pegajosa.
Momificación: fósil en el que sus tejidos orgánicos originales se encuentran preservados mostrando escasa o nula alteración química o física. Ejemplos son los palinomorfos o bien, restos vegetales o insectos preservados en ámbar.
Monocondíleo: articulación de dos escleritos, con un solo punto móvil, que permite amplios movimientos; se aplica especialmente a las mandíbulas de los insectos Archaeognatha.
Monofilético: grupo de taxones que comparten un ancestro común.
Monómero: unidad que compone a un polímero, como los nucleótidos en los ácidos nucleicos o los aminoácidos en las proteínas.
Monosacárido: azúcar simple como la glucosa, la fructosa y la ribosa.
Mortalidad en masa (episodios de): gran extinción local, regional o global de organismos ocasionada por cambios drásticos en las condiciones ambientales, como por ejemplo cambios en el clima, salinidad de los lagos, ríos y océanos, nubes tóxicas por erupciones volcánicas, etc. Ver crisis biótica.
Moteado de bioturbación: textura bioturbada sin preservación de trazas fósiles discretas.
Movimiento metacrónico: en los artrópodos, movimiento producido por ondas rítmicas generadas desde atrás hacia adelante.
Muda: proceso que comienza con la separación de la vieja cutícula de la epidermis subyacente (apólisis) y termina cuando la vieja cutícula es eliminada (ecdisis). Su regulación es hormonal.
Muralla: capa protectora o teca que rodea al polipito de un cnidario.
Músculo esfínter: músculo circular situado cerca del extremo distal u oral de la columna en los Actiniaria y Zoantharia.
Músculo parietobasilar: en cnidarios, músculo oblicuo situado sobre la superficie exocélica de un mesenterio, que conecta la pared columnar y la base de la misma.
Músculo retractor: en cnidarios, músculo longitudinal situado sobre la superficie endocélica de un mesenterio; en los mesenterios directivos se localiza sobre la superficie exocélica.
Mutualismo: relación de dos o más especies diferentes que viven juntas y se benefician de la asociación.

N

Nácar (madreperla): en bivalvos, capa más interna de aragonita, lustrosa, iridiscente, depositada como tablillas poligonales o redondeadas sobre una matriz orgánica.
Nanoplancton: organismo planctónico muy pequeño.
Nauplius (pl. **nauplii**): primer estadio larval en Crustacea, con un ojo impar (ojo nauplius) y solo 3 pares de apéndices funcionales: anténulas, antenas y mandíbulas.
Necrófago: organismos que se alimentan de cadáveres. Ver carroñero, basurero.
Necrólisis: proceso de desintegración y disolución de las células que forman los tejidos.
Necrología: estudio de las causas y las consecuencias de la muerte de los organismos.
Néctico: ver nectónico.
Nectónico (néctico): organismo capaz de nadar en las aguas abiertas.
Nefridio: glándula excretora de origen celómico responsable de los procesos fisiológicos de excreción. Túbulo excretor que generalmente se abre al exterior a través de un nefridióporo. Su extremo interior puede ser ciego (protonefridio), con células terminales, o abrir en el celoma (metanefridio) mediante un embudo ciliado.
Nefridióporo: poro a través del cual el órgano excretor, o nefridio, se comunica al exterior.
Nefrostoma: entrada ciliada desde la cavidad celómica al nefridio.
Nemakitiano Daldyniano: subpiso basal del Cámbrico.
Nematocisto (cnida): cápsula urticante característica de celenterados (= cnidocisto).
Neotenia: proceso de desarrollo que implica la retención de caracteres juveniles, o embrionarios, en los estadios tardíos, especialmente en el reproductivo.
Nerítico: organismo pelágico que vive más allá de la zona litoral, hasta el borde de la plataforma continental.
Nervadura: área esclerotizada delgada y generalmente larga, que otorga cierta rigidez a las alas de los insectos. Se forma casi siempre rodeando una tráquea.
Neurohormona: hormona producida por una neurona secretora. Regula las características de la cutícula de los insectos.
Neurona: célula que forma el sistema nervioso.
Nicho: conjunto de factores ecológicos que afectan a una especie. Ver nicho ecológico.
Nicho ecológico: ambiente de una población o de una especie, incluyendo los recursos que utiliza y sus relaciones con otros organismos.
Nomenclatura binominal: sistema de nomenclatura según el cual el nombre científico de un animal es designado por los nombres genérico y específico (trivial).
Notocorda: soporte axial celular elástico dispuesto ventralmente al cordón nervioso en el estadio juvenil de todos los cordados.
Nucleasa: enzima que hidroliza ácidos nucleicos.

Núcleo (celular): organela de la célula eucariota que contiene el ADN y está rodeada por una membrana que la separa del citoplasma.
Nucleolo: pequeño cuerpo denso que contiene cromatina, ARN y proteina y existe en el núcleo de la célula eucariótica; en él se produce ARN ribosómico.
Nucleótido: monómero de los ácidos nucleicos.
Nutriente: compuesto químico orgánico o inorgánico necesario para el desarrollo y mantenimiento de la vida.

O

Oceánico: organismo pelágico que vive más allá de la plataforma continental.
Ocelo: estructura fotorreceptora en algunos invertebrados.
Ocelo dorsal: fotorreceptor con un aparato dióptrico simple, ubicado entre los ojos compuestos de muchos hexápodos; puede haber hasta 3. No forma imagen. Ver también ojo simple.
Offshore: zona marina somera ubicada entre el nivel de base de olas de buen tiempo y el nivel de base de olas de tormenta.
Ojo compuesto: conjunto de omatidios contiguos que poseen un nervio óptico común.
Ojo nauplius u ojo medio: ojo impar de Crustacea, formado por 3 a 7 unidades fotorreceptoras en forma de copa. Típico de la larva nauplius, pero puede persistir hasta la etapa adulta.
Ojo simple: fotorreceptor con un aparato dióptrico simple. Incluye los «ocelos» de Chelicerata y Myriapoda, y los *stemmata* de las larvas de los insectos holometábolos. Difiere de los ocelos dorsales de insectos por formar imagen.
Oligoelemento: elemento químico que integra la composición del agua de mar y que se halla en concentraciones sumamente pequeñas (varias partes en mil millones o hasta menos de una parte en 10 billones).
Oligohalino (oligosalino): con salinidad entre 0,5-3,0%.
Oligómero: organismo con dos o tres divisiones celómicas (Phoronida, Bryozoa, Brachiopoda, Chaetognatha).
Oligotrófico: se aplica a las aguas con muy bajo contenido de nutrientes y, en consecuencia, bajas densidades de plancton.
Omnívoro: animal que se alimenta tanto de plantas como de animales.
Onshore: región marina cercana a la costa que incluye el *foreshore* y el *shoreface*.
Ontogenia: historia del desarrollo y crecimiento de un individuo.
Ooteca: receptáculo construído por la hembra para sostener, proteger u ocultar el desove.
Oozoo: sedimento de mar profundo dominado por esqueletos de algún organismo y comúnmente denominado según el mismo.
Oportunista: organismo que obtiene ventajas según la oportunidad; se aplica especialmente con respecto a las preferencias alimentarias.
Orden: categoría taxonómica ubicada entre superfamilia y clase.
Organismo: ser vivo.
Organela: estructura dentro de la célula que realiza funciones específicas.
Orictocenosis: asociación de fósiles en un cuerpo rocoso.
Orificio: en los Bryozoa, abertura poriforme interna o en forma de ranura sobre el borde de la pared, a través de la cual el lofóforo es extruído o introducido.
Ortognato: se dice de los hexápodos cuya cabeza tiene los apéndices bucales dirigidos hacia abajo y las partes ventrales membranosas. También llamados hipognatos
Outgroup: taxón que comparte un ancestro común con el grupo en estudio y es usado típicamente para determinar estados de caracteres primitivos y derivados en el grupo estudiado. Todos los organismos que yacen fuera del clado de interés.
Ovariola: cada uno de los lóbulos de un ovario de insecto, con su germario propio.
Ovípara: hembra que pone huevos que desarrollan fuera del cuerpo.
Ovipositor: conjunto de apéndices abdominales modificados de las hembras de insectos, adaptados para encastrar los huevos en sustratos firmes, o para adherirlos a ellos.
Ovoviviparidad: desarrollo de los huevos dentro del cuerpo de la hembra.
Ovovivíparo: organismo que se reproduce por huevos que desarrollan dentro del cuerpo materno, pero sin que la madre le proporcione alimento.
Oxidante: sustancia que pierde oxígeno o gana electrones en el proceso de óxido-reducción.

P

Paleoambiente: conjunto de condiciones para la vida, existentes en tiempos anteriores a los actuales.
Paleobatimetría: profundidades de depósitos marinos antiguos, usualmente inferidos del contenido fósil de la roca sedimentaria.
Paleoecología evolutiva: estudio de las interacciones entre las comunidades y su entorno ecológico a lo largo del tiempo geológico.
Paleoentomofauna: conjunto de insectos fósiles de una determinada cuenca sedimentaria o formación.
Paleosuelo: suelo fósil.
Paleotethys: mar del Paleozoico Tardío ubicado entre Laurasia y Gondwana (en la Pangea). A partir del Jurásico fue reemplazado por el Neotethys o Tethys.
Palingenético: carácter ancestral retenido sin alteración.
Palinomorfo: microfósil orgánico preservado como momificación. Ejemplos de palinomorfos son esporas, granos de polen, quistes de dinoflagelados y escolecodontes
Palmada: con aspecto de una mano chata con dedos extendidos.
Pangea: supercontinente originado por sucesivas colisiones continentales ocurridas desde el Paleozoico Medio hasta el Pérmico, compuesto por dos regiones, Laurasia (al norte) y Gondwana (al sur).
Pannotia: la fracturación de Rodinia (850 m.a.-750 m.a.) originó dos grandes masas continentales separadas por el Protopacífico: Sweatina (Gondwana Oriental), constituida por las placas que actualmente integran Australia, Antártida Oriental, Madagascar e India, y

Pannotia (Gondwana Occidental) integrada por las actuales África y América del Sur. En el Ordovícico Temprano, la colisión de Sweatina y Pannotia dio nacimiento al supercontinente Gondwana.

Panspermia: teoría que establece que la vida fue introducida en la Tierra a partir de algún otro sitio del universo.

Parafilético: agrupación taxonómica en la cual algunos de los miembros, pero no todos, son descendientes de un antecesor común.

Parálico: marginal.

Parapodio: apéndice lateral, carnoso y en forma de pala de los poliquetos.

Parasecuencia: sucesión relativamente concordante de capas o conjuntos de capas, genéticamente relacionadas, limitadas por superficies de inundación marina o sus superficies correlativas.

Parásito: organismo que vive sobre o dentro de otro, a expensas del mismo (huésped), sin producir su muerte.

Parasitoide: animal que vive a expensas de otro, a la manera de un parásito, pero provoca su muerte.

Parsimonia: explicación más simple o económica. En la filogenética se refiere a los árboles construidos con el menor número de cambios de estados de caracteres.

Partenogénesis: desarrollo de embriones normales sin intervención de espermatozoides.

Partícula fecal: ver *Pellet* fecal.

Parting: delgada lámina de pelitas.

Patagio: en radiolarios, enrejado más esponjoso y delicado que el resto de la concha, normalmente periférico, presente en algunos Spumellaria.

Paurometábolo: tipo de desarrollo de insectos, con larvas muy poco diferentes del adulto, con pterotecas de desarrollo progresivo; generalmente ambos estadios comparten el hábitat y el modo de vida.

Pedalia: masa gelatinosa de los Carybdeida y Coronatida (Cnidaria), donde nacen los tentáculos.

Pedernal: roca silícea densa y dura.

Pedomorfosis: forma de heterocronía en la que animales sexualmente maduros mantienen caracteres somáticos típicos de estadios de desarrollo temprano, presentes en taxones relacionados. Refleja un retardo somático (neotenia) o un desarrollo reproductivo acelerado (pedogénesis).

Pedúnculo: ver estolón.

Pelágico: organismo que vive en la masa de agua, tanto en la región nerítica como oceánica.

Pelita: roca sedimentaria detrítica principalmente formada por partículas de fango menores de 63 μm, dentro del rango de limo grueso a las arcillas más finas. El término fangolita se utiliza como sinónimo de pelita.

Pelítica: roca sedimentaria compuesta principalmente de arcilla.

***Pellet* fecal (*fecal pellet*)**: producto de egestión de algunos animales acuáticos como pequeñas concreciones de material de forma esférica u ovalada, frecuentemente rodeadas por una membrana.

Pelo: estructura de forma muy diversa, pero generalmente alargada y erecta, de la cutícula; suele estar conectado con una terminación nerviosa. A veces llamado «seta».

Peramorfosis: adición de caracteres en los últimos estadios de la ontogenia, ya sea por retraso en la maduración sexual o por la aceleración en el desarrollo somático temprano.

Pereion: tagma medio de crustáceos Malacostraca, que lleva los pereiópodos, es decir los apéndices torácicos no modificados en maxilipedios.

Pericalyma: larva de bivalvos protobranquios y aplacóforos, con cilias para la locomoción.

Peridermo: perisarco.

Perifiton: comunidad de organismos adherentes o fijos sobre tallos y otras superficies de vegetales sumergidos, formando una cubierta discontinua o un conjunto localizado sobre sustrato vivo o inanimado.

Perisarco: exoesqueleto de los pólipos de la clase Hydrozoa.

Peristáltico: que actúa por contracción.

Peristomio: región que rodea la boca.

Peritoneo: epitelio que tapiza el celoma. Generalmente posee una capa parietal y otra visceral.

Perla: depósito calcáreo formado en los tejidos del manto de un molusco, o como una excrecencia en el interior de la conchilla.

Permafrost: suelo permanentemente congelado.

Peronia: en cnidarios, profundas incisiones que cortan el cuerpo umbrelar hasta la subumbrela.

Perradios: en Scyphomedusae, los 4 radios umbrelares, que forman ángulos de 90°, sobre los que yacen las 4 esquinas de la boca.

Petasma: en los machos de Malacostraca, primer par de pleópodos profundamente modificado que interviene en la transferencia del espermatóforo durante la cópula. En Anaspidacea se incorpora también el segundo par de pleópodos, que adopta forma de estilete.

Petróleo: hidrocarburo líquido naturalmente formado por la destrucción anaeróbica de la materia orgánica.

pH: sigla de potencial de Hidrógeno o potencial de óxido-reducción, que expresa el grado de acidez o alcalinidad de una solución.

Phylum (filo, plural **phyla)**: categoría taxonómica principal por debajo del nivel de Reino.

Physa: extremo proximal redondeado o vesiculoso de un pólipo del orden Actiniaria.

Picoplancton: plancton diminuto (0,2-2,0 μm), comúnmente procariotas.

Pigidio: en algunos artrópodos, pequeña unidad terminal que contiene al ano en su superficie ventral.

Pinocitosis: absorción de gotas de líquidos por las células.

Pínula: procesos laterales de un tentáculo.

Piso: unidad cronoestratigráfica que representa acontecimientos paleobiológicos conocibles por los fósiles que contiene.

Pláncteres: organismos integrantes del plancton.

Plancton: organismos con capacidad de locomoción muy limitada que viven en suspensión en la columna de agua.

Planetesimal: pequeño cuerpo celeste que habría existido en la primera fase del Sistema Solar.

Plasmodial: masa ameboide plurinucleada sincicial.

Plástido: organela de células eucariotas frecuentemente pigmentada.

Plastogamia: fusión de adultos por la superficie umbilical en el momento de la reproducción sexual, que asegura la fertilización de las gametas (protozoa).

Plataforma avaloniana: terreno de la península Avalón (sudeste de Terranova), con un basamento del Proterozoico Superior y una cubierta sedimentaria del Paleozoico Inferior.
Plataforma continental: extensión continental desde la costa hasta donde comienza la pendiente o talud, generalmente a los 200 m de profundidad.
Plataforma externa: área de la plataforma comprendida entre los 50 y 200 m de profundidad aproximadamente.
Plataforma interna: área de la plataforma comprendida entre los 2 y 50 m de profundidad aproximadamente.
Plato basal: zona inferior del polipito de un cnidario.
Pleon: abdomen de los Malacostraca, con 6 (raramente 7) segmentos.
Plesiomorfía: estado primitivo de un carácter.
Pleuston: comunidad de vegetales flotantes, en parte sumergidos y en parte emergidos con los organismos conviventes, acuáticos y semiacuáticos.
Polifilético: grupo de taxones que no comparten un ancestro común.
Polihalino: cuerpo de agua con una salinidad variable entre 18 y 30 ‰.
Polimedusa: en los Hydrozoa, etapa sexual de un ciclo de alternancia de generaciones con pólipos asexuados. Ver medusa craspédota.
Polimerización: reacción química que conduce a la formación de un polímero.
Polímero: molécula grande compuesta por muchas subunidades denominadas monómeros. Ejemplos: proteínas, hidratos de carbono, ácidos nucleicos.
Polimorfo: que puede adquirir diferentes formas.
Polipito: esqueleto calcáreo individual de un cnidario.
Pólipo: etapa asexual de vida fija en un ciclo de alternancia de generaciones en los cnidarios.
Potencial biótico: capacidad de una especie de aumentar el número de sus individuos, oponiéndose a la «resistencia ambiental».
Potencial de óxido-reducción: ver pH.
Prasinofita: alga verde marina, filogenéticamente primitiva; células móviles que llevan típicamente 4 flagelos y escamas.
Predación: acto de comer otro animal o protozoo.
Predador (depredador): organismo que caza y mata a otro organismo (presa) para alimentarse.
Prepupa: estadio indefinido en que se encuentran las larvas de algunos insectos holometábolos poco antes de empupar.
Problemático: organismo, fósil o viviente, cuya posición sistemática y relaciones filogenéticas no pueden ser determinadas.
Procariota: organismo que no posee núcleo rodeado de membrana. Actualmente bacterias y algas azulverdosas.
Proctodeo: porción posterior del canal alimentario, tapizada internamente de cutícula.
Prodelta: región distal de un sistema deltaico dominada por sedimentación de material fino.
Producción tafogénica: producción de fósiles a partir de otros fósiles.
Profundidad o nivel de compensación de la calcita (PCC): ver línea de compensación del carbonato de calcio.
Producción biogénica: producción de fósiles a partir de organismos.
Progénesis: forma de pedomorfosis en la que el desarrollo somático se acelera por lo que el estadio juvenil es breve y la maduración sexual precoz.
Prognato: se dice de los hexópodos cuya cabeza tiene los apéndices bucales dirigidos adelante, y las partes ventrales esclerotizadas.
Progradación: avance hacia el mar de la línea de costa debido a la depositación de sedimento.
Progradacional: apilamiento de parasecuencias acumuladas bajo una tasa de sedimentación que excede a la tasa de acomodación y que, por lo tanto, refleja una tendencia neta de somerización.
Proóstraco: en los coleoideos, extensión dorsal del fragmocono, con forma de espada, proyectada anteriormente, que probablemente protegía las vísceras en su parte dorsal.
Propágulo: estructura de reproducción asexual de muchos organismos.
Propioceptor: terminación nerviosa sensitiva, como las localizadas en músculos, tendones y articulaciones, que responde a estímulos originados en el propio organismo y relativos a movimientos y posición espacial.
Propodeo: primer segmento del abdomen de los insectos Hymenoptera adultos, integrado al tórax.
Prostomio: en anélidos, extremo anterior carnoso ubicado justo por delante de la boca. Segmento preoral.
Protandria: condición de hermafroditismo en que las gametas masculinas maduran antes que las femeninas, motivando que durante el desarrollo el individuo cambie de sexo, de macho a hembra.
Proteasa: enzima que hidroliza las uniones peptídicas, es decir las uniones entre los aminoácidos.
Proteína: compuesto orgánico complejo de elevado peso molecular, constituido por una o más cadenas formadas por muchas (100 o más) unidades estructurales denominadas aminoácidos.
Proteolítico: agente capaz de desdoblar o disolver las proteínas.
Protista (protoctista): uno de los cinco reinos biológicos. Incluye protozoos, algas y otros grupos eucariontes unicelulares. Ver Reino.
Proto-Atlántico: océano del final del Proterozoico-Paleozoico Temprano ubicado entre Báltica y Laurentia (ver Iapetus).
Protoctista: ver protista.
Protogina: condición de hermafroditismo en que las gametas de la hembra maduran y son liberadas antes de la maduración de las gametas masculinas.
Protomórfico: esquema de desarrollo ontogenético en que se forma, en un único proceso, el número definitivo de somitos del grupo. Conocido solo en la clase Collembola. Se considera un caso de neotenia. Ver también anamórfico y epimórfico.
Protoplasma: sustancia viviente que forma el cuerpo de los protozoos y metazoos.
Protostomio (protostómido): organismo en el que la boca se forma a partir del blastoporo o cerca de él.
Prototípico: modelo embrionario de tipo ancestral.
Proventrículo: en los hexápodos, órgano del canal alimentario, entre el esófago y el mesenterón, con estructuras cuticulares internas que ordenan o retienen las partículas mayores contenidas en el alimento; en caso de retenerlas, éstas suelen ser eliminadas por la boca.

Provincia: categoría paleobiogeográfica, inferior al Reino, con 25%-50% de endemismo.
Provincialismo: diferenciación en provincias biogeográficas y paleobiogeográficas.
Psammon: ver meiobentos.
Psicrósfera: región marina abisal, donde circulan aguas frías originadas en las altas latitudes.
Pteridofita: planta arquegoniada caracterizada por el gametofito taloide (prótalo) y el esporofito de tipo cormofítico diferenciado en raíces, tallos y hojas. Helecho.
Pteridospermofita: planta vascular con semilla caracterizada por crecimiento arbóreo, fragmentos foliares en general pinnados, fructificación femenina tipo cúpula y masculina tipo sinangio, y reproducción por medio de polen.
Pterigopolimorfismo: fenómeno en el cual existen individuos ápteros y alados en una misma especie de insecto.
Pterigota: subclase de los Insecta, primariamente provistos de alas; si éstas faltan, se trata de una reducción adaptativa; es la subclase más numerosa.
Pteroteca: esbozo alar de las larvas de insectos hemimetábolos y paurometábolos, y de las pupas de los holometábolos.
Punctada: superficie con escultura de hoyuelos (*pits*) someros y dispersos.
Pupa: estadio de desarrollo de los insectos holometábolos, después del larval y antes del adulto reproductivo. Generalmente es inmóvil o casi; siempre de breve duración y de gran actividad metabólica.

Q

Queratina: proteína fibrosa que se encuentra en la piel, pelo, cuernos y uñas.
Querógeno: mezcla heterogénea de polímeros insolubles cuya composición es variable, ya que depende del material que le ha dado origen, y de la historia térmica del sedimento. Representa un medio ideal para la preservación de lípidos.
Queta (seta): espina o cerda quitinosa que se origina en la dermis y sale al exterior del animal a través de un poro en la pared del cuerpo. En su base está conectada con músculos diminutos que son capaces de dirigirla hacias atrás o adelante. Las quetas facilitan la locomoción sobre o dentro del sustrato y la sujeción al mismo.
Quetotaxia: disposición de los pelos en la cutícula.
Quimioautótrofo: organismo que obtiene la energía para el crecimiento oxidando compuestos inorgánicos como el sulfuro de hidrógeno.
Quimiorreceptor: terminación nerviosa sensitiva que responde a estímulos químicos, generalmente relacionados con el gusto y el olfato.
Quimiosíntesis: forma de nutrición autótrofa de ciertas bacterias, en la que la energía para la elaboración de los hidratos de carbono es obtenida de materias primas inorgánicas.
Quimiosintética: bacteria autótrofa que usa energía liberada por reacciones inorgánicas específicas para impulsar sus procesos vitales, entre otros, la síntesis de moléculas orgánicas.
Quimiotrófico: organismo que se alimenta usando la energía liberada por reacciones químicas específicas.
Quiste (*cyst*): estado de reposo resistente, inmóvil en el ciclo de vida de muchos protistas. En paleontología, los principales restos fósiles de dinoflagelados, prasinofitas y acritarcas.
Quitina: polisacárido formado por unidades de N-acetilglucosamina presente en la cutícula de los artrópodos, el aparato mandibular de algunos poliquetos, la cutícula epidérmica u otras estructuras superficiales de muchos invertebrados y las membranas celulares de ciertos hongos.
Quitinozoarios: grupo extinguido de microfósiles quitinosos, con forma de botella, de afinidades inciertas, pero probablemente metazoos.

R

Radiación adaptativa (evolutiva): diversificación de una especie o de un grupo de especies relacionadas, ocupando nuevas zonas ecológicas o geográficas, para producir una gran variedad de especies y grupos.
Radiata: primeros eumetazoos que organizan y disponen sus partes siguiendo planos de simetría radial.
Radio: en cnidarios, espacio triangular entre las inserciones mesenteriales.
Radiola: órgano tentacular derivado de palpos prostomiales que forman una corona en el extremo anterior de algunos serpúlidos. Cumple funciones respiratorias y de recolección de partículas alimenticias de la columna de agua.
Ramonear: alimentarse de hojas y ramas.
Ramoneo: acción de ramonear.
Rango: distribución estratigráfica de una forma.
Receptor: terminación nerviosa u órgano sensorial capaz de recibir y transformar ciertos estímulos ambientales en impulsos sensoriales.
Reclinante: modo de vida bentónico, posado sobre el sustrato, sésil y sin capacidad de enterramiento.
Reconstrucción filogenética: interpretación de la secuencia del cambio de caracteres en los organismos a través del tiempo.
Registro estratigráfico: registro sedimentario.
Registro fósil: conjunto de todos los restos y señales de entidades paleobiológicas que está en la litósfera.
Registro geológico: comprende a los registros estratigráfico y fósil.
Región: división primaria de la Tierra. En Paleobiogeografía, unidad entre Reino y Provincia, con 50%-75% de endemismo.
Resina: compuestos orgánicos exhudados por coníferas y leguminosas y que por evaporación de los compuestos volátiles (terpenos, ésteres) se transforma primero en copal y luego en ámbar.
Reino: categoría elevada de la clasificación taxonómica, solo superada por el Dominio. Cada Reino incluye phyla (filos) o subreinos. Actualmente se diferencian cinco Reinos: Monera (procariotas), Protista, Fungi, Animalia y Plantas.
Reloj evolutivo o **molecular**: hipótesis que sostiene que la velocidad de acumulación de los cambios debidos a la mutación, es constante.

Reptador: organismo que se mueve por la progresión de ondulaciones de la parte ventral del cuerpo en contacto con el sustrato.
Retrogradacional: apilamiento de parasecuencias acumuladas bajo una tasa de acomodación que excede a la tasa de sedimentación y que, por lo tanto, refleja una tendencia neta de profundización.
Retrorrelleno: relleno activo por parte de un organismo.
Rhopalia (plural Rhopalio): órgano sensorial de equilibrio localizado en el borde umbrelar de la campana y presente en las medusas de la clase Scyphozoa.
Rhopaloide (solapa ocular): estructura ubicada a cada costado del rhopalio.
Rizópodo: seudopodo que se ramifica y anastomosa fuera del cuerpo de un protista.
Rodinia: supercontinente que se ubica en el Neoproterozoico (1300 m.a.-800 m.a.). Durante el período Criogénico gran parte de su superficie fue afectada por la glaciación Varangeriana, finalizada hace unos 650 m.a.-600 m.a., cuando apareció la Biota de Ediacara.
Rostro: guarda.
Rugofílico: que tiene preferencia por superficies rugosas o irregulares.

S

Salobre: cuerpo de agua de salinidad menor a la marina normal y que a menudo, resulta de la mezcla de agua marina y dulce, como ocurre en los estuarios.
Saprófito (saprófago, saprótrofo): organismo que se alimenta de materia orgánica en descomposición.
Sapropel: fango orgánico acumulado bajo condiciones anaeróbicas en lagos, pantanos o fondos marinos. Contiene más hidrocarburos que la turba y pueden ser fuente de petróleo y gas.
Saprótrofo: ver saprófito.
Scapus: columna.
Seda: secreción viscosa en las orugas, gusanos de seda y arañas, que se solidifica al contacto con el aire, originando hebras muy flexibles.
Sedentario: que permanece en un lugar; sésil.
Sedimentación: acumulación de sedimentos por depositación de todos aquellos materiales alterados y transportados previamente. Siempre tiene lugar cuando disminuye la energía de los agentes de transporte, por ejemplo cuando el río llega al mar.
Sedimentívoro: organismo que se nutre de partículas orgánicas del sustrato.
Selección natural: influencia del ambiente sobre las poblaciones, que rige el cambio evolutivo a través de la supervivencia y reproducción diferencial de los organismos.
Semelparidad: estrategia reproductiva en la cual las hembras se reproducen una vez y mueren.
Sensilio: órgano sensorial en general, formado por una o muy pocas células nerviosas (neuronas), en una matriz cuticular, y cuyos axones se conectan con el sistema nervioso central.
***Sensu lato* (s. l.)**: en sentido amplio.
***Sensu stricto* (s.s.)**: en sentido restringido.
Sésil: permanentemente fijo, sedentario, sin movimiento libre.
Seta: ver pelo.
Seudocelomado: organismo que posee una cavidad corporal llena de líquido entre el mesodermo y el endodermo o ectodermo.
Seudoplancton: organismo que accidentalmente flota en el agua.
Seudoplanctónico: organismo planctónico a través de su adhesión a organismos flotantes u otro material flotante.
Seudopodio (seudópodo): extensión protoplasmática del cuerpo de un protista usada en la locomoción, alimentación y fijación.
Seudorrostro: en Cumacea, proyección del caparazón por delante del lóbulo ocular que forma parte del sifón respiratorio.
Seudotráquea: invaginación arborescente sobre los pleópodos de algunos isópodos semiterrestres, con función respiratoria.
Sexual: ciclo reproductivo que involucra la fusión de gametas masculinas y femeninas.
Shoreface: zona marina somera ubicada entre el nivel de base de olas de buen tiempo y la línea de baja marea.
Sifonoglifo: en cnidarios, canal ciliado que lleva el agua al celenterón; también participa en la respiración y alimentación.
Sifonozooide: pólipo con sifonoglifo fuertemente desarrollado y tentáculos reducidos o ausentes, comúnmente con filamentos mesenteriales reducidos. Generalmente mucho más pequeño que los antozooides.
Sigmoide: con forma de S.
Silt: partícula detrítica más fina que la arena fina y más gruesa que la arcilla, comúnmente en el rango de 1/16-1/256 mm.
Simbionte: organismo que obtiene beneficio de otro y a su vez lo beneficia, sin dañarse recíprocamente.
Simbiosis: asociación de dos o más especies (simbiontes) con beneficios mutuos.
Simetría bilateral: simetría determinada por la existencia de un único plano que divide al cuerpo en dos partes iguales.
Simetría birradial: simetría determinada por la existencia de dos planos perpendiculares entre sí, cada uno de los cuales divide al cuerpo en partes iguales entre sí pero diferentes de las determinadas por el otro plano.
Simetría hexámera: simetría determinada por la disposición de seis elementos dispuestos simétricamente alrededor de un eje oral-aboral.
Simetría octámera: simetría determinada por la disposición de ocho elementos dispuestos simétricamente alrededor de un eje oral-aboral.
Simetría radial: simetría caracterizada por la disposición simétrica de todas las partes de un cuerpo alrededor de un eje oral-aboral, de manera que cualquier plano que lo incluya dividirá al cuerpo en mitades idénticas entre sí (= simetría polímera).
Simetría radiobilateral: simetría determinada por un plano de simetría bilateral superpuesto a otro original, de simetría radial.
Simetría tetrámera: simetría determinada por la existencia de dos planos de simetría perpendiculares entre sí, de manera que las mitades determinadas por una de ellos son idénticas a las determinadas por el otro.
Simpátricas: especies o poblaciones que coinciden o solapan su distribución geográfica.

Simplesimorfía: carácter primitivo compartido por dos o más taxa.
Simpodial: colonia de cnidarios con un punto terminal estático a partir del cual la elongación continúa solamente por ramas sucesivas laterales.
Sinapomorfía: carácter derivado compartido por dos o más taxa hermanos.
Sinapsis: contacto de una célula nerviosa con otra, a través del cual se trasmiten los impulsos.
Sincicio: tejido animal plurinucleado sin límites celulares interiores.
Sinéresis: contracción del sedimento producida por cambios en el volumen de los minerales de arcilla, probablemente generados por variaciones de salinidad o floculación.
Sinsedimentario: que ocurre sincrónicamente con la depositación del sedimento.
Sistemática: estudio de la diversidad de los organismos y de todas sus relaciones filogenéticas. Muchas veces usado como sinónimo de clasificación y taxonomía.
s.l.: ver *sensu lato*.
Small Shelly Fauna: ver Fauna Tommotiana.
Solenia: pequeño canal adyacente con la gastrodermis que penetra en el cenenquina formando una red e interconectando las cavidades gástricas de los pólipos y los canales más grandes.
Somito: segmento que integra el cuerpo de un artrópodo.
Sopa prebiótica: mezcla de compuestos químicos inorgánicos y orgánicos a partir de la cual pudo haberse originado la vida en la Tierra.
Spreite: estructura biogénica laminada compuesta por sucesivas paredes de un túnel generadas por el desplazamiento de la excavación dentro del sedimento.
s.s.: ver *sensu stricto.*
Stem group: formas (directamente sobre la línea hacia el grupo viviente o sobre ramas laterales extinguidas) que muestran solo algunas de las apomorfías de los taxa existentes.
Stemma (pl. ***stemmata***): cada uno de los ojos simples de una larva de Endoneoptera. Suele haber hasta 6 en cada lado de la cabeza.
Stenocalymma: forma larval de escafópodo, intermedia entre la larva pericalymma de los Nemeniomorpha y la trocófora de los Conchifera.
Suberina: polímero constituido casi exclusivamente por oxiácidos grasos, específicos, saturados y no saturados.
Subespecie: agregado de poblaciones definido geográficamente, que difieren taxonómicamente de otras subdivisiones de la especie.
Subfamilia: categoría taxonómica intermedia entre familia y género.
Subphylum: categoría taxonómica inmediatamente por debajo de Phylum.
Subumbrela: ver umbrela.
Smectita: ver esmectita.
***Suite*:** conjunto de trazas fósiles, aproximadamente contemporáneas, emplazadas en el sustrato.
Sulcal: lado del pólipo más cerca del sifonoglifo.
Sulcus: sifonoglifo de Octocorallia que produce una corriente inhalante.
Sulfofílico: organismo (bacteria) que emplea el sulfuro de las aguas para producir carbohidratos y aminoácidos que pueden ser utilizados como alimento.
Superfamilia: categoría taxonómica inmediatamente arriba de familia y debajo de orden.
Supergrupo: asociación de dos o más grupos estratigráficos.
Surco epigástrico: surco transversal muy neto, en la cara ventral del opistosoma de las arañas, que separa el tercio anterior (epigastro o área epigástrica) del resto (área posepigástrica); el área epigástrica corresponde al segundo segmento opistosómico o segmento genital; el gonoporo se encuentra inmediatamente de dicho surco.
Surgencia (*upwelling*): ver afloramiento.
Suspensívoro: organismo que captura partículas alimenticias suspendidas en el agua.
Sustrato: superficie a la que se adhiere un organismo.

T

Tabulario: en cnidarios, esqueleto laminar formado por tábulas.
Tafocenosis: conjunto de restos orgánicos depositados en un área de sedimentación. Contiene elementos propios, autóctonos de la biocenosis original y otros aportados por el transporte hidrodinámico.
Tafonomía: rama de la Paleontología relacionada con la muerte, sepultamiento y fosilización de los organismos.
Tagma: agrupación de segmentos corporales de los artrópodos en unidades funcionales, como cabeza, tórax, cefalotórax, abdomen, etc.
Tagmatización: poceso de estructuración de los tagmas.
Talud: pendiente abrupta dispuesta entre la plataforma continental y las grandes profundidades marinas. Se define por su grado de inclinación; generalmente se encuentra comprendida entre 200 y 2500 m de profundidad.
Tanatocenosis: conjunto de restos pertenecientes a organismos que murieron juntos.
Tapete microbial: superficie estabilizada por la acción de comunidades de microbios.
Tasa de especiación: número de especies que se origina en un clado por unidad de tiempo.
Taxocenosis: conjunto de organismos pertenecientes al mismo taxón supraespecífico (familia, orden, clase, etc.).
Taxón (plural: taxa): cualquiera de las categorías de la clasificación animal.
Taxonomía numérica (fenética): método estadístico de clasificación de organismos, basado en la comparación de caracteres medibles y que asigna la misma importancia a todos los caracteres utilizados en la valoración.
Tectina: seudoquitina. Polisacárido complejo secretado por algunos protozoos.
Tectónica: disciplina moderna de la geología. Analiza los procesos dinámicos internos de la Tierra que llevan a la construcción o consumisión de nuevas masas continentales, océanos, cordilleras. Se basa en la teoría científica de la tectónica de placas, que establece que la litósfera (la porción superior más fría y rígida de la Tierra) está fragmentada en una serie de

placas o baldosas que se desplazan sobre el manto terrestre fluido (astenósfera).

Tectorio: cubrimiento epitecal interno en los fusulínidos.

Tegumento: cubierta, capa externa, piel.

Tejilla: cubrimiento umbilical en los foraminíferos planctónicos, que se extiende a través del ombligo desde la pared cameral, cubriendo completamente la abertura primaria. Típica de los globotruncáridos.

Telson: parte terminal del cuerpo de un artrópodo, semejante a un segmento.

Tempestita: depósito acumulado a partir de un evento de tormenta.

Tenaculli: en cnidarios, papila más o menos sólida situada en la columna, que posee un ectodermo parcialmente quitinoso y provisto con una cutícula a veces estratificada y generalmente fuerte, sobre la cual se adhiere arena o detrito.

Tentáculo: en cnidarios, proyección externa del celenterón, hueca o sólida, con densas concentraciones de nematocistos.

Teoría Actinular o Medusa: teoría evolutiva que explica el origen Medusozoa a partir de un estadio larval actinular.

Teoría Bilatero-gastraea: teoría que explica la evolución de los animales multicelulares a partir de una larva gastraea con simetría bilateral.

Teoría de la Compartimentalización Celular: teoría que explica la evolución de los animales multicelulares a partir de los organismos eucariotas ancestrales, como un proceso de diferenciación celular en el interior del retículo endoplasmático.

Teoría de la Gastraea: teoría que explica la evolución de los animales multicelulares a partir de colonias flageladas tipo *Volvox*.

Teoría del *Big Bang*: teoría que sostiene que la expansión del Universo actualmente observada puede extrapolarse retroactivamente a un punto cósmico primigenio, ultrapequeño, ultracaliente y ultradenso que explotó hace unos 15 a 20 billones de años.

Teoría Polipoide: teoría que explica el origen Medusozoa a partir de una gástrula que por brotación origina zooides. Estos últimos por división de trabajo dan lugar a formas de vida pelágica, constituyendo las futuras medusas.

Teoría Sincicial: teoría que explica la evolución de los animales multicelulares a partir de organismos protistas ciliados multinucleados.

Tergito: placa dorsal de un segmento del cuerpo de los artrópodos.

Termofílico: organismo que prefiere altas temperaturas, especialmente bacterias que viven entre 40° C y 80° C.

Termorreceptor: terminación nerviosa sensitiva que capta diferencias de temperatura o radiación infrarroja.

Tethys: mar mesozoico ubicado entre Laurasia y Gondwana (predecesor del actual Mar Mediterráneo).

Tiflosolis: en gastrópodos, repliegue que bordea el surco intestinal.

Tinción: aplicación de sustancias colorantes al material biológico con el fin de poner en evidencia estructuras determinadas.

Tixotrópico: dícese del sedimento que, bajo la aplicación de una fuerza, disminuye su cohesividad, pierde viscosidad y tiende a fluir, adquiriendo una consistencia intermedia o transicional entre plástica y fluida.

Tommotiano: piso basal del período Cámbrico, inmediatamente por encima del límite con el Proterozoico.

Toracópodo: apéndice del tórax de los crustáceos. Cuando uno o más toracópodos están especializados en maxilipedios, a los restantes toracópodos se los denomina pereiópodos.

Tórax: tagma medio de los insectos, formado por tres segmentos, a los que se articulan las patas y las alas. En los Hymenoptera se le adosa el primer segmento abdominal, llamado en ellos propodeo. A veces se usa el término para otros grupos de Arthropoda.

Tráquea: tubo fino, generalmente muy ramificado y anastomosado, de cutícula delgada, que se origina en los espiráculos, en la cubierta cuticular de los insectos y otros artrópodos, y cuya función es la conducción de aire hasta todos los tejidos.

Tricládidos: orden de Platyhelminthes.

Triploblástico: organismo con tres capas embrionarias: endodermo, mesodermo y ectodermo.

Triserial: conchilla con cámaras dispuestas en tres hileras.

Trivial: la 2º o 3º palabra en la denominación bi o trinominal de un animal.

Trocófora: ver larva trocófora.

Trófico: relacionado con la alimentación.

Trofonema: canal de origen endodermal que interviene en la vitelogenésis de los ovocitos de Actiniaria.

Túbulos de Malpighi: principal estructura de excreción de los insectos y otros artrópodos, formada por 1-250 pares de largos y delgados túbulos libres en la cavidad general, que descargan sus productos al canal alimentario en el límite entre el mesenterón y el proctodeo.

Túnel: en los fusulínidos, espacio entre los septos, que permite la libre comunicación entre las cámaras.

Turbelario: clase de Platyhelminthes.

Turbidita: roca formada por un flujo de turbiedad o corriente de arena y barro que fluye por una pendiente hacia el agua más profunda.

Turboglifo: marca de base erosiva en forma de gota que se angosta corriente arriba.

U

Umbrela: forma de domo de una medusa que excluye aquellas estructuras que penden de ésta y los tentáculos marginales si están presentes. La exumbrela es la superficie superior y la subumbrela la inferior; el espacio limitado entre ambas es la cavidad subumbrelar, que puede estar llena de agua.

Underflow: corrientes permanentes cargadas de sedimento.

Uniserial: conchilla con cámaras dispuestas en una sola hilera.

V

Vacuola: estructura globular en el citoplasma de una célula conteniendo sustancias líquidas, sólidas o ambas.

Velario: velo marginal en la campana de una Scyphomedusae.
Velo: banda anular musculosa que cierra parcialmente la cavidad subumbrelar de una medusa.
Véndico: sistema de rocas neoproterozoicas que infrayace a las formaciones cámbricas en las plataformas rusa y siberiana. Equivalente al Ediacárico.
Verruga: excrecencia hueca sobre la columna de muchos individuos del orden Actiniaria.
Vesícula: en cnidarios, evaginación ampulosa, simple o compuesta, no adhesiva con varias categorías de nematocistos.
Vicarianza: diferenciación biogeográfica motivada por el aislamiento producido por una barrera física (río, cordón montañoso) o geológica (desmembramiento de un continente).
Vida: capacidad de realizar funciones orgánicas tales como metabolismo, crecimiento y reproducción del material genético.
Virus: pequeño parásito intracelular a menudo formado solo por unas pocas proteínas y ácido nucleico. Depende de la célula hospedadora para replicar su material genético y sintetizar sus proteínas.
Vitelo: nutriente que posee el huevo, del que se alimenta el embrión.
Viviparidad: producción de crias vivas dentro del cuerpo del adulto.
Viviparismo: reproducción en la cual los cigotos dan lugar a crías vivas dentro del cuerpo de la madre.

X

Xílico: sustrato de madera.
Xilófago: animal que se alimenta de madera.

Z

Zona (bioestratigráfica): ver biozona.
Zona batial: fondo oceánico entre los 200-4000 m de profundidad.
Zona de Asociación: cuerpo de estratos que contiene a un grupo de taxones diferente al de otros adyacentes. Se puede basar en todos los taxones presentes o solo en algunos de ellos.
Zona de surgencia: zona de afloramiento de aguas ricas en nutrientes (*upwelling*).
Zoófago: organismo que se alimenta de animales.
Zooplancton: protistas planctónicos animales.
Zooxantela: dinoflagelado simbiótico en muchos cnidarios, obtenido por predación y retenido vivo en los tejidos.
Zooxanthales: algas simbióticas que viven en los tejidos de los moluscos, al que proporcionan alimento utilizando la luz solar.

ÍNDICE DE TÉRMINOS

A

Abanico caudal, 566
  de mar, 200
Abdomen, 105, 518, 563, 655
Abejas, 657, 673, 677, 756, 765
Abertura, 105, 196, 340, 445, 494
  ambligonal, 496
  holostomada, 342
  ortogonal, 496
  oxigonal, 496
  primaria, 68
  sifonostomada, 342
  suplementaria, 68
Aberturas de Pander, 546
  permanentes, 378
  secundarias, 68
Ácaros, 522, 525, 530, 625, 626, 630, 634, 643, 644, 649
Acontia, 177
Acritarcas, 54
Acron, 518, 625, 629
Actinoceratoideos, 453
Actinocéridos, 465, 473
Actinodóntidos, 435
Actinofaringe, 176, 199
ADN, 49, 51
ADN fósil, 2
Aedifichnia, 757
Agentes antibióticos, 173
Agnóstidos, 554, 556, 558
Agrichnia, 757
Aguas vivas, 172
Aguijón, 625, 673
Alacranes, 634
Alas, 664, 665
  membranosas, 665
Alguaciles, 656, 664, 668
Almeja/s, 387, 388
  amarilla, 388
  nacaríferas, 430
Alteración tafonómica, 29
Alternancia de generaciones, 66
Ámbar, 31, 638, 639, 641, 648, 655, 666, 677, 678
Ambientes depositacionales, 38
Amblypígidos, 626, 627, 629
Ambulacros, 684, 702, 703
Amebocitos, 149
Ametabolia, 656
Amonitela, 459
Amonoideos, 441, 450, 466, 473, 474
Amplete, 606
Ampolla/s rectal, 658
  bulbosas, 684
Análisis de icnofábricas, 762
Anápticos, 443
Anastrofía, 344
Ancéstrula, 221, 224
Ancylocerátidos, 459
Anélido/s, 477, 480, , 503, 512, 518, 531
Anémonas de mar, 173, 202
Anfiblástula, 150
Anfidiscos, 157
Anfioxo, 748
Anfípodos, 563, 588, 591
Ángulo/s apical, 496
  genal, 536
  cardinales, 606
Anillo/s, 491
  axial, 538
  basal, 134
  circunoral, 684
  conectivos, 449
  marginal, 702
  nuclear, 137
  occipital, 536
  periesofágico, 296, 337
  periférico, 700
  submarginal, 702
Anomuros, 564
Antenas, 544, 563, 565
Antenas I, 600
Antenas II, 601
Anténulas, 563, 565, 601
Anter, 234
Anteteca, 77
Anthocodio, 199
Anthostele, 200
Antozoos, 576
Aorta, 658
Aparato bucal, 328
  copulador, 664
  ovipositor, 664, 673
Apéndice/s, 515, 519, 544, 564
  abdominales, 627
  birrámeo, 520, 544, 563
  bucales, 668
  estenopodial, 564
  filopodial, 564
  locomotores, 626
  pares, 600

unirrámeo, 520
Apendicularias, 745
Apicalio, 262
Ápice, 196, 254, 340, 400, 496
Aplacóforos, 478
Aplicaciones icnológicas, 763
Apodemas, 515, 537, 539, 545
Apólisis, 517, 656
Apterigotos, 677
Ápticos, 443
Arácnidos, 520, 522, 526, 530, 531,625, 629, 630, 631, 634, 648, 649
Araña/s, 517, 518, 521, 625, 626, 627, 630, 648, 649
camello, 640
de látigo, 638
de mar, 625, 646, 648
enteleginas, 639
haploginas, 639
pollito, 639
Árboles respiratorios, 699
Arcoideos, 405
Área/s apical, 307
articulares, 664
cardinal, 254, 257
de cementación, 420
muscular, 296
pleural, 536
raspadora, 295
tegmentales, 306
xenomórfica, 420
Argonautas, 441
Arista/s, 546
ocular, 536
radiales, 546
umbonales, 257
ARN, 51
Arquenterón, 174, 683
Arqueociatos, 151, 158
Arqueocitos, 148
Arqueogastrópodos, 312, 346, 371
Arqueognatos, 765
Arquicerebro, 518, 658
Arrecifes, 161, 199, 210, 508
Arrecifes coralinos, 185, 209
Arrugas, 379
Articulamento, 306, 486
Artropléuridos, 530
Artrópodos, 512, 515, 530, 769
Asáfidos, 554, 558
Ascidias, 745, 747
Asco, 234
Ascocéridos, 473
Asconoide, 147
Asociación/es alóctona, 38
autóctonas, 38
Ediacarana I, 55
Ediacarana II, 55
Ediacarana III, 55
Aspidobranquia, 332
Ásteres, 157
Asteroideos, 388, 681, 685, 686, 710, 723
Astogenia, 224
Astrorriza, 155
Átoco, 505
Atrio, 147, 231, 232
Aulacocéridos, 460
Aurículas, 402, 450
Autolisis, 30
Autotecas, 728
Autozoecios, 222
Autozooides, 200, 222
Avicularias, 222, 233
adventicias, 222
vicarias, 222
Avispas, 657, 673, 677, 756
Axis, 536, 539
Axonema, 105
Axopodios, 101, 105

B

Bacterias fotosintéticas oxigénicas, 53
Bactrítidos, 460
Bactritoideos, 456
Balancines, 672
Banda anterior, 539, 540
guía, 683
posterior, 539, 540
Barra/s, 134, 480
actina, 137
tendinosas, 545
Barrandeocéridos, 465, 473
Barreras reproductivas, 665
Base, 565
Bases de datos, 12
Basipodito, 565
Bathyúridos, 560
Belemnites, 459, 460
Belemnoideos, 441, 474
Bellerophóntidos, 370
Bichos palo, 669
Billingséllidos, 286
Biocenosis, 25
Biocrón, 13
Biodegradación, 29
Biodepositación, 752
Bioerosión, 752
Bioestratigrafía, 1, 11
Bioestratinomía, 25
Biofacies de didymograptidos, 734, 736
de isograptidos, 734, 736
Biofármacos, 173
Biogeografía Histórica, 2
Bioindicadores, 676
Bioinformática, 12
Bioluminiscencia, 174
Biomarcadores, 2
Biota de Chengjiang, 58
de Ediacara, 18, 54, 512
de Mazon Creek, 41
de Waukesha, 530
Biotas antiguas, 12
precámbricas sudamericanas, 18

Bioturbación, 752
Biozona, 1
Biso, 387, 390
Bitecas, 728
Bivalvos, 282, 377, 384, 387, 756
  anfisifonados, 390
  anisomiarios, 393
  apoyados, 420
  bisados, 418
  cementantes, 419
  de agua dulce, 425, 430
  dimiarios, 393
  endobisados, 418
  epibisados, 418
  excavadores, 421
  heteromiarios, 393
  homomiarios, 393
  isomiarios, 393
  monomiarios, 5, 393
  monosifonados, 390
  nadadores, 421
  nidificadores, 424
  opistosifonados, 390
  perforantes, 423
  pleurotéticos, 417
  tubícolas, 425
Blastoideos, 693, 712, 723
Blastoporo, 174
Blastostilo, 176
Blattópteros, 674
Boca, 105, 392
Bolsa/s de tinta, 460, 462
  incubadoras, 396
Bone beds, 37
Borde cefálico, 536
  pigidial, 540
Bráctea, 565
Branquias, 296, 331, 389, 391, 443, 520, 522, 564, 565, 627, 685
  bipectinadas, 296, 332
  dérmicas, 685
  monopectinadas, 296, 332
  secundarias, 331, 333
Branquiópodo, 570
Branquiostegitos, 564
Braquias, 247
Braquidio, 247, 263
  acuminado, 264
  atiroide, 264
  atripoide, 264
  deltiforme, 264
  espiriferoide, 264
  en bandeleta, 264
  en espiral, 264
  teloforme, 264
Braquióforos, 263
Braquiolas, 686, 687
Braquiópodos, 243, 280, 494
  articulados, 244
  inarticulados, 244, 479, 480
Braquiuros, 588
Brazos, 442, 686, 687
  orales, 181
Breviconos, 448
Briozoos, 221, 243, 282, 494
Brotación, 182, 187, 224
Buche, 522, 658
Burgess Shale, 38, 57, 58, 477, 527, 576, 579, 590, 748
Burrelete, 704
Bursículas, 331
Búsqueda de fósiles, 43

C

Cabeza, 518, 655
  prognata, 669, 671
Cacerolas de las Molucas, 632
Cadenas tróficas, 655
Cadiconos, 448
Caetétidos, 151, 156
Calamares, 441, 459, 461
  vampiro, 462
Cálice, 203
Calichnia, 757, 765
Calicoblasto, 185
Cáliz, 203, 661, 686
  dicíclico, 690
  monocíclico, 690
Calizas de Solnhofen, 39
Callo, 342, 448
Calmónidos, 558
Calymeninos, 558, 560
Calymma, 105
Cámara/s, 67, 441, 445
  de incubación, 222, 233
  de poros, 233
  habitación, 441, 445
Camarones, 525, 566, 567, 587, 589
  de la salmuera, 515
  renacuajos, 572
Cambio ontogenético, 224
Campo/s preglabelar, 536
  pleurales, 536, 539
Canal/es, 342
  alimentario, 656
  centrípetos, 178
  de los poros, 606
  del manto, 250
  pétreo, 684
  porales, 540
  radiales, 684
  renopericárdico, 336
  sifonal inhalante, 342
Canalículos, 268
Cangrejo/s, 515, 564, 566, 578, 587, 589, 754
  araña, 515, 563
  bayoneta, 632
  cacerola, 518, 524, 625, 632
  ermitaños, 566, 587, 588
  herradura, 632
Cañón, 315

Capa/s basal, 264
biomineralizadas, 264
principal, 540
prismática, 540
Caparazón, 535, 564, 599, 604, 625
Cápsula, 337
central, 101, 105
Captáculos, 315
Capuchón, 379, 442
Capullo de seda, 672
Cara/s, 196
apertural, 68
apical, 196
Carapacho, 625
Carbonización, 32
Carcinización, 589
Cardinalio, 263
Cardiolaroideos, 435
Carena/s, 196, 379, 448
Carnívoros, 395
Carpo, 565
Carpopodito, 565
Carroñeros, 554
Cascarudos, 671
Cassiduloideos, 719
Castas, 669
Casts, 35
Cataspira, 696
Cavidad/es celómicas, 243, 683
central, 147
del manto, 244, 293, 324, 389, 443
endosacal, 231
exosacal, 231
extrapaleal, 389
paleal, 293, 389, 443
pericárdica, 294, 392, 523
umbonal, 402
visceral, 243
Cecas, 268
Céfalo, 105, 535, 536, 537
Cefalocárido/s, 546, 570
Cefalocordados, 747, 748
Céfalon, 518, 563, 646
Cefalopodio, 441
Cefalópodos, 384, 441, 487, 493
Cefalosoma, 563
Cefalotórax, 563
Celenterón, 171, 176
Celoma, 245
Celulares, 59
Células en regeneración, 657
Cementación, 35
de cavidades, 36
Cenecio, 731
Cenénquima, 177
Cenogastrópodos, 337
Cenosteo, 189
Cenostio, 155
Centollas, 587, 589
Centros endémicos, 719
Ceratítidos, 467
Ceratos, 357
Cercos, 669
Cerebro, 523
Chancellóridos, 482
Charnela, 405, 599, 606, 607
actinodonta, 405
adonta, 405, 607
anfidonta, 607
ctenodonta, 405
desmodonta, 406
disodonta, 406
esquizodonta, 405
heterodonta, 405
isodonta, 406
merodonta, 607
paquidonta, 405
seudoctenodonta, 405
taxodonta, 405
Chasmatáspidos, 648
Cheirurinos, 558
Chert, 119
Chinches, 656, 665, 670
patinadoras, 529
Cholga, 388
Chonetidinos, 282
Ciclo, 204
de la materia, 29
metagénico, 176
Ciclopígidos, 552
Ciclostomados, 222, 238, 239
Ciempiés, 529
Cigarras, 656, 670
Cilindro de predación, 181
Cilios, 505
Cintura, 305
Cirripedios, 525, 529, 530, 484, 564, 589, 591
Cirros, 178, 565, 689
Cirtoconos, 448
Cistifragmas, 226
Cladismo, 48
Cladóceros, 522
Clados, 49, 137
Clasificación, 47
biológica, 47
etológica, 757
icnotaxonómica, 759
jerárquica, 47
preservacional, 756
taxonómica, 758
Claspers, 565, 570, 572, 578, 632
Clavículas, 496
Cleptoparásitos, 754
Clitelo, 505
Cloaca, 699
Clorocruorina, 504
Clyménidos, 456
Cnidarios, 171
Cnidoblasto, 174
Coal balls, 35
Coal Measures, 41
Coanocitos, 147, 149
Coanodermo, 149

Coberturas deltiriales, 259
Cochinillas, 525, 657, 670
Coeloscleritoforanos, 477, 478
Cola muscular, 745
Colémbolo/s, 522, 530, 677, 678
Coleoideos, 442, 460, 474
Coleópteros, 515, 525, 665, 765, 674, 676
Collar, 232, 379
  peduncular, 260
Colonia, 221
Colonialismo, 223
Columela, 203, 331, 340
Columna, 176, 263
Comátulas, 681, 691, 710
Comedores oportunistas, 395
Comisura/s, 256, 336, 378, 400
Competencia alimentaria, 656
  de espacio, 656
  intraespecífica, 656
Complejo núcleoaxopodial, 108
  retrocerebral, 658
Computación, 12
Comunidades atelópticas, 555
Concheros, 324
Conchilla/s, 65, 253, 293, 297, 315, 323, 338, 377, 397, 445, 483, 485, 486, 490, 494
  anular, 67
  astróficas, 258
  bivalva, 299
  cirtocónica, 299
  conoespiral, 299, 343
  convoluta, 342
  dextrógira, 343
  embrionaria, 327
  endogástrica, 299, 448
  equilateral, 243
  equivalva, 402
  estreptoespiral, 67
  estróficas, 257
  evoluta, 67, 448
  exogástrica, 299, 448
  fusiforme, 67
  helicoidal, 299, 326, 343
  inequivalva, 243, 402
  involuta, 67, 342, 448
  isotrófica, 299
  lamelar, 69
  lámpara, 243
  levógira, 343
  monolamelar, 70
  multilocular, 67
  multivalva, 299
  ortocónica, 299
  patelliforme, 299
  planoespiral, 67, 299, 343
  planuladas, 448
  tabicada, 344
  trocoespiral, 67
  trochiforme, 348
  unilocular, 67
  univalva, 299
Conchostracos, 530, 564, 572, 574, 588, 590
  gondwánicos, 574
Concreción, 35
Condición áptera, 665
  braquíptera, 665
  coincidente, 538
  flotante, 538
  suspendida, 538
Cóndilos, 516, 564
Condróforo, 407
Conductos genitales, 656
Cono cristalino, 524
Conocardioidos, 384
Conodontes, 506
Conoteca/s, 459, 733
Conquiolina, 298, 397, 406
Constricciones, 196
Consumidores, 655
Contaminación ambiental, 615
Contrasepto, 207
Controladores, 655
Conuláridos, 196
Convexidad de las valvas, 255
Copa, 689
Copal, 31
Copépodos, 522, 563, 565, 578, 589, 591
Coral/es, 173
  ahermatípicos, 212
  hermatípicos, 212
  pétreos, 185
  rojo, 200
  rugosos, 269
  tabulados, 494
Coralio, 185
Coralito/s, 185, 189, 203
Corazones auxiliares, 658
  de mar, 681
Cordados, 506, 731, 745, 748, 721
Cordilos, 178
Cordones nerviosos pédicos, 296
  viscerales, 296, 336
Corinexóchidos, 558
Corion, 661
Corneola, 524
Corredor de Mozambique, 429
Corredor Hispánico, 285, 429, 616
Corriente de Malvinas, 429
Costillas, 196, 203, 261, 342, 379
  internas, 380
  opistoclinas, 342
  ortoclinas, 342
  pleurales, 540
  prosoclinas, 342
Costulación axial, 342
  espiral, 342
Coxa, 544, 545, 564
Coxopodito, 544, 564
Cranidio, 536
Crecimiento hemiperiférico, 254
  holoperiférico, 254
  mixoperiférico, 254
  monopodial, 189

simpodial, 189
Crénulas, 689
Cresta neural, 745
Crinoideos, 508, 686, 710, 716, 723
Cripta, 425
Criptobioturbación, 752
Criptocisto, 233
Crisis bióticas, 676
Cromatóforos, 459
Crúminas, 603
Cruralio, 263
Cruras, 263, 406
Crustáceos, 518, 520, 521, 523, 525, 526, 530, 531, 532, 563, 756
Ctenidio/s, 296, 331, 391
Ctenolio, 403
Ctenostomados, 222, 238
Cuadrante alar, 207
antípoda, 207
cardinal, 207
Cubichnia, 757
Cucarachas, 656, 665, 668
Cucculus, 643
Cuello, 141, 324
septal, 449
Cuerpos alados, 658
grasos, 658
pardos, 221
pedunculados, 658
Curtido, 516, 518
Cúspide, 496
Cután, 31
Cutícula, 176, 503, 515, 516, 656, 662
larval, 661
Cypridoideos, 610, 617, 621
Cytheroideos, 610, 617, 621

D

Dáctilo, 565
Dactiloestilo, 190
Dactilopodito, 565
Dactiloporos, 183, 189
Dactilozoides, 176
Dahllita, 397
Darwinuloideos, 610, 621
Decápodos, 525, 587, 588, 589, 591
Dedo fijo, 566
móvil. 566
Degradadores, 655
Deltidio, 259
Deltirio, 259
Demibranquias, 391
Dendroclonas, 154
Dendrocronología, 11
Dendroideos, 730, 732, 733, 734, 738, 740
Dentición, 262
Dentículos marginales, 379
Depósito/s cameral, 449
de concentración, 37
de conservación, 37
de estancamiento, 37
de obrusión, 37
endosifuncular, 449
Dermápteros, 665
Desarrollo ametábolo, 666
anamórfico, 526, 567, 656
epimórfico, 526, 567, 656
holometábolo, 670
larval, 685
paurometábolo, 669, 670
protomórfico, 656
Descomposición aeróbica, 30
anaeróbica, 30
Desmas, 154
Desove, 661
Detritívoros, 395
Deuterostomados, 721
Deuterostomios, 745, 748
Deutocerebro, 523
Diactina, 148
Diafragma/s, 196, 226
Diapausa, 661
Diatomeas, 135, 136
Diatomitas, 115
Dicondilia, 516
Dictiópteros, 665
Didymograptidos, 734
Diente/s, 68, 256, 328, 405, 683
cardinales, 405
cirtomatodontes, 262
de perro, 576, 589
deltidiodontes, 262
distales, 683
laterales, 328, 405
marginales, 328
raquídeo, 328
Dimorfismo alar, 669
sexual, 607
Dioicos, 525
Diploblástico/s, 59, 171
Diplograptidos, 734, 737, 742
Diploporos, 695
Dípteros, 676
Discinoideos, 248
Disco, 403, 686
aboral, 702
basal, 177
oral, 176, 702
pedal, 177
Discosóridos, 454, 465, 473
Disepimentario, 207
Disepimentos, 158, 207, 230, 732
Disoconcha, 398
Disolución, 37
Distorsión, 37
Distribución disyunta, 742
Diversidad, 655
Doblez, 537
Dólares de arena, 681, 714
Domichnia, 757

Domo/s, 134, 541
Dorso, 448
Dosel criboso, 268
Ducto eferente, 661
Duplicadura, 488, 604
Dysmorphoptilíneos, 678

E

Ebridianos, 137
Ecdisis, 517, 546, 603, 656
Ectocócleas/os, 445, 462, 463
Ectodermo,171, 174
Ectognatia, 677
Ectoplasma, 101
Ectosifúnculo, 449
Edades absolutas, 13
  relativas, 13
Edrioasteroideos, 723
Efemerópteros, 665, 677
Efímeras, 656, 668
Efipio, 564
Efiras, 182, 191
Eje branquial, 331
  de articulación, 256, 387
  de rotación, 256
Elementos paleoaustrales, 429
  traza, 398
Eleozooides, 223
Élitros, 665, 669, 671
Ellesmerocéridos, 464, 473
Empupar, 657
Encostramiento, 33
Endichnia, 757
Enditas, 519, 545, 565
Endoceratoideos, 452, 453
Endocéridos, 464, 473
Endocócleas/os, 445, 462, 463
Endocutícula, 516, 540
Endodermo, 171, 174
Endoesqueleto,101, 105, 183, 686
Endoesternito, 625
Endoparasitismo, 671
Endoparásitos, 658
Endoplasma, 101, 105
Endopodito, 520, 544, 564, 599
Endopunctos, 268
Endospinas, 268
Endostilo, 747
Endozona, 227
Enfoque multidimensional, 777
Enrollamiento, 542
Enroscamiento anisostrófico, 343
  isostrófico, 343
  miliolínido, 68
  orbitoídido, 67
  polimorfínido, 68
  ultradextral, 343
Enterocélico, 683
Enteropneustos, 731
Entognatia, 677
Entognatos, 678
Entomostracos, 563, 566
Entomozoideos, 621
Enzimas digestivas, 658
Eocrinoideos, 712
Eodiscinos, 560
Eopteriidos, 384
Epibiosis, 149
Epichnia, 757
Epicutícula, 516, 540
Epidermis, 171, 174
Epiespiras, 696
Epigino, 639
Epipodio, 331, 544
Epipodito, 565
Epirelieve, 757
Epistoma, 225
Epiteca, 186
Epitelio, 165
  externo, 245
  interno, 245
Epítoco, 505
Epitoquía, 505
Equilibrichnia, 757
Equinodermos, 484, 576, 681
Equinoideos,685, 704, 710, 714, 719, 723
  irregulares, 703, 707
  regulares, 703, 705
Equitabilidad, 113
Erizos de mar, 681
Escafognatito, 566, 588
Escafópodos, 282, 316, 318, 384
Escarabajos, 657, 665, 671, 754, 756
Escifistoma, 182, 191
Escifomedusas, 178
Escifopólipo, 191
Escleritoma/s, 477, 483, 488
  anfimembrados, 489
  bimembrados, 489
  unimembrados, 489
Escleritos, 184, 478, 480, 515, 663, 665, 686
  axilares, 664, 667
  cultrados, 480
  dorsales, 664
  palmados, 480
  siculados, 480
  ventrales, 537
Escleroblastos, 184
Esclerocitos ameboides, 148
Esclerodermitos, 204
Escleroproteína, 506
Esclerosponjas, 151, 482
Esclerotización/es, 516, 662
Escolecodontes, 506
Escolopendras, 521
Escorpión/es, 518, 530, 625, 626, 627, 629, 631, 636, 648, 649, 651
  de las piedras, 671
  de látigo, 636, 638
  de mar, 625, 632
  de sol, 640
  de viento, 640

Escotadura/s bisal, 403
sifonal, 342
peristomales, 703
Escudete, 404
Escudo, 442, 625
cardinal, 496
cónico, 496
Esferoconos, 448
Esférulas marginales, 202
Esfinctozoas, 155
Esfínter, 202, 232
atrial, 231
Espacio exuvial, 517
Espatangoideos, 705, 719
Especiación alocrónica, 676
Especies fitófagas, 670
iteróparas, 445
semélparas, 445
zoófagas, 670
Esperma líquido, 661
Espermateca, 661
Espermatóforo, 525, 661
Espículas, 147, 184, 481
calcáreas, 247
Espina/s, 261, 686
genal, 536
occipital, 536
radiciformes, 282
umbonales, 282
Espira/s, 340
gradadas, 340
telescópicas, 340
Espiráculos, 522, 659, 694
Espiralios, 264
Espiriféridos, 286
Espiriferinidinos, 287
Espiritrompa, 672
Espirocistos, 202
Espiroteca, 77
Esponjas, 147
córneas, 482
Esponjina, 152
Esponjocelo, 147
Esponjocitos, 149
Esqueleto, 134, 137, 141, 183, 686
lissacino, 157
Esquizómidos,626, 627, 630
Estadio bréfico, 254
espirólofo, 248
esquizólofo, 248
neánico, 254
plectólofo, 248
pticólofo, 248
seudoveliger, 396
taxólofo, 248
trocólofo, 248
zigólofo, 248
Estado adulto, 656
de desarrolo, 656
imaginal, 656, 666
Estatoblastos, 225
Estatocistos, 178, 251, 296, 331, 393
Estatolito, 296, 393
Estenolemados, 226, 239
Estenopodio, 520, 564
Estereoma, 681, 686
Esternitos, 515
Esterno, 515
Estetos, 306
Estigmas, 747
traqueales, 628
Estilete/s, 670
cristalino, 392
Estilos, 227
Estipes, 727, 729, 732
declinados, 729
deflexos, 729
escandentes, 729
horizontales, 729
pendientes, 729
reclinados, 729
Estolón, 176
Estolotecas, 732
Estomodeo, 176, 199, 521, 657, 658
Estratigrafía, 1
Estrellas canasto, 681
de mar, 681, 685, 697, 710, 712, 716
Estreptoneura, 336
Estrés ambiental, 676
Estrías, 491
Estrobilización, 187
Estróbilo, 191
Estrofomenidinos, 286
Estroma, 686
Estromatolitos, 15, 52, 751
Estromatopóridos, 151, 155
Estructura/s biodeformacionales, 757
coaptativas, 542
combinadas, 754
compuestas, 753
de escalonamiento, 762
de relieve completo, 757
de relieve de límite, 757
en semirelieve, 757
meniscada, 759
Euartrópodos, 630
Eucariota, 47, 53
Eulamelibranquias, 391
Eulamelibranquios, 435
Eumalacostracos, 590
Euryptéridos, 530, 531, 625, 626, 627, 648, 649, 651
Eutineura, 337
Excavaciones, 752
Exichnia, 757
Exita/s, 519, 565, 665
Exocutícula, 516, 540, 662
Exoesqueleto, 183, 535
Exopodito, 520, 544, 545, 564, 599
Exozona, 227
Expansión/es alada, 402
alares, 604
Explosión Cámbrica, 47, 56, 58, 382, 555

evolutiva cámbrica, 238
Externa, 578
Extracción de fósiles, 43
Extropunctos, 269
Exumbrela, 177
Exuvia, 517
Exuviación, 546
Exuviosis, 517

F

Fábrica de calcita fibrosa, 266
laminar entrecruzada, 266
prismática, 266
tabular, 266
Facetas, 702
articulantes, 539, 542
articulares, 687
Facópidos, 558
Facopinos, 558
Factores limitantes, 768
Falsos escorpiones, 640
Fango/s con pterópodos, 356
de *Globigerina*, 84
de radiolarios, 112
Farmacología Marina, 173
Fasciola/s, 705
anal, 342
sifonal, 342
Fase copepodito, 567
decapodito, 567
megalopa, 567
nauplius, 567
poslarva, 567
zoea, 567
Fauna de Beecher, 38, 39
de Burgess Shale, 530
de Ediacara, 165, 173, 191, 201, 560
de Holzmaden, 39
de Hunsrück, 38, 39
de Orsten, 40, 530, 574, 579, 590, 593
ediacaraense, 210
Evolutiva Cámbrica, 556
Evolutiva Paleozoica, 556
Ibexiana, 556
Moderna, 167
Paleozoica, 167
tipo flysch, 72
Tommotiana, 555
Whiterockiana, 556
Fenestrados, 238
Fenestras, 230
Fenéstrulas, 230
Fenograma, 48
Feodio, 105
Feromonas, 659
Fibras, 659
Filactolemados, 225, 239
Filamentos abfrontales, 331
bisales, 390
branquiales, 331, 391
frontales, 331
septales, 199
Filibranquias, 391, 434, 627, 632
Filocáridos, 590
Filodos, 704
Filograptidos, 734
Filopodios, 105, 520, 565
Filotráqueas, 522, 627, 634
Filtradores, 554
Filtro, 658
Fisión longitudinal, 182
transversal, 182
Fisura hidrospiral, 694
Fixichnia, 757
Fixígenas, 536
Flagellum, 625, 640
Flagelo, 565
Flotabilidad, 463
Fodinichnia, 757
Folas, 394
Folículos testiculares, 661
Foramen, 68, 259, 333
anfitírido, 260
epitírido, 260
hipotírido, 260
mesotírido, 260
peduncular, 260
permesotírido, 260
submesotírido, 260
Foraminíferos, 65, 282
aglutinados, 71
arenaceos, 71
bentónicos, 88
calcáreos, 75
grandes, 89
silíceos, 86
Forcípulas, 521
Foresis, 641
Forma aculeoide, 135
asperoide,135
de la conchilla, 400
fibuloide, 135
Troncal Cnidaria, 174
Formaciones de hierro bandeado, 53
Forónidos, 225, 243, 287, 494
Fosetas, 256, 405
dentales, 263
Fosildiagénesis, 25
Fósiles, 1, 25
guía, 2
químicos, 2
Fosilización, 25
Fossil Lagerstätten, 37
Fotocistos, 174
Fotorreceptores, 629, 658
Fotosimbiontes, 395
Fotosíntesis anoxigénica, 53
oxigénica, 53
Fragmocono, 445, 459
Fugichnia, 757
Fulcro, 539
Funciones de transferencia, 115

Funículo, 225, 232
Furca/s, 564, 599
Fuselos, 727, 730

G

Gallegomorphoptilíneos, 678
Gametogamia, 66
Gamontogamia, 66
Ganglio/s, 221, 336
  bucales, 336
  cerebrales, 336
  esofágicos, 336
  pedales, 336
  pleurales, 336
  subentérico, 250
  supraentérico, 250
  visceral, 336
Garrapata/s, 517, 644
Gastrodermis, 171, 174
Gastrópodos, 282, 323, 384, 577, 589
  de agua dulce, 367
  terrestres, 324
  vermiformes, 494
Gastroporos, 183, 189
Gastrozoides, 176
Gatas peludas, 672
Gemación, 150, 198
Gémulas, 150
Genas, 536
Generación agamonte, 66
  esquizonte, 66
  gamonte, 66
  megaloesférica, 66
  microesférica, 66
Genes Hox, 629, 745
Geocronología, 13
Geolípidos, 31
Geología Isotópica, 13
Georreceptores, 629
Germario, 660, 661
Gimnocisto, 233
Gimnolemados, 222
Giroconos, 448
Glabela, 536
Glaciación hirnantiana, 558, 560
Glándula/s axial, 684
  bisal, 390
  coxales, 629
  de la conchilla, 396
  digestivas, 295, 335, 683
  genitales, 656
  hipobranquiales, 296, 332
  pedales, 327
  proboscídea, 330
  salivares, 295, 328
  sericígenas, 626
Glicéridos, 506
Globulus, 528
Gnatobases, 519, 565
Gnatópodos, 566
Gnatoquilario, 521, 528
Gnatosoma, 643
Gónada/s, 297, 337, 525
  saculares, 660
Gondwana, 285, 382, 426, 429, 558, 560, 615, 649, 676
Goniatítidos, 456
Gonoducto/s, 337, 525, 661
Gonóforo, 176, 182
Gonopodios, 566
Gonoporo/s, 661, 685
Gonozoides, 176, 223
Gorgojos, 525, 671
Grado, 49
Granuloreticulopodios, 65
Gránulos, 204, 541
Graptolitos, 727, 733, 734
Graptoloideos,730, 734, 735, 740
Grès à Voltzia, 41
Grietas de sinéresis, 752
Grillos, 664, 665, 669
Grosselytroideos, 48, 674, 676
Grupo/s hermano, 655, 678
  monofilético, 48, 49, 678
  monofiléticos anidados, 48
  parafiléticos, 49
Gryllideos, 677
Grylloblátidos, 674, 676, 678
Guanina, 658
Guarda, 459
Gusanos bellota, 731

H

Hábito hidroeyectante, 282
Halkiériidos, 479 480, 481
Hapalopleúridos, 543
Hárpidos, 555
Helcionelláceos, 433
Helcionéllidos, 370
Helcionelloideos, 312, 382
Helen, 494, 498
Hematófagos, 658
  obligados, 670
Hemeritrina, 249
Hemicordados, 721, 731
Hemiélitros, 665
Hemimetabolia, 656
Hemipenes, 603
Hemípteros, 665, 674, 676, 678
Hemiseptos, 226
Hemocele, 523
Hemocianinas, 294
Hemoglobina, 294, 504
Hermafroditas, 525
Hermafroditismo, 660
  funcional, 395
  protándrico, 395
Heteromorfos, 459
Heterostrofía, 344
Heterozoecios, 222
Heterozooides, 222
Hexactina, 148

Hexápodos, 518, 519, 521, 522, 526, 532, 677
Hiancias, 378, 404
Hidrante, 176, 189
Hidrocaulo, 179, 189
Hidromedusa/s, 171, 180
Hidropólipo/s, 171, 179
Hidroporo, 684, 702
Hidrorriza, 176, 189
Hidrospiras, 693, 694
Hidrozoos, 221
Higrorreceptores, 659
Hilanderas, 628, 634, 638
Hileras, 518, 638
Himenópteros, 525, 665, 674
Hiolíthidos, 494, 498
Hiperstrófico/s dextrales, 343
  ultradextral, 343
Hipichnia, 757
Hipónomo, 441
Hiporelieve, 757
Hipostoma, 176, 536, 537, 538
Hipóstraco, 307
Hippuritoideos, 269
Hirudíneos, 503, 504, 505, 508, 512
Hocico, 379
Holaspis, 548
Holasteroideos, 719
Holometabolia, 657
Holoturoideos, 685, 710, 714, 719, 723
Homalonótidos, 558
Hombrera, 342
Homeodeltidio, 260
Homeomorfía, 226, 228
  isócrona, 269
  heterócrona, 269
Homeomorfos, 269
Homeoquilidio, 260
Homoplasia, 741
Homópteros, 525
Homosíndrome, 224
Hormigas, 657, 673, 677, 765
Hormona juvenil, 656, 658
Huellas, 35, 752
Huevos, 661

I

Icnita/s, 35, 752
Icnocenosis, 755
Icnocolectividad, 763
Icnodiversidad, 768
Icnoespecies, 758
Icnofábrica/s, 761
  compuestas, 762
  simples, 762
Icnofacies, 759
  continentales, 761
  marinas de sustrato blando, 761
  sustrato-controladas, 761, 770
Icnofamilia, 758
Icnofósiles, 3, 589, 751
Icnogéneros, 758
Icnología, 751
Icnotaxobase, 759
Icnotaxón, 753
Icnotaxonomía, 759
Idiosoma, 643
Imagines, 667, 668
Imago, 657
Impresión/es, 34, 546
  genitales, 253
  mandibulares, 606
  musculares, 251, 296, 602, 606
Improntas, 35
Incertae-sedis, 477
Incisión rostral, 610
Indicadores biogeográficos, 212
Inductura, 342
Infraestructuras, 264
Inozoas, 155
Insectos, 515, 518, 520, 522, 523, 524, 530, 531, 629, 656, 658, 754, 756, 759
  alados, 670
  apterigotos, 763
  ápteros, 665, 669, 670
  braquípteros, 665, 669
  endoneópteros, 526
  eusociales, 526, 669
  gregarios, 670
  hemimetábolos, 656, 661, 664
  holometábolos, 656, 661, 664
  macrópteros, 665, 669
  paurometábolos, 661, 664
  polimórficos, 669
  sociales, 677
Inseminación traumática, 661
Instars, 548
Integripaleados, 394
Integumento, 324
Intejocéridos, 464, 473
Interambulacro/s, 684, 703, 702
Interárea, 257
Interespacios, 196
Interna, 578
Intervalo, 158
Inversión, 36
Isográptidos, 737
Isopigio, 539
Isópodos, 525, 530, 565, 566, 586, 591
Isótopos estables, 90
Isquio, 565
Isquiopodito, 565
Istmo del manto, 389

J

Jellyfish, 190

K

Keriotheca, 77

Konservat-Lagerstätten, 37
Kosmaticerátidos, 473
Krill, 589

L

Labio, 391, 670
  columelar, 342
  externo, 12
  parietal, 342
Labro, 342
Laceración pedal, 182
Lacinia mobilis, 565, 583
Lado espiral, 67
  frontal, 226
  umbilical, 67
Lagerstätten, 477
Lamela/s, 69, 155, 604
Lamelibranquias, 391
Lamelibranquios, 387
Lámina/s branquial, 391
  de inserción, 306
  maxilares, 626, 637, 638
  septal, 70
  suturales, 306
Langostas, 566, 587, 589, 754
Langostinos, 587, 589
Larva/s, 548, 656, 664
  ápodas, 672
  asafoideas, 548, 551
  auricularia, 685
  bipinnaria, 685
  cypris, 564, 565, 567
  demersales, 337
  dipléurula, 685, 721
  gloquidio, 396
  haustoria, 397
  incubadas, 337
  lasidio, 397
  lecitotróficas, 222, , 253, 337, 396
  metanauplius, 567, 570
  nauplius, 563, 565, 567, 570, 579
  no planctotróficas, 337, 396
  ovíparas, 338
  pelágicas, 338
  pericalymma, 297
  phacopoide, 548, 551
  planctotróficas, 222, 253, 337, 396
  plútea, 685
  proetoide, 551
  stenocalymma, 304
  trilobite, 630, 632
  trocófora, 297, 337, 395, 505
  veliger, 297, 337, 396
Leperditicópidos, 621
Lepidópteros, 674
Leuconoide, 147
Ley de Müller, 101
Libélulas, 530, 668
Librígenas, 536
Ligamento/s, 393, 405, 406
  alivincular, 407
  anfidéticos, 406
  duplivincular, 407
  externos, 13, 406
  interior, 606
  interno, 406
  multivincular, 407
  opistodéticos, 406
  parivincular, 407
  planivincular, 407
  prosodéticos, 406
Lígula, 496
Limbos, 135
Limúlidos, 531, 648
Límulos, 632
Línea/s comarginales, 298, 404
  de concrescencia, 604
  de involución, 448
  de crecimiento, 260, 298, 342
  ecdisiales, 517
  en terraza, 541
  media, 196
  media facial, 196
  media parietal, 196
  paleal, 380, 389, 393
Lingúlidos, 248
Linguloideos, 282
Linterna de Aristóteles, 683
Lipostraco, 590
Líquido extrapaleal, 389
Liras, 379, 491
Lirios de mar, 681, 687, 691
Lithístidos, 154
Litodesma, 407
Lóbulo/s, 402, 449, 605, 606
  apical, 253
  del manto, 245, 253, 293, 389
  glabelar frontal, 536
  laterales, 536
  oculares, 536
  palpebral, 536
  peduncular, 253
Lofoforados, 239, 243, 494, 721
Lofóforo, 221, 244, 247, 248
Lofotrocozoos, 243
Lombrices de tierra, 504, 507
Longiconos, 448
Lóriga, 137, 140, 143
Lumen, 203, 689
Lunario, 226
Lúnula, 404, 705
Lutita/s Burguess, 154, 166, 302, 478, 479, 482, 649
Lytocerátidos, 459

M

Maceración, 37
Machaeridios, 483
Macropigio, 539
Macropleuras, 539
Máculas, 227, 538, 541
Madreperla, 298
Madreporito, 684

Malacostracos, 530, 589, 590
Malleoli, 630, 640
Mamboretáes, 656, 668
Mamelones, 155
Mandíbula/s, 233, 315, 563, 601
  dicondíleas, 667
  monocondíleas, 667
Manto, 50, 245, 293, 324, 389
Manubrio, 178
Marcadores biológicos, 2
Marcas de rasguñadura, 765, 766, 769
Marea roja, 388
Margaritas de mar, 681
Margen charnelar, 257
  interno, 604
  umbrelar, 181
Mariposa/s, 657, 672
  monarca, 658
Marsupio/s, 297, 396, 566, 686
Masa bucal, 361
  céfalo-pedal, 324, 327
  visceral, 294, 324, 331
Matriz extracelular, 165
Maxilas, 563, 601
Maxilipedios, 566, 601
Maxilípedos, 521
Maxílulas, 521, 563
Mecanorreceptor/es, 629, 659
Meconio, 657
Mecópteros, 678
Medusa/s, 171, 175
  craspédota, 177, 188
  holopelágicas, 209
  meropelágicas, 209
Megaclona, 154
Megaescleritos, 148
Mejillas, 536
  fijas, 536
  libres, 536
Mejillín, 388
Mejillón, 388
Membrana/s alar, 665
  córnea, 544
  frontal, 233
  intersegmentales, 515
  intertentacular, 225
  plasmática, 659
Meniscos, 759
Meraspis, 548
Mero, 565
Meropodito, 565
Merostomado/s, 631, 649
Mesénquima, 148
Mesenterios, 171, 176, 199, 521
Mesenterón, 657, 658
Mesocel, 225
Mesocele, 683
Mesodermo, 171
Mesoesqueleto, 183
Mesogastrópodos, 346, 371
Mesoglea, 174
Mesohilo, 148
Mesolamela, 182
Mesopeltidium, 636
Mesosoma, 632, 640
Mesóstraco, 307
Metabolitos, 658
Metacopinos, 617
Metagénesis, 182
Metamería, 503, 518
  heterónoma, 518, 526
  homónoma, 518
Metámeros, 503, 518
Metamorfosis, 527, 567, 656, 664, 666
Metanefridios, 295
Metapeltidium, 636
Metaseptos, 204, 207
Metasícula, 727
Metasoma, 632, 640
Metateca, 727
Metazoos, 50, 54
Microescleritos, 148
Microescorpiones de látigo, 640
Microescultura/s, 404
  camptonectes, 405
  shagreen, 405
Microestructura/s, 264, 298, 399, 540
  foliada, 298, 400
  granular, 226
  hialina, 226
  homogenea, 298, 400
  laminada, 226
  laminar, 298, 400
  nacarada, 298, 400
  porcelanácea, 400
  prismática, 298, 400
Microfósiles, 43
Micropaleontología,
Micropigio, 539
Micropilos, 661
Milpiés, 528
Mineralización, 32, 35
  temprana, 32
Mióforo, 263
Miofragma, 263
Miómeros, 747
Miomópteros, 674
Mionemas, 182
Miriápodos, 520, 521, 523, 524, 526, 528, 530, 531, 629, 678
Mitras, 488
Modelo de Icnofacies, 3, 751, 759
Moldes compuestos, 35
  externos, 35
  internos, 35
  secundarios, 35
Moluscos, 293, 477, 480, 512
Momificaciones, 506
Monaxona, 148
Monoactina, 148
Monoclónidas, 154
Monocondilia, 516
Monofilética, 655
Monofilia, 531, 663

Monoplacóforos, 384, 479, 480
Montículos, 237
Monuros, 765
Mortalidad en masa, 676
Mosca/s, 657, 672
  tsé-tsé, 517
Mosquitos, 657, 672
Moteados de bioturbación, 757
Muda, 515, 516, 517, 603, 656
  imaginal, 657
  pupal, 657
Multicelularidad, 47, 54
Multiplacophoranos, 485
Muralla, 203
Murciélagos, 665
Músculo/s, 659
  adjustores, 252
  aductores, 251, 296, 393, 599, 601
  basilar, 177
  columelares, 331
  diductores, 251, 252
  dilatadores, 231
  divaricadores, 252
  dorso-ventrales, 546
  elevadores pedales, 394
  esfínter, 177
  extrínsecos, 546
  horizontales, 546
  interpiramidales, 683
  longitudinales dorsales, 546
  longitudinales ventrales, 546
  medianos, 379
  oclusores, 233, 251
  oclusores del opérculo, 233
  paleales, 393
  parietales longitudinales, 232
  parietales transversales, 232, 233
  parietobasilar, 177
  pedales, 394
  pedunculares, 252
  protractores, 296
  protractores pedales, 394
  retractor/es, 177, 225, 232, 233, 296
  retractores pedales, 331, 394
  retractores sifonales, 394
Myodocópidos, 610, 621
Myzostomos, 503, 508

N

Nácar, 298, 388, 507
Náiades, 430
Nanismo ecológico, 676
Nanozooides, 223
Nautiliconos, 448
Nautílidos, 454, 466
Nautiloideos, 450, 474
Nefridioporo, 295, 337
Nefridios, 504, 523
Nefroducto, 336
Nefrostoma, 336, 504
Nema, 727
Nematocistos, 174
Neoicnología, 752
Neomorfismo, 36
Nervaduras, 665
  alares, 663
Neumostoma, 335, 357
Neurohormonas, 656
Neuronas, 659
  secretoras, 658
Neurópteros, 677
Nidos, 657
Ninfas, 407
Nivel de compensación, 33
Nodo/s, 135
  axial, 536
Nódulo protegular, 254
Notocorda, 745
Notópteros, 678
Notostraco, 590
Nototirio, 260
Núcleo, 50
Nuculoideos, 405, 753, 754

O

Obreros, 669
Oceanografía Biológica, 172
Ocelario, 641
Ocelos, 178, 251, 296, 306, 393, 523, 658
  dorsales, 525
Octocorales, 199, 201
Octópodos, 442
Odonatos, 674
Odontóforo, 295, 328
Ofirrabdos, 154
Ofiuras, 686, 697, 710, 712, 716
Ofiuroideos, 686, 710, 723
Ojo/s, 330, 393, 543
  compuesto, 524, 658
  directo, 629
  esquizocroales, 544
  holocroales, 544
  indirecto, 629
  nauplius, 525, 527, 567, 578, 600, 608
  simples, 525
Olenéllidos, 558
Olenellinos, 560
Olénidos, 556
Oligoquetos, 503, 504, 507, 512
Omatidio/s, 524, 543, 629, 658
Ombligo, 67, 340, 448
  adapical, 340
  falso, 342
Omnivoría, 658
Oncocéridos, 454, 465, 473
Onda/s ditáxicas, 327
  maxilógena, 520, 521
  monotáxicas, 327
Onicoforo, 506
Ooecio/s, 222, 233

Oostegitos, 566
Ooteca/s, 661, 668
Oozoos, 356
Opérculo/s, 226, 233, 326, 494
  dextrógiro, 327
  levógiro, 327
  multiespirales, 327
  pauciespirales, 327
Opiliones, 626, 630, 634, 641, 643
Opistobranquios, 325, 335, 337, 371
Opistoclado, 137
Opistogoneados, 528
Opistosoma, 518, 625
Orden, 204
Ordenador, 658
Organismo/s anaeróbicos, 53
  bentónicos, 38
  cementantes, 282
  clonales, 162
  cuasi-infaunales, 284
  fixosésiles, 282
  hemisésil nectobentónico, 282
  hincados, 282
  liberosésiles, 282
  microfágicos, 101
  minimalistas, 281
  pelágicos, 38
  plenipedunculado, 282
  posados, 282
  rizopedunculado, 282
Órgano/s copulador, 661
  de Pander, 542
  de Zenker, 603
  en hendidura, 629
  liriformes, 629
  luminiscente, 541
Orictocenosis, 26
Ornamentación, 299, 379, 404, 450
  cancellada, 343
  comarginal, 260
  dactilar, 610
  divaricada, 379
  radial, 260
  reticulada, 343, 379
Orthocéridos, 465, 473
Orthopteroideos, 678
Orthotetidinos, 286
Órtidos, 286
Ortoconos, 448
Ortópteros, 665, 674, 677, 678
Ortostrofía, 343
Ortostróficos, 343
Orugas, 672
Ósculo, 147
Osfradio/s, 296, 331, 393
Osículos, 681, 686
Ostíolos, 147, 523
Óstraco, 298, 397
  externo, 298
  interno, 298
Ostrácodos, 525, 529, 530, 579, 589, 591, 599
Otocitos, 296
Otolitos, 296
Ovario, 661
Ovariolas, 661
Ovipositor, 526
Ovisaco/s, 525, 567
Oviscapto, 526
Ovotesta, 337
Oxiconos, 448

P

Palaeocópidos, 621
Paleobiogeografía, 2
Paleobiología, 1
Paleobotánica, 2, 11
Paleoclimatología, 11
Paleodictyópteros, 676, 678
Paleoecología, 2
Paleoentomofauna, 674, 476, 678
Paleoicnología, 3, 752
Paleoinformática, 12
Paleontología, 1
  Cuantitativa, 3
  de Invertebrados, 2
  de Vertebrados, 2
  Estratigráfica, 1
  Molecular, 2
  sudamericana, 3
Paleontólogos, 1
  sudamericanos, 3
Paleopatología, 3
Paleópteros, 678
Palinología, 2, 11
Palinomorfos, 2, 506
Palíntropo, 258
Palinuro, 588
Pallets, 404
Palpígrados, 626, 630, 634
Palpo/s, 521
  labiales, 391
Pannotia, 555
Papaitos piernas largas, 641
Papilas, 685
  sensoriales, 331
Paragastrópodo, 363
Parapodios, 328, 503, 506
Pared/es aglutinada, 68
  fijas, 226
  fusulinellida, 77
  granular, 69
  hialina, 69
  impunctuada, 269
  laberíntica, 68
  libres, 226
  microgranular, 68
  mineralizada, 68
  orgánica, 68, 70
  porcelanácea, 69
  radial, 69
  schwagerinida, 77
  vítrea, 69

Pareja real, 669
Parenquímula, 150
Partenogénesis, 525, 660
  alternante, 660
  facultativa, 660
  obligada, 660
Partes extrazooidales, 221
Pascichnia, 757
Patas branquíferas, 518
  locomotoras, 655
  saltadoras, 669
  torácicas, 601
Paurometabolia, 656
Paurópodos, 5
Pececitos de plata, 515, 656, 667
Pectines, 630
Pedernal, 119
Pedestales, 646
Pedicelarios, 686, 687, 703
Pedipalpos, 625, 626
Pedúnculo/s, 176, 245, 687
  fibroso-musculares, 247
  inertes, 247
  ocular, 543
  transicionales, 247
Peels, 269
Pegma, 377, 379, 380
Peines, 518
Pelecípodos, 387
Pellets, 3, 426
  fecales, 112
Pelo/s, 629, 659, 665
Pene, 337
Pentastómidos, 579
Pepinos de mar, 681, 710
Percebes, 576
Pereion, 527
Pereiópodos, 566
Perfil biconvexo, 255
  geniculado, 255
  resupinado, 255
Perforaciones, 266, 752
Peridermo, 196, 730
Perinoto, 305
Perióstraco, 264, 298, 306, 339, 397
Periprocto, 702, 703
Perisarco, 183
Peristoma, 226, 342, 445, 702
Peristomio, 504
Peritoneo, 504
Perlas, 388
Permineralización, 35
Pétalos, 704
Petasma, 583
Pez, 754
Phalangiotarbido, 649
Phyllocerátidos, 459
Physa, 202
Picnogónidos, 522, 526, 530
Pie, 293, 327, 390
Pigidio, 503, 505, 518, 536, 539
Pigocefalomorfos, 531
Pilares, 155
Pinacocitos, 148
Pinacodermo, 148
Pínnulas, 177
Pínulas, 687
Piojos, 670
Pirámide/s, 683
  anal, 690
Pistas, 752
  de pastoreo, 769
Placa/s, 305, 681, 686
  accesorias, 404
  axilar, 691
  basales, 690, 693, 702
  branquial, 601
  braquiales, 691
  calcáreas accesorias, 405
  centrodorsal, 691
  cobertoras, 691, 698, 702
  columnales, 689
  compuestas, 704
  coxales, 586
  charnelares, 263
  de inserción, 306
  de poros, 233
  deltidiales, 259
  deltirial, 262
  deltoideas, 693, 702
  deltoides, 702
  dentales, 262
  esclerotizadas, 515
  genitales, 685, 703
  infrabasales, 690
  infradeltoides, 702
  interbraquiales, 690
  lanceta, 693
  laterales, 693
  nodales, 689
  oculares, 703
  orales, 690, 700, 702
  primarias, 704
  quilidiales, 260
  radiales, 690, 693, 702
  rostral, 536, 537
Plagas agrícolas, 655, 672, 673
  de cultivos, 670
Planetesimales, 50
Plano comisural, 256
Plasticidad fenotípica, 608
Plasticización, 517
Plastogamia, 66
Plastrón, 705
Plataforma/s, 342
  musculares, 262
  ocular, 543
Plato basal, 203
Platycópidos, 610
Pleon, 527, 563
Pleópodos, 526, 563, 565
Pleotelson, 564, 566
Pleuras, 515, 538, 539
Pleuritos, 515

Pliegues, 261
columelares, 342
Podios, 684
orales, 699
Podocópidos, 615, 621
Podómeros, 516, 544, 599
Polenizadores, 655
Poliembrionía, 232
Polillas, 672
Polimedusas, 177
Polimorfismo, 176, 222, 227
alar, 670
Polipidio, 221
Polípido, 221
Polipito, 203
Poliplacóforos, 484, 486
Pólipo, 171, 175
Poliqueto/s, 478, 503, 505, 507, 508, 512
Poríferos, 147
Poro/s accesorios, 705
ambulacrales, 684
de comunicación, 226
genitales, 337, 685
hidrospirales, 694
marginales, 607
murales, 226
normales, 607
pareados, 705
respiratorios, 698
supraneural, 232
suturales, 696
Porocito, 148
Portales, 134
Posplete, 606
Poster, 234
Potencial biótico, 655
de conservación, 28
de fosilización, 28
de preservación, 28
Praedichnia, 757
Pre-bilaterios, 59
Precordillera, 286, 558, 560, 615, 736
Precoxa, 564
Precoxopodito, 564
Predadores, 554
generalistas, 658
Prenucúlidos, 435
Preparación de fósiles, 42, 43
Preplete, 606
Prepupa, 657
Preservaciones excepcionales, 37
Problemáticos, 477
Proboscides, 392
Proboscis, 330
Procariotas, 52
Proceso/s cardinal, 252, 263, 496
de fosilización, 25
frontal, 536
pateloides, 691
Proclado, 137
Proctodeo, 521, 657, 658
Procutícula, 516
Prodisoconcha, 398
Prodisoconcha I, 399
Prodisoconcha II, 399
Producción biogénica, 27
tafogénica, 27
Proétidos, 554, 558
Progénesis, 591
Progoneados, 528
Programa de Investigación Seilacheriano, 751
Prolecanítidos, 456
Prolóculo, 66, 67
Proóstraco, 459
Propeltidium, 636
Propioceptores, 629, 659
Propodeo, 673
Propodio, 327
Propodito, 565
Própodo, 565
Propodosoma, 643
Prosícula, 727
Prosifón, 446, 459
Prosobranquios, 325, 336, 371
Prosoma, 518, 625
Prostomio, 503, 518
Protandria, 199
Protaspis, 548
Proteasas, 517
Proteca, 727
Protégulo, 253, 254
Proterosoma, 640
Protistas, 52, 133
Protobranquiado, 434
Protobranquias, 391
Protobranquios, 395
Protocel, 225
Protocerebro, 523
Protoconcha/s, 327, 339, 377, 445
desplazadas, 344
multiespiral, 339
pauciespirales, 339
Protoescorpiones, 648
Protogina, 199
Protoninfon, 647
Protoplanetas, 50
Protopodito, 519, 564
Protórax, 671
Protórtidos, 286
Protoseptos, 204, 207
Protostilo, 295
Protostomados, 526
Protostómidos, 480, 484
Protostomios, 60
Prototroco, 396
Protozoos, 133
Proventrículo, 232, 658
Provincia Apalachiana, 558
Argentina, 430
Austral, 429
del Viejo Mundo, 558
Magallánica, 430

Malvinocáfrica, 285, 558
Paraniana, 429
Valdesiana, 429
Weddelliana, 353, 429
Provínculo, 399
Pseudoculi, 528
Pseudoescorpiones, 626, 630, 640
Pterigopolimorfismo, 665, 669
Pteriomorfios, 435
Pterobranquios, 723, 730, 738, 740
Pterotecas, 656, 664
Ptychopáriidos, 555, 558, 560
Puente, 135
Pulgas, 672
de agua, 574
Pulgones, 515, 525, 656, 670
Pulmón/es, 331, 523
branquiales, 648
en libro, 627
Pulmonados, 337, 371
Pulpos, 441, 459, 462
Punctas, 606
Punta, 134
Pupa/s, 657, 664
Pupar, 657
Pústulas, 541
Pycnogónidos, 625, 631, 646, 647, 648, 649

Q

Queilostomados, 222, 238, 239
Quela, 566
Quelicerados, 518, 521, 523, 524, 526, 530, 625, 630
Queliceromorfos, 630, 631
Quelíceros, 521, 625, 626
Quelípedos, 566
Quenozooides, 222, 232
Quernetes, 640
Querógeno, 31
Quetas, 503
Quetotaxia, 659
Quilaria, 632
Quilarios, 627
Quilidio, 260
Quimiofósiles, 2
Quimiorrecepción, 629
Quimiorreceptores, 659
Quimiosimbiontes, 395
Quinona/s, 339, 516
Quitina, 506, 516
Quitinasas, 517
Quitones, 308, 310

R

Rabde, 137, 138
Rabdoma, 525, 543
Rabdosoma, 727
Radiación Ordovícica, 555
Radimetría, 13
Radiociatos, 159
Radiolarios, 101
Radiolaritas, 115
Radiolas, 504
Radios, 177
Rádula, 295, 328, 442
docoglosa, 328, 329
estereoglosa, 329
flexoglosas, 329
ptenoglosa, 328
raquiglosa, 328
ripidoglosa, 328
taenioglosa, 328
toxoglosa, 328
Rafidiópteros, 677
Ragón, 150
Rama, 727
Ramificación heterotómica, 691
isotómica, 691
Rampa sutural, 342
Rango, 13
Ranura, 342
Raquetas coxales, 630, 640
Raquis, 536
Rastrillada, 752
Rastros, 35
Reacción de nutrición, 180
Receptaculites, 159
Recristalización, 36
Redes tróficas, 658
Redlichoideos, 560
Reemplazo, 36
Región anterior, 400
Circumpacífica, 428
distal, 539
dorsal, 400
posterior, 400
proximal, 539
ventral, 400
Registro fósil, 25, 27
Regla de Wiman, 732
Reino de los Olenéllidos, 556
de los Redlíchidos, 556
Gondwánico, 285
Relleno sedimentario, 34
Repichnia, 757
Reproducción bisexual, 603
mixta, 603
partenogenética, 603
Resilífero, 406
Resilio, 406
Retínula, 524
Reversión del manto, 253
Rhopalios, 179
Rhynchonellidos, 248, 286
Rhynie Chert, 41
Ribeirioideos, 433
Ribeirioidos, 384
Richthofenioideos, 269
Ricinúlidos, 626, 630, 634
Rincodeo, 330
Rincos, 542

Rinóforos, 331
Riñones, 336
Rizocéfalos, 578, 589
Rizoclonas, 154
Rizoides, 222
Rombos respiratorios, 694
Rostro, 379, 400, 459, 610
Rostroconchio/s, 377, 433
Rostrozooides, 223
Rudistas, 395, 415

S

Sabeláridos, 282
Saco/s anal, 691
  compensador, 234
  del estilo, 295
  genitales, 685
  membranoso, 231
  proboscídeo, 330
  radular, 295
  respiratorios, 685
Saltamontes, 656, 664, 665, 669
Sanguijuelas, 503, 508
Schott, 196
Scutillaenidos, 558
Seda, 529, 648, 658
Sedimentívoros, 554
Segadores/cosechadores, 641
Segmento/s artropodiano, 515
  posabdominales, 105
Selenizona, 342
Semianillo articulante, 538
Seno, 342
  bisal, 403
  céfalo-pedal, 336
  hiponómico, 448
  paleal, 380, 394
  subrenal, 336
  visceral, 336
Senopaleados, 394
Sensilas, 629
Sensilio, 658
Sepias, 441, 459, 462
Septalio, 263
Septibranquias, 391
Septibranquios, 435
Septo/s, 67, 158, 171, 196, 203, 441, 445, 504
  alar, 207
  cardinal, 206, 207
  de truncamiento, 454
  lateral, 207
  medio dorsal, 263
  medio ventral, 262
  menores, 207
Serpenticonos, 448
Serpúlidos, 494, 507, 508, 510
Setas, 250, 251, 503, 629
  marginales, 245
Seudodeltidio, 260
Seudointerárea, 258
Seudometamerismo, 293
Seudomorfosis, 36
Seudopodios, 105
Seudópodos, 65
Seudoporos, 231
Seudopunctas, 491
Seudopunctos, 268
Seudorrostro, 586
Seudosegmentación, 293
Seudotráqueas, 566, 586
Seudotrazas, 752
Seudotubérculos, 541
Siconoide, 147
Sícula, 727
Sifón/es, 390
  exhalante, 334, 390
  inhalante, 334, 390
Sifonoforos, 736
Sifonoglifos, 176, 199
Sifonozooides, 200
Sifúnculo, 441, 446, 449
Silicoflagelados, 133
Silla/s, 449, 488
Simbiontes, 658
Simetría bilateral, 681
  birradial, 199
  hexámera, 199
  octámera, 199
  radial, 187, 202, 681, 683
  radiobilateral, 187, 199
  tetrámera, 194
Simplesiomorfías, 49
Simpodito, 564
Sinapomorfías, 49
Sincicio, 157
Sinclado, 137
Sinficio, 259
Sinrabdosoma, 736
Sinus, 234
Siphogonuchítidos, 481
Sipuncúlidos, 721, 723
Siringe, 263
Sirius Passet, 477
Sistema apical, 703
  Bernard y Munier-Chalmas, 405
  epiatroideo, 337
  gastrovascular, 178
  hidrovascular, 681, 683, 684
  hidrovascular abierto, 684
  hidrovascular cerrado, 684
  hipoatroideo, 337
  linneano, 48
  nervioso central, 658
Sistemática, 47
Small shelly fauna, 56, 555
Snorkel, 311, 313
Soldados, 669
Solenia, 199
Solífugos, 626, 630, 640
Soma, 503, 518
Somatoceles, 683
Somitos, 503, 518, 656

Spacelab, 172
Spreite, 759
Stemma, 525
Stemmata, 658
Stenothecoideos, 483
Subimagines, 668
Subquelas, 566
Subumbrela, 177
Sulcus, 199
Superestructuras, 264
Superficie visual, 536
Supracoxa, 665
Surco/s, 261, 606
  ambulacral, 684
  articulante, 538
  axiales, 536
  del borde, 536, 539
  delgados, 546
  intercostales, 261
  interpleurales, 539
  laterales, 536
  marginales, 196
  palpebral, 536
  periostracal, 245
  periostrático, 389, 396
  pleural, 539
  preglabelar, 536
  transglabelar, 536
  vincular, 542
Surgentes hidrotermales profundas, 345
Suspensívoros, 394
Sutura/s, 67, 342, 403, 445, 448
  agoniatítica, 449
  amonítica, 449
  ceratítica, 449
  conectivas, 537
  facial/es, 536
  gonatoparia, 536
  goniatítica, 449
  hipostomal, 537
  marginal, 536
  medial, 537
  opistoparia, 536
  ortoceratítica, 449
  proparia, 536
  rostral, 537
  ventrales, 537

T

Tábanos, 672
Tabiques, 203, 226, 441, 445, 491
Tabla Estratigráfica Internacional, 13
Tabulario, 207
Tábulas, 158, 189, 207, 226
Tafocenosis, 26
Tafonomía, 11, 25
Tagma/s, 518, 563
Tagmatización, 655
Taléola, 268
Tallos, 686, 687
Tanaidáceos, 525
Tanatocenosis, 26, 117
Tapetum, 629
Tapón umbilical, 448
Tarántulas, 639
Tarphycéridos, 454, 465, 473
Tatadiós, 668
Taxones, 47, 48
Taxonomía, 47
  evolutiva, 48
  fenética, 48
  filogenética, 48
  numérica, 48
Teca/s, 203, 686, 727
Tecarium, 203
Tegilla, 85
Tegmen, 689
Tegmento, 306, 486
Tegmina, 665
Tegumento ventral, 538
Tejido cortical, 730
  fuselar, 730
Telefínidos, 543, 552
Teleoconcha, 339
Tellinoideos, 395
Telopodito, 519, 544
Telson, 518, 563, 625
Tenaculli, 202
Tentaculítidos, 490, 493, 494
Tentáculos, 176, 177, 178, 442
  cefálicos, 331
  epipodiales, 331
  sensoriales, 393
  terminales, 684
Teoría Actinular, 215
  Bilatero-Gastraea, 215
  de la Compartimentalización Celular, 212
  de la Gastraea, 214
  de la Recapitulación, 171
  Medusa, 215
  Polipoide, 215
  Sincicial, 214
Terebratellidinos, 287
Terebratulidinos, 287
Terebratúlidos, 248
Terebratuloideo, 290
Tergitos, 515
Tergo, 515
Termitas, 756, 765
Termites, 669, 677
Termorreceptores, 659
Tetracorales, 207
Tetractinélidas, 157
Tetragráptidos, 734, 737
Tetramería, 296
Tetrápodos, 769
Tetrapulmonados, 646
Teúthidos, 461
Thecideidos, 248
Tiempo geológico, 13
Tijeretas, 665, 669
Tintínidos, 140

Tommótidos, 488, 489
Toracómeros, 564
Toracópodos, 563, 565
Tórax, 105, 518, 536, 538, 563, 655
Torsión, 324, 337, 371
Torticonos, 448
Trabécula, 204
Transmisores de enfermedades, 655
Tráquea/s, 515, 522, 627, 656, 659, 665
Traqueobranquias, 520, 659, 665
Traqueolas, 522
Trazas, 426
  bilobadas, 769
  dentro de trazas, 754
  fósiles, 3, 751, 752
  meniscadas, 759, 769
Tremas, 334
Trepostomados, 238
Triactina, 148
Triaene, 138
Triaxona, 148
Trichópteros, 676
Triclónidas, 154
Tricobotrias, 626, 629
Trigonotárbidos, 645, 649
Trilobites, 515, 518, 521, 526, 530, 535, 630, 756, 766
  epifaunales, 552
  infaunales, 552
  necto-bentónicos, 554
  nectónicos, 552
  semiinfaunales, 552
Trilobitomorfos, 630
Trinucleidos, 555
Triploblástico/s, 60, 171, 526
Trips, 656, 670
Tritocerebro, 523, 658
Trofonema, 182
Trompas, 392
Tronco/s, 518, 563, 646
  traqueales, 659
Tryblídidos, 371
Tryblidoideos, 433
Tubérculo/s, 541, 703
  mediano, 536, 541
  occipital, 541
  ocular, 604
  subcentral, 604
Tubo/s neural dorsal, 745
  verticales, 759
Túbulos de Malpighi, 523, 629, 658
Tucuras, 669
Túneles, 308
Túnica, 745
Tunicados, 282, 745, 747
Turbellarios, 479

U

Umbón, 67, 254, 377, 400
  mesógiro, 402
  opistógiro, 402
  ortógiro, 402
  prosógiro, 402
  terminal, 402
Umbrela, 177
Unidades cronoestratigráficas, 13
  geocronológicas, 13
Upwelling, 112, 734
Urocordados, 745, 747
Uropígidos, 625, 626, 627, 629, 636, 637
Urópodos, 566

V

Vaina tentacular, 232
Valva/s, 243, 299, 305, 377, 387, 599, 604, 606
  aclinas, 402
  derecha, 400
  equilateral, 402
  inequilateral, 402
  izquierda, 400
  opistoclinas, 402
  prosoclinas, 402
Várices, 342
Varilla espiral, 727
Vaso aferente, 331
  dorsal, 658
  eferente, 331
Velo, 177, 297, 396, 605, 606
Vendobionta, 55
Ventana, 134 , 135, 137
Ventanas tafonómicas, 37
Ventilación, 659, 660
Vermes, 493
Verrugas, 202
Vertebrado/s, 579, 745, 769
  homeotermo, 658
Vértebras, 698
Vesículas, 202
  de Haller, 630
  podiales, 684
Vestíbulo, 229, 600, 604
Vibracularias, 222, 233
Vida, 51
Vieiras, 388
Vientre, 448
Vinagrillos, 636
Vinchuca/s, 517, 670
Virguela, 727
Vírgula, 727
Visceropalio, 441
Vista abapical, 340
  abaxial, 340
  adapical, 340
  adaxial, 340
  anterior, 340
  apertural, 340
  apical, 340
  dorsal, 340

posterior, 340
umbilical, 340
ventral, 340
Vuelo, 665
Vuelta, 339

W

Wiwáxidos, 481

X

Xenomorfismo, 420
Xifosúridos, 530
Xifosuros, 625, 626, 627, 629, 630, 648, 651
Xilófagos, 658
Xylichnia, 757

Y

Yacimiento Auca Mahuevo, 41
de Alken-an-der-Mosel, 649
de Chengjiang, 166, 477, 580, 590 , 649, 747, 748
de Coseley, 649
de Ediacara, 173
de Gilboa, 530, 649
de Mazon Creek, 530, 649
de Nýøany, 649
de Rancho La Brea, 42
de Rhynie, 530, 570, 649
de Solnhofen, 719
fósil, 25
Yugo, 264
Yunnanozoos, 749

Z

Zarcillos, 686, 689
Zoario, 221
Zoecio, 221
Zona/s, 1
adoral de membranelas, 140
ambulacrales, 684
de afloramiento, 112
de cambio astogenético, 224
de repetición astogenética, 224
de surgencia, 32
inmadura, 227
interambulacral, 684
madura, 227
marginal, 604
Zoófitos, 221
Zooide/s, 183, 221, 727, 735
efébicos, 224
materno, 222
neánicos, 224
polimorfos, 222
Zygobranquia, 333

ÍNDICE SISTEMÁTICO

A

Abathomphalus, 85
Abatus, 708
Abertella, 709
Abyssocythere, 616
Abyssothyris, 269, 280, 282, 286
Acadiocaris novascotica, 583
Acaeniotyle, 126
Acaenoplax, 305
hayae, 304
Acantharia, 101
Acantherpestes major, 528
Acanthina imbricata, 324, 362
Acanthochaetetes, 156
Acanthochitona, 310
Acanthochitonina, 310
Acanthodesia, 235
Acanthopecten, 427
Acanthostomella, 143
Acari, 527, 529, 643, 651
Acarida, 643
Acariformes, 651
Acaromorpha, 651
Acaulis, 183
Acephala, 314
Acervulina, 83
Acetabularia, *53*
Achatina fulica, 324
Acmaea, 332, 360
subrugosa, 347
Acoela, 214, 345
Acriaster, 708
Acrobrochus, 286
Acrothoracica, 577, 589
Acrotreta, 271
Acrotretida, 271, 288
Actaeocina, 356
Actaeonella, 364
Acteon, 356, 365
Actiniaria, 202, 209, 214
Actinoceratoidea, 453, 467
Actinocerida, 453
Actinodontoida, 413
Actinopoda, 109, 133
Aculifera, 300, 303
Adelomelon, 355, 366, 367
ancilla, 324
beckii, 323
Adelophthalmus?, 649
Ademosyne, 674, 676
Adenopoda, 301
Admete, 355
Aegiromena, 288
Aegocrioceras, 469
Aeneator, 355, 366
Aenimetectus, 486
Aequipecten tehuelchus, 388
Aequorea, 174
Aeschronectida, 582, 590
Aetostreon, 429
Afranticythereis, 619
schilleri, 619
venusta, 619
Agerchlamys, 428
Aglaspida, 631
Aglaspidida, 631
Agmata, 486
Agnostida, 544, 549, 554, 555, 560
Ahtiella, 273
Aioloceras argentinum, 472
Alabamina, 83
Albaillellaria, 109
Albatrossiella?, 143
Alcithoe, 366
Alcyonacea, 200
Aldanella, 363, 370, 371
Alexcarabus, 674
Alispirifer, 278
Allogromia, 71
Allogromiida, 70
Allomorphina, 83
Allonautilus, 455
Allonnia, 482
Allorisma, 426, 428
Alveolinella, 78
Alveolophragmium, 74
Amarixys gracilis, 643
Amathia immurata, 238
Amauropsis, 355
Amaurotoma, 348, 364
Amblema, 405
Amblycera, 670
Amblypygi, 634, 637, 646, 651
Amblysiphonella, 154
Ambulacraria, 723
Ameghinomya, 429
Ammobaculites, 74
Ammodiscus, 73
Ammodochium rectangulare, 139
Ammonia, 84
tepida, 67
Ammonitida, 459, 467, 471
Ammonoidea, 456, 467
Amosina, 275
Amphicoryna, 80
Amphineura, 300
Amphionidacea, 586
Amphionides reynaudii, 587
Amphipoda, 525, 529, 566, 584, 589
Amphistegina, 83
Amphitrite, 505
Amphorellopsis, 143
Amphorides, 143
Amplaster, 709
Amplectella, 143

Ampullaria, 351
Amusium, 413, 421
Anabarella, 382, 433
Anachis, 355
Anagaudryceras cf. politissimum, 472
Anakinetica, 284
Anapachydiscus cf. hauthali, 472
steinmanni, 472
Anarcestida, 456
Anasca, 224, 233, 239
Anaspidacea, 582
Anaspidites antiquus, 583
Anchura, 353
Ancillaria, 355, 367
Ancillotoechia, 278
Anconia, 351
Ancorellina, 280
Ancyloceratida, 459
Ancyloceratina, 471
Ancylus, 368
Anditrigonia, 413, 429
Aneboconcha, 286
Anfitritia, 674
Anisopyge, 558
Annamitella, 558, 560
Annelida, 60, 503, 505, 512, 531
Annulipulsellum, 317
Annulopatellina, 82
Anodonta, 405
Anodontites, 430
Anomalinoides, 83
Anomalocaris, *58*
Anomalodesmata, 405, 415, 435
Anomia, 418
Anomopoda, 572
Anoplura, 670
Anostraca, 525, 563, 564, 565, 570, 591
Antalis, 316
Antarcticheles antarcticus, 588
Antarctodarwinella, 353, 366
Anthomedusae, 181, 209
Anthozoa, 199
Anthozoaria, 171, 175, 177, 183, 184, 199
Anthracoblattina, 674
Anthracocaris scotica, 586
Anthracomartida, 631
Anthracomedusa turnbulli, 191
Anthraconaia, 427
Anthraconauta, 427
Anthracosphaerium, 427
Anthracophausia, 581
Anthuridea, 586
Antillophyllia, 205
Antinioche, 429
Antipatharia, 202, 214
Antisolarium, 348, 365
Aphaniptera, 672
Apiograptus, 736
Aplacophora, 300, 303, 304, 309, 311
Aplexa, 358
Apocrita, 673
Aporrhais, 353, 362
Appendicularia, 745
Apterygota, 523, 527, 656, 666, 667, 677
Arachnata, 630, 631, 634, 649, 651
Arachnida, 527, 529, 631, 644, 655
Arachnidium jurassicum, 238
Arachnomorpha, 630
Araneae, 525, 634, 638, 646, 651
Araneida, 638
Araneomorphae, 628, 638
Araripegryllus 674, 677
Araripeneura, 674
Araripescorpius ligabuei, 636
Araripetermes, 677
Arca, 296, 411
Arceodomus, 380, 385
Archaea, 52
Archaeocyatha, 151, 158
Archaeodrapetiopsis, 676
Archaeodyctiomitra, 126
Archaeogastropoda, 318, 344
Archaeognatha, 656, 667, 754
Archaeorthis, 277
Archaeoscyphia, 165
Archaeosphaeroides barbertonensis, 15
Archaeospicularia, 109
Archaeospira, 312
Archaeostomatopodea, 582
Archaeostraca, 579, 590
Archaias, 78
Archangelskyblatta, 674
Archiannelida, 505
Archiasterella fletchergryllus, 482
Archicapsa, 126
Archipolypoda, 528
Architaenioglossa, 331, 351
Architarbida, 646
Architectonica, 340, 356, 365
Architeuthis, 441
Archoceras, 456
Arcoida, 411, 435
Arctoplax, 305
Arctostrea, 421
Arcuolenellus, 560
Arenicola, 505, 507
Arenigomya, 435
Arenobulimina, 74
Argentinaster, 698
Argentinoblatta, 674
Argentinocupes, 674
Argentinoglosselytrina, 674, 676
Argentinosyne, 674, 676
Argentoscaphites mutantibus?, 472
Argonauta, 445, 459
Arhouiella, 434
Arkarua, 681, 683
Arrhoges, 365
Artemia, 570
salina, 588
Arthrophycus, 767
Arthropleurida, 528
Arthropoda, 62, 512, 515, 526, 531, 536, 609
Articulata, 269, 531, 691, 718
Asaphida, 541, 544, 548, 551, 552, 555, 556, 560
Asaphopsis, 558
Ascampbeliella, 143
Ascidiacea, 745
Ascocerida, 453

Ascophora, 224, 233, 234, 238, 239
Ascothoracida, 564, 565, 576
Asellota, 529
Asketochiton chubutensis, 310
Asmussia, 574
Asoella, 428
Asperiscala, 366
Aspidobranquia, 332
Aspidostoma, 235
Astacolus, 80
Astarte, 415
Astartella, 426
Astenognathus, 588
Asterigerina, 83
Asteroidea, 576, 681, 684, 685, 686, 697, 719
Asterozoa, 697, 712, 716, 723
Astrocoenia, 205
Astrocoeniina, 205
Astrononion, 83
Astrorhizida, 71, 72
Ataxocerithium, 355, 366
Atelelasma, 275
Atelocerata, 532
Athyridida, 278, 288, 289
Atomodesma, 427
Atrina, 413
Atrypa, 278
Atryparia, 278
Atrypida, 278, 286, 288, 290
Attercopus fimbriunguis, 639
Aucellina, 429
Aulacocerida, 460, 462
Aulacomya ater, 388
Australiceras cardielense, 471
Australina, 278
Australocoelia, 278
Australocystis 698
Australohalkieria, 479
Australospirifer, 278
Australosutura, 560
Austroaporrhais, 353, 366
Austroborus, 358
Austrobuccinum, 355, 366
Austrocallista, 429
Austrocominella, 355, 366
Austrocucullaea, 429,
Austrodiscus, 358
Austroimbricaria, 367,
Austromitra, 367
Austroneilo, 429
Austroneilssonia, 364
Austroneoimbricaria, 355
Austrosphaera, 355, 365, 366
Austrotrigonia, 429
Autobranchia, 411, 435
Autolamella branchi, 435
Autolamellibranchia, 411
Autolamellibranchiata, 411
Aviculopecten, 413, 426, 427
Aylacostoma, 351, 367, 368, 369
Aysheaia, 57
Azygograptus suecicus, 736

B

Bacteria, 52
Bactritida, 456
Bactritoidea, 455
Baculites cazadorianus, 473
cf. anceps, 473
cf. kirki, 472
Bagenovia, 483
Baggatella, 82
Bagotum, 126
Bairdioidea, 610
Balanocidaris, 707
Balanoglossus, 731
Balanomorpha, 576
Balanophyllia, 205
Balanus, 576
Balkoceras, 473
Baltograptus deflexus, 736, 737
vacillans, 737
Bancroftolithus, 560
Barbatia, 411, 417
Barbosaia, 427
Barrandeocerida, 454
Basommatophora, 345, 357, 364
Bathynellacea, 563, 583, 594
Bathysiphon, 72
Bavlinela, 18
Beaconites, 769
Beguina, 425
Belemnitella, 460
Belemnitida, 460, 462, 467
Bellerophon, 350, 364, 371
Bellerophontida, 301
Beloplaxus, 486
Belotelson, 581
Belotelsonidea, 581
Beltanelliformis, 18, 21, 190
Berdanellina, 615
Bergaueria, 203
hemispherica, 203
Beyrichoidea, 603, 605, 607, 609
Bicuspina, 273
Bigalea, 380, 385
Billingsellida, 275, 288
Biloculinella, 77
Biomphalaria, 358, 368, 369
walteri, 367
Bipedis, 126
Biselenaria, 236
Bittium, 351
Bivalvia, 314, 318, 320, 387, 410
Blastoidea, 692, 716, 718
Blastozoa, 692, 712, 716
Blattaria, 668
Blattodea, 668
Blattoptera, 674, 676
Blattopteroides, 668
Blittersdorffia, 674
Boeckella, 578
Bolivina, 80, 88
Bolivinita, 81
Bolivinoides, 95
Boltovskoyella, 83
Bonata, 190

Borelis, 78
Borus, 368
Bositra, 413
Bothriopygus, 708
Botryocrinus, 691
Botula, 423
Bouchardia, 280, 284, 286
Bouturrilepas, 485
Bowerbankia, 232
Brachidontes, 411, 418
purpuratus, 388
Brachina delicata, 192
Brachinida, 192
Brachiopoda, 60, 243, 269
Brachycythere, 616
cf. rhomboidalis, 616
sapucariensis, 616
Brachypoda, 570
Brachyura, 525
Bradoriida, 579, 599
Branchiocaris, 590
Branchiopoda, 520, 523, 525, 565, 567, 570, 588, 590, 591
Branchiura, 564, 565, 566, 578, 593
Brandtiella, 142
Bransonia, 380
Brasilennea, 360
arethusae, 369
Bredocaris, 590
admirabilis, 574, 593
Britopygus weygoldti, 638
Broeggeria, 271
Brooksella, 188
Brooksellida, 188
Bryozoa, 60, 221, 225
Bucania cyrtoglypha, 364
Bucaniella, 364
Buccella, 83
Buccinanops, 355, 367
Buccinulum, 366
Buccinum, 340, 355
Bugula, 222
Bulimina, 81
Buliminella, 81, 88
Buliminida, 80
Bulimulus, 358, 369, 369
aff. gorritiensis, 367
aff. sporadicus, 367
ameghinoi, 369
fazendicus, 369
Bulla, 355, 356
Bunyerichnus, 304
Buterminaster, 697
Buxtonioides, 275
Byronia, 193

C

Caatingatermes, 674, , 677
Cadulus, 315, 317, 318
Caelifera, 676
Caenogastropoda, 331, 334, 337, 339, 345, 351, 356, 363, 364, 366, 367
Calanoida, 578
Calanoidea, 565
Calathium, 160
Calcancora, 700
Calcarea, 151, 154, 157
Calceola, 207
Callianassa, 588
Calliostoma, 348, 365, 367
Callitomaria, 364
Calloria, 280
Callospiriferina, 280
Calmanostraca, 591
Calpasoma, 208
Calstevenus, 317
Calycina, 707
Calycoceras, 472
Calymenella, 558
Calymenina, 551, 556, 558
Calyptraea, 337, 353, 366
Camaroidea, 733
Cambridioidea, 483
Cambridium, 483
Cambrocaris baltica, 590
Cambropachycope, 590
Camenella, 489
Camerata, 691, 716
Camerella, 278
Camerunograpta, 574
Campanile, 323, 364, 366
symbolicum, 351
Canadaspidida, 579
Canadaspis, 530
laevigata, 580, 590
perfecta, 579, 590
Cancellaria, 355, 367
Cancris, 82
Candeina, 85
Cannopilus, 134, 137
hemisphaericus, 134
schulzii, 134
Cannostomites, 193
Canoptum, 126
Cantalum, 126
Cantharidus, 348, 365
Cantharus, 355, 366
Canutus, 126
Capnodoce, 126
Capnuchosphaera, 126
Caprellidea, 584
Capulus, 353
Carabites, 676
Carbonicola, 427
Carcinoscorpius rotundicauda, 632
Cardiaster, 707
Cardinia, 415, 432
Cardiograptus, 737
Cardiosyne, 674
Cardita, 415
Cardium, 415
edule, 422
Carinolithes, 496
Cariridres, 677
Caririgryllus, 674
Cariririneura, 674
Caririraphidia, 674
Carpoidea, 698

Carterina, 78
Carterinida, 78
Carybdeida, 191
Caryocaris, 579, 590
Caryophyllia, 205
Caryophylliina, 205
Caryosphaeroides, 17
Cassianella, 428
Cassianostroma, 190
Cassidaria, 365
Cassiduloida, 707, 708, 716
Cassis, 355, 365
Castellaroina, 273
Casterella, 426
Castracollis wilsonae, 590
Catamarcaia, 435
Caucasina, 82
Caudofoveata, 300, 304
Cearagryllus, 674
Cellana, 347
Cellaria, 235, 236
Cenoceras, 455
Cephalaspidea, 356, 363
Cephalocarida, 525, 563, 566, 567, 570, 591
Cephalochordata, 745, 747
Cephalodiscida, 740
Cephalodiscus, 732
Cephalopoda, 300, 303, 314, 320, 433, 441, 451
Ceratites, 474
Ceratitida, 456
Ceratobulimina, 86
Ceratocara, 560
Cercomya, 415
Cercozoa, 109
Cerithiopsis, 355, 366
Cerithium, 351, 362, 365
Cetopirus complanatus, 576
Chaceon, 588
Chaetetes, 156, 208
Chaetetida, 156
Chaetoderma, 300
araucana, 304
Chaetodermatida, 304
Chaetodermis, 300
Chaetodermomorpha, 300, 304
Chaetognatha, 61
Chaetopleura, 310
Chama, 415
Chancelloria, 482
eros, 482
Chancelloriida, 478, 481
Chasmataspida, 529, 631, 633, 649, 651
Chasmataspis laurencii, 634
Cheilostomata, 223, 232, 233, 235, 239
Cheilotrypa, 232
Cheirothyris, 269, 280
Cheirurina, 551, 556
Cheleutoptera, 669
Chelicerata, 525, 527, 529, 532, 625, 630, 631, 649, 655
Chelodes, 308, 311
Chelodina, 308
Chelonethida, 640
Chemnitzia, 351, 368
Chernetida, 640
Chile, 272
Chileata, 272, 288
Chilenochonetes, 275
Chilina, 358, 368
parchappi, 369
Chiloguembelina, 85
Chilopoda, 520, 521, 528, 529
Chione, 415
Chionopsis, 429
Chirona (Chirona) varians, 576
Chironex, 172
fleckeri, 172
Chiton, 310
Chitonina, 310
Chlamys, 413
Chlidonophora, 280, 282
Chondrites, 754
Chondrophorae, 174
Chonetidina, 275, 288
Chonioconarida, 492
Chonopeltis, 578
Chonostrophia, 275
Chordata, 63
Choristida, 154
Chrysaora, 172
Chrysophyta, 133
Chuaria, 18, 21
Chuiliella, 312
Cibicides, 83
Cibicidoides, 82
Cidaris, 707
Cidaroida, 707, 716
Ciliophora, 133, 141, 142
Cirripedia, 563, 564, 565, 567, 576, 589
Cirsotrema, 366
Cladaster, 697
Cladocera, 564, 565, 567, 570, 572, 591
Cladochonus, 210
Cladonema, 180
Claraia, 413
Clarkecaris brasilicus, 582, 590
Clarkeia, 278, 285
Clarkeolepis, 485
Clavaxinellida, 154
Clavigera, 278
Clavilithes, 365
Clavulina, 75
Clevea?, 143
Climacocylis, 143
Climacograptus, 742
bicornis, 737
Clionidae, 154
Clitellata, 512
Cloudina, 18, 21, 56, 58
riemkeae, 21
Clymeniida, 456
Clypeasteroida, 704, 705, 707, 708, 716
Clypeopygus, 708
Clypeus, 708
Cnidaria, 59, 171, 186, 730
Cobcrephora, 309
Coccoidea, 525
Cocculiniformia, 331, 347
Cochlichnus, 769
Codonaria, 142

Codonella, 142, 144
Codonellopsis, 142
Coeloscleritophora, 478, 482
Coenholectypus, 707
Colchidites, 471
vulanensis australis, 469
Coleoidea, 459
Coleoptera, 657, 658, 659, 662, 671, 674, 676
Coleopteroides, 671
Collembola, 518, 525, 527, 655, 656, 658, 659, 660, 666, 677, 678
Colliclypeus, 708
Collodaria, 109
Columbella, 355
Cominella, 366
Compsothyris, 286
Comya, 434
Concavicarida, 588
Concentricycloidea, 681
Conchidium, 278
Conchifera, 300, 303, 311
Concholepis peruvianum, 324
Conchopeltida, 194
Conchopeltis, 191
alternata, 194
Conchostraca, 563, 564, 565, 572, 588, 591
Conchothyra, 353, 366
Conchyliocarida, 588
Congestheriella, 574
Coniconchia, 493
Conocardioida, 380
Conocardium, 380
Conolagena, 80
Conomedusites, 191
Conomitra, 367
Conopeum, 235, 236
Conophyton metula, 18
Conorboides, 86
Conostichus, 203
ornatos, 203
Contentalina, 317
Conularia, 198
africana, 198
quichua, 198
Conulariida, 196
Conulata, 191, 194, 196
Conus, 365, 365
Cooperina, 275, 290
Copepoda, 520, 525, 563, 565, 566, 567, 578, 593
Coprinisphaera, 756, 761
Corallimorpharia, 209, 214
Corallum rubrum, 200
Corbicula, 415
fluminea, 388
largillierti, 388
Corbisema, 134, 136, 137
geometrica, 134
Corbula, 415
Cordylophora, 208
Cornia, 574
Cornucoquimba, 611
Cornuspira, 77
Coronatae, 192, 209
Corrodentia, 670
Corumbella, 18
werneri, 21
Corymorpha, 179, 183
Corynexochida, 544, 549, 555, 556, 558, 560
Coryphostoma, 81, 95
Costacopluma 588
Costatumulus, 275
Cottaldia, 707
Crania, 272
Craniata, 272
Craniida, 272, 282, 288
Craniiformea, 269, 272
Craniops, 272
Craniopsida, 272, 288
Craspedacusta, 208
Crassatella, 415
Crassophyllum, 201
Crassostrea maxima, 419
Cratocora, 674
Cratoelcana, 677
Cratogenites, 677
Cratolocustopsis, 674, 677
Cratonemopteryx, 674
Cratonerthra, 674
Cratoneura, 674
Cratoraphidia, 677
Cratosolpuga wunderlichi, 640
Cratozeunerella, 674
Crepidula, 337, 353, 362, 366, 367
Cribrimorpha, 233, 238
Cribrorotalia, 84
Crinoidea, 681, 689, 716
Crinozoa, 684, 689, 710, 712, 716
Crioceratites, 469
Crioconarida, 492, 493
Cristatella, 225, 226
Crucella, 126
Crurithyris, 278
Crustacea, 524, 525, 527, 529, 532, 563, 568, 609, 630
Crustoidea, 733
Cruziana, 552, 751, 753, 756, 761, 766, 769, 772, 773
ancora, 767
Cryptocaris hootchi, 568
Cryptodonta, 411
Cryptomphalus, 360
aspersa, 324
Cryptonella, 280
Cryptopora, 286
Cryptospongia, 190
Cryptostomata, 229, 238
Cryptotreta, 271
Ctenocystoidea, 698, 716
Ctenoglossa, 355
Ctenophora, 59
Ctenophoraster, 697
Ctenopoda, 572
Ctenostomata, 232, 238, 239
Ctenostreon, 413
Cubomedusae, 191
Cubozoa, 190, 209
Cucullaea, 411
Cumacea, 564, 565, 566, 586
Cupularia, 236, 237
Curculiodes ansticii, 643
Curculionites, 673, 676
Cushmanella, 86

Cuspidaria, 415
Cyathocidaris, 721
Cyclacantharia, 275, 282
Cycladophora davisiana, 112
Cyclammina, 74
Cycleryon, 588
Cyclestheria, 572
hislopi, 567, 570, 572
Cyclestherida, 567, 570, 572
Cyclestherioides, 572, 574
Cyclobranchia, 345
Cycloclypeus, 84
Cyclocystoidea, 702, 715, 719
Cyclodontina, 358, 369
(*Plagiodontes*), 369
(*Plagiodontes*) *dentata*, 369
Cyclomedusa, 54
Cyclopoida, 578
Cyclopygoidea, 556
Cyclospira, 289, 290
Cyclostomata, 222, 226, 231, 232, 238, 239, 240
Cyclotrypa, 232
Cylichna, 356
Cylindrobullina, 356, 364
Cymatium, 355
Cymatocylis, 143
Cymbiola, 355
Cyndalia, 282
Cypraea, 353, 365, 366
Cypridea, 610, 616, 621
Cyprideis torosa, 615
Cypridina, 610
Cypridoidea, 603, 610
Cyprilepas holmi, 576
Cyrtina, 282
Cyrtodontida, 411
Cyrtolites, 313
Cyrtonellida, 313, 370
Cyrtosoma, 300, 303, 320, 433
Cystiphillida, 207, 208
Cystoporata, 228
Cytherella, 610
Cytherelloidea, 610
Cytheroidea, 603, 610
Cytheropteron, 611
Cyttarocylis, 143

D

Dacryoconarida, 492, 493, 494
Dactylocephalus, 558
Dadayiella, 143
Daedalus, 767
Dailyatia, 490
Dala, 590
peilertae, 593
Dalmanella, 277
Daonella, 428
Daphnia spinulata, 574
Darwinella, 482
Darwinuloidea, 603, 610
Dasyleptus, 765
Daturella, 143
Davidsonia, 290
Daviesiella, 244
Decapoda, 529, 564, 565, 566, 578, 587, 589
Delpuenteblatta, 674
Deltoideum lotenoense, 432
Deltopecten, 413, 428
Demospongea, 151
Demospongiae, 152
Denarioacrocrinus, 691
Dendrobranchiata, 525, 587
Dendroidea, 731, 732, 741
Dendrophyllia, 205
Dendrophylliina, 205
Dendrostracus, 574
lagarcitoensis, 588
Dentaliida, 316
Dentalium, 315, 316, 318
Derbyia, 273
Dermaptera, 525, 526, 661, 669, 674, 676
Dermapteroides, 669
Desmoceras floresi, 472
Destombesium, 277
Deuterostomia, 60
Devonocaris, 581, 590
Devonotarbus hombachensis, 649
Diadeloplax, 486
Diagoniella?, 157
Diaphanoptera, 656, 674
Diaphanopteroida, 664
Diartus, 127
Diasoma, 300, 303, 318, 320, 433, 434
Dibranchiata, 459
Dickinsonia, 54, 188, 512
Dickinsonida, 188
Dicloeopella borealis, 144
Dicondylia, 677
Dicroloma, 366
Dicromyocrinus, 691
Dictyocha, 134, 136, 137
Dictyocysta, 142
Dictyomitrella, 126
Dictyoptera, 656, 661, 668
Didymaulichnus miettensis, 766
Didymocyrtis, 127
tetrathalamus, 112
Didymograptus murchisoni, 736
(*Expansograptus*) *hirundo*, 736
protobalticus, 737
Dimorphichnus, 753, 766
Dimorphicnites, 552
Dinocardium, 429
Dinocerithium, 366
Dinophyceae, 138
Diodora, 333, 337, 348
patagonica, 367
Dipleurozoa, 188
Diplichnites, 753, 769
Diplocyma, 351, 368
Diplodetus, 708
Diplodon, 413, 430
matildense, 430
simplex, 430
Diplomoceras australe, 473
Diplopoda, 525, 528
Diploporita, 695, 712, 718, 723

Diplosolen, 223
Diplostraca, 525, 591
Diplotremina, 86
Diplura, 525, 655, 656, 661, 666, 667, 677, 678
Diptera, 525, 657, 658, 659, 662, 672, 674, 676
Discinisca, 271
Discinoidea, 288
Discolpus, 365
Discoporella, 236, 237
Discorbinella, 82
Discosorida, 454
Distephanus, 134, 135, 136, 137
crux, 135
speculum, 135
Docoglossa, 345
Dorothia, 74
Dorsanum, 355
Doryssa, 351, 367
Dosinia, 415
Dracochela deprehendor, 641
Dreissena, 397
Drepanochilus, 366
Drillia, 355, 367
Droltus, 126
Dromopoda, 651
Duostomina, 86
Dyris, 369
Dyscritosia, 286
Dysmorphoptila, 676
Dysmorphoptiloides, 676

E

Ebriales, 138
Ebriophyceae, 133, 138
Ebriopsis antiqua, 139
Ecdysozoa, 60, 531
Echinobrissus, 708
Echinochiton, 308
dufoei, 308
Echinocystitoida, 707, 716
Echinodermata, 63, 681, 689
Echinoida, 707
Echinoidea, 681, 685, 703, 716, 719
Echinolampas, 708
Echinozoa, 684, 699, 713, 716
Echiura, 61
Ectenolites, 473
Ectognatha, 677, 678
Ectoprocta, 221
Edmondia, 427
Edrioasteroidea, 700, 714, 716, 718, 719
Edrioblastoidea, 702, 716, 719, 723
Ehrenbergina, 81
Elaterites, 676
Elcana, 677
Electroma, 429
Electrophrynus mirus, 638
Eleutherokomma, 282
Eleutherozoa, 723
Eliasopora, 233
Ellesmerocerida, 453
Ellipura, 677, 678
Elphidiella, 84
Elphidium, 84
Emarginula, 348
Emeraldella, 631
Enantiopoda, 568
Encope, 709
Encrinaster, 698
Endoceratoidea, 451
Endocerida, 452
Endoneoptera, 670
Enetoplax, 305
Enoploclytia, 588
Ensifera, 676
Ensis, 400
Entactiniaria, 110
Entalimorpha, 317
Enteropneusta, 730, 731
Entobia, 761
Entognatha, 677, 678
Entolium, 413, 428
Entomophaga, 671
Entomostraca, 608
Entoprocta, 60, 239
Eoastrion, 16
Eobacterium isolatum, 15
Eobelemnites, 460
Eocaridacea, 581
Eocaris, 581, 590
oervigi, 590
Eocephalodiscus, 732
Eocerithium, 351, 367
Eocrinoidea, 696, 716, 718, 719
Eodictyonella, 272
Eodiscina, 549
Eodominina, 615
Eoentophysalis, 18
Eogastropoda, 346, 371
Eohomalonotus, 560
Eolimulus, 632
Eolyttonia, 275
Eopteria, 380, 381, 384
agustini, 381
Eoscaphella, 366
Eoscorpius, 636
Eospirifer, 289
Eostropheodonta, 273
Eoteuthis, 461
Eotrigonia, 436
Eouvigerina, 81
Ephemeroptera, 656, 661, 662, 664, 668, 674, 676
Ephemeropteroides, 668
Epicancella, 143
Epicaridea, 586
Epiphragmophora, 360, 369
Epiphyallina distincta, 193
Epiplocylis, 143
Epiplocyloides, 143
Epistomina, 86, 93
Epistominella, 82
Epitheliozoa, 482
Epitonium, 337, 355, 365, 366, 367
rugulosa, 365
Eponides, 82
Eridostracoda, 609

Eriphyla, 415
Erisocrinus, 691
Erodona, 415
Eryma, 588
Essoidia, 581
Estheriina, 574
astartoides, 588
Euarthropoda, 649
Eubaculites? rioturbiensis, 473
Eubora, 369
Eucalathis, 286
Eucarida, 566, 586, 590, 594
Euchelicerata, 631, 649
Eucrustacea, 590
Eudorina, 214
Eukarya, 52
Eulima, 355, 366
Eumalacostraca, 566, 580, 590, 593, 594
Eumetazoa, 147, 165
Eumycetopsis robusta, 17
Eunaviculopsis, 137
Eunicida, 506
Euomphalopsis, 348
Euomphalus browni, 348
Euphausia superba, 586
Euphausiacea, 564, 565, 586
Euphysa, 183
Euphysora, 179
Euproops, 632
danae, 649
Eupteriomorphia, 411
Eupulmonata, 358
Eurekapegma, 382
Eurydesma, 411, 428
Eurypterida, 527, 529, 631, 632, 651
Eurypterus, 632
Euscalpellum crassissimum, 576
Eutaxicladina, 154
Eutineura, 337
Eutintinnus, 143
Evolvocassidulina, 81
Exaesiodiscus, 689
Exigraptus, 737
Exogyra, 413, 421, 429

F

Facetotecta, 576
Fagnanoa, 348, 365
Fallax, 280
Falsilunatia limbata, 362
Falsilunatica, 355
Fasciolaria, 355
Favella, 143
Faviina, 205
Favosites, 208
Favrella, 469
Fenestrata, 226, 229, 239
Ferrazia, 426
Ferrojapyx vivax, 678
Ffynnonia, 277
Ficopomatus, 510.
Ficus, 355, 366
Filograna sociales, 510
Fischerina, 77
Fisherites, 160
Fissidentalium, 316
Fissurella, 333, 348, 366, 367
oriens, 324
Fissurelloidea, 348
Fissuridea, 348, 366
Fistulamina, 229
Fistulipora, 232
Flabellifera, 586
Flabellum, 205
Flexibilata, 691, 716, 718
Foraminiferida, 70, 133
Fordilla, 410, 433
troyensis, 433, 434
Fredericella, 226
Fremontella, 560
Frenguelliella, 413
Frondicularia, 80
Fungiina, 205
Furcirhynchia, 278
Fursenkoina, 81
Fusinus, 355
Fusulina, 76
Fusulinida, 75
Fusus, 365
Fuxianhuia, 649

G

Gabonestheria, 574
Gadilida, 316
Gadilimorpha, 317
Galeroconcha, 301
Gallegomorphoptila, 674, 676
Gansserina, 85
Gastraxonacea, 200
Gastrochaenolites, 426
Gastropoda, 300, 314, 320, 346, 433
Gastrotricha, 61
Gaudryceras varagurense patagonicum, 473
Gaudryinopsis, 74
Gauthieria, 707
Gauthiericeras santacrucense, 472
Gavelinella, 83
Gelatinosa, 151
Gemmellaroia, 282
Gemmula, 367
Genotia, 367
Geophilomorpha, 518, 528
Geralinura bohemica, 636
Gervillaria, 428
Gervilletia, 428
Gibbirhynchia, 278
Gigantocypris, 579, 599
Gigantoproductus, 244
Gigantostraca, 529, 632
Gigi, 126
Glabratella, 82
Glabrocingulum, 364
Glauconia, 365
Glenobotrydium, 17

aenigmatis, 18
Globanomalina, 86
Globigerina, 85, 86
Globigerinatheka, 96
Globigerinella digitata, 84
Globigerinelloides, 84, 85
Globigerinida, 84
Globigerinoides, 85, 86, 96
Globobulimina, 89
Globorotalia, 85
Globotruncana, 84, 85
Globotruncanella, 8
Globulina, 80
Glomospira, 73
Glosselytrodea, 674
Glossifungites, 761, 770, 775
Glottidia, 271, 280, 286
Glycymeris, 296, 411, 422
Glycymerita, 411
Glyphea, 588
eureka, 588
Glyphithyreus, 588
Glyptarca, 435
Glyptograptus, 742
Glyptotomaria, 364
Gmelinmagas, 280
Gnathichnus, 761
Gnathiidea, 566, 586
Gomphechinus, 707
Gondwanarachne, 649
argentinensis, 645
Goneplax rhomboides, 754
Goniatitida, 456
Goniobrochus, 286
Goniocidaris, 707
Goniocladia, 232
Goniograptus, 736
Goniophyllum, 207
Gonium, 214
Gorgansium, 126
Gorgonacea, 200
Gorgonia, 200
Goticaris, 590
Granuloreticulosa, 70, 133
Graphularia, 201
beyrichi, 201
Graptoestheriella, 574
Graptolithina, 730, 732, 731, 733
Graptoloidea, 741
Groeberella, 428
Grossouvrites gemmatus, 473
Grylloblattida, 674
Grylloblattodea, 669
Grypania, 16, 53
Gryphaea, 413, 420, 421
Gryphus, 280
vitreus, 281
Guandacolithus, 560
Guembelitria, 85, 96
cretacea, 88
Gunflintia, 16
Guttulina, 80
Gymnocystidea, 233, 234, 238
Gymnograptus, 736
Gymnolaemata, 222, 232, 238
Gymnosomata, 356
Gypospirifer, 278
Gyrocochlea, 358, 368
Gyrodes, 365
Gyroidinoides, 83
Gyrophyllum, 201
Gyroscala, 366

H

Hadriania, 366
Hadrotreta, 271
Haikouella, 749
Haimesastraea, 205
Haliotis, 334, 348
Halkieria, 58, 479
Hallex, 674
Hallidaya brueri, 192
Hallucigenia, 57
Halobates, 529
Haloplax, 305
Halysites, 208, 348
Hanleya, 310
Hannaites, 137
Hannatoma, 351
Hantkenina, 86, 96
Haplocnemata, 651
Haplophragmoides, 74
Haplopoda, 572
Happlodontus proterus, 640
Haptopoda, 631, 645, 651
Haptopodida, 645
Harpacticoida, 578
Hastigerina, 86
Hastigerinella, 86
Hastimima, 633, 649
Hatchericeras, 471
patagonense, 469
Hedbergella, 84, 85, 96
Helcion, 365
Helcionella, 312, 313, 433
asperoensis, 312
Helcionelloida, 301, 311
Helcionelloidea, 303, 371, 433
Heliacus, 356
Helicoplacoidea, 701, 715, 716, 718, 719
Helicostomella, 142
Helioporacea, 200
Helix, 360
aspersa, 324
lactea, 324
Helminthoidichnites, 769
Helminthopsis, 769
Hematitida, 460
Hemiaster, 708
Hemichenopus, 353, 366
araucanus, 365
Hemichordata, 63, 730, 731
Hemicidaroida, 707
Hemihoplites feraudianus, 471
Hemimerus, 525

Hemineoptera, 670
Hemiptera, 525, 656, 657, 658, 661, 662, 670, 674, 676
Hemipteroides, 670
Hemisinus, 367, 368, 369
Hemithecella, 308
Henningsmoenicaris, 590
Heraultipegma, 380, 383, 384, 433
Hercolepadida, 485
Hercolepas, 486
signata, 485
Heronallenia, 82
Hesselerella shermani, 586
Heteractinida, 157
Heteralosia, 275
Heterobranchia, 339, 356, 362, 363, 367, 368
Heteroconchia, 413, 435, 436
Heterocorallia, 208
Heterodonta, 407, 415
Heterogastropoda, 345
Heterohelix, 84, 85, 96
Heterophyllia, 208
Heteropoda, 355, 363
Heteropora, 232
Heterostegina, 84
Heterostropha, 346
Heterotecta, 301
Hexacorallia, 202
Hexacorbula, 429
Hexactinellida, 151, 157
Hexactinosa, 157
Hexagenites, 677
Hexameropsis, 677
Hexaphyllia, 208
Hexapoda, 518, 524, 525, 527, 529, 532, 630, 655, 657, 665, 678
Hiatella, 423
solida, 417
Hidagaienites arcuatus, 492
Hindella, 278
Hinnites, 413, 419
Hippocardia, 380
Hipponix, 366
Hippoporidra, 237
Hippuritoida, 415
Hirnantia, 277
Hirudinea, 503, 507
Hoeglundina, 86
Holaster, 707
Holasteroida, 707
Holcoptychites, 469
Holectypoida, 707
Holectypus, 707
Holopeltidia, 636
Holothuroidea, 681, 685, 699, 716, 723
Homalozoa, 698, 712, 716, 723
Homoctenida, 492, 493
Homoctenus, 493
Homoeospira, 278
Homoiostelea, 698, 713, 716, 719
Homoptera, 525
Homostelea, 698, 716, 719
Hoplitocrioceras, 469
Hoplitoplacenticeras plasticum, 473
Hoplocarida, 565, 582, 590, 593, 594
Hoploparia, 588
Hoplostraca, 579
Hsuum, 126
Huacoella, 273
Hummelinckiolus silhavyi, 642
Hungioides, 558
Hunickenolithus, 560
Huroniospora, 16
Hustedograptus, 737
Hutchinsoniella macracantha, 570, 591
Hyalospongea, 151
Hydra, 180, 183, 189, 208
Hydractinia, 180, 189
Hydrobia, 362
Hydroida, 189
Hydroides, 510
Hydrophiloidea, 661
Hydrozoa, 177, 188, 215
Hymenocaris dubia, 590
Hymenoptera, 526, 657, 662, 671, 673, 674, 676, 677
Hymenopteroides, 673
Hymenostraca, 579
Hyolitha, 196, 493, 496, 497, 498, 499
Hyolithes, 498, 499
Hyolithida, 496, 498
Hyolithus, 499
(*Orthotheca*) *multistriatus*, 499
Hyostragulum, 498
Hypechinus, 707
Hyperiidea, 584
Hypophylloceras nera, 473
Hypoturrilites, 472
Hypseloconida, 313, 314
Hypseloconus, 314
Hypsogastropoda, 353

I

Ibla, 576
Iheringiella, 709
Iheringinucula, 429
Iheringithyris, 280
Ilyocypris, 621
Inadunata, 691, 716, 718
Inarticulata, 269
Inoceramus, 411
Inozoa, 151
Insecta, 518, 522, 655, 656, 661, 666, 667, 678
Intejocerida, 452
Intihuarella, 435
Involutina, 86
Involutinida, 86
Isastrea, 205
Ischichucasyne, 674
Ischnocera, 670
Isechinus, 707
Isofilibranchia, 411
Isognomun, 417, 419
Isogramma, 272
Isograptus victoriae, 736, 737
victoriae maximus, 737
Isopoda, 563, 566, 584
Isoptera, 526, 662, 669, 674, 676, 677

Isoxys, 590
Itaboraia, 358
lamegoi, 369

J

Jacquesia, 426
Jadammina, 75
Janthina, 361
Japygoidea, 678
Jorgechlamys, 429
Jujuyaspis, 553
Juliana, 365

K

Kaitangata, 351
Kalentera, 428
Karreria, 82, 83
Karrerulina, 74
Katosira, 368
Kazacharthra, 570, 591
Kelanella, 489
Kennardia, 490
Keramosphaerina, 190
Keratosa, 154
Kimberella, 54, 55
Kinorhyncha, 62, 531
Kirklandia, 189
Kitakamithyris, 278
Kiwetinokia, 157
Knightoconus, 314, 487
Kolymonectes, 428
Kossmaticeras (Karapadites) centinelaense, 472
Krithe, 615
Kunmingella douvillei, 590
Kustarachne tenuipes, 642
Kustarachnida, 631, 642
Kutorgina, 273
Kutorginata, 273, 288
Kvania, 277

L

Laackmanniella, 142
Lacazella, 280
Laevicaudata, 572
Laevidentalium, 316
chubutensis, 316
Lagenida, 79
Lagunites, 351
Lahillia, 429
luisa, 429
Lamarckina, 86
Lamellibranchiata, 314
Lamelliconcha, 429
Lammuastacus longirostris, 588
Lampterium, 127
Laotira, 187
Lapsoderma, 674
Lapworthella, 489
Lariojablatta, 674
Larispongia, 157
Latentifistularia, 109
Laternula, 407
Laticarinina, 82
Latirus, 355
Latouchella, 312, 382, 433
Laudonomphalus, 689
Lazaichnus fistulosus, 754
Leaia, 531, 574
Leinzia, 426
Leiocopida, 609
Leiosphaeridia, 18, 21
bicrura, 21
Lemoneites, 631, 649
Lenticulina, 80
Leperditia, 599
Leperditicopida, 609
Lepidocaris, 530, 590, 591
rhyniensis, 570, 590, 591
Lepidocoeleus sarlei, 485
Lepidocoleomorpha, 484
Lepidocyclina, 83
Lepidopleurina, 309
Lepidopleurus, 309
Lepidoptera, 657, 662, 672, 674, 676
Lepidorbitoides, 84
Lepidurus, 572
Leptaenisca, 288
Leptella, 273
Leptobrachites trigonobrachiatus, 194
Leptodesma, 428
Leptodora, 564
kindtii, 567, 574
Leptodus, 275
Leptomedusae, 181, 209
Leptosalenia, 707
Leptostraca, 564, 565, 579, 580, 589
Lesueurigobius friessi, 754
Levipustula, 203, 275
Lichenopora, 232
Lichida, 549, 552, 556
Lima, 413, 419
Limipecten, 426
Limnomedusae, 209
Limnoperna fortunei, 388
Limoida, 411, 413
Limopsis, 411
Limuloides, 632
Limulus, 530, 648, 649
polyphemus, 632, 648
Linella avis, 18
Lingula, 244, 249, 251, 271
Lingulapholis, 272
Lingularia, 271
Lingulata, 270
Lingulichnites, 284
Lingulichnus, 284
Lingulida, 251, 270
Linguliformea, 269, 270
Lingulocystis, 696
Linoproductus, 275
Linucula, 429
Liocaris, 584
Lioplacodes, 351, 367

Liothyrella, 286
Liphistiomorphae, 628, 638
Lipoctena, 651
Lipodonta, 410
Lipostraca, 570
Lirioconarida, 492
Liriope tetraphylla, 180
Liripora, 232
Liris, 369
Lithiotis, 428
Lithistida, 154
Lithomyces, 205
Lithophaga, 423
nigra, 397
Lithorhizostomatida, 192
Litotrochus, 364
Littoridina, 353, 367, 369
Littorinimorpha, 35, 366
Lituolida, 73
Livarella, 126
Loboconcha, 301
Lobonotus, 588
Lobothyris, 280
Lockeia, 426, 753
Locustopsis, 677
Loftusia 74
Loligosepia, 460
Longiverena, 369
Lonsdaleia, 207
Lophogastrida, 584, 594
Lophophaena rioplatensis, 111, 112
Lophotrochozoa, 60
Lopochites, 481
Loricata, 305
Loricifera, 531
Lotorium, 355
Lottia, 347, 360
Loxostomina, 81
Loxostomun, 81
Lucapina, 348
Lucapinella, 348, 365
Lucifer, 589
Lucina, 415
Lucinisca, 429
Lunulites, 235, 236
Lychniscosa, 157
Lychniskida, 157
Lycophron, 558
Lymnaea, 358, 361
viatrix, 369
Lyothyrella, 280
Lyramula, 135, 137
Lyria, 355, 366
Lyrodesma, 435
Lytoceratida, 459
Lyttoniidina, 275

M

Macandrevia, 286
Macaronichnus, 768, 769
Machaeridia, 484
Machilida, 667
Mackenzia, 202, 203
Maclurites, 348
Macoma, 395, 415
Macrocheira, 588
kaempferi, 563
Macrocystella, 694
Macrora, 135
Mactra, 415
Mactromeris, 429
Magas, 280
Magellania, 280, 286
venosa, 244
Maikhanella multa, 481
Majungaella, 616
Malacostraca, 522, 526, 563, 564, 565, 567, 579, 590, 593
Malchiblastus, 694
Mandibulata, 532, 655
Mantodea, 668
Maorites densicostatus, 473
Maoritrigonia, 428
Margarites, 348
Marginella, 355, 367
violacea, 324
Marginopora, 67, 77, 78
Marginotruncana, 85
Marginulina, 80
Marrella, 57
splendens, 590
Martellia, 275
Martesia, 415, 424
Martinottiella, 75
Martinssonia, 530, 590
Matthevia, 308, 311
variabilis, 311
Matutella, 272
Maxillopoda, 574, 590, 591, 593, 608
Mazohidra, 190
Meandropsina, 78
Meandrospira, 77
Mecaster, 708
Mecoptera, 671, 674
Mecopteroides, 671
Mediospirifer, 282
Medusinites, 190
Medusozoa, 171, 175, 177, 183, 187
Megalobulimus, 358, 368
Megalodon, 415
Megaloptera, 662, 671, 674
Megamorina, 154
Meganeura, 530
Megarachne, 633, 649
servinei, 649
Megatebennus, 348,
Megateuthis, 463
Megatherium americanum, 3
Megathiris, 280
Meiatermes, 677
Melania, 351, 367
Melicerita, 235
Mellita, 709
Mellopegma, 433
Melongena, 355, 365
Melonis, 83

Membranipora, 224, 233, 235, 237
Merismopteria, 427
Meristella, 289
Meristelloides, 278
Mermia, 761
Merostomata, 630, 631, 651, 655
Mesocena, 137
Mesoconularia ulrichana, 198
Mesocorallia, 206
Mesodesma mactroides, 388
Mesogastropoda, 345, 346, 371
Mesolimulus, 632
Mesoproctus rowlandi, 636
Mesosaturnalis, 126
Mesothelae, 638
Metacopina, 609
Metacrinus, 691
Metacylis, 142
Metallognium personatum, 15
Metazoa, 165
Meyerella, 588
Mickwitzia, 287
Micraster, 719
Microconchida, 494
Microcoryphia, 667, 677
Micromitra, 271
Micropedina, 707
Microporella, 235
Micropsis, 707
Microthelyphonida, 640
Micrura, 646
Mictacea, 584
Migransia, 574
Miliammellus, 86
Miliammina 73
Miliolida, 77
Millepora, 179, 189
Milleporida, 189
Minetrigonia, 428
Miomelon, 355, 366
    triplicata, 365
Miomoptera, 674
Mirifusus, 126
Mitra, 355, 367
Mitrella, 355
Mitrosagophora, 489
Mixtipecten, 429
Modiolus, 411
Modiomorphoida, 413
Moerisia, 183
Mollusca, 60, 300, 346, 380, 477, 478, 486, 512
Monesichnus ameghinoi, 754
Monocondylea, 430
Monolaria, 353, 366
Monoleiolophus, 574
Monomorphichnus, 753
Monophoraster, 709
Monoplacophora, 300, 303, 433
Monorthis, 277
Monotis, 413
    subcircularis, 428
Monstrocrinus, 691
Monteleonia, 429
Montlivaltia, 205
Monura, 656, 667, 677
Morgamia, 351
Morozovella, 85
Mourlonia, 364
Mucronaspis, 558, 560
Mucrospirifer, 282
Mulinia edulis, 388
Multiplacophora, 308, 485, 486
Multispinula, 271
Murex, 355, 362, 366
Mya, 407, 415
Myalina, 411, 426
Mycetopoda, 430
Mygalomorphae, 628, 638
Myodocopida, 607, 609, 610
Myofossa, 427
Myoida, 415
Myona? *queenslandica*, 433
Myonia, 428
Myophorella, 413
Myophorigonia, 428
    jaworskii, 428
Myriapoda, 522, 528, 529, 532, 630, 655
Myriapodomorpha, 678
Mysida, 564, 566, 584, 594
Mysidacea, 564, 565, 584
Mystacocarida, 563, 565, 566, 578, 593
Mytiloida, 411
Mytilus, 180, 400, 404, 411, 418
    californianus, 397
    edulis, 395, 397
    edulis chilensis, 388
    edulis platensis, 388
Myxococcoides, 18
Myzostoma, 503, 508

N

Nacella, 347
    magellanica, 367
Nadiadopsis, 426
Naiadites, 411, 427
Nanivitrea, 369
Nanorthis, 277
Narcomedusae, 209
Narkemina, 676
Narkeminoidea, 678
Nassa, 355, 365
Nassarius, 365
Nassellaria, 105, 110
Natica, 340, 355, 362, 365, 366, 367
Naukat, 273
Nausitoria, 397
Nautilida, 454
Nautiloidea, 453, 454, 467
Nautilus, 441, 443, 445, 449, 454, 455, 459, 462, 474, 463, 466
Naviculopsis, 135, 136, 137
Nectiopoda, 569
Nehedia, 380, 385
Neilo (*Neiloides*), 429
Neithea, 413, 421
Nemagraptus gracilis, 617, 737
Nematoda, 62, 531

Nematomorpha, 62, 531
Nemertea, 60
Neoamphitrite, 508
Neobulimina, 81
Neocalliostoma, 348
Neochonetes, 275
Neocorbicula, 430
Neogastropoda, 345, 355, 361, 366
Neogloboquadrina, 85
Neoimbricaria, 355, 367
Neoinoceramus, 429
Neoloricata, 309, 311
Neomeniomorpha, 300, 304
Neomphalina, 360
Neomphalius, 350, 365
freterae, 348
Neopilina, 301, 302, 303, 313, 433, 434
Neoplatyteichum, 348, 364
Neorhynchia, 269
Neorinella, 676
Neoschwagerina, 76
Neospirifer, 278
Neotaenioglossa, 351
Neotaxodonta, 411
Neotrigonia, 436
Neoveenia, 619
Nephrops norvegicus, 754
Nereis, 507
Nereites, 761
Nerinea, 364, 365
Nerinella, 365
Nerita, 350, 365
Neritaemorpha, 350
Neritimorpha, 346
Neritina, 364
ortoni, 369
Neritoidea, 328
Neritopsina, 330, 337, 339, 350, 351, 363
Neritopsis, 364
Neseuretus, 552, 558
Neuroptera, 671, 674, 676, 678
Neuropteroides, 671
Nicholsonella, 228
Nigeria, 619
punctata, 619
Ningulella, 615
Nisusia, 273, 288
Nodipecten, 429
Nodosaria, 80
Nodospira, 364
Nonion, 83
Nonionella, 83
Noradonta, 435
Notiochonetes, 275
Notocaris, 531, 584
Notocidaris, 707
Notoconorbina, 82
Notopamphagopsis, 674
Notoplanulina, 83
Notoptera, 669
Notorotalia, 84
Notostraca, 525, 563, 564, 572, 591
Novocrania, 251, 272, 286
Nowakia, 493
Nubecularia, 77
Nucleata, 280
Nucleolites, 708
Nucleopygus, 708
Nucula, 410
Nuculana, 426
Nuculoida, 410
Nuculopsis, 428
Nuda, 151
Nudibranchia, 357
Nummodiscorbis, 82
Nummulites, 84

O

Oberhauserella, 86
Obolella, 273
Obolellata, 272, 288
Obolellida, 288
Obolus, 271
Octactis, 135, 137
pulcra, 135
Octocorallia, 199
Octomedusa, 190, 193
Octopoda, 462
Oculina, 205
Ocypode, 588
Odonata, 525, 656, 662, 664, 668
Odonatoptera, 668, 674, 676
Odonatopteroides, 668
Odontocymbiola, 366
magellanica, 324
Odontostomus, 358
Oehlertella, 271
Oelandia, 312
Oelandiella, 312
Oepikila, 380, 384
Oina, 273
Olcostephanus, 469
atherstoni, 469
Oldhamia, 756, 766
antiqua, 766
flabellata, 766
radiata, 766
Olenellina, 549, 555
Olenellus, 487, 560
Olenoides serratus, 544
Oligochaeta, 503, 507, 512
Oligoneoptera, 670
Oligophylloides, 208
Oligotrichida, 133, 142
Olindias sambaquiensis, 181
Oliva, 355
Olivancillaria, 355, 367
Olivella, 355, 367
Ollenellina, 560
Omphaloptycha, 364
Omphalotrochus antiquus, 348,
Oncocerida, 454
Oncograptus, 737
Oniscoidea, 586
Onniella, 277
Onychophora, 62, 512, 531

Onychopoda, 572
Onychopterella augusti, 530, 649
Onychotreta, 282
Oolina, 80
Ophicrossota, 698
Ophiocistioidea, 701, 714, 716, 719
Ophiomorpha, 756
Ophiuriodea, 681, 685, 697, 719
Ophthalmcumacea, 586
Opilioacariformes, 651
Opiliones, 641, 651
Opilionida, 529, 641, 646
Opisthobranchia, 344, 356, 364, 371
Opistothelae, 638
Oplophorus, 589
Oppelismilia, 205
Orbiculiforma, 126
Orbiculoidea, 271
Orbitoides, 84
Orbitolina, 75
Orbulina, 85, 86, 96
universa, 85
Orbulinoides, 96
Orchocladina, 154, 165
Ordovizona, 615
Oridorsalis, 83
Oriocrassatella, 427
Ormathops, 558
Ormosella, 143
Orstenocarida, 574
Orthalicus, 369
Orthaulax, 365
Orthida, 277, 288, 289
Orthocerida, 453
Orthogastropoda, 346, 347, 371
Orthograptus, 742
Orthopsis, 707
Orthoptera, 656, 664, 669, 674, 676
Orthopteroides, 668, 669
Orthotetidina, 273, 288
Orthotheca, 499
Orthothecida, 496, 497
Osachila, 588
Osangularia, 83
Oscillatoriopsis, 18
Ostracoda, 563, 564, 565, 578, 579, 589, 593, 609
Ostrea, 413, 419, 429
alvarezii, 396
edulis, 395
Ostreoida, 411, 413
Otala, 360
lactea, 324
Otapiria, 428, 432
Oxydiscus keideli, 364
Oxytoma, 413
Ozawainella, 76

P

Pachychilus, 367
Pachycymbiola, 366
Pachydesmoceras, 472
cf. linderi, 472
Pachymagas, 280
Pachyteuthis, 460
Pacitrigonia, 429
Paguristes, 588
Paguroidea, 589
Palaeactinia, 203
Palaeactis, 202, 210
Palaeanodonta, 427
Palaeastacus, 588
Palaechinoida, 716
Palaechinoidea, 707
Palaeoanemone marcuse, 203
Palaeocardia, 428
Palaeocaridacea, 582
Palaeoceras, 473
Palaeocopida, 609, 617
Palaeodictyoptera, 674
Palaeoheterodonta, 413
Palaeoisopoda, 631, 648
Palaeoisopus, 648
problematicus, 530
Palaeolima, 427
Palaeolimnadia, 574
Palaeolimnadiopsis, 574
Palaeoloricata, 308, 311
Palaeolyngbya, 18
Palaeoneilo, 427
Palaeonucula, 428
Palaeopalaemon, 590
newberryi, 588
Palaeopantopoda, 631, 648
Palaeopascichnus, 766
Palaeophonus, 636
Palaeophycus, 769
Palaeoptera, 667, 674
Palaeoscolecida, 505
Palaeoscolex, 505, 512
Palaeospongilla chubutensis, 153
Palaeostomatopoda, 582
Palaeosulcachites, 481
Palaeotaxodonta, 410, 411
Palaeotextularia, 76
Palaeotrimerella, 272
Paleoanculosa, 367
Paleobulimulus, 358, 368
Paleokoenenia mordaz, 640
Paleolimulus, 632
Paleomerus, 631, 649
Paleopantopus, 648
maucheri, 648
Paleorivularia ontarica, 21
Paliella, 190
Palmoxytoma, 432
Palmula, 80
Palpigradi, 640, 651
Paludestrina, 368
Paludina, 367
Pancrustacea, 532, 630
Panopea, 415
Panopeus, 588
Pantanellium, 126
Pantopoda, 631, 648, 655
Parabinneyites paynensis, 472
Parablastoidea, 696, 719

Paraconularia acuminata, 198
africana, 198
anteloi, 198
chesterensis, 196
pulcheria, 198
sueroi, 198
tepuelensis, 198
ugartei, 198
Paracrinoidea, 691, 710, 716, 718
Paracyclestheria sinensis, 572
Paradictyocha, 135
Paraeuthria plumbea, 362
Parafavella, 143
Parafissurina, 80
Parafusulina, 76
Paragastropoda, 370
Paraglauconia, 365
Paraglossograptus, 737
tentaculatus, 617
Parahsuum, 126
Parainsecta, 677, 678
Paralenorthis, 277
Parallelodon, 428
Paramedusium, 190
Paranaleaia, 574
Paranarkemina, 674, 676
Paraneoptera, 670
Paranomia, 418
Paraplecoptera, 678
Pararotalia, 84
Parasitiformes, 651
Paraster, 708
Parathranium, 138
Parazoa, 147, 165
Paronaella, 126
Parsimonia, 510
antiquata, 510
Parundella, 143
Parvancorina, 54, 530
Parvicingula, 126
Parvilucina, 429
Patagonichnus, 753
Patagonoacrocrinus, 691
Patagorhynchia, 278
Patella, 299, 333, 337, 340, 346, 360
fuenzalidae, 347
Patellina, 79
Patellogastropoda, 297, 328, 330, 331, 332, 337, 339, 345, 346, 363, 365
Paterina, 271
Paterinata, 271
Paterinida, 271, 288
Patinigera, 347
deaurata, 324, 367
magellanica, 324
Patinopecten, 429
Paulinea, 435
Paulocaris, 531, 584, 590
Pauropoda, 528
Paxyodon priscus, 430
Pecten, 400, 413, 421
Pectinaria, 508
Pectinatella, 225, 226
Pectinoida, 411, 413
Pedum, 425
Pedunculata, 576
Peelerophon oehlerti, 364
Pelagia, 193
Pelagiella, 363, 370
Pelagodiscus, 271, 281
Pelecypoda, 300, 303, 314
Pelicaria, 366
Pelmatozoa, 723
Peltabellia, 560
Peltocrioceras deeckei, 471
Peneroplis, 78
Penion, 355, 366
Pennatula, 201
Pennatulacea, 200
Pensarnia, 435
Pentamerida, 277, 282, 288
Pentameridina, 278, 288
Pentastomida, 579
Peonza, 355
Peracarida, 526, 566, 567, 578, 583, 584, 589, 590, 594
Periploma, 407
(*Aelga*), 429
Perissodonta, 353, 366
Perissoptera, 365
Peristerothyris, 280
Peronaeus, 367
Perspicaris dictynna, 580
recondita, 580
Perugonia, 428
Perulata, 365
Peruvispira, 364
Petalobrissus, 708
Petalotricha, 142
Petricola pholadiformis, 417
Petrocrania, 272
Petropoma, 365
Peytoia, 190
Phacopida, 544, 548, 551, 556, 560
Phacopina, 544, 551, 556, 558
Phaeoconchia, 111
Phaeocystina, 110
Phaeodaria, 102, 105, 110
Phaeogromia, 110
Phaeosphaeria, 110
Phalacrocidaris, 707
Phalangida, 641
Phalangiotarbida, 631, 646, 651
Pharetronida, 154, 157
Phasmatoptera, 674
Phasmida, 525
Phasmodea, 669
Phestia, 427
Pholadomya, 415
Pholadomyoida, 415
Pholas, 423
Phoronida, 60
Phosphatocopida, 590
Phosphatocopina, 579, 599
Phosphatoloricata, 309, 311
Photinula, 348
Phragmoteuthida, 460
Phrynichida, 637
Phrynus resinae, 638

Phthiraptera, 670
Phycodes, 18, 767
Phylactolaemata, 225
Phylloblatta, 674
Phyllobrissus, 708
Phyllocarida, 520, 563, 564, 566, 567, 579, 590, 593
Phylloceratida, 458, 474
Phyllodocida, 506
Phyllograptus nobilis, 736
Phyllopoda, 570, 591, 593
Phymosoma, 707
Phymosomatoida, 705, 707
Physa, 358, 361, 367, 368
Piatnitzkya, 275
Pikaia, 748
Pileus, 303
Pilina, 313
Pilla, 615
Pilona, 433
Pinatotoechia, 275
Pinctada martensi, 397
Pinna, 413, 419
Pinnocaris, 318, 379, 380, 384
Pitar, 415, 429
Pitarella, 429
Placenticeras, 472
    cf. santacrucense, 472
Placophora, 300, 303, 305
Placozoa, 59
Plagiostoma, 428
Planes marinus, 589
Planipennia, 657, 658, 671
Planolites, 753
Planomalina, 85
Planorbis, 358
Planorbulina, 83
Planulina, 83
Plathyhelminthes, 60
Platidia, 286
Platipygus, 708
Platyceras, 348
Platycopida, 610, 614
Platysolenites, 94
Platystrophia, 289
Platyteichum, 364
Plaxiphora, 310
Pleconeoptera, 668
Plecoptera, 656, 662, 668, 674
Plecopteroides, 668
Plectofrondicularia, 80
Plectonotus, 364
Plectronoceras, 473
    cambria, 473
    liaotungense, 473
Pleocyemata, 588
Plesiosiro, 646
    madeleyi, 645
Pleurochonetes, 275
Pleurocoela, 345
Pleurodictyum, 208
Pleuromya, 415
Pleurostomella, 82
Pleurothyrella, 282
Pleurotoma, 365
Pleurotomaria, 363, 364
Pleurotomella, 367
Plicatula, 413
Plicirhynchia, 278
Pliomerina, 558, 560
Plumatella, 226
Plummerita, 85
Plumulites, 485, 490
Pneumodesmus newmani, 529
Podichnus, 284
Podocopida, 609, 610, 617
Podocyrtis, 127
Pododesmus, 418
Poecilostomatoida, 578
Pogonophora, 61
Pojetaia, 410, 435
    runnegari, 434
Polinices, 355, 362
Polychaeta, 503, 506, 512
Polycystina, 102, 109
Polydora, 508
Polymenophorea, 142
Polymesoda, 429, 430
Polymorphina, 80
Polyneoptera, 669
Polyplacophora, 300, 303, 305, 308, 311, 486
Polyptychoceras, 472
Polysacos, 486
    vickernianum, 308
Polyschides tetraschistus, 317
Polyzoa, 221
Pomacea, 351
    maculata, 324
Pomatoceros, 510
Porambonites, 288
Porifera, 59, 165, 482
Poroecus, 142
Poromya, 415
Porphyrobaphe, 360, 369
Posidonia, 39, 413
Posidoniella, 427
Posidonotis, 432
Potamides, 351, 367, 368
Potamolithoides, 369
Potamolithus, 353, 368, 369
Poteria, 351
Potrerilloblatta, 674
Praebulimina, 81
Praecardioida, 411
Praeconocaryomma, 126
Prasopora, 228
Preacanthochiton, 308, 309, 311
Priapulida, 62, 531
Pricyclopyge, 552
Prionocidaris, 707
Prionodonta, 411
Priscansermarinus barnetti, 576
Probivalvia, 483
Procoelomata, 484, 489
Procytherura, 615, 616
Productida, 269, 273, 288
Productidina, 275
Proetida, 548, 551, 552, 556, 558, 560
Prolecanitida, 456

Promathilda, 364
Promytilus, 426, 427
Proneomenia gerlachei, 304
Propeamussium, 421, 432
Proraster, 708
Proscaphella, 355
Prosobranchia, 344, 345, 371
Prosopiscus, 558, 560
Protacarus crani, 644
Protaconeceras, 469
Protanisoptera, 678
Proterocarcinus, 588
Proteroctopus ribeti, 462
Protista, 109, 133
Protobalanus, 486
hamiltonensis, 485
Protobranchia, 410, 411, 435
Protocallianassa, 588
Protocaris marshi, 590
Protoctista, 70, 133
Protodelphax, 674
Protodipleurosoma, 189
Protohemichenopus, 353, 364
Protohemiptera, 656
Protohydra, 183, 189
Protomedusae, 187
Protomonaxonida, 154
Protorhabdonella?, 143
Protorthida, 277, 288
Protorthoptera, 678
Protoscolex, 505
batheri, 507
Protoskenidioides, 277
Protospiralichnus, 766
Protospongia?, 157
Protovirgularia, 426, 753
Protozyga, 278
Protura, 518, 526, 527, 655, 656, 658, 660, 666, 677, 678
Prunum, 367
Psammichnites gigas, 766
Psammosphaera, 72
Psephechinus, 705
Pseudestherites, 574
Pseudisograptus, 737
Pseudoclimacograptus angulatus, 737
Pseudoconocardium, 380, 384, 386
Pseudofax, 366
Pseudoheliodiscus, 126
Pseudoholaster, 707
Pseudokossmaticeras paulckei, 473
Pseudoliva, 365
Pseudomonotis, 413
Pseudomyona, 382
Pseudonodosaria, 80
Pseudonymphes, 674
Pseudophillipsia, 558
Pseudophyllites loryi, 473
Pseudopolymorphina, 80
Pseudoscorpiones, 640, 651
Pseudoscorpionida, 525, 634, 636, 640
Pseudosiderolites, 84
Pseudospiroplectinata, 74
Pseudotylostoma, 365
Psilonichnus, 761, 772
Psocoptera, 670
Psocopteroides, 670
Ptenoglossa, 355, 366
Pteria, 403, 411
Pterioida, 400, 411
Pteriomorphia, 407, 411, 435, 436
Pterobranchia, 730, 731
Pterobranchites, 732
Pteroide, 201
Pteromyrtea, 429
Pteropoda, 345
Pterotrigonia, 413, 429
Pterygota, 519, 527, 530, 656, 663, 666, 667, 677
Pterygotus, 632
bolivianus, 649
Ptiloncodus, 304
Ptilosarcus, 201
Ptomatis, 364
Ptychocylis, 143
Ptychomya, 415
Ptychopariida, 548, 549, 552, 554, 555, 556, 560
Pugnellus, 365
Pullenia, 83
Pulleniatina, 85
Pulmonata, 344, 345, 357, 367, 368, 371
Pulsiphonina, 82
Pumilocaris, 579
Pumilus, 280
Punastrophia, 278
Puncioidea, 609
Puncturella, 348
Pupoides, 367
Puzosia vegaensis, 472
Pychinella, 312
Pycnogonida, 525, 526, 527, 529, 630, 631, 646, 648, 649
Pygaspis, 584
Pygaster, 707
Pygasteroida, 707
Pygites, 280
Pygocephalomorpha, 564, 584, 590, 591
Pygope, 280
Pygopistes, 708
Pyramidina, 81
Pyramus, 426, 427
Pyrgo, 77, 78
Pyrgulifera, 351, 367
Pyropsis, 365
Pyrrophyta, 133, 138
Pyrula, 355, 366
Pyrulina, 80

Q

Quadratonucula, 427
Quadrimedusina, 191
quadrata, 191
Quadrimorphina, 83
Quileanella, 312
Quinqueloculina, 78

R

Radiolaria, 101, 109, 133
Radulonectites, 432
Rafinesquina, 282
Ramellina?, 190
Ramulina, 80
Receptaculita, 159
Receptaculites bolivianus, 160
camachoi, 160
Recurvoides 74
Redlichiida, 549, 560
Redlichiina, 555, 560
Rehbachiella, 530, 590, 591
kinnekullensis, 570, 588, 591
Reino Animal, 515, 689
Remaneica, 75
Remesella, 74
Remipedia, 520, 525, 563, 565, 566, 568, 591
Renilla, 174, 201
Reophax, 73
Reptaria, 232
Reptomulticava, 232
Reticulipora, 232
Reticulochlamys, 413, 429
Reticulomyxa, 66
Reticulosa, 157
Retispira, 350, 364
Retroceramus, 411, 432
Retrotapes, 429
Retusa, 356
Retzia, 278, 290
Rhabdammina, 72
Rhabdinopora flabelliformis, 13
Rhabdonella, 143
Rhabdopleura, 730, 732
Rhabdopleurida, 740
Rhabdopleuroides, 732
Rhacopoda, 301
Rhaphidioptera, 671, 674, 676
Rhinogastra, 643
Rhizocephala 566, 578, 589
Rhizomorina, 154
Rhizostomeae, 193
Rhizostomites admirandus, 192
Rhizostromella, 190
Rhombifera, 694, 712, 718, 723
Rhombopora, 229
Rhotomagense, 472
Rhychonellida, 250, 264, 278, 281, 282, 286, 288, 289
Rhynchocoela, 60
Rhynchonellata, 277
Rhynchonelliformea, 269, 272
Rhynchonelloidea, 278
Rhynchota, 670
Rhyniella praecursor, 530, 677
Rhytiodentalium, 318
kentuckyensis, 317
Ribeiria, 380, 384
cf. compressa, 381, 382
francae, 381
spinosa, 381, 382
Ribeirioida, 380
Richthofenia, 275, 282
Richthofenioidea, 280
Ricinulei, 634, 643, 651
Ricinuleida, 643
Ringicula, 356
Robertina, 86
Robertinida, 86
Robustum, 309
Rocacarcinus, 588
Rocaleberis, 619
araucana, 619
nascens, 619
Rocella, 135
Rochinia, 588
Roesleriana, 674
Romaleon, 588
Rosalina, 82
Rosselia, 203
sociales, 203
Rostricellula, 278
Rostroconchia, 300, 303, 314, 318, 320, 380, 410, 433
Rotaliida, 82
Rotalipora, 85
Rotifera, 61
Rotularia, 510
Roveacrinus, 691
Ruegenella, 280
Rugoglobigerina, 85
Rugosa, 206, 208
Rugosochonetes, 275
Rugostrophia, 278
Rusophycus, 552, 753, 756, 766, 769
Rzehakina, 73

S

Sabella, 508
Sabellaria, 508
Saccelatia, 615
Sachitida, 478
Sacoglossa, 345, 356
Saghalinites kingianus involutior, 473
Salpingella, 143
Saltatoria, 669
Salterella, 486, 487, 488
Samaroblatta, 674
Sanctacaris, 530, 631, 649
Sanguinolites, 426, 427
Sanjuanetes, 275
Sanjuania, 278
Sanmartinoceras patagonicum, 472
Saracenaria, 80
Sarcinella, 510
occidentalis, 510
Sarcodina, 109, 133
Sarcoptilus, 201
Sarsostraca, 570
Scalpellum, 576
juliense, 576
palaeopatagonicum, 576
Scaphander, 356
Scaphiocoelia, 280
Scaphopoda, 300, 314, 318, 320, 433, 434
Scaphorella, 413
Schizaster, 708

Schizodus, 426
Schizomida, 634, 636, 646, 651
Schizopeltidia, 636
Schizoporella, 235
Schizoramia, 532
Schizosmittina, 235
Schuchertella, 269, 273
Schwagerina, 76
Sciponoceras santacrucense, 472
Scissurella, 348
Scleractinia, 203, 214
Sclerasterias, 697
Sclerospongea, 151, 156
Scolodonta semperi, 367
Scolopendromorpha, 528
Scorpiones, 634, 651
Scorpionida, 525, 529, 634
Scoyenia, 761, 769
Scrippsiella nutricula, 105
Scrobicularia, 395
Scurria, 347
Scutigeromorpha, 525
Scutopoda, 301
Scyphomedusae, 192, 198, 209
Scyphozoa, 174, 177, 191
Sekwia, 21
Selenaria, 237
Selenoides, 160
Selenopeltis, 553
Semaeostomeae, 193, 209
Sepia, 442, 446, 462, 463
Sepiida, 461
Septatopora, 226
Septemchiton, 309
Septemchitonina, 309
Septibranchia, 415
Septimyalina, 427
Septocardia, 428
Septopora, 224
Septosyringothyris, 280
Sergestes, 589
Serpula, 507, 510
    patagonica, 510
Serpulorbis, 353, 366
Sessilia, 576
Shankouclava shankouense, 747
Sheppardiconcha, 351, 367, 369
    bibliana, 369
Sidneyia, 530, 631
Sieberella, 278
Sigapatella, 353, 366
Sigmoilinita, 78
Sigmomorphina, 80
Silicoflagellata, 133
Silicoloculinida, 86
Sinosachites, 479
Sinuites, 371
Sinum, 355
Siphogenerinoides, 81, 95
Siphogonuchites, 481
Siphonalia, 366
Siphonaptera, 672
Siphonaria, 357, 360
    lessoni, 362
Siphonobolus, 271
Siphonodentalioida, 316
Siphonodentalium, 315, 317, 318
Siphonopoda, 301, 314
Siphonostomatoida, 565, 578
Siphonotreta, 271
Siphonotretida, 271, 288
Sipuncula, 512
Skara, 530, 590
    anulata, 574
    minuta, 574
Skaracarida, 574, 593
Skenidioides, 277
Skolithos, 753, 761, 769, 772, 773
Slimonia, 632
    boliviana, 649
Soberanea, 745
Solariella, 348, 365
Solemya, 395, 411
Solen, 415
    (*Eosolen*), 429
Solenoconcha, 314
Solenogastres, 300, 301, 304
Solifugae, 634, 636, 640, 651
Solpugida, 640
Sorbeoconcha, 351, 363, 366
Sorites, 78
Sowerbyella, 273
Spatangoida, 705, 708, 716, 719
Spelaeogriphacea, 583
Spelaeogriphus, 583
Speleonectes lucayensis, 591
Sphaeroidina, 82
Sphaeroidinella, 86, 96
Sphenothallus, 196
Sphinctozoa, 151, 154
Spineilo, 429
Spinicaudata, 564, 572
Spiriferida, 278, 289
Spiriferidina, 278
Spiriferina, 280
Spiriferinidina, 280
Spirillina, 79
Spirillinida, 79
Spirobolivina, 81
Spirobranchus, 510
Spirocyclina, 74
Spiroloculina, 78
Spiroplectammina, 74
Spirorbis, 507
Spirosclerophorida, 154
Spirosigmoilinella, 73
Spirotrichia, 142
Spirula, 459, 462, 463
Spitidiscus, 469
Spixia, 358, 369
Spondylus, 413, 419
Spongeliomorpha, 769
Spongilla patagonica, 153
Spongiomorphidae, 190
Sporobulimina, 80, 81
Spriggina, 54, 512
Spumellaria, 105, 110

Squinabolella, 126
Staffella, 76
Stauriida, 207, 208
Stauromedusae, 178, 209
Staurophora mertensi, 180
Steenstrupiella, 143
Steginoporella, 236
Steinmanella, 413, 429
Stelidiella, 143
Stellaria, 366
Stenoglossa, 355, 345
Stenolaemata, 226, 238, 239
Stenopilus, 552
Stenoscisma, 278
Stenosemella, 142
Stenothecoida, 483
Stenothecoides, 483
Stephadiscus, 358, 368
Stephanoda, 368
Stephanoscyphus, 194
Stigmatopygus, 708
Stilostomella, 82
Stolonifera, 199
Stolonoidea, 733
Stomatopoda, 565, 566, 582
Strangulites, 371
Straparollus (*Euomphalus*) *subcircularis*, 348
Stratifera undata, 18
Streblochondria, 427
Strepsiptera, 671
Streptopinna, 425
Streptorhynchus, 273
Striactaeonina, 364
Strobilepis, 486
Stromatopora venezuelensis, 156
Stromatoporata, 155
Stromatoporidae, 207, 210
Strombus, 353, 362, 366
gigas, 324
Strophalosiidina, 275
Strophocheilus, 368
(*Austroborus*), 369
charruanus, 367
globosus, 369
Strophomenata, 273
Strophomenida, 273, 286
Strophomenidina, 273, 288
Struthiochenopus, 353, 366
Struthiolarella, 353, 366
Struthiolaria, 353, 366
Struthiolariopsis, 365
Struthioptera, 353, 366
Stutchburia, 428
Stygotantulus stocki, 563
Stylaster, 179, 190
Stylasterida, 189
Stylastraea, 207
Stylicauda, 142
Styliolina, 493
clavulus, 493
Stylommatophora, 345, 358, 361, 364, 368
Stylonurus, 632
Stylophora, 698, 712, 716, 719
Succinea, 367
meridionalis, 358
Suctoria, 672
Sudonassarius, 355
Sueroacrocrinus, 691
Sunnaginia, 489
Surcula, 365
Sutherlandia, 210
Swiftopecten, 429
Symphyla, 529
Synaptites, 700
Syncarida, 566, 582, 591
Syntomaria, 286
Syntrophia, 278
Syntrophiidina, 278, 288
Syringomorpha nilssoni, 766
Syringospira, 282
Syrinx aruanus, 323
Systellomatophora, 357

T

Tabanus, 676
Tabulata, 207, 208, 210
Tabulospongiida, 156
Tachypleus gigas, 632
tridentatus, 632
Tacuaremboia caorsii, 430
Taenidum, 769
Taffia, 273
Taiophlebia, 674
Tajinella?, 499
Talacastella, 380, 381, 384
herrerai, 381
Tambia, 769
Tanaidacea, 564, 565, 566, 586
Tannuolina, 489
Tantulocarida, 563, 578, 593
Tapajotia, 273
Taphirus, 358
Taphius, 368
Tardigrada, 62, 512, 531
Tarphycerida, 454
Taubatempis, 676
Tawera gayi, 388
Tawnia, 18
Technophorus, 380, 384
Tectonatica, 355
Tegula, 348, 367
Tellina, 395, 415
Telothyris, 280
Temnocidaris, 707
Tenagodus, 353, 366
Tennysonia, 232
Tentaculita, 492
Tentaculites crotalinus, 492
jaculus, 492
trombetensis, 492
Tentaculitida, 492, 494
Tentaculitoidea, 492
Tenuitella, 85
Terebra, 356, 367
Terebratalia, 280
Terebratella, 280, 286

Terebratellidina, 280
Terebratulida, 280, 282, 290
Terebratulidina, 280
Terebratulina, 280, 286
Teredo, 395, 415, 423, 424
navalis, 395
Teredolites, 426, 761, 770
Teresconularia argentinensis, 198
Tergomya, 301, 303, 313, 370, 433
Terrestricytheroidea, 610
Tesnusocaris goldichi, 568
Testajapyx thomasi, 678
Tetracorallia, 206, 210, 214
Tetractinella, 269, 278
Tetractinomorpha, 154
Tetragramma, 707
Tetragraptus akzharensis, 737
approximatus, 737
Tetrapulmonata, 651
Tetrarhynchia, 278
Teudopsis jeletzkyi, 461
Teuthida, 461, 474
Textularia, 75
Textulariella, 74
Textulariida, 75
Thais, 362
Thalassinidea, 589
Thaliacea, 745
Thambetolepis, 479
Thaumaptilon, 201
Thaumastoplax, 588
Thaumastus, 358, 368
Thecideida, 280, 282, 290
Thecidellina, 280
Thecosmilia, 205
Thecosomata, 356
Thecospira, 290
Thecostraca, 576, 593
Thelyphonida, 636
Thermobathynella, 588
Thermosbaenacea, 564, 584
Thoracica, 525, 529, 564, 576, 589
Thracia, 415
Thurmannella, 278
Thylacocephala, 530, 588
Thysanoptera, 656, 670
Thysanopteroides, 670
Thysanura, 525, 667
Tintinnidium, 142
Tintinnina, 133, 140, 141, 142
Tintinnopsis, 142, 144
Tissintia, 277
Titanotheca coimbrae, 21
Tivertonia, 275
Togoina, 619
argentinensis, 619
cretacea, 619
semiinornata, 619
Tolmachovia, 380, 381, 384
andina, 381
Tomiopsis, 278
Tommotia, 489
Tommotiida, 489
Tonganoxichnus, 753, 754, 764, 765
buildexensis, 764
Tornatina, 356
Torquaysalpinx, 494
Torquirhynchia, 278
Torynelasma, 271
Torynifer, 278
Toxosoma, 369
Tracheata, 532
Trachomatichnus, 769
Trachylinida, 189
Trachymedusae, 188, 209
Trachypsammiacea, 201
Trachyteuthis cf. hastiformis, 461
Transversigerina, 81
Trematobolus, 273
Trepostomata, 228, 238
Treptichnus pedum, 18, 766
Triassoblatta, 674
Triassocampe, 125
Tribrachidium, 681, 701
Trichoptera, 662, 672, 674, 676
Trichotropis, 366
Tridacna, 415, 425
gigas, 388
Trifarina, 81
Trigonia, 413, 428
Trigonioida, 413, 435, 436
Trigonopora, 236
Trigonotarbida, 631, 644, 651
Trigonotreta, 278
Trillus, 126
Trilobita, 524, 527, 529, 530, 536, 549, 630
Trilobitoidea, 527
Trilobitomorpha, 527, 532
Triloculina, 78
Trimerella, 272
Trimerellida, 272
Trinucleina, 556
Trinucleoidea, 556
Triops, 572
Triphora, 355
Triplesia, 273
Tripylea, 105
Tristix, 80
Tritaxia, 74
Triticites, 76
Tritoechia, 275
Trochammina, 75
Trochamminida, 75
Trochita araucana, 365
Trochitropis, 353
Trocholina, 86
Trochus, 340, 348, 365
Trompetoconarida, 492
Trophon, 355, 366, 367
geversianus, 362, 388
Tropicorbis, 358, 368
Tropidobora, 369
Tropidodiscus, 350, 364
Tropidostrophia, 364
Trucizetina, 277
Tryblidiacea, 300
Tryblidiida, 301, 313, 433, 434
Tryblidium, 303, 313, 433

Trypanites, 761, 770
Trypanopora, 494
Trypanoporida, 494
Tschironocrinus, 691
Tuarangia, 434
Tuboidea, 733
Tubulipora, 232
Tudicla, 365
Turbelaria, 214
Turbo, 340, 365
Turborotalia, 85
Turricula, 367
Turrilepadomorpha, 485
Turrilepas, 485
Turritella, 340, 351, 364, 365, 366
ambulacrum, 365
chilensis, 365
landbecki, 365
Tylospira, 353, 366
Tylostoma, 365
Tyrasotaenia, 21

U

Ucumaris, 435
Uncimeria neapolitana, 304
Undella, 143
Undellopsis, 143
Undulograptus austrodentatus, 737, 738
Ungulatelloides, 86
Unionoida, 413, 430, 435
Unipeltata, 582
Uraster, 697
Urochordata, 745
Uromystrum, 560
Uropygi, 634, 636, 646, 651
Urosalpinx, 355, 362, 366, 388
Uvigerina, 81
Uvigerinammina, 74

V

Vaceletia, 154
Valdesia, 365
Vallacerta, 135, 137
Valvata, 356, 368
Vampyromorpha, 462
Vampyronassa rhodanica, 462
Vendiconularia triradiata, 198
Vendimedusae, 191
Vendozoa, 54
Venericardia, 415
inaequalis, 396
Venericor, 429
Veneroida, 415, 430
Ventroplicida, 304
Venus, 415
Verbeekina, 76
Verena, 369
Vermetus, 353, 366
Vermicularia, 351
Verruca rocana, 576
Verrucomorpha, 576
Vertebrata, 745
Verticordia, 415
Vertigo, 367
Vetigastropoda, 297, 328, 330, 333, 334, 337, 339, 347, 351, 365
Virgotrigonia, 429
Virgularia, 201
Visceroconcha, 301
Vitrinella, 369
Viviparus, 351, 367
Volborthella, 486, 487
Voluta, 355, 365
Volutocorbis, 355
Volutospina, 365
Volvox, 214
Volvulella, 356
Volynites, 493
Vulcanoia, 674

W

Waagenoconcha, 275
Waeringoscorpio hefteri, 648
Waltheria marbugensis, 21
Waptia, 530, 590
Waterstonella grantonensis, 581
Waterstonellidea, 580
Watsonella, 384
siberica, 434
Weavericeras, 469
Weyla, 413, 421, 428
Wichmannella, 619
cretacea, 619
magna, 619
meridionalis, 619
Wilkingia, 427
Wiwaxia, 302, 479, 490
corrugata, 478
Woodsalia, 365
negritosensis, 365

X

Xenophora, 366
Xenoptera, 674
Xiphosura, 522, 524, 527, 529, 631
Xiphosurida, 631
Xiphoteca, 125
Xitus, 126
Xylophaga, 395, 415, 424
Xymenopsis muriciformis, 362
Xystonella, 143
Xystonellopsis, 143

Y

Yeharia, 125
Yelovichnus, 766
Yezoactinia, 190
Yochelcionella, 313

Yoldia (*Calohardia*), 429
Yorkia, 273
Yunnania, 348, 364
Yunnanozoon, 749
Yuwenia, 363

Z

Zaphrentis, 207
Zaplaella, 436
Zeacuminia, 367
Zeilleria, 280
Zelandiella, 366
Zeliskella, 558
Zessinia, 674
Zidona, 355
Zilchogyra, 368
Zoantharia, 202
Zonaria, 366
Zondarella, 156
Zoophycos, 761
Zooxanthales, 388
Zooxanthellae, 183
Zoraptera, 669
Zoroaster, 697
Zugmayerella, 280
Zygentoma, 656, 667, 677
Zygochlamys, 429
patagonica, 388
Zygograptus, 737
Zygopleura, 368
Zylchogira, 35

LOS INVERTEBRADOS FÓSILES

"Los Invertebrados Fósiles" es una obra destinada a los interesados en el conocimiento de los principales grupos de invertebrados que vivieron en el pasado geológico.
Los estudiantes de los niveles terciarios y universitarios encontrarán en ella la información que necesitan para interpretar las características de una parte importante del mundo orgánico que precedió al actual. Los contenidos que se desarrollan abarcan desde la formación de un fósil hasta las características morfológicas, las particularidades paleoecológicas, la distribución en el tiempo y en el espacio y el origen y la evolución de los principales grupos de invertebrados representados en el registro paleontológico.
Se han incluido los temas que en estos últimos años han cobrado gran importancia en la literatura paleontológica, como las trazas fósiles, los crustáceos y los cordados invertebrados, entre otros.

F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

VAZQUEZ MAZZINI EDITORES
www.vmeditores.com.ar