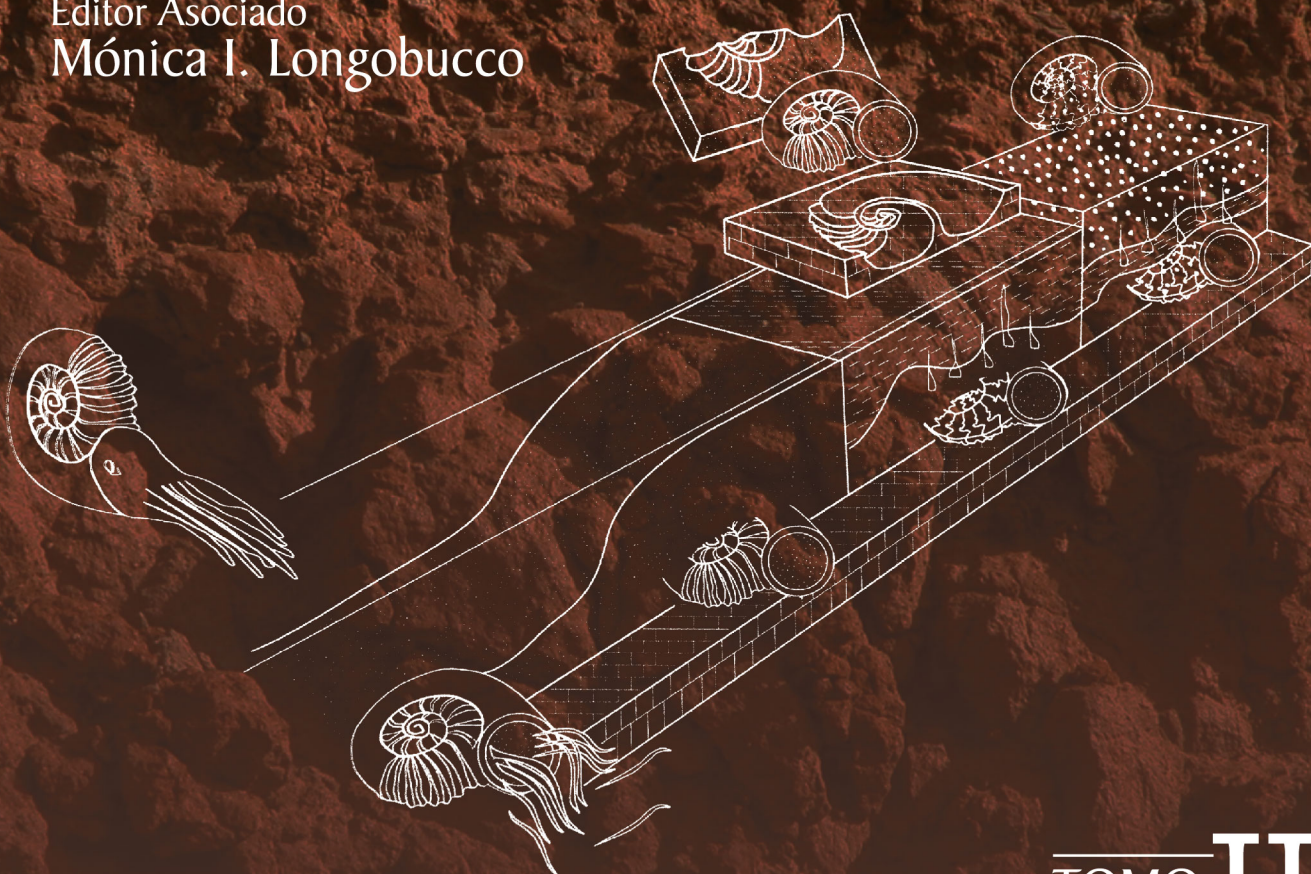


LOS INVERTEBRADOS FÓSILES

Editor Responsable
Horacio H. Camacho

Editor Asociado
Mónica I. Longobucco



TOMO II

F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

VAZQUEZ MAZZINI  EDITORES



LOS INVERTEBRADOS
FÓSILES

TOMO II



LOS INVERTEBRADOS FÓSILES

TOMO **II**

Editor Responsable
Horacio H. Camacho*

Editor Asociado
Mónica I. Longobucco*

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

Buenos Aires

F H N
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, incluido 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

	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	

	Nómina de autores	III
15	Cephalopoda	441
	B. Aguirre-Urreta y M. Cichowolski	
16	Problemáticos y Mollusca	
	<i>incertae sedis</i>	477
	H.H. Camacho	
	Hyolithidos	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
- MANCENÍDO, 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
- MAÑÉZ, CAROLINA.** Servicio Geológico Minero Argentino. Benjamín Lavaissé 1194, C1107BJD Buenos Aires. *E-mail:* cmaniez@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 75083-0688, USA. *E-mail:* pujana@utdallas.edu
- ROCCATAGLIATA, DANIEL.** 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:* 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





Beatriz Aguirre-Urreta
Marcela Cichowolski

INTRODUCCIÓN

Los cefalópodos son moluscos con conchilla interna, externa o a veces, ausente. Interiormente, está dividida en **cámaras** por **tabiques** o **septos**, atravesados por una estructura tubular o **sifúnculo**; la mayor parte del animal se aloja en la **cámara habitación**, que es la última originada. Sus representantes vivientes se distinguen por poseer una cavidad corporal grande, sistema circulatorio cerrado y cabeza bien diferenciada. Asociada a esta última, existe un número variable de apéndices o tentáculos que la rodean, y el **hipónomo** o masa muscular, con forma de embudo y ubicado debajo de la cabeza, que cumple las funciones del pie al intervenir en el desplazamiento del animal, pues a través del mismo el agua es expulsada por propulsión a chorro. Esta modalidad en la locomoción y la habilidad para desarrollar una flotabilidad neutra a distintas profundidades, son otras características del grupo adquiridas tempranamente en su evolución, que le permitieron independizarse del medio bentónico y colonizar el nectónico.

La denominación de Cephalopoda dada a esta clase de moluscos obedece a la estrecha relación que guardan la cabeza y el «pie» (hipónomo). Los cefalópodos son organismos de simetría bilateral, exclusivamente marinos, ágiles e inteligentes, actualmente adaptados a variados ambientes, desde las regiones costeras hasta las profundidades oceánicas, la mayoría pelágicos, nadadores activos y carnívoros. Es en esta clase de moluscos donde se han alcanzado las dimensiones más grandes entre todos los invertebrados, como ocurre con algunas especies del calamar *Architeuthis*, que tienen una longitud de 20 m y su peso llega a las 2 toneladas.

Entre estos moluscos se incluyen a *Nautilus*, considerado un fósil viviente, a los coleoideos, representados por los argonautas, pulpos, calamares, sepias y sus parientes fósiles, y también a otros totalmente extinguidos, como los endoceratoideos, actinoceratoideos, bactrito-

deos y los más conocidos amonoideos y belemnoides.

En la actualidad viven solo unas 700 especies de cefalópodos, aunque se han descrito más de 10000 fósiles. El grupo apareció en el Cámbrico y sufrió diversas radiaciones y extinciones a lo largo del Paleozoico Tardío y Mesozoico. Las formas con conchilla externa tienen gran valor bioestratigráfico, especialmente en el Paleozoico y Mesozoico, debido a su rápida evolución y diversificación, evidenciadas a través de rasgos conservados en las partes duras fosilizables.

Muchas especies vivientes de cefalópodos, principalmente los pulpos y calamares, son bien conocidas popularmente por su utilización en la alimentación humana. Estos moluscos también suelen gozar de una injusta reputación, cuando en novelas y películas son mostrados como criaturas terribles y feroces, pues no existen datos fehacientes de tal comportamiento en las formas actuales. En cambio, *Nautilus* es más apreciado comercialmente por su esbelta conchilla, recorrida por suaves bandas coloreadas.

ANATOMÍA

Durante la evolución, el cuerpo de los cefalópodos se expandió a lo largo del eje dorso-ventral, al mismo tiempo que el lado ventral se disponía anteriormente. Ello dio lugar a la diferenciación del cuerpo en una parte anterior o **cefalopodio**, que incluye a la cabeza, sus apéndices circunorales y el hipónomo, y el **visceropalio**, integrado por el manto, la cavidad del manto con sus órganos, la conchilla y aletas (cuando existen). La masa visceral se halla ubicada casi totalmente en la cámara habitación y solo una prolongación tubular o **sifúnculo** se extiende adapicalmente hasta la primera cámara formada.

Se conoce muy poco acerca de las partes blandas de los grupos fósiles y se supone que debie-

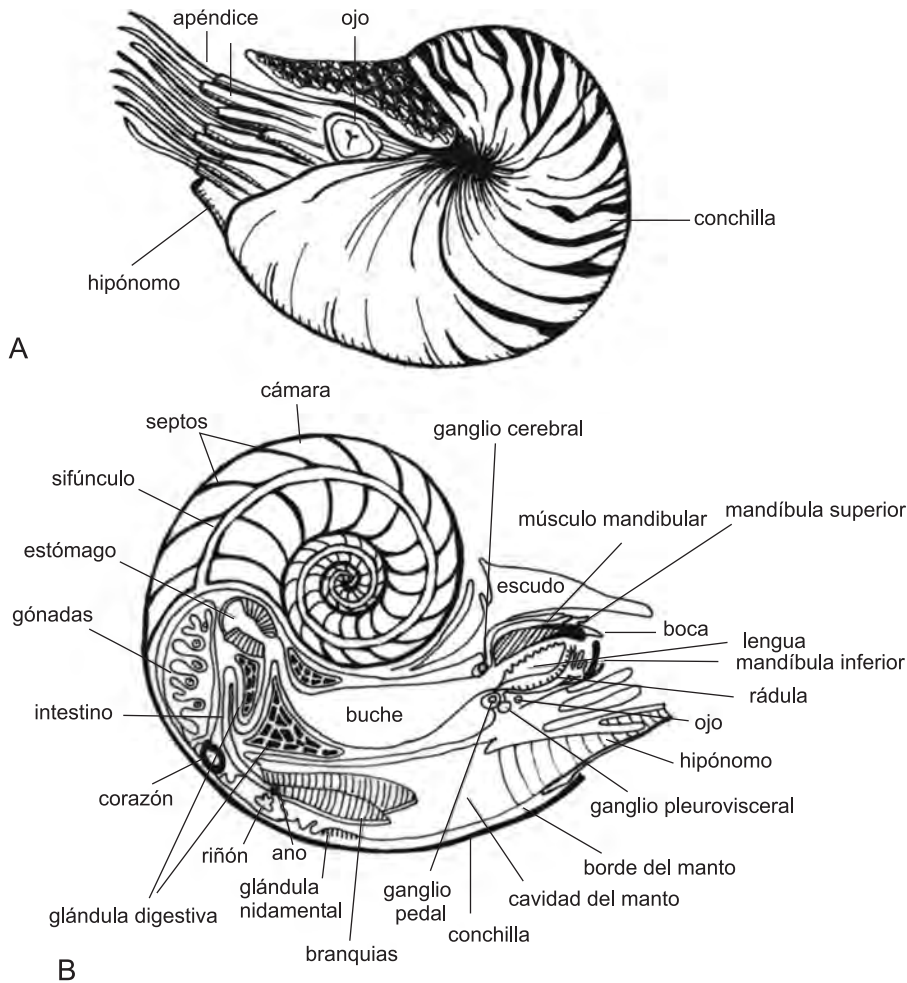


Figura 15. 1. A. Aspecto de un ejemplar actual de *Nautilus*. B. Corte longitudinal esquemático de un ejemplar actual de *Nautilus* mostrando la anatomía interna.

ron ser similares a las del género moderno *Nautilus*, cuya conchilla es planoespiral, con el exterior porcelanáceo y el interior nacarado. Su cabeza está cubierta por un **capuchón** o **escudo** que actúa como opérculo cuando el animal se halla recluido en la cámara habitación. Rodeando la boca se hallan 80-90 apéndices, los más largos llamados **brazos** y los más cortos **tentáculos**, que en número de 4 están modificados en los machos para la cópula. La cabeza lleva un par de ojos sin córnea ni lentes, abertura bucal con un par de mandíbulas quitinoso-calcáreas, en forma de pico de loro, y una rádula con 13 elementos dentales (Figura 15. 1 A, B).

Los coleoideos decápodos tienen 10 brazos con ventosas y 2 tentáculos con ventosas o ganchos, mientras que en los octópodos existen 8 brazos con ventosas. Los ojos, que pueden o no tener córnea, son los órganos más notables del céfalo y se piensa que partes blandas similares

a éstas debieron tener los belemnoides mesozoicos.

El cuerpo, en los calamares, es alargado y termina en un par de aletas (Figura 15. 2 A, B), mientras que *Sepia* tiene una aleta continua y periférica alrededor del cuerpo (Figura 15. 3 A). En los pulpos, el cuerpo es en forma de saco, con un corto cuello que lo separa de la masa céfalo-pedal (cefalopodio). La mayoría posee cromatóforos (Figura 15. 4 A, B).

Los cefalópodos están adaptados para localizar a sus presas, por lo que disponen de ojos grandes y complejos, y las capturan con los brazos generalmente provistos de ventosas y a veces, también de ganchos. Con sus poderosas mandíbulas muerden y desgarran los tejidos de las grandes presas, que luego pasan a la cavidad bucal por acción de la rádula, para finalmente ser tragados. Frecuentemente se encuentran placas calcíticas pareadas asociadas con amonoideos jurásicos y cretácicos, de-

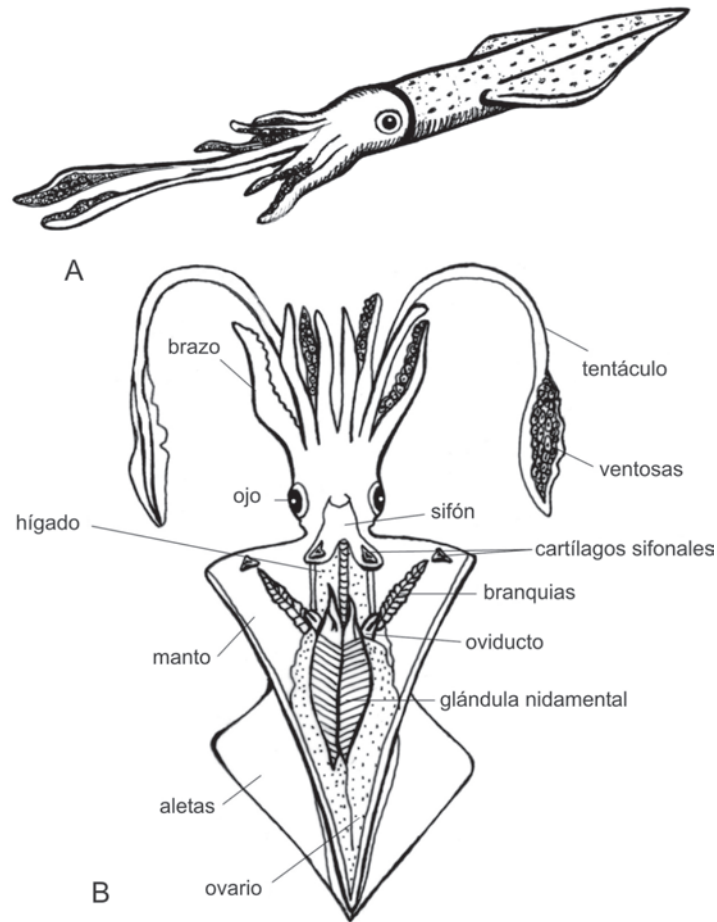


Figura 15. 2. A. Aspecto de un calamar actual. B. Partes internas de un calamar actual.

nominadas **ápticos** (Figura 15. 18 F, G). También hay **anápticos**, consistentes en placas simples de quitina u otro material orgánico, normalmente aplanadas, con forma de mariposa. Durante mucho tiempo se discutió cuál sería la función de los ápticos y se los consideraba un tipo de opérculo, mientras que a los anápticos se los relacionaba con alguna estructura mandibular. Pero los detallados estudios de Lehmann (1967, 1971, 1979) mostraron, sin lugar a dudas, que el anáptico es una mandíbula inferior, originalmente en forma de V, aunque generalmente conservada aplanada. Los ápticos corresponderían a depósitos calcáreos que habrían crecido en la superficie ventral externa de la mandíbula inferior. Más recientemente, se ha postulado que los ápticos podrían funcionar ya sea como mandíbulas inferiores o como opérculos (Lehmann y Kulicki, 1990).

El aparato digestivo se compone de un esófago corto y musculoso que lleva los alimentos hasta el estómago, del que parte un intestino que termina en el ano, abierto en la cavidad

paleal o branquial (Figuras 15. 1 B, 3 B y 4 B). La glándula digestiva está dividida en una pequeña zona difusa, a veces denominada **páncreas**, y un **hígado** grande. La digestión es totalmente extracelular y la absorción se produce en las paredes del ciego (situado en el extremo anterior del estómago) o en la glándula digestiva. Los desechos son eliminados por los chorros de agua exhalantes desde la cavidad paleal.

La complejidad del sistema digestivo está incrementada por la existencia de válvulas herméticas que impiden el retroceso de los alimentos y permiten que puedan tener al mismo tiempo un ciego lleno de comida en plena digestión, mientras que otras presas pasan al estómago.

Los coleoideos tienen dos nefridios, mientras que en *Nautilus* existen cuatro; junto con el sistema reproductor, descargan sus productos en la cavidad paleal.

El sistema respiratorio está representado por 2 o 4 **branquias** o ctenidios situados en la **cavidad paleal** o del manto, la que ocupa una posición ventral y está abierta anteriormente (Fi-

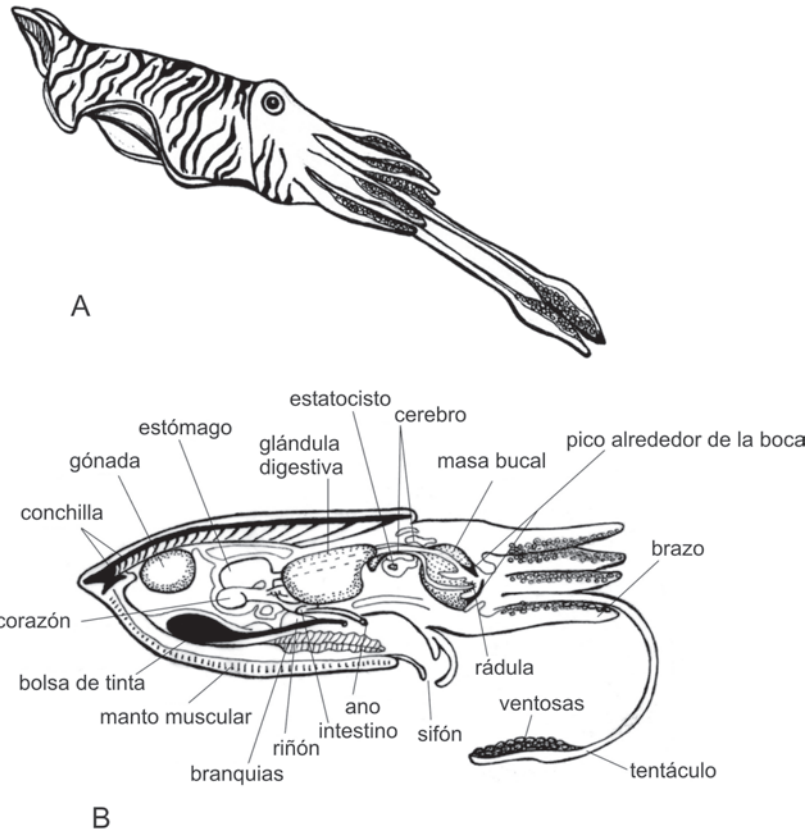


Figura 15. 3. A. Aspecto de una *Sepia* actual. B. Corte longitudinal esquemático de una *Sepia* actual mostrando la anatomía interna.

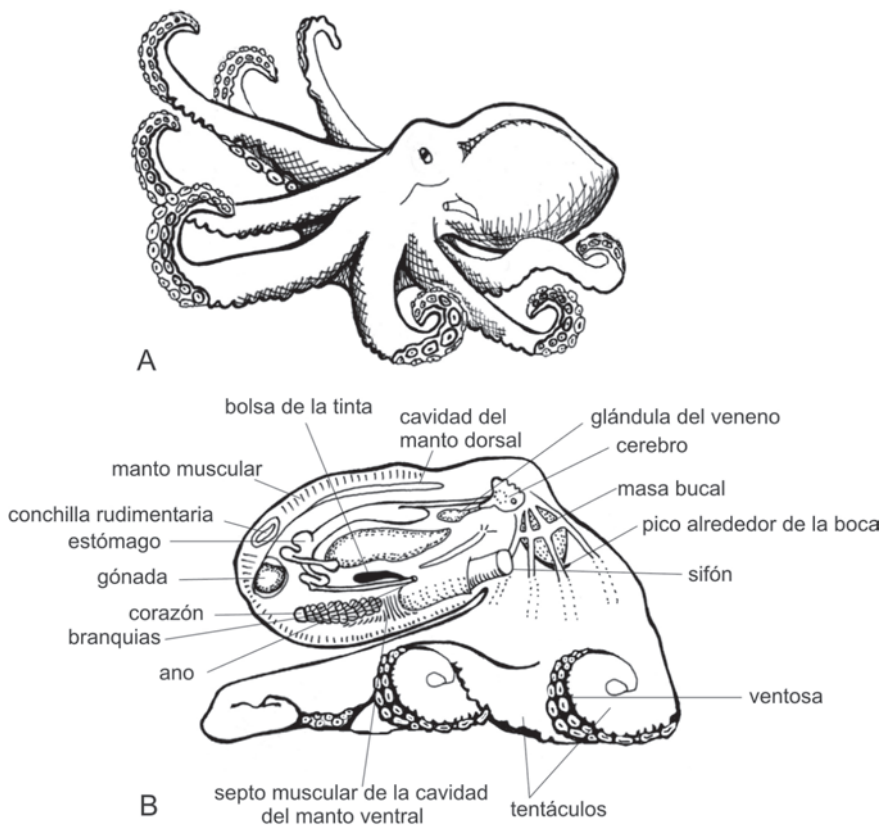


Figura 15. 4. A. Aspecto de un pulpo actual. B. Corte longitudinal esquemático de un pulpo actual mostrando su anatomía interna.

guras 15. 1 B y 4 B). El agua cargada de oxígeno llega a la misma a través de una corriente inhalante y, después de bañar a los ctenidios, sale llevando los productos del metabolismo y la reproducción. Los ctenidios son simétricos y bipectinados.

El sistema circulatorio es cerrado, a diferencia del de los restantes moluscos, y la sangre siempre se halla en vasos; poseen hemocianina como pigmento respiratorio. El corazón, contenido en un pericardio, se compone de 1 aurícula y 2 ventrículos.

El sistema nervioso está muy desarrollado y relacionado con la destreza de la locomoción y los hábitos predadores de estos animales. Tienen una cefalización muy marcada donde los ganglios, típicos de los moluscos, se concentran y fusionan para formar un cerebro que rodea al esófago y está protegido por una cubierta cartilaginosa.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Los cefalópodos son dioicos; los machos y hembras pueden diferir en tamaño o proporción, existiendo algunas especies de *Argonauta* en las que el macho es enano. También el dimorfismo sexual se puede expresar en una coloración distinta. Frecuentemente, parte de los tentáculos se hallan modificados para actuar en la reproducción. En los coleoideos suele haber entre 1 o 2 brazos modificados, mientras que el macho de *Nautilus* lleva cuatro.

La fecundación se puede producir tanto en la cavidad paleal como en el exterior, pero siempre por medio de la cópula. Los huevos son ricos en vitelo y alcanzan más de 15 mm de diámetro en algunos coleoideos, mientras que en *Nautilus* su tamaño varía de 25 a 35 mm. El desarrollo es directo y no presenta larva trocófora ni veliger, pudiendo los pequeños cefalópodos recién eclosionados llevar una existencia planctónica por cierto tiempo.

Las especies de *Nautilus* tienen un ciclo de vida de aproximadamente 20 años y son **iteróparas**, pues producen huevos muy grandes, de a pocos por vez, durante varios años. A partir del estudio de los nautilidos posttriásicos fósiles, se estima que éstos habrían tenido una estrategia reproductiva similar. Por su parte, los coleoideos tendrían una existencia breve, desde 6-8 meses hasta 2-3 años, si bien algunas especies pueden vivir 4 o más años. En general, se considera que las especies de coleoideos son **semélparas**, pues el desove representa un acontecimiento terminal seguido por la muerte, lo que se debería a la actividad hormonal de de-

terminadas glándulas. Sin embargo, estudios recientes mostrarían que los coleoideos tienen desoves múltiples, las especies pueden desovar varias veces, comiendo y creciendo entre dos eventos consecutivos y que exhibirían toda la gama de estrategias reproductivas, desde semélparas verdaderas hasta iteróparas.

A diferencia de lo observado en los nautilidos fósiles, es relativamente común encontrar entre los amonoideos numerosas conchillas pequeñas, que representan organismos muy jóvenes. Esto sugeriría que los amonoideos eran organismos con tendencias semélparas más que iteróparas. Además, la conchilla embrionaria era muy pequeña, entre 1 y 2 mm, mientras que la de los nautilidos posttriásicos oscila entre 10 y 57 mm (Figura 15. 14 A, B).

CONCHILLA

La conchilla de los cefalópodos, segregada por el manto, puede ser externa (**ectocócleos**) o interna (**endocócleos**), faltando solo en algunos coleoideos actuales (Figuras 15. 1 A y 3 B). En *Nautilus* (Figura 15. 5 B) presenta una capa externa porcelanácea, compuesta de prismas de aragonita, otra capa media nacarada, formada por la alternancia de delgadas láminas de aragonita y materia orgánica, y una capa interna o anular, fina, de prismas de aragonita. Como la composición es mayormente aragonítica, la conchilla de los fósiles suele estar alterada debido a los procesos diagenéticos. Una excepción la constituye la conchilla externa del octopódido *Argonauta*, por su naturaleza calcítica (Figura 15. 5 A). Sin embargo, esta conchilla es generada solo por la hembra utilizando el primer par de brazos, con la finalidad exclusiva de alojar a los huevos, por lo que no puede considerársela homóloga a la de los demás cefalópodos. Otra excepción la constituyen los ápticos.

La conchilla está dividida por **septos** o **tabiques** de aragonita nacarada, en una serie de **cámaras** internas que, en conjunto, constituyen el **fragmacono** (Figura 15. 1 B). Éste comienza con una cámara apical, conocida en algunas subclases como **protoconcha**. La unión del septo con la capa o pared interna de la conchilla se denomina **sutura**. En la porción anterior se encuentra una región no dividida o **cámara habitación**, que se comunica al exterior por la **abertura** y cuyo borde se denomina **peristoma** (Figura 15. 6). A medida que el organismo crece, se desplaza periódicamente hacia adelante y la parte posterior del manto secreta un nuevo septo en la región trasera de la cá-

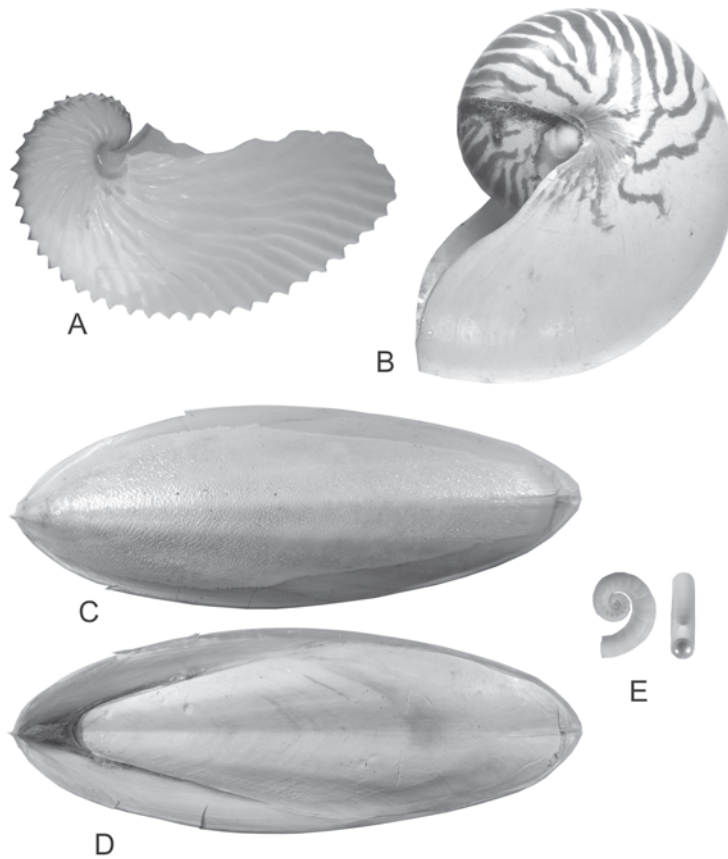


Figura 15. 5. Conchillas de cefalópodos actuales. A. conchilla externa de *Argonauta* (hembra); B. conchilla externa de *Nautilus*; C-D. conchilla interna de *Sepia*, en vista dorsal y ventral respectivamente; E. conchilla de *Spirula*, en vista lateral y frontal.

mara habitación. Cada septo tiene un pequeño orificio, de posición variable, por donde pasa el **sifúnculo**, que es una estructura presente únicamente en los cefalópodos, correspondiente a una prolongación posterior de la masa visceral y que conecta todas las cámaras entre sí. Su comienzo se halla en una pequeña cavi-

dad bulbosa, alojada en la parte apical de la conchilla y unida a la pared interna de ésta por un tubo pequeño, el **prosiéfón**.

En algunos coleoideos modernos con conchilla interna, como *Sepia* por ejemplo (Figuras 15. 3 A, B y 5 C, D), las cámaras están recubiertas por una membrana que cumple la función del sifún-

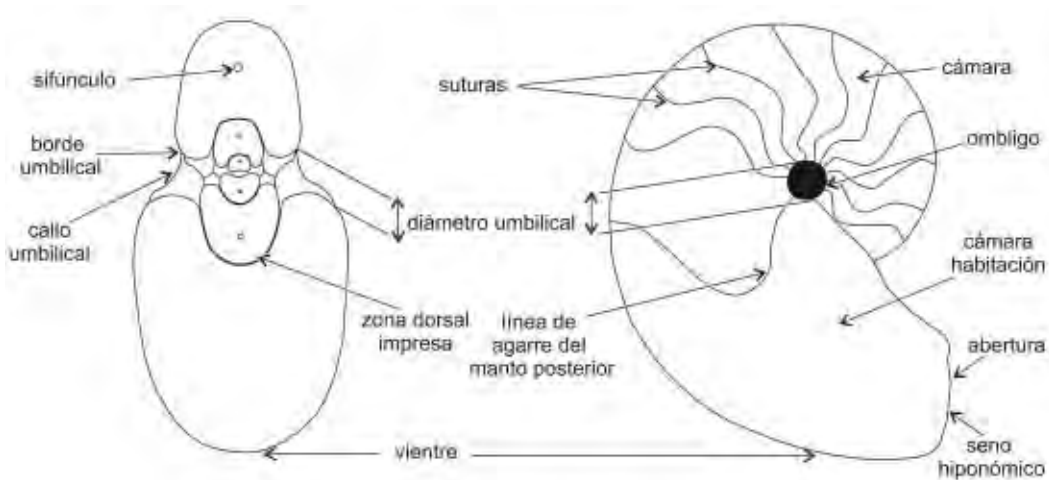


Figura 15. 6. Esquema de una conchilla de nautilídeo en vista frontal y lateral mostrando las distintas partes que la conforman.

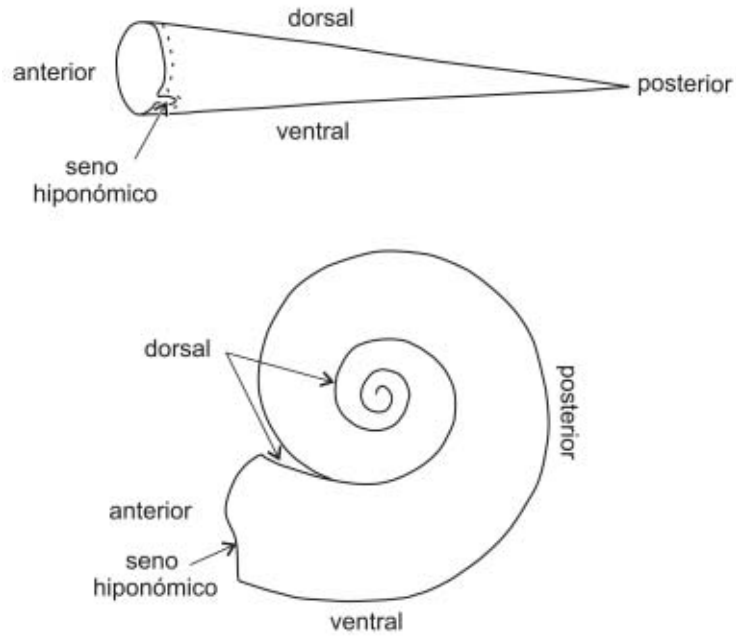


Figura 15. 7. Orientación convencional de una conchilla recta y una enroscada de modo planoespiral.

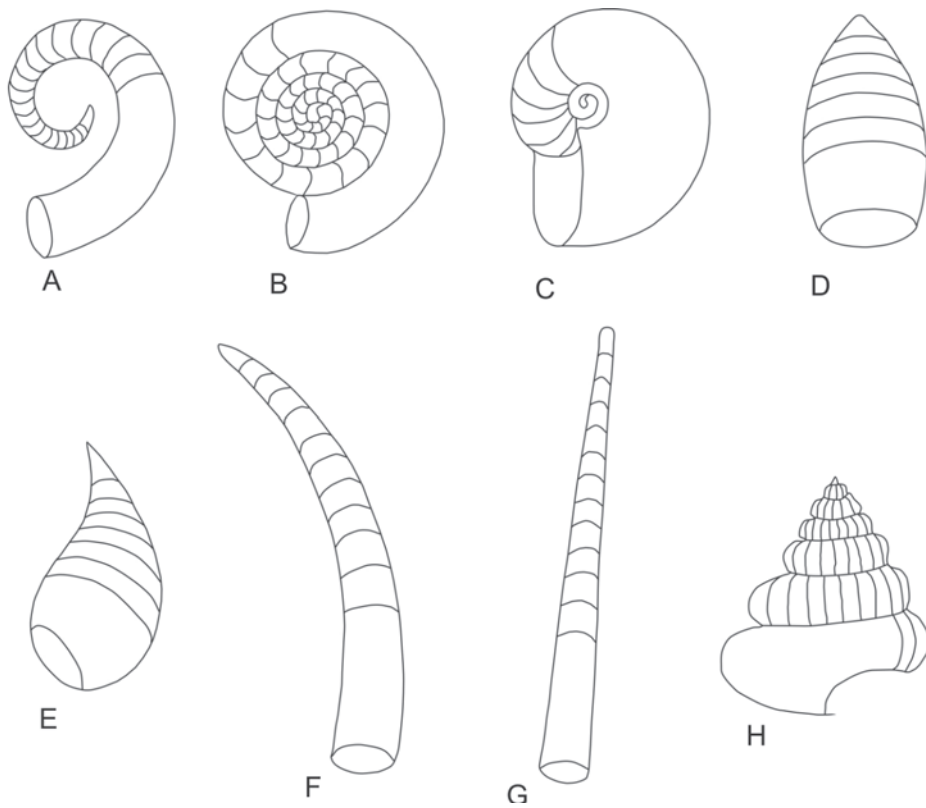


Figura 15. 8. Tipos de conchillas de cefalópodos ectocócleos. A. girocónica; B. serpenticónica. C. nautilicónica; D. ortocónica brevicónica; E. cirtocónica brevicónica; F. cirtocónica longicónica; G. ortocónica longicónica; H. torticónica.

culo, y la flotabilidad se regula de manera similar a la de los cefalópodos con fragmocono externo.

La morfología de la conchilla de los cefalópodos es muy variable, desde recta hasta curva o enroscada. En éstas se puede diferenciar un **lado ventral** o **viente**, generalmente reconocible por la presencia de un **seno hiponómico** (indicador de la ubicación del hipónimo), y la posición del **sifúnculo**, el que muchas veces se presenta próximo a esta superficie. Opuesto al lado ventral se halla el **lado dorsal** o **dorso** y entre ellos, los **laterales** (Figura 15. 7). Las enroscadas, cuando el vientre es externo o convexo, se denominan **exogástricas**; si el dorso se encuentra en el lado convexo, son **endogástricas**.

Las conchillas rectilíneas, u **ortoconos**, pueden ser largas y aguzadas (**longiconos**) o cortas y gruesas (**breviconos**). Las levemente curvadas se llaman **cirtoconos**, las enroscadas abiertamente, en las que las vueltas no se tocan, se denominan **giroconos**. Por último, enroscadas en forma planoespiral, en las que las vueltas sucesivas se tocan pero no se solapan son **serpenticonos**, mientras que las espiraladas, donde cada vuelta cubre a la anterior, se conocen como **nautiliconos** (Figura 15. 8).

La mayoría de las conchillas están enrolladas planoespiralmente y poseen simetría bilateral; el centro se denomina **ombligo**. En algunos nautiloideos el manto suele formar un grueso depósito aragonítico, conocido como **callo** o **tapón umbilical**, que a veces cubre totalmente al ombligo (Figura 15. 6). Las que tienen ombligo ancho son **evolutas**; si es angosto, **involutas**, existiendo una gran variedad de formas intermedias.

Las conchillas planoespirales aplanadas se denominan **planuladas** (Figura 15. 22 C, F); las muy comprimidas, **oxiconos** (Figura 15. 24 E); las gruesas e infladas, **cadiconos**; las globulares, **esferoconos** (Figura 15. 22 D, H, I) y las evolutas y comprimidas, **serpenticonos** (Figura 15. 22 G). Las conchillas que se alejan del enroscamiento planoespiral se llaman **torticonos**.

La **línea de involución** es la línea espiral determinada por el contacto entre dos vueltas adyacentes.

Algunos amonoideos presentan una o más **carenas ventrales**.

SUTURAS

Las suturas son muy variadas, desde simples hasta complejas. Las últimas habrían servido para aumentar la resistencia del fragmocono contra la presión hidrostática, aunque esta in-

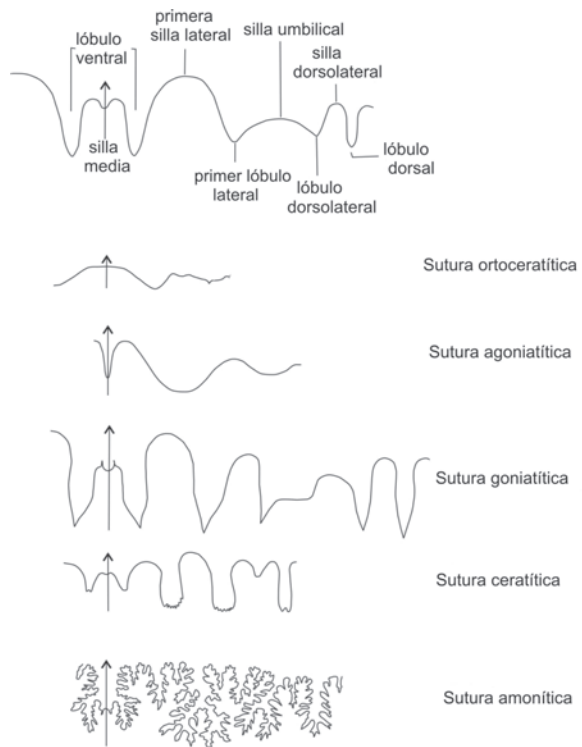


Figura 15. 9. Elementos de la sutura y tipos de suturas de distintos grupos de cefalópodos con conchilla externa.

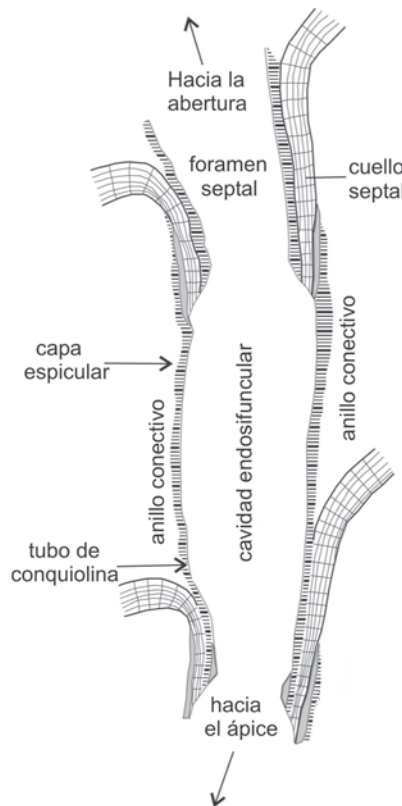


Figura 15. 10. Estructura del sifúnculo de Nautilus.

interpretación es muy debatida. En las suturas sinuosas, la deflección dirigida adapicalmente se llama **lóbulo** y la adoral, **silla**; a su vez, estos elementos pueden subdividirse en lóbulos y sillas subsidiarios (Figura 15. 9).

La diversidad y complejidad de las suturas son características muy importantes en la sistemática de los cefalópodos. Para su estudio es suficiente con observar una sola de sus mitades dado que la sutura, como los demás elementos de la conchilla, responde a la simetría bilateral. En ella se diferencia una fracción exterior, desde la parte media del vientre hasta la línea de involución, y otra interna, desde esta última hasta la parte media del dorso.

Se reconocen cinco tipos principales de suturas (Figura 15. 9):

- a. *Sutura ortoceratítica*: recta o con sillas y lóbulos suavemente ondulados, presente desde el Cámbrico Tardío hasta la actualidad.
- b. *Sutura agoniatítica*: con pocos lóbulos y sillas simples y no divididos; siempre existe un lóbulo ventral angosto y otro lateral ancho, pudiendo agregarse lóbulos y sillas adicionales. Presente en cefalópodos del Devónico.
- c. *Sutura goniaticita*: con más lóbulos y sillas que la anterior. Típicamente, tienen 8 lóbulos agudamente redondeados a puntiagudos; el lóbulo ventral está subdividido por una silla media; las sillas suelen ser redondeadas. Son formas típicas del Devónico al Pérmico, con raros registros en el Triásico y Cretácico.
- d. *Sutura ceratítica*: lóbulos crenulados y sillas redondeadas. Aparece en el Carbonífero, con algunos ejemplos en el Pérmico, pero la mayoría son del Triásico y unas pocas especies cretácicas.
- e. *Sutura amonítica*: sillas y lóbulos fuertemente divididos. Presente desde el Pérmico hasta el Cretácico, pero particularmente característica de las especies jurásicas y cretácicas.

SIFÚNCULO

El sifúnculo está formado por partes duras y blandas. La parte no tisular, externa, es el **ectosifúnculo**. En *Nautilus*, los tejidos blandos incluyen al manto, los nervios y los vasos sanguíneos, estando el ectosifúnculo compuesto de conquiolina y espículas de carbonato de calcio (Figura 15. 10). El espacio dentro del ectosifúnculo se llama **endosifuncular** y cualquier depósito calcáreo en el mismo, se denomina **depósito endosifuncular**. Se diferencian tres tipos principales: **endoconos**, cónicos embuti-

dos, con el vértice dirigido hacia el ápice y unidos por un canal central; **anulares** o **anulosifonados**, próximos al cuello septal, y **actinosifonados** o **actinosifunculares**, integrados por láminas longitudinales (Figura 15. 11). Los depósitos endosifunculares habrían cumplido una función hidrostática.

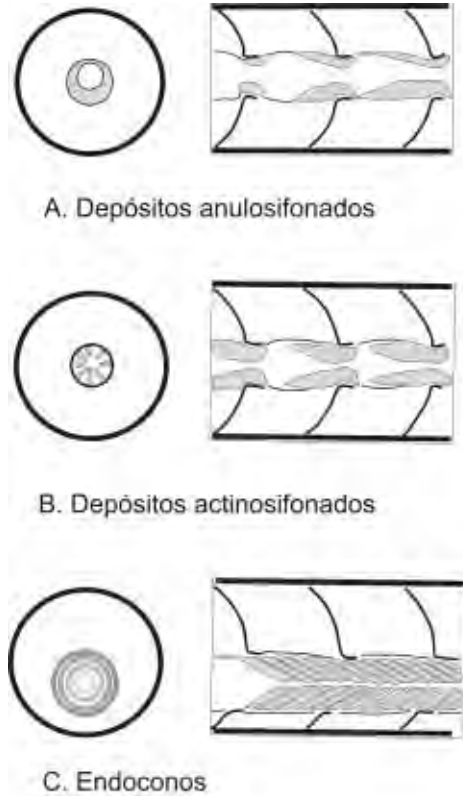


Figura 15. 11. Diferentes tipos de depósitos endosifunculares.

El ectosifúnculo forma un tubo continuo desde el ápice de la conchilla hasta la cámara habitación y está dividido en dos partes, los **cuellos septales** o extensiones de los septos, y los **anillos conectivos**, compuestos principalmente de materia orgánica (Figura 15. 10). Los primeros pueden ser **retrocoaníticos** si se dirigen adapicalmente, **procoaníticos**, si se doblan adoralmente, o **acoaníticos**, cuando son vestigiales o están ausentes.

La forma de los anillos y cuellos ha dado lugar a una compleja terminología, como la que sigue: **ortocoaníticos**, con cuellos y anillos rectos y segmentos sifonales cilíndricos; **holocoaníticos**, con cuellos largos cubiertos por anillos conectivos, y **cirtocoaníticos**, con cuellos curvos y segmentos sifonales expandidos en la región central (Figura 15. 12).

En varios grupos fósiles paleozoicos también se reconocen **depósitos camerales**, o sea, ma-

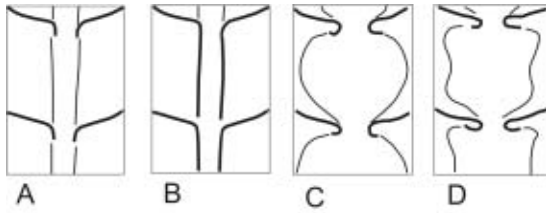


Figura 15. 12. Diferentes tipos de sifúnculos según la estructura de los cuellos septales y los anillos conectivos. A. ortocoanítico; B. holocoanítico; C-D. cirtocoaníticos.

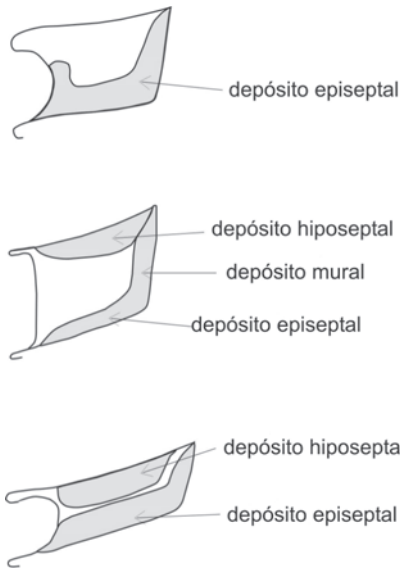


Figura 15. 13. Tipos de depósitos camerales.

terial calcáreo depositado sobre las paredes de las cámaras; según su posición, se diferencian en **episeptales**, **hiposeptales** y **murales** (Figura 15. 13), y su forma es importante en la clasificación de algunos cefalópodos antiguos. Funcionalmente, pudieron ayudar a neutralizar la flotabilidad positiva del fragmocono en las conchillas ortocónicas o longicónicas, ignorándose cómo se habrían formado. Según algunos autores, su origen se debería a la secreción de un manto cameral.

ORNAMENTACIÓN

La ornamentación de la conchilla externa de los cefalópodos es muy variable. Generalmente consiste en finas líneas de crecimiento, pero también suelen haber costillas de disposición radial, liras espirales, nódulos, tubérculos y espinas. El peristoma, normalmente redondeado, en algunos amonoideos puede estar modi-

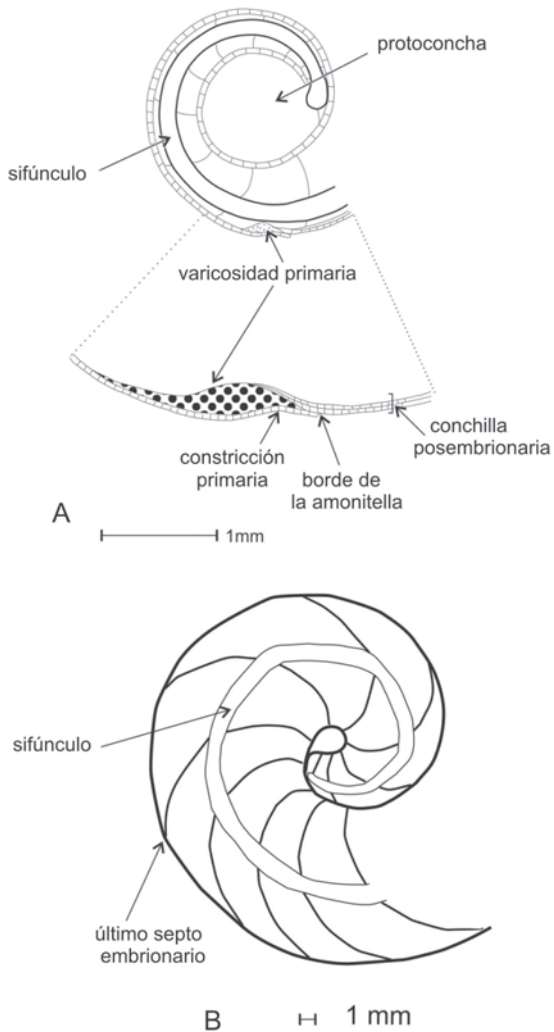


Figura 15. 14. A. conchillas embrionarias de amonoideo; B. conchilla embrionaria de nautilido.

ficado por espinas o expansiones (**aurículas**) laterales (Figuras 15. 23 G y 24 F).

SISTEMÁTICA

La sistemática de los cefalópodos es compleja y se encuentra en permanente cambio, particularmente la de los taxones mayores, donde no existe acuerdo sobre sus relaciones evolutivas. Tradicionalmente, se ha considerado «nautiloideos» a todos los cefalópodos con conchilla externa y suturas simples, para diferenciarlos de los «amonoideos», con suturas más complejas. Pero estudios recientes acerca de diversas estructuras, como la rádula, revelaron afi-

Clase Cephalopoda	
Subclase Endoceratoidea	Orden Clymeniida
Orden Endocerida	Orden Goniatitida
Orden Intejocerida	Orden Prolecanitida
Subclase Actinoceratoidea	Orden Ceratitida
Orden Actinocerida	Orden Phylloceratida
Subclase Nautiloidea	Orden Lytoceratida
Orden Ellesmerocerida	Orden Ancyloceratida
Orden Orthocerida	Orden Ammonitida
Orden Ascocerida	Subclase Coleoidea
Orden Oncocerida	Orden Hematitida
Orden Discosorida	Orden Aulacocerida
Orden Tarphycerida	Orden Phragmoteuthida
Orden Barrandeocerida	Orden Belemnitida
Orden Nautilida	Orden Teuthida
Subclase Bactritoidea	Orden Sepiida
Orden Bactritida	Orden Vampyromorpha
Subclase Ammonoidea	Orden Octopoda
Orden Anarcestida	

nidades que mostrarían un escenario evolutivo más complejo. Así, varios grupos tempranos estarían más relacionados evolutivamente con los amonoideos, e incluso coleoideos, que con *Nautilus*, por lo que el término Nautiloidea (que significa «como *Nautilus*») no sería correcto. No obstante, se continúa usando esta forma de expresión.

Se han propuesto numerosas clasificaciones de cefalópodos fósiles y vivientes que difieren en el número, rango y contenido de los grupos considerados. Dada la falta de consenso en lo que se refiere a las relaciones de parentesco entre estos taxones, en el presente capítulo se adoptará la clasificación de Pojeta y Gordon (1987) (Cuadro 15. 1).

CLASE CEPHALOPODA

Moluscos marinos con conchilla aragonítica externa o interna, raramente ausente, y simetría bilateral. Interior de la conchilla dividido en cámaras por tabiques. La mayor parte del animal se aloja en la última cámara formada, conectándose con las anteriores por una extensión tubular (sifúnculo), que se inicia en la parte posterior del cuerpo y se prolonga hasta el ápice de la conchilla. Cabeza bien diferenciada, rodeada por un número variable de tentáculos, llevando una masa muscular (hipónimo) que cumple las funciones del pie, y un capuchón que actúa como opérculo. La inter-

sección del tabique con la pared de la conchilla determina una línea o sutura, de variable complejidad. Rádula presente, digestión extracelular, respiración por branquias, sistema nervioso muy bien desarrollado, sistema circulatorio cerrado. Dioicos, la mayoría pelágicos, nadadores activos y carnívoros. Cámbrico-Holoceno.

SUBCLASE ENDOCERATOIDEA

Formas medianas a muy grandes (hasta 10 m de largo), generalmente con conchillas externas ortocónicas y más raramente cirtocónicas. Suturas simples, de tipo ortoceratítico, aunque pueden tener un lóbulo o una silla ventral. Sifúnculo grande, que usualmente ocupa más de un cuarto del diámetro total de la conchilla, de posición marginal o submarginal ventral, aunque puede llegar a subcentral. Cuellos septales retrocoaníticos y anillos conectivos delgados a gruesos. Sin depósitos camerales pero siempre con endosifunculares. El tamaño comparativamente pequeño de la cámara habitación y el gran tamaño del sifúnculo sugieren que, probablemente, gran parte de la masa visceral del organismo se alojaba en el sifúnculo. Ordovícico Temprano-Silúrico Medio, aunque son muy comunes solo en el Ordovícico, mostrando ya una marcada declinación en su diversidad en el Ordovícico Tardío y Silúrico. Son los invertebrados más grandes de todo el Paleozoico. Se conocen ricas faunas

de endoceratoideos del Ordovícico Temprano de Australia, Siberia, este de Asia y este de América del Norte. En el Ordovícico Medio se establecieron en todos los continentes exceptuando África. Se extinguieron en casi todo el mundo a fines del Ordovícico, sobreviviendo solamente en América del Norte donde se registran hasta el Silúrico Medio.

Orden Endocerida

Conchillas longicónicas o brevicónicas, con sífinculos generalmente grandes, de posición marginal ventral o más raramente subventral o central. Se distinguen principalmente por la naturaleza de sus depósitos endosifunculares de tipo endocónico y cuellos septales

acoaníticos o retrocoaníticos. Ordovícico Temprano-Silúrico Medio (Figura 15. 15 A, B).

Orden Intejocerida

Conchillas generalmente rectas longicónicas, más raramente cirtocónicas, de sección circular, con cámaras cortas, suturas rectas y sífinculos inusualmente grandes que pueden alcanzar la mitad del diámetro de la conchilla. La posición del sífinculo varía de marginal a central, con cuellos septales acoaníticos a retrocoaníticos largos, anillos conectivos inflados o cóncavos, y depósitos endosifunculares representados por lamelas calcáreas longitudinales con arreglo radial. Ordovícico Temprano-Medio de Siberia.

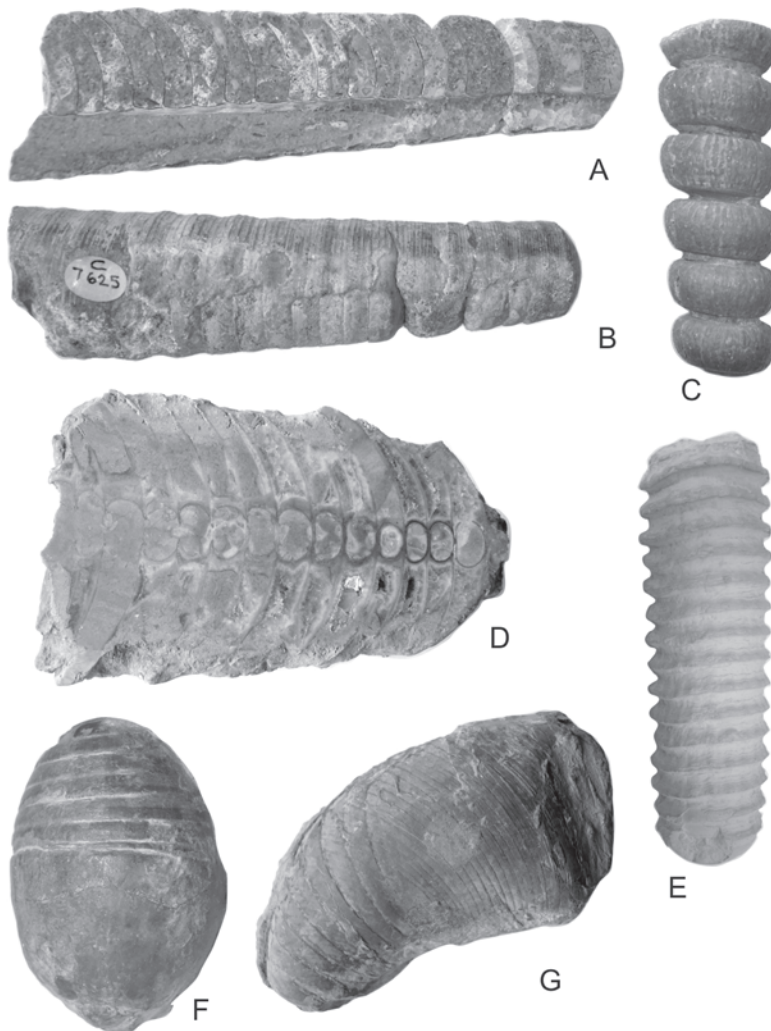


Figura 15. 15. Endocerida: A-B. *Endoceras cancellatum*, C 7625, x 0,75. Actinocerida: C. sífinculo de *Actinoceras* sp., 33421, x 0,75; D. *Actinoceras oreleriseptum*, 34048, x 0,75. Orthocerida: E. molde de *Dawsonoceras annulatum*, DUCG 2463, x 0,35. Oncocerida: F. *Gomphoceras pyriforme*, 85395, x 0,75. Discosorida: G. *Phragmoceras* sp. C 3366, x 0,35 (Figuras A-D, F-G. ©The Natural History Museum London; Figura E, colección University College London).

SUBCLASE ACTINOCERATOIDEA

Formas medianas a grandes, la mayoría con conchillas ortocónicas longicónicas, algunas cirtocónicas. Sutura ortoceratítica; sífunculo grande, de posición ventral marginal a sub-central, pudiendo alcanzar la mitad del diámetro de la cámara habitación. Poseen depósitos endosifunculares con estructuras especializadas. Depósitos camerales, cuellos septales retrocoaníticos y anillos conectivos cirtocoaníticos. La cámara habitación tiende a tener una abertura reducida, con el máximo diámetro en la región media. Tanto los depósitos camerales como endosifunculares se formaban progresivamente desde la región apical, de manera que el equilibrio permitía mantener a la conchilla en posición horizontal. Ordovícico Medio-Carbonífero Tardío, pero el acmé se registra en el Ordovícico Medio a Tardío. A lo largo de su historia muestran una tendencia a aumentar de tamaño, llegando a medir 6 m en algunas especies carboníferas y también a disminuir el diámetro del sífunculo y simplificar los depósitos sifunculares. En el Ordovícico se pueden reconocer tres centros principales de distribución, uno integrado por América del Norte, la región ártica y el norte de Groenlandia, otro correspondiente al este de Asia y el tercero en Tasmania. En el Silúrico, América del Norte permaneció como centro importante de distribución, agregándose Escandinavia y la región báltica. Los registros devónicos son más raros y están casi restringidos a América del Norte. En el Carbonífero Temprano se los conoce en América del Norte, Inglaterra, Europa central y la ex Unión Soviética, persistiendo en el Carbonífero Tardío solo en Europa.

Orden Actinocerida

Comparte todas las características de la subclase (Figura 15.15 C-D).

SUBCLASE NAUTILOIDEA

La diversidad de la subclase Nautiloidea es tal que no resulta factible dar una diagnosis simple. La conchilla varía desde formas rectas a curvadas con enroscamiento apretado. El sífunculo, de posición variable dentro de la conchilla, puede ser delgado a moderadamente grande en diámetro, con cuellos septales ortocoaníticos o cirtocoaníticos y anillos conectivos gruesos en las primeras especies, e invariablemente delgados en las especies más avanzadas. Depósitos endosifunculares y

camerales presentes o ausentes. Cámbrico Tardío-Holoceno.

Orden Ellesmerocerida

Constituye el tronco (*stock*) ancestral del resto de los nautiloideos y endoceratoideos. Muestran gran variedad morfológica; son formas pequeñas, con conchillas rectas a curvas, poco ornamentadas, cámaras cortas, sífunculos pequeños a medianos, tubulares, marginales y anillos conectivos gruesos a delgados. Sin depósitos camerales ni endosifunculares. Es el único grupo de cefalópodos conocido en el Cámbrico Tardío y su biocrón abarca hasta fines del Ordovícico, con un solo registro dudoso en el Silúrico.

Orden Orthocerida

Organismos con conchillas rectas, longicónicas, a veces débilmente cirtocónicas, de sección circular. El sífunculo es relativamente pequeño, de posición central, con cuellos retrocoaníticos cortos y anillos conectivos ortocoaníticos a cirtocoaníticos. En ejemplares de preservación excepcional puede observarse que los depósitos camerales están formados por una alternancia de laminillas de aragonita y materia orgánica que se ubican principalmente, en la región ventral. Éstos llenan completamente las primeras cámaras, se hacen menos prominentes hacia la abertura y faltan completamente cerca de la cámara habitación. Los depósitos endosifunculares son pequeños, en forma de anillos cerca de los cuellos septales. En algunas formas se ha observado truncamiento de la conchilla. Ordovícico Temprano-Triásico Tardío, su acmé se registra desde el Ordovícico Medio al Silúrico Medio. Poseen una distribución cosmopolita (Figura 15. 15 E).

Orden Ascocerida

Conchillas ligeramente curvadas, que en la madurez tenían cámaras rellenas con gas ubicadas por encima de la cámara habitación, y que podían desprender la parte apical de la conchilla. Los componentes estructurales de ésta eran muy delgados, y no poseían depósitos camerales ni endosifunculares. La parte juvenil abandonada de la conchilla es larga, ligeramente curvada, subdividida por septos simples, con sífunculo ortocoanítico submarginal ventral. La arquitectura de la conchilla cambia abruptamente en determinado momento del crecimiento cuando se expande, el sífunculo se hace cirtocoanítico y los septos se extienden hacia adelante en la región dorsal, de manera de ubicar la mayor parte de las cá-

maras arriba, más que atrás, de la cámara habitación. Al llegar a la madurez, la abertura de la cámara habitación se contrae y suele tener forma lobada, mientras que la parte inicial de la conchilla se rompe por detrás de cierto septo, llamado **septo de truncamiento**. La rotura en el sífunculo era sellada posteriormente por un callo. Ordovícico Medio-Silúrico, con su acmé en este último período. Su distribución comprende a Europa y América del Norte. Es un grupo raro, representado solo por unos 13 géneros y ello se debe, probablemente, a la construcción frágil de su conchilla.

Orden Oncocerida

Conchillas rectas a fuertemente curvadas, exogástricas, generalmente brevicónicas, con septos delgados, anillos conectivos tubulares en los estadios tempranos del desarrollo, pero que se hacen cirtocoaníticos en los adultos. Depósitos endosifunculares bien desarrollados y camerales delgados o ausentes. La mayoría de los oncoceridos tiene una cámara habitación globosa con la abertura muy contraída. Ordovícico Medio-Carbonífero Temprano, con su acmé entre el Ordovícico Medio y Devónico Medio. Son fósiles conspicuos en las asociaciones ordovícicas, silúricas y devónicas de América del Norte, Europa, Australia y parte de Asia, haciéndose mucho más raros en el Carbonífero Temprano (Figura 15. 15 F).

Orden Discosorida

Pequeño grupo de formas con conchillas brevicónicas cirtocónicas, algunas ortocónicas; con sífunculo de posición variable entre central y marginal, de posición intermedia en la mayoría. Anillos conectivos cirtocoaníticos complejos y depósitos endosifunculares variados, ya sea parietales o endoconos. Los depósitos camerales son relativamente raros. Las formas avanzadas tienden a tener aberturas contraídas muy modificadas que conservan un seno hiponómico. Su origen en los ellesmeroceridos está claramente indicado por el hecho que los discosoridos primitivos son endogástricos, con cámaras pequeñas, sífunculos relativamente grandes con anillos conectivos gruesos y complejos. Se distinguen de los ellesmeroceridos por sus anillos conectivos gruesos, inflados, que muestran, al menos en las formas primitivas, distintas regiones y capas. Las principales tendencias evolutivas comprenden un aumento general del tamaño, el desarrollo de conchillas con sección comprimida y el movimiento del sífunculo a una posición marginal. En la forma general de la conchilla los discosoridos son homeomorfos con los

oncoceridos y se supone que compartían su modo de vida y los mismos ambientes. Ordovícico Medio-Devónico. Durante el Ordovícico Medio a Tardío, los discosoridos se dispersaron en América del Norte y el norte de Europa, y hay también registros en Australia y Tasmania. En el Silúrico están ya restringidos a América del Norte, mientras que los registros devónicos se refieren a un solo género presente en América del Norte y Alemania. No se conocen hasta ahora en América del Sur, África y Asia (Figura 15. 15 G).

Orden Tarphycerida

Conchillas generalmente enroscadas, con ombligo ancho y pobre expansión de las vueltas, o bien algunos giroconos o torticonos. Septos simples, sífunculo de posición variable, con cuellos ortocoaníticos y anillos conectivos gruesos y laminados. Depósitos camerales y endosifunculares ausentes. Peristoma con seno hiponómico pronunciado y generalmente con modificaciones aperturales. Ordovícico Temprano-Silúrico Tardío (Figura 15. 16 A).

Orden Barrandeocerida

Se distinguen de los tarphyceridos principalmente por sus anillos conectivos delgados. Poseen conchillas cirtocónicas, girocónicas, serpenticónicas y torticónicas, sin depósitos camerales. Con sífunculo ortocoanítico de posición variable y sin depósitos endosifunculares. Suturas simples y abertura sin modificaciones. Muestran una marcada tendencia al desenroscamiento de la conchilla o aun a la formación de torticonos y breviconos, probablemente asociados al desarrollo de una masa visceral más elongada y a una cámara habitación muy larga. Se conocen principalmente de América del Norte, aunque algunas especies se registran en Europa y Australia. Ordovícico Medio-Devónico Medio (Figura 15. 16 B).

Orden Nautilida

Incluyen una rica variedad de formas enroscadas. Con muy pocas excepciones, el sífunculo es angosto y cilíndrico, de posición subcentral y con anillos conectivos delgados. El patrón de la sutura es el más complicado entre todos los órdenes de Nautiloidea y algunas formas tienen suturas más complejas que las de los amonoideos primitivos. La mayoría de los nautilidos poseían tamaños moderados, en promedio menores a los de *Nautilus*, que vive actualmente. A lo largo de su historia han sufrido varias radiaciones y crisis, quizás la más severa de éstas fue la de fines del Triásico, cuando solo habrían sobrevivido representantes del

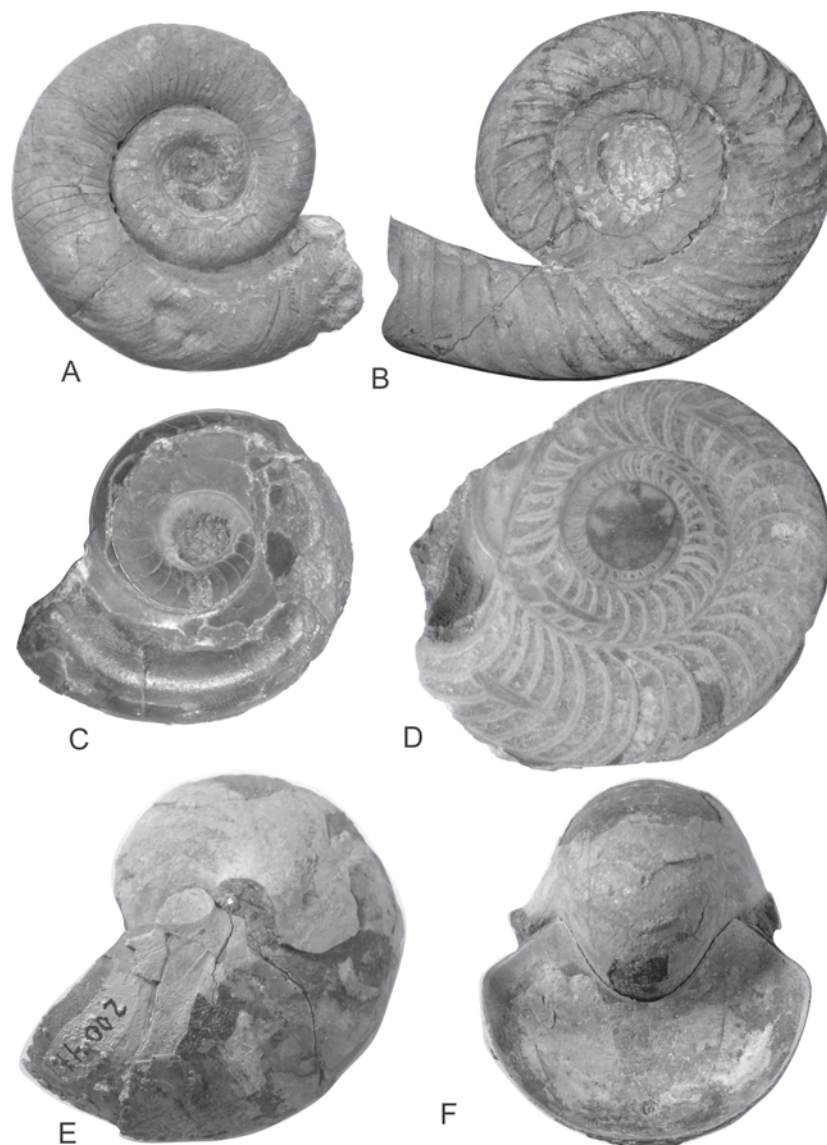


Figura 15. 16. Tarphycerida: A. *Schroederoceras ?bandonis*, C 15225, x 0,35. Barrandeocerida: B. «*Barrandeoceras*» sp., C 7460, x 0,35. Nautilida (C-F); Trigonoceratina (C-D): C. *Vestinautilus cariniferous*, C 2836, x 0,35; D. *Aphelaeceras mutabile*, 30934, x 0,50. Nautilina: E-F. *Eutrephoceras subplicatum*, CPBA 20047, x 1 (Figuras A-D. ©The Natural History Museum London).

género *Cenoceras* en el Jurásico Temprano, y comenzó una nueva radiación que resultó en una modesta proliferación de géneros nuevos en el Jurásico Tardío. Durante el Cretácico se mantuvo el número de géneros, pero comenzó la declinación de otros nuevos que se acentuó en el Cenozoico. En la actualidad solo viven dos géneros: *Nautilus* y *Allonautilus* (Ward y Saunders, 1997), restringidos al Indo-Pacífico, aunque la validez de este último género ha sido criticada recientemente (Harvey *et al.*, 1999). Devónico Temprano-Holoceno (Figura 15. 16 C-F).

SUBCLASE BACTRITOIDEA

Formas pequeñas, con conchilla externa exogástrica, ortocónica o cirtocónica, generalmente lisa. Sutura simple, de tipo ortoceratítico, con un lóbulo medio ventral. Septos cóncavos hacia la abertura, cuellos septales retrosifonados, ortocoaníticos a cirtocoaníticos, con anillos conectivos rectos a inflados. Sin depósitos endosifunculares ni camerales. Sifúnculo pequeño, marginal ventral o ligeramente submarginal. Protoconcha

globular, calcárea y pequeña. No se conocen ápticos, anápticos ni estructuras mandibulares.

La posición taxonómica y el nivel jerárquico del grupo están en discusión. Mientras algunos autores los relacionan con los nautiloideos, otros los ubican junto a los amonoideos. La conchilla delgada, protoconcha globosa, sífunculo pequeño marginal ventral y sutura con un lóbulo medio ventral son características también típicas de los primeros amonoideos. De esta manera, la mayoría de los autores actualmente considera que los bacríticoideos son morfológica y filogenéticamente intermedios entre los nautiloideos y los amonoideos.

Los bacríticoideos están bien representados en el Devónico, tienen su acmé en el Carbonífero-Pérmico y se extinguen a fines de ese período. Su distribución inicial se restringe a Europa central y norte de África, para hacerse luego cosmopolita.

Orden Bacrítida

Posee las características de la subclase.

SUBCLASE AMMONOIDEA

Cefalópodos de tamaño variado, con conchilla externa exogástrica y generalmente planoespiral. Suturas agoniáticas, goniáticas, ceráticas y amoníticas. Septos convexos hacia la abertura y cuellos septales procoaníticos. Depósitos camerales ausentes y endosifunculares raros. Sífunculo pequeño, usualmente ventral marginal en estadios maduros, la mayoría ventrales a lo largo de toda la ontogenia, en algunos de posición dorsal. Protoconcha bulbosa y calcárea. Devónico Temprano-Cretácico Tardío (Figuras 15. 17 y 18).

Orden Anarcestida

Este grupo se habría desarrollado a partir de bacrítidos en el Devónico Temprano, reteniendo algunos rasgos en común, tales como las suturas simples y los cuellos septales retrocoaníticos. A diferencia de ellos, sin embargo, presentan una conchilla espiralada y un sífunculo ventral, rasgos ambos típicos de los amonoideos, por lo que se considera a Anarcestida como los primeros amonoideos verdaderos. Poseían en general una conchilla poco ornamentada, con vueltas deprimidas y seno hiponómico. Devónico (Figura 15. 17 A).

A pesar que todos los Anarcestida desaparecieron a fines del Devónico, dieron lugar a tres grupos de amonoideos: clyménidos, prolecanítidos y goniatítidos.

Orden Clymeniida

Los clyménidos representan, aparentemente, un grupo monofilético derivado del género *Archoceras* o alguna otra forma relacionada de Anarcestida. Se distingue de todos los otros órdenes de amonoideos por poseer un sífunculo dorsal marginal, que se ubica en esa posición luego de las primeras cámaras en las que tiene una posición ventral. Los cuellos septales retrocoaníticos son cilíndricos y muy largos, formando un tubo sífuncular continuo. La protoconcha es esferoidal o elipsoidal. A pesar de ser un grupo pequeño, muestran gran diversidad morfológica, con sutura relativamente simple, parecida a la de los goniatítidos, y también poseen un seno hiponómico marcado. Devónico Tardío. Mayormente restringidos a Europa y norte de África, con escasa representación en el resto de los continentes (Figura 15. 17 B, C).

Como los Anarcestida, los clyménidos no pudieron sobrevivir a la extinción en masa de fines del Devónico, que diezmó además muchos otros grupos de invertebrados marinos. Se los considera excelentes fósiles guía.

Orden Goniatitida

Representan el grupo más importante de amonoideos paleozoicos, con una gran variedad morfológica y numerosas especies. Como característica principal tienen una sutura simple, con lóbulos agudos y sillitas redondeadas, aunque en formas avanzadas ésta puede ser de tipo amonítica. La protoconcha es muy pequeña, llegando a 1 mm de diámetro. Generalmente son formas relativamente pequeñas, con cuellos septales procoaníticos, conchillas involutas, compactas, lisas o levemente costuladas. También es común la presencia de liras, constricciones y de un seno hiponómico. Devónico Medio-Pérmico Tardío. Son muy útiles en bioestratigrafía (Figura 15. 17 D).

Orden Prolecanitida

Se caracterizan por tener cuellos septales retrocoaníticos, conchillas discoidales aplanadas y suturas bastante complejas, con numerosas sillitas redondeadas y lóbulos con denticulaciones pequeñas. La superficie de la conchilla es generalmente lisa u ornamentada con costillas débiles. Devónico Tardío-Triásico Tardío (Figura 15. 17 E, F).

Orden Ceratitida

Comparados con los amonoideos del Paleozoico, los Ceratitida muestran una diversidad mucho mayor en la forma y ornamentación de la conchilla, así como una sutura más compleja. Muchos son comprimidos lateralmente, pero

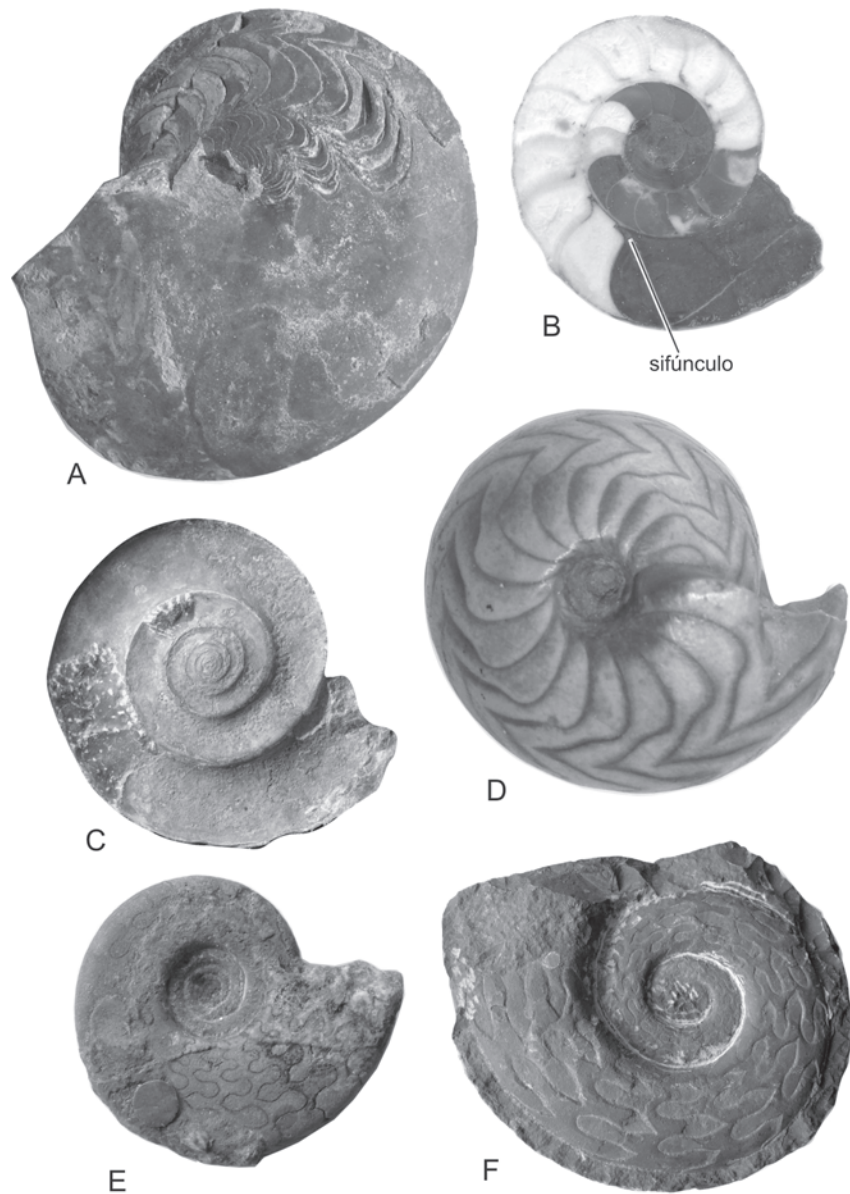


Figura 15. 17. Anarcestida: A. *Manticoceras acutum*, C 5924, x 0,75. Clymeniida (B-C): B. corte delgado de *Kosmoclymenia undulata*, 39739, x 0,75; C. *Gonioclymenia laevigata*, 75144a, x 0,75. Goniatitida: D. *Goniatites* sp., 302146, x 1,5. Prolecanitida (E-F): E. *Pronorites cyclolobus*, holotipo C 264, x 1; F. *Prolecanites compressus*, C 11521, x 0,35 (todas las figuras ©The Natural History Museum London).

hay gran cantidad de especies con costillas gruesas y tubérculos, y otras de secciones subcuadradas que dan a la conchilla una apariencia más robusta.

La parte inicial del sifunculo tiene posición central pero gradualmente se mueve a posiciones ventrales. Su característica principal es la línea de sutura. Ésta tiene 4 lóbulos: el externo, el interno y entre ellos un gran lóbulo lateral y otro más pequeño de posición umbilical. Los lóbulos son crenulados y las sillitas redondeadas y simples.

Los estudios de las vueltas más internas sugieren que este grupo derivaría de Prolecanitida (Shigeta *et al.*, 2001). Su diversidad es significativa y muestra la remarcable recuperación de los amonoideos luego de la tremenda extinción en masa de fines del Pérmico. Solo unos pocos Ceratitida y Prolecanitida sobrevivieron a la crisis y poco tiempo después, este último grupo se extinguió. Apenas se estabilizaron las condiciones ambientales, los ceratítidos se diversificaron, particularmente en ambientes someros. Pérmico-Triásico, especialmente típicos de este último período (Figura 15. 18 A).

Orden Phylloceratida

Representan uno de los grupos más uniformes y conservadores de todos los amonoideos. Son formas relativamente grandes, robustas, bastante involutas y con secciones redondeadas. Las conchillas son lisas u ornamentadas, con costillas muy finas. La sutura, característica del grupo, inicialmente es cuadrilobada para hacerse luego muy compleja, con elementos adicionales (lóbulos adventicios), sillas en forma de hoja y lóbulos puntiagudos.

La línea de sutura tan compleja y la conchilla robusta indicarían que estos amonoideos po-

drían haber estado adaptados a vivir en ambientes más profundos. El aspecto hidrodinámico de las conchillas, lisas e involutas, revelaría además que eran buenos nadadores. Se los registra en todo el mundo, especialmente en las facies más profundas, siendo muy raros en ambientes someros, donde abundan otros grupos de amonoideos.

Se supone que este grupo representa el vínculo entre los ceratítidos triásicos y el resto de los amonoideos jurásico-cretácicos, aunque estas relaciones no se conocen con exactitud. Triásico Tardío-Cretácico Tardío (Figura 15. 18 B).

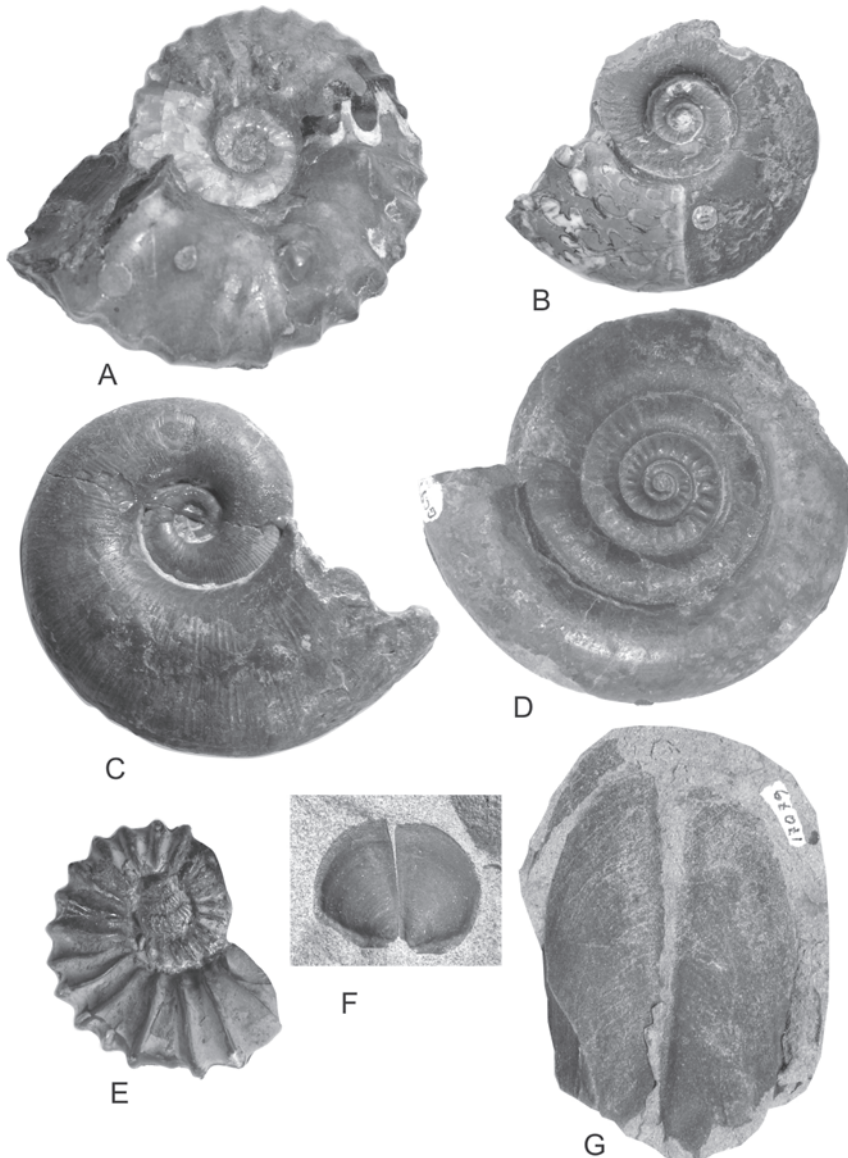


Figura 15. 18. Ceratitida: A. *Wasatchites tridentinus*, C 2125, x 0,7. Phylloceratida: B. *Monophyllites sphaerophyllus*, LDUCG 113, x 0,35. Lytoceratida: C. *Lytoceras endesianum*, CPBA 7504, x 0,7. Ammonitida: D. *Psiloceras planorbis*. LDUCG 121, x 0,7. Ancyloceratida: E. *Colchidites vulanensis australis*, CPBA 11823, x 0,7. F-G. Apticos, CPBA 20214-17019 (Figura A). ©The Natural History Museum London; Figuras B y D. colección University College London).

Orden *Lytoceratida*

Es uno de los grupos más persistentes y con mayor distribución geográfica de todos los amonoideos mesozoicos. Se supone que derivaron de *Phylloceratida*, de los cuales difieren principalmente por ser más evolutos y en la línea de sutura. Son formas generalmente de tipo serpenticono, con costillas anulares simples y numerosas constricciones. La **amonitela** (conchilla embrionaria) es de tamaño variable, pero siempre pequeña con una cámara inicial de 0,3 a 1 mm de diámetro, y un **prosisfón** curvo. El sifúnculo es ventral, con septos procoaníticos. El rasgo diagnóstico del orden es la sutura compleja, con una división distintiva de lóbulos y sillars. En las especies más primitivas hay 2 lóbulos umbilicales, mientras que en formas más avanzadas puede haber 3 o más.

La vuelta de sección subcircular y la conchilla evoluta sugieren que los lytocerátidos no eran muy hidrodinámicos ni muy buenos nadadores. Estos amonoideos se encuentran en un amplio rango de ambientes sedimentarios, como los phyllocerátidos. Las facies de carbonatos de ambientes profundos del Jurásico del Mediterráneo son particularmente ricas en amonites phyllocerátidos y lytocerátidos. Estos últimos habrían estado especialmente adaptados a vivir en aguas más profundas, ya que tienen septos gruesos y poco espaciados, lo que los haría resistentes a una mayor presión hidrostática. Jurásico Temprano-Cretácico Tardío (Figura 15. 18 C).

Orden *Ancyloceratida*

Este grupo de amonoideos, también llamados **heteromorfos** por sus conchillas que se alejan de la forma planoespiral, muestra una gran distribución geográfica y tiene importancia en bioestratigrafía. En contraste con otros grupos de amonoideos, tuvieron una amplia distribución a lo largo de todo el Cretácico Tardío. A pesar de la enorme diversidad de formas presentes en la conchilla, todos los ancylocerátidos comparten una línea de sutura cuadrilobada, similar en cierta medida a la de los lytocerátidos. Jurásico Tardío-Cretácico Tardío (Figura 15. 18 E).

Orden *Ammonitida*

Es el grupo más numeroso de toda la subclase. Fueron especialmente comunes y diversos en ambientes someros y de profundidad moderada y habrían ocupado una variedad de nichos ecológicos. Poseen suturas complejas de tipo amonítico. Un rasgo característico del grupo es el corto rango estratigráfico de muchas de sus especies, en algunos casos solo unos cien-

tos de miles de años, lo que los convierte en excelentes fósiles guía. Jurásico Temprano-Cretácico Tardío (Figura 15. 18 D, F y G).

SUBCLASE COLEOIDEA

Comprende a la mayoría de los cefalópodos actuales, e incluye a los calamares, sepias, pulpos, *Nautilus* de papel o *Argonauta* y también a varios grupos extinguidos, entre los que se destacan los belemnites. Se los conoce además como **Dibranchiata**, ya que poseen un solo par de branquias en la cavidad del manto, rasgo que los separaría de todo el resto de los cefalópodos. Su tamaño varía desde pequeño a muy grande y el manto forma una cobertura externa del cuerpo. La gran mayoría tiene una conchilla interna aragonítica, denominada **fragmacono**, contenida en una estructura sólida y cónica, el **rostro** o **guarda**, secretada por el manto, que generalmente es la única parte de la conchilla que fosiliza. El fragmacono está recubierto externamente por una pared delgada, extendida dorsalmente hacia adelante, en forma de espada, el **proóstraco**, raramente fosilizable. El proóstraco más la pared delgada constituyen la **conoteca**. Algunos representantes actuales, como los pulpos, no poseen conchilla. La única excepción sería el caso de la hembra de *Argonauta*, que segrega una conchilla externa calcítica no tabicada y cuya función es alojar a los huevos (Figura 15. 5 A). La forma de la conchilla varía de ortocónica a cirtocónica y pocas veces es espiralada como



Figura 15. 19. Aspecto de un ejemplar actual de *Spirula*.

en el género *Spirula* (Figura 15. 5 E). El cuerpo tiene aspecto de proyectil o bolsa, con un poderoso hipónimo y dos aletas que son utilizadas como órganos de equilibrio durante la natación (Figura 15. 19). La cabeza lleva ojos grandes con córnea y lentes y la boca está rodeada por 8 o 10 apéndices con ventosas; poseen además mandíbula quitinosa y rádula con 7 elementos. El tubo digestivo es en forma de U y el ano se ubica en la cavidad paleal. Tienen un par de ctenidios y un par de nefridios. Algunos géneros poseen cromatóforos y una bolsa que descarga tinta por el hipónimo, utilizada para

ocultarse de los enemigos. Esta bolsa de tinta se registra por primera vez en el Triásico (*Loligosepia*, Reitner, 1978).

El rango estratigráfico comprende desde el Devónico Temprano a la actualidad, que es a su vez el rango conocido de las formas con 10 apéndices, mientras que las formas de 8 apéndices se registran desde el Jurásico Medio a la actualidad. En los mares actuales los coleoideos están representados por unos 250 géneros.

Desde el punto de vista paleontológico, el grupo más importante es el de los belemnites (Carbonífero Temprano-Cretácico Tardío), particularmente bien representados en rocas mesozoicas. Los coleoideos, como los amonoideos, habrían evolucionado de los bactritidos, con quienes comparten una conchilla embrionaria pequeña y la rádula con 9 dientes por fila.

Orden Hematitida

Este nuevo orden de coleoideos está representado por organismos cuyo rostro es corto, de composición orgánica y aragonítica, con numerosas y prominentes crestas. La superficie del rostro tiene más de dos surcos sin una posición constante. Peristoma formado por el borde terminal del rostro, que rodea al fragmocono, y caracterizado por un ancho seno ventral o ventro-lateral, asimétrico y en forma de U. Fragmocono ortocoanítico con ángulo apical pequeño. Conoteca multilaminar, principalmente prismática, sin capa nacarada. Sifúnculo angosto, ventral, submarginal en estadios tempranos pasando a marginal. Anillos conectivos delgados, orgánicos. Línea de sutura sin seno ventral. Carbonífero Temprano (Doguzhaeva *et al.*, 2002).

Orden Aulacocerida

Coleoideos parecidos a los belemnites, que poseen un rostro aragonítico u orgánico y un fragmocono distintivamente camerado. No muestran un proóstraco y la mayoría tiene una conoteca costulada. Los cuellos septales son procoaníticos o acoaníticos en el estadio adulto. Poseen cámaras largas y ángulos alveolares pequeños. Las partes blandas inferidas de este orden difieren de las de los belemnites; aunque ambos habrían tenido una conchilla interna, la cavidad del manto de los aulacocéridos estaba dentro de la cámara habitación, mientras que la de los belemnites verdaderos se hallaba protegida ventralmente solo por el tejido del manto. Además, habría diferencias también en la morfología de las aletas y en la de los brazos (ganchos en los belemnites *versus* ventosas en los aulacocéridos). ?Devónico Tardío-Jurásico

Temprano, con registros muy raros en el Jurásico Medio a Tardío. Su distribución geográfica varió a lo largo de su historia: en el Paleozoico están restringidos a América del Norte y Groenlandia y son prácticamente cosmopolitas en el Triásico, aunque mucho más comunes en latitudes bajas que altas. En tiempos jurásicos se restringen básicamente al Tethys (Figura 15. 20 A, B).

Orden Phragmoteuthida

Coleoideos con proóstraco tripartito, en forma de abanico, considerablemente más largo que el fragmocono; labio libre del fragmocono restringido al tercio ventral; generalmente sin rostro; campo medio del proóstraco ancho, redondeado anteriormente. Fragmocono brevicónico, con cámaras cortas, estructura de los cuellos septales desconocida; sifúnculo superficialmente similar al de los belemnites; con bolsa de tinta y ganchos en los brazos. Pérmico Tardío-Triásico Tardío, ?Jurásico Temprano, su distribución geográfica abarca Groenlandia y sur de Europa, con registros dudosos en Gran Bretaña.

Orden Belemnitida

Coleoideos con un fuerte fragmocono cuya parte apical está algo curvada endogástricamente, con ángulo apical entre 12° y 32°. El rostro cubre a la totalidad del fragmocono y tiene una estructura prismática-radiada, concéntricamente laminada.

Todo el esqueleto descrito se hallaba dentro de un cuerpo similar al de un calamar, con un manto musculoso bien desarrollado y 10 brazos iguales o subiguales, llevando dos hileras de ganchos y sin ventosas. Los esqueletos completos son muy raros, normalmente se preserva solo la parte posterior del rostro o guarda. Los belemnites solucionaron el problema de la flotabilidad positiva del fragmocono con una conchilla interna en cuyo exterior se deposita el rostro. Se conocen restos de partes blandas de belemnites del Jurásico de Europa y el Cretácico de Siria, que muestran ganchos en los brazos y el contenido de la bolsa de la tinta. Los primeros registros corresponderían a *Eobelemnites*, del Carbonífero Inferior de Estados Unidos, y el grupo se extingue a fines del Cretácico.

Su distribución es casi cosmopolita en el Jurásico y Cretácico, aunque están más diversificados y son más comunes en el hemisferio norte. Géneros tales como *Pachyteuthis* en el Jurásico, o *Belemnitella* en el Cretácico, constituyen buenos fósiles guía (Figura 15. 20 C-E).

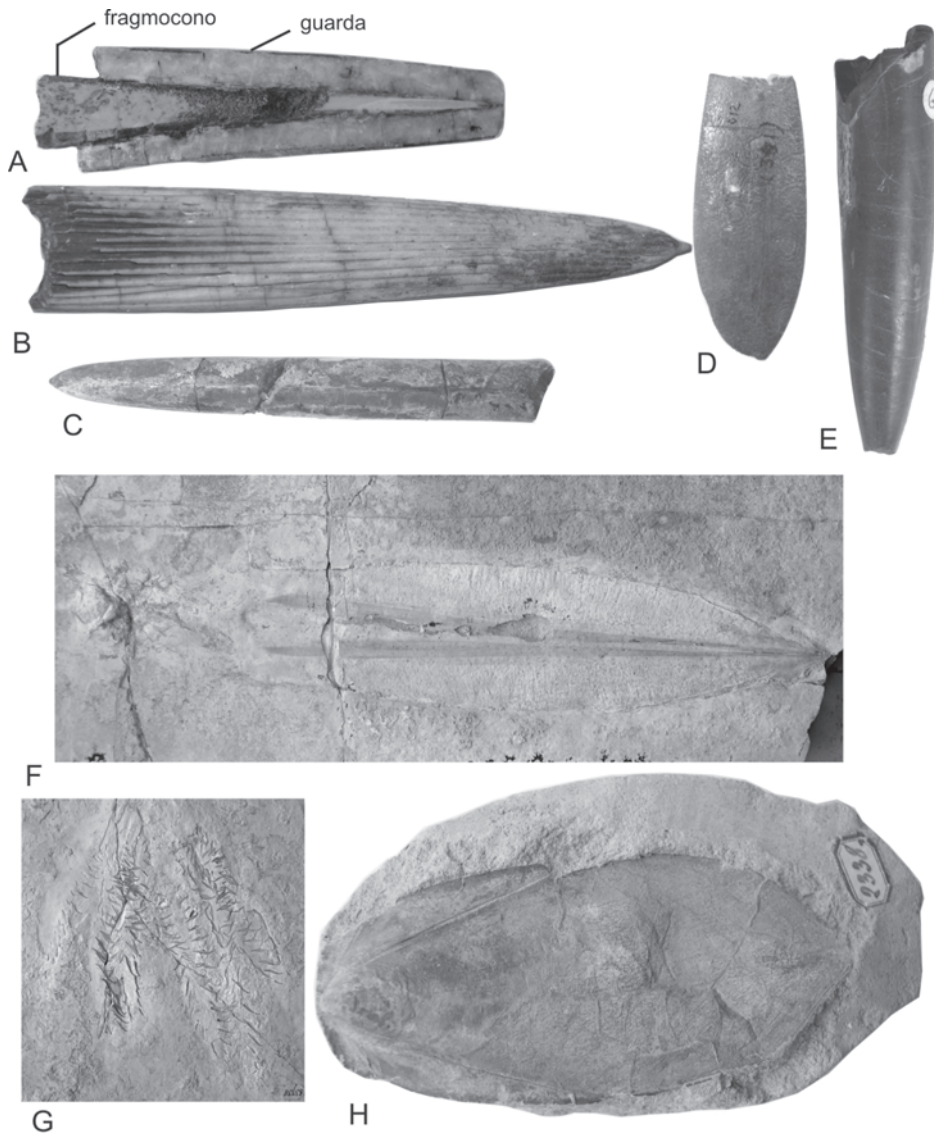


Figura 15. 20. Aulacocerida: A-B. *Aulacoceras sulcatum*, C 21827/8, x 0,75. Belemnitida (C-E): C. *Belemnopsis patagoniensis*, CPBA 20220, x 0,4; D. *Duvalia dilatata*, CPBA 1012, x 0,75. E. *Patagonibelus enigmaticus*, CPBA 11725, x 0,75. Teuthida (F-G): F. *Plesioteuthis* sp., C 46895, x 0,4; G. *Acanthoteuthis (Belemnoteuthis?) speciosus*, 83738, x 0,4. Sepiida: H. *Sepia craveri*, C 7233, x 0,75 (Figuras A-B, F-H). ©The Natural History Museum London).

Orden Teuthida

Este grupo comprende a los calamares actuales y a numerosos ejemplos fósiles. Conchilla interna reducida, con un proóstraco en forma de pluma u hoja y sin rostro ni fragmacono camerado. Poseen 8 brazos, 2 largos tentáculos no retráctiles y ventosas con o sin ganchos. Se hallan ya en el Devónico Inferior de Alemania, en las pizarras de Hunsrück con géneros como *Eoteuthis* (Bandel *et al.*, 1983; Stürmer, 1985). En América del Sur, se conoce *Teudopsis jeletzkyi* en rocas toarcianas de la cuenca Neuquina (Riccardi, 2005), mientras que en Antártida hay registros tithonianos de *Tra-*

chyteuthis cf. hastiformis (Doyle, 1991). Varias especies en el Calloviano de Francia y el Oxfordiano de Inglaterra preservan partes blandas y, en algunos casos, la bolsa de la tinta. Para algunos autores, los teúthidos fósiles son difíciles de interpretar y podrían no tener relaciones filogenéticas con los grupos actuales (Figuras 15. 2 y 20 F, G).

Orden Sepiida

Coleoideos con conchilla interna, dorsal, bien calcificada, proóstraco muy reducido y fragmacono bien desarrollado, que puede ser recto o espiralado, con sífuculo marginal a lo largo de todo el desarrollo, dos veces más ancho que

en Belemnitida y Aulacocerida. Los cuellos septales son holocoaníticos y los anillos conectivos reducidos. El cuerpo es corto, ancho o en forma de saco con aletas; poseen 8 brazos y 2 tentáculos. Los primeros registros se remontan al Jurásico de Cuba y Europa. En la actualidad están bien representados por los géneros *Sepia* y *Spirula*, este último con un fragmocono endogástrico (Figuras 15. 3 A, B, 5 C, D y 20 H).

Orden *Vampyromorpha*

Este grupo corresponde a los calamares vampiro que habitan aguas profundas. Son formas pequeñas, parecidas a pulpos, regordetas, con un par de aletas, 8 brazos unidos por una membrana y 2 pequeños filamentos retráctiles, con conchilla reducida a un vestigio transparente no calcificado. Los primeros representantes de este orden se conocen del Jurásico Medio (Calloviano) de Francia con la especie *Vampyronassa rhodanica*.

Orden *Octopoda*

Coleoideos con cuerpo globoso, redondeado, generalmente sin aletas. Conchilla interna vestigial o ausente y 8 brazos iguales que pueden estar unidos por una membrana. En la actualidad están representados por los pulpos y los primeros registros corresponden a *Proteroctopus ribeti* del Jurásico Medio (Calloviano) de Francia (Figura 15. 4 A, B).

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los cefalópodos son marinos y viven en todos los océanos y mares con salinidad normal, aunque se conocen algunas especies que aceptan baja salinidad. La única cuenca no habitada por estos moluscos es el Mar Negro. Se los halla prácticamente en todos los nichos marinos, desde las regiones costeras hasta las mayores profundidades oceánicas, metidos entre las rocas, masas coralinas o sumergidos en el sustrato arenoso.

Las especies de *Nautilus* buscan su alimento cerca del fondo, en el que incluso pueden excavar, mientras que los coleoideos son carnívoros voraces y oportunistas, que se alimentan de moluscos (incluso cefalópodos), crustáceos y peces principalmente; en menor proporción, de equinodermos y poliquetos. Las sepias y formas afines, mediante el movimiento de las aletas y el hipónomo, pueden introducirse en la arena, emergiendo solo los ojos; así, quedan al

acecho de las presas desprevenidas, a las que capturan extendiendo sus tentáculos.

Son moluscos muy vulnerables a la predación de los grandes peces, cetáceos, focas y crustáceos. También resultan presas de las aves marinas en la superficie del mar. Diversos grupos de protistas y metazoos son simbioses o parásitos de ellos. Muchas formas de aguas profundas muestran una luminiscencia debida a bacterias simbioses.

Los cefalópodos cuentan con especies solitarias o gregarias. La mayoría de las formas actuales nadan horizontalmente por propulsión a chorro, expulsando el agua a presión desde la cavidad paleal a través del hipónomo, el que es accionado en la dirección requerida por la acción de músculos radiales y circulares.

Estos organismos han elaborado un refinado sistema de defensa, con estructuras sensoriales diversas que les permiten mimetizarse por medio de cromatóforos en el manto, controlados muscularmente. Excepto *Nautilus* y algunas especies de aguas profundas, las formas actuales poseen una gran bolsa de tinta que desemboca en el recto, inmediatamente por detrás del ano. Se trata de un líquido oscuro, con elevadas concentraciones de melanina, que es expulsado en casos de peligro. Esta tinta no solo produce un oscurecimiento del medio que desconcierta al predador, sino que también puede anestesiarlo y bloquear químicamente sus órganos sensoriales.

Los aspectos ecológicos de los cefalópodos actuales son relativamente variables, dada la gran diversidad morfológica y de hábitat que presentan las especies de este grupo. Probablemente en el caso de los fósiles sucediera igual, pero los estudios de los mismos se encuentran limitados por los procesos de preservación inherentes al registro fósil, en particular en las formas sin partes duras que raramente quedan registradas. En las especies con conchilla externa (ectocócleas), los estudios paleoecológicos suelen estar basados en comparaciones con análogos vivientes (*Nautilus*) y con formas endocócleas (con conchilla interna) pero que aún conservan el sistema de flotabilidad mediante cámaras conectadas por un sífunculo, como en el caso de *Spirula* y *Sepia*. También se realizan estudios de morfología funcional de las conchillas, análisis de las facies sedimentarias que contienen los restos y de las asociaciones fósiles. Sin embargo, los estudios faciales y de asociaciones fósiles están dificultados por la posibilidad de deriva *post-mortem* de las conchillas. Debido a ésto, nunca podemos hallarnos seguros de estar estudiando una biocenosis de cefalópodos. La presencia conjunta de

conchillas de juveniles y adultos sería evidencia fuerte de que los fósiles fueron realmente sepultados cerca de su verdadero hábitat. De todas maneras, para hacer un estudio paleoecológico es imprescindible tener en cuenta los aspectos tafonómicos del grupo fósil en cuestión.

En el caso de los endocócleos, los estudios paleoecológicos utilizan como comparación a muchos de los coleoideos modernos. Los belemnites, uno de sus grupos fósiles más conocidos, eran semejantes a los calamares actuales en apariencia y hábitos, con la diferencia de que tenían una conchilla interna más desarrollada. Además, sus tentáculos poseían ganchos en lugar de ventosas. Se los encuentra comúnmente en los estómagos fosilizados de reptiles marinos, como los ictiosaurios. La mayoría eran criaturas de tamaño mediano; sin embargo, en el Jurásico de Europa y Asia se encontró una forma, *Megateuthis*, con un rostro de 50 a 60 cm de longitud, sugiriendo una longitud de 2 m para la conchilla y de 3 m para el tamaño total del animal.

Algunos grupos de coleoideos actuales acumulan grasa dentro de los brazos o amonio en los fluidos celómicos y tejidos blandos para disminuir la densidad y permanecer así con una flotabilidad aproximadamente neutra, sin la ayuda de una conchilla flotadora.

Para un animal que vive en la columna de agua en forma activa, el poseer una flotabilidad neutra es ventajoso, ya que permite permanecer a determinados niveles de profundidad sin gasto energético. De aquí la importancia del sistema de control de la flotabilidad que caracteriza a las conchillas de los cefalópodos a partir del Cámbrico Tardío.

Respecto al control de la flotabilidad mediante el uso del sífunculo, se ha observado en cefalópodos actuales (particularmente en *Nautilus*), que éste actúa como una bomba que genera una diferencia osmótica (en el contenido de iones) entre la sangre de su interior y el líquido salino de las cámaras. Cuando esa diferencia alcanza cierta magnitud, el líquido comienza a atravesar la parte permeable del sífunculo (anillos conectivos), pasando desde las cámaras al sífunculo. De esta manera aumenta la flotabilidad total del animal. Mientras que si existe la necesidad de disminuir este parámetro, el movimiento de líquido será inverso, es decir, desde el sífunculo al interior de las cámaras.

Durante mucho tiempo se creyó que el mecanismo de bomba osmótica era usado en las migraciones diarias de *Nautilus*, es decir, que vaciando y llenando las cámaras de líquido los

animales subían y bajaban en la columna de agua. Sin embargo, este sistema de control de la flotabilidad funciona lentamente, de modo que durante el transcurso de un día, el agua que puede ser removida de las cámaras por este medio es insignificante respecto al peso del animal. El sífunculo de *Nautilus*, y aparentemente también el de sus parientes fósiles y el de los amonoideos, es demasiado pequeño para que cambios diarios en la flotabilidad le permitan migrar en dirección vertical sin gasto energético. Por eso, ahora se considera que estos movimientos se realizan mediante natación por propulsión a chorro a través del hipónimo. Algunos grupos, sin embargo, serían una excepción a ello, como la actual *Sepia* y los endoceratoideos del Paleozoico, que poseen un sífunculo grande en relación con el volumen del cuerpo, lo que les permitiría utilizarlo para migraciones verticales a corto plazo.

Los rasgos evolutivos de los cefalópodos ectocócleos pueden interpretarse como el resultado de una presión de selección tendiente a alcanzar un compromiso energético eficiente entre la regulación de la flotabilidad, la estabilidad, la orientación, el diseño locomotor y el ambiente (Crick, 1988). El control de la flotabilidad fue el factor de mayor peso en el proceso evolutivo, ya que todos los ectocócleos tuvieron que regular la flotabilidad en alguna medida, como consecuencia del diseño de su conchilla (dividida en cámaras), y debido a que factores como la estabilidad, la orientación, la locomoción, etc., dependen del equilibrio entre la flotabilidad y la masa (Crick, 1988; Teichert, 1988).

La regulación de la flotabilidad se relaciona con las características fisiológicas de los cefalópodos ectocócleos, que permiten el ajuste del cuerpo o de la conchilla para compensar el empuje hacia arriba del agua de mar, y así mantener una posición estable y preferencial en la columna de agua. Existen diferentes efectos de la flotabilidad en conchillas enroscadas, ortocónicas y cirtocónicas, longicónicas y brevicónicas.

Sin embargo, toda conchilla cefalópoda implica restricciones de profundidad de hábitat debido a tres factores: la conchilla puede implosionar desde las paredes, el último septo es capaz de implosionar hacia adentro y por último, el sífunculo puede explotar dentro de las cámaras. En los tres casos, la causa es la presencia de cámaras llenas de aire a baja presión. Se ha observado que la profundidad de implosión de la conchilla en *Nautilus* es de alrededor de 800 m y, en *Spirula*, se halla próxima a los 1500 m. En las conchillas fósiles, esta profundidad puede calcularse si se dispone

de datos acerca del espesor y radio de curvatura de los septos. Existe un índice que en base a estos valores, y calibrándolos con los valores obtenidos experimentalmente para las formas actuales, permite estimar la profundidad de implosión de una conchilla (Westermann, 1973).

Aparentemente, durante la evolución de los cefalópodos ancestrales se ha registrado un incremento en el tamaño corporal. La diferencia entre las tasas de crecimiento de la conchilla y las partes blandas (la masa visceral crece en longitud a una tasa más lenta que el fragmocono) habría dado como resultado una flotabilidad positiva en el ápice de la conchilla. De esta manera existiría un conflicto entre la necesidad de mantener una orientación preferencial en la columna de agua para alimentarse, moverse, etc., y la flotabilidad creciente del fragmocono.

Muchos autores proponen que este conflicto ha sido resuelto con una gran diversidad de tipos de conchillas, que de diferentes maneras combinan el control de la flotabilidad con una orientación favorable del cuerpo respecto al fondo marino. Algunos grupos desarrollaron depósitos camerales o sifunculares a modo de lastre, para estabilizar la postura corporal. Otros aumentaron el número de septos (disminuyendo la flotabilidad por aumento de

peso), o evolucionaron hacia formas cortas y ensanchadas. Algunos comenzaron a enroscarse, colocando el fragmocono por encima de las partes blandas (Figura 15. 21).

Respecto al grupo ancestral, el de los ellesmerocéridos, no hay evidencias claras de que estas formas ya tuvieran gas en sus cámaras, y en el caso de que sí lo tuvieran, el tamaño tan pequeño de las mismas genera dudas acerca de que el organismo hubiera podido mantener una flotabilidad neutra en base a dicho mecanismo. Así, se asume que estos organismos eran bentónicos y solo aquellos con conchillas longicónicas podrían haber tenido hábitos necto-bentónicos.

Los endocéridos y los intejocéridos tienen fragmoconos grandes, con cámaras cortas penetradas por un sifunculo marginal a submarginal ancho, relleno en parte con endoconos o lamelas y en parte con el tubo o cordón sifuncular. En muchos grupos, el diámetro del sifunculo es la mitad del diámetro del fragmocono. La masa combinada de los endoconos y del cordón sifuncular serviría para contrarrestar los efectos de la flotabilidad positiva y daría una orientación que generalmente se acepta como horizontal o subhorizontal. Además, la posición del sifunculo tendría la ventaja adicional de proveer estabilidad rotacional al organismo al bajar el centro de gravedad. Sin

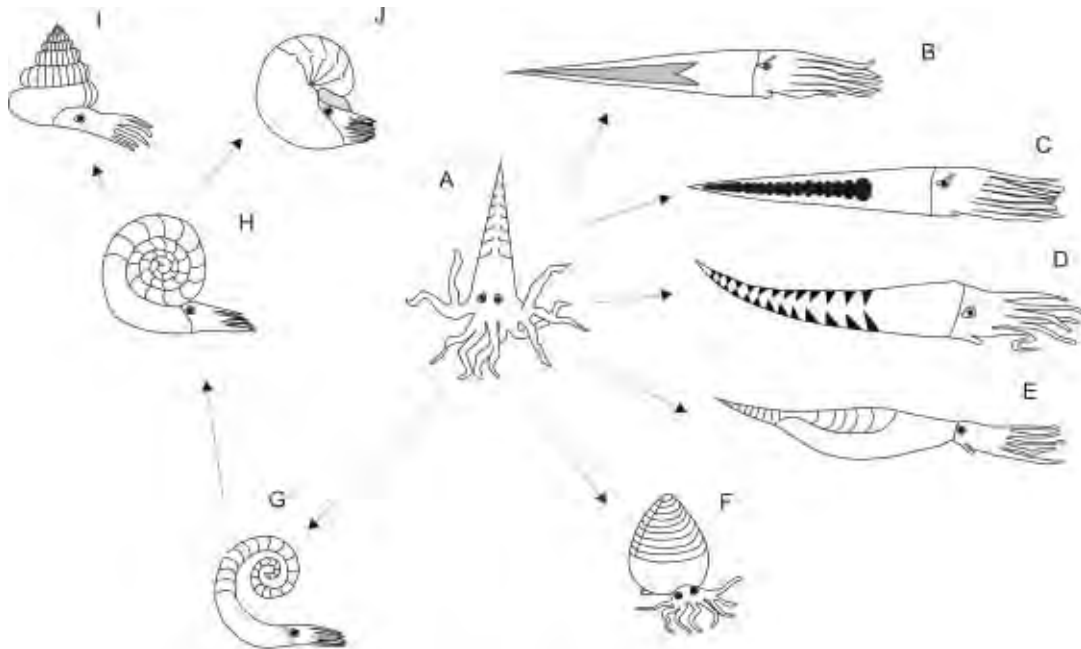


Figura 15. 21. Evolución de los diferentes tipos de conchillas en los cefalópodos ectocócleos. A. conchilla ancestral; B. conchilla recta con endoconos; C. conchilla con depósitos anulosisifonales; D. conchilla con depósitos camerales; E. conchilla ascocérica; F. conchilla con fragmocono reducido y cámara habitación con la abertura apuntando hacia abajo; G-J. conchilla enroscada y con el fragmocono sobre las partes blandas; H. conchilla enroscada planoespiral evoluta; I. conchilla torticonica; J. conchilla planoespiral involuta.

dudas, estos grandes animales eran los superpredadores del Ordovícico y los endocéridos adultos, como los grandes cefalópodos del Ordovícico y Silúrico, no tendrían predadores naturales.

En los orthocéridos la conchilla es larga y delgada, con poca ornamentación, y la cámara habitación generalmente es corta en relación a la longitud del fragmocono. Las paredes de la conchilla son delgadas y los septos espaciados. El sífunculo es de diámetro pequeño, con anillos conectivos simples. Esta conchilla liviana, con cámaras amplias, daba una gran flotabilidad al organismo. Para contrarrestarla se usaban lastres de carbonato de calcio depositado en las cámaras. Este grupo dominó la fauna nectónica de cefalópodos desde el Ordovícico Tardío al Carbonífero, y sobrevivió hasta el Triásico.

La característica más llamativa de los actinocéridos es el sífunculo de gran diámetro y relleno con depósitos que forman un sistema de canales endosifunculares, el cual consiste en un tubo central con tubos radiales ramificados a partir de los anillos conectivos. Este sistema funcionaría probablemente en forma hidrostática, con el propósito de remover los fluidos camerales luego de la formación de los septos, o movilizar fluidos dentro de las cámaras para la formación de depósitos camerales.

Los orthocéridos, como los endocéridos y los actinocéridos, con sus conchillas largas y gráciles, habrían sido predadores que nadaban lentamente a través del agua, generalmente cerca del fondo marino, donde podían cazar trilobites y crustáceos con facilidad. Eran principalmente necto-bentónicos y nectónicos.

Los oncocéridos tenían generalmente conchillas longicónicas y cirtocónicas brevicónicas, aunque algunos grupos se extendieron a morfologías torticónicas, girocónicas y nautilicónicas. Ciertas formas especialmente delgadas usaban el amontonamiento de los septos como forma de control de la flotabilidad, que es la más primitiva. La presencia de un fragmocono pequeño en la mayoría de estas formas las señalaría como bentónicas, aunque la presencia de un seno hiponómico podría indicar cierta habilidad para moverse por propulsión. Estudios detallados de flotabilidad de algunos oncocéridos brevicónicos, con fragmoconos excepcionalmente grandes y aberturas contraídas, podrían indicar que flotaban y vivían pasivamente como miembros del plancton. Probablemente, las formas enroscadas fueran nadadores activos en la columna de agua, como el *Nautilus* moderno, pero con un límite de profundidad de 150 m, según los datos de la resistencia de sus septos.

Los oncocéridos se extinguieron en el Devónico, junto con los discosóridos, y Chamberlain (1991) ha sugerido que esta extinción se debería a la presión de predación de los peces condriictios, dominantes para esos tiempos, sobre los cefalópodos de conchillas menos estables, como las brevicónicas. Los cefalópodos que desarrollaron conchillas enroscadas habrían logrado evitar esta predación por ser más compactos y móviles.

La mayoría de los especialistas considera que los discosóridos tenían un hábito de vida necto-bentónico. Westermann (1975) sugirió, mediante un análisis de la resistencia septal y de la estructura de los anillos conectivos, una profundidad máxima de 100 m para estos animales. Sus restos se encuentran asociados a facies de aguas someras. Como los oncocéridos, estas formas probablemente tendrían una movilidad limitada y derivarían con la cabeza hacia abajo cerca del fondo, buscando presas con sus largos brazos.

En el mundo del Paleozoico Temprano, en el cual la mayoría de los cefalópodos eran formas masivas de movimientos lentos, los ascocéridos fueron únicos en su estructura. Este grupo habría resuelto el problema del control de la flotabilidad truncando las porciones tempranas de la conchilla durante la etapa adulta. La conchilla restante, ovoide y bulbosa, se conoce como «conchilla ascocérida». Las formas juveniles vivían probablemente como los orthocéridos (predadores necto-bentónicos), con movimientos lentos, predando sobre pequeños invertebrados. El individuo maduro, con su conchilla liviana e hidrodinámica, era un animal ágil tipo coleoideo.

Por último, el enroscamiento de la conchilla también constituyó una forma de solucionar los problemas asociados a la flotabilidad. El enroscamiento del cono en forma planoespiral ubica el centro de flotabilidad directamente sobre el centro de masa. Dada la cercanía de estos centros y su situación fija dentro de la espiral, el hidrostático resultó ser el mecanismo primario de regulación de la flotabilidad y el enroscamiento parece haber sido el diseño óptimo de conchilla disponible para cefalópodos ectocócleos.

Uno de los grupos que muestran esta solución es el de los tarphycéridos. Los barrandeocéridos representan un conjunto numéricamente pequeño, que tienen forma muy parecida a la de los tarphycéridos en lo externo pero con anillos conectivos más delgados.

En general, la versión nautilida para el control de la flotabilidad mediante el enroscamiento de la conchilla difiere de los barrandeocéridos y

tarphycéridos en que son más involutos, con una tasa de expansión mayor, cámaras más largas y sífinculos de diámetros menores. Por último, las cámaras habitación son más cortas debido a la mayor tasa de expansión. Todas estas características se combinan para crear un diseño de conchilla con un sistema hidrostático eficiente, alta estabilidad y buen diseño locomotor.

Los diferentes grupos de nautilídeos tendrían un hábito de vida similar (necto-bentónico), parecido al del actual *Nautilus* pero con variaciones leves, sobre todo en lo referente a la profundidad, que está determinada por el límite en el cual la conchilla implosiona. Este límite se halla dado por la resistencia septal de cada especie. Otros parámetros que aparentemente se encontrarían relacionados al hábitat de estos animales son la forma de la conchilla, la línea de sutura y el tipo de ornamentación.

Para los amonoideos existen diversas interpretaciones de la relación entre la forma de la conchilla y la locomoción. Las diferentes morfologías deben haber influido de manera importante en la determinación de la fuerza de la conchilla y la profundidad de hábitat. Las formas heteromorfas habrían sido nadadoras más pobres que las planoespirales, y entre estas últimas, las comprimidas e involutas serían buenas para la natación continua en comparación con las menos comprimidas (Chamberlain, 1981). Debido a la enorme variedad de formas de amonoideos, es realmente difícil generalizar sobre sus posibles hábitos de vida. Se ha sugerido repetidamente que los amonoideos con conchillas gruesas y robustas habitaban ambientes más someros, mientras que las especies más lisas y corpulentas habrían predominado en áreas de plataforma más profunda.

El valor adaptativo de la complejización de la línea de sutura es debatido. Una de las hipótesis propone que las suturas complejas aumentarían la resistencia del fragmocono a la presión hidrostática, evitando la implosión a altas profundidades. De esta manera los amonoideos con suturas más complejas estarían adaptados a ambientes más profundos que las formas con suturas más simples.

La relación entre la morfología de la conchilla y la función hidrodinámica también tiene implicancias para los cambios en la forma de la conchilla de los amonoideos durante la ontogenia. Los individuos recién eclosionados pueden haber sido nadadores o migradores verticales pasivos en el plancton, derivando con corrientes oceánicas superficiales. Varios datos sugieren que estos amonoideos muy jóvenes habrían vivido en un ambiente diferente que los juveniles más viejos y los adultos.

Algunos autores propusieron un estilo de vida que solo necesite de gasto energético intermitente, como por ejemplo durante la captura de una presa o la elusión de un predador. Probablemente los amonoideos no fueran predadores perseguidores (como los calamares), sino acechadores. Esperarían pasivamente una presa y luego acelerarían para alcanzarla cuando estuviera muy cerca.

ALIMENTACIÓN

En la actualidad, todos los cefalópodos son carnívoros. Se alimentan principalmente de peces, moluscos, crustáceos y gusanos. Usan los tentáculos para atrapar a las presas y luego las muerden con las fuertes mandíbulas tipo pico, introduciéndolas en la boca por acción de la rádula. En particular, *Nautilus* se alimenta de diferentes especies de crustáceos partiéndolos en trozos de 5 mm, que pasan a lo largo del esófago altamente distensible, para ser almacenados en el gran buche (Nixon, 1988).

Respecto a los grupos extinguidos, el hallazgo extraordinario del contenido estomacal de algunos amonoideos indicaría que éstos se alimentaban de pequeños moluscos y crustáceos, foraminíferos y equinodermos. Estas formas eran, a su vez, presa de reptiles marinos, peces y grandes crustáceos.

El tamaño relativo de la masa bucal de los amonoideos sugiere que ellos ingerían organismos pequeños enteros o partían presas más grandes en diminutos pedazos. Restos identificados *in situ* de contenidos estomacales y del buche, en la cámara habitación de amonites, incluyen fragmentos de crinoideos, picos de cefalópodos y ostrácodos (Nixon, 1988, 1996).

BIOESTRATIGRAFÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA

A pesar que los cefalópodos aparecen en el Cámbrico, recién en el Silúrico se reconocen como uno de los grupos de invertebrados con mayor distribución en rocas marinas de todo tipo. Sin embargo, estos fósiles silúricos no han recibido el tratamiento que necesitan para demostrar su importancia desde el punto de vista bioestratigráfico. Ya en el Devónico, se reconocen zonaciones tanto de goniatítidos como de clyménidos, especialmente en el hemisferio norte.

Los cefalópodos carboníferos constituyeron un grupo diverso caracterizado por su evolución rápida que los convierte en importantes

fósiles con valor bioestratigráfico para ese período. Igual que otros grupos de organismos carboníferos, los de Europa y América del Norte se conocen con un detalle bastante considerable, en comparación con los de otras regiones del mundo. Los cefalópodos carboníferos incluyen unos pocos remanentes de Actinocera-toidea, que tuvieron una larga historia en el Paleozoico Temprano a Medio, además de Nautiloidea y Ammonoidea que se diversificaron rápidamente en dicho período. Este último grupo parece ser más cosmopolita que los Actinocera-toidea y Nautiloidea y su evolución y zonación bioestratigráfica han sido extensamente investigadas en Europa y América del Norte, dada su utilidad como fósiles guía. Los estudios que han considerado la distribución geográfica de los amonoideos en las reconstrucciones paleogeográficas del Carbonífero muestran un rango que se extiende desde los 60°N hasta los 50°S.

A pesar del detallado conocimiento que se tiene de la filogenia y la historia evolutiva de los amonoideos del Pérmico, éstos son solo localmente abundantes en facies clásticas finas. La zonación del Pérmico está basada en goniatítidos, prolecanítidos y, ya en el Pérmico Tardío, en ceratítidos.

Los amonoideos ceratítidos son los predominantes en el Triásico y, a fines de este período, se produce una importante extinción en masa, a la que sobreviven pocas especies que darán lugar a la radiación del Jurásico inicial de los Ammonitina. Este grupo es el más utilizado en bioestratigrafía de los ambientes marinos mesozoicos alcanzando una resolución de centenas de miles de años. Dicha situación se mantuvo hasta la terminación del Cretácico, cuando el grupo, ya declinante, fue afectado por la crisis del final de dicho período. Otro grupo de cefalópodos que ha resultado de relativa importancia desde el punto de vista de su distribución bioestratigráfica y biogeográfica en el Jurásico y el Cretácico es el orden Belemnitida (Stevens, 1973; Doyle, 1987, 1992; Challinor, 1999; Challinor *et al.*, 1992; Christensen, 1990, 1996).

Las zonas de amonites jurásicos de la región circumpacífica fueron analizadas en forma complexiva por Hillebrandt *et al.* (1992).

En Argentina, secuencias marinas que comienzan en el Triásico Superior y son especialmente importantes en el Jurásico y Cretácico Inferior, han sido datadas bioestratigráficamente sobre la base de sus amonoideos, especialmente en el ámbito de la cuenca Neuquina. Estos estudios han permitido obtener

Cuadro 15. 2. Biozonación del Triásico Superior-Jurásico Inferior de la cuenca Neuquina, Argentina (modificado de Riccardi *et al.*, 2000).

Ma	SIST.	SER.	PISO	ZONACIÓN ESTÁNDAR	CUENCA NEUQUINA			
175,6 ± 2,0	JURÁSICO	INFERIOR (LIAS)	TOARCIANO	Sup. Levesquei	Dumodieria			
				Thouarsense	Phlyseogramoceras tenuicostatum			
				Variabilis	Phymatoceras			
				Colina chilensis	Paronoceras			
				Bifrons	Paronoceras pacificum			
			183,0 ± 1,5	PLIENSEBACHIANO	INFERIOR (LIAS)	TOARCIANO	Inf. Falciferum	Paronoceras largeense
							Tenuicostatum	Dactyloceras boeidea
							Sup. Tenuicostatum	Tenuicostatum
							Spinatum	disciforme
							Margaritatus	Fanninoceras fannini
189,6 ± 1,5	JURÁSICO	INFERIOR (LIAS)	PLIENSEBACHIANO	Sup. Davoei	behrendseni			
				Inf. Ibex	Dubariceras			
				Jamesoni	Tropidoceras			
				Rancostatum	Miltoceras			
				Oxynotum	"Epophioceras"			
			196,5 ± 1,0	SINEMURIANO	INFERIOR (LIAS)	SINEMURIANO	Inf. Tumen	?
							Semicostatum	"Agassiceras"
							Bucklandi	"Verniceras"
							Angulata	Badouxia canadensis
							Liasicus	"Wahneroceras - Schlothemia"
199,6 ± 0,6	HETTANGIANO	INFERIOR (LIAS)	HETTANGIANO	Planorbis	"Psiloceras"			
				Psiloceras rectocostatum	?			
				?	?			
				?	?			
				?	?			
203,6 ± 1,5	TRIÁSICO SUPERIOR	NORIANO	RETIANO	Marshi	Choristoceras			
			Suessi					
			NORIANO					

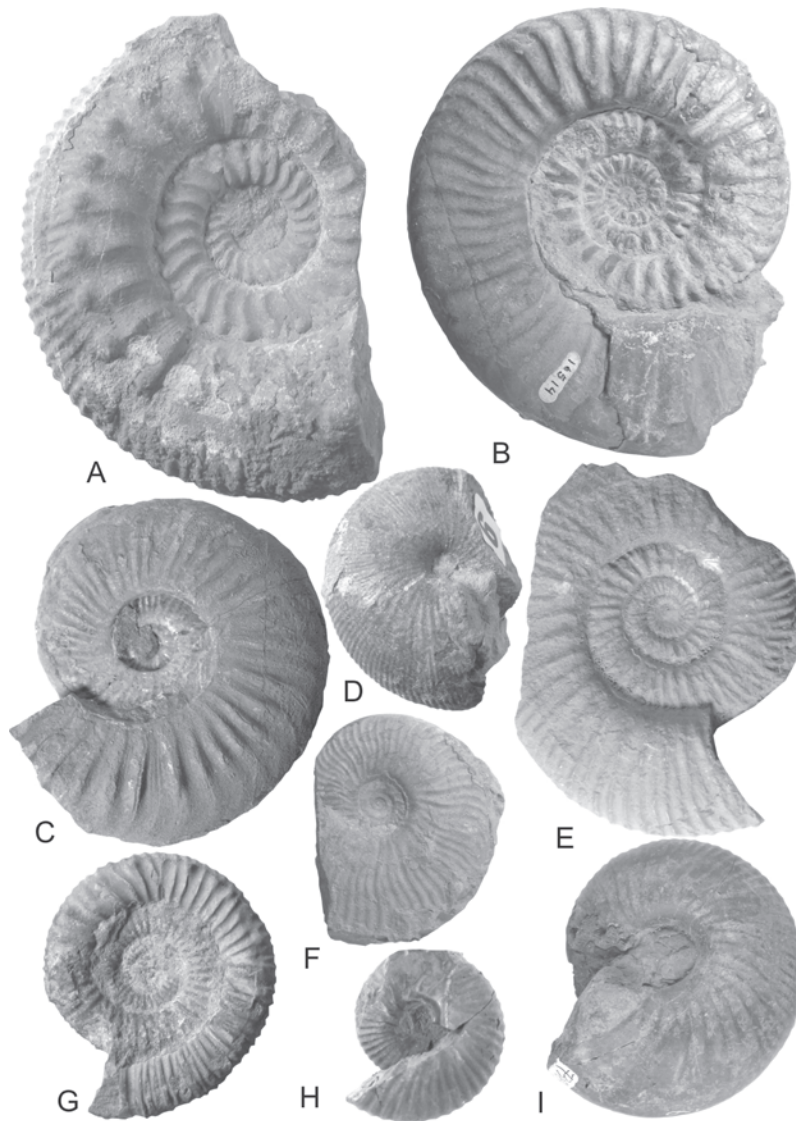


Figura 15. 22. Amonítidos del Jurásico de la cuenca Neuquina. A. *Stephanoceras (Stemmatoceras) aff. frechi*, CPBA 18111, Bajociano; B. *Phymatoceras aff. pseudoherbaense*, CPBA 16514, Toarciano; C. *Sonninia (Fissiloboceras) zitteli*, CPBA 20215, Bajociano; D. *Megasphaeroceras magnum*, CPBA 17052, Bajociano; E. *Rehmannia (Loczyceras) patagoniensis*, CPBA 17581, Calloviano; F. *Pleydellia cf. lotharingica*, CPBA 16502, Toarciano; G. *Peronoceras pacificum*, CPBA 17529, Toarciano; H. *Eurycephalites vergarensis*, CPBA 7376, Calloviano; I. *Stehnocephalites gerthi*, CPBA 7384, Bathoniano. Todas las figuras x 0,60.

biozonaciones de un detalle comparable al de las secuencias estandar de Europa (reinos del Tethys y Boreal) que se presentan en los Cuadros 15. 2, 3, 4 y 5 (basados en Riccardi *et al.*, 2000; Aguirre-Urreta y Rawson, 1997; Aguirre-Urreta *et al.*, 2005). Faunas representativas del Jurásico y Cretácico Inferior de la cuenca Neuquina se ilustran en las Figuras 15. 22, 23 y 24.

Las asociaciones del Jurásico Inferior son similares a las presentes en el norte de Chile que han sido definidas por Hillebrandt *et al.* (1992). Durante el Jurásico Medio, la diversidad de los

amonoideos en la cuenca Neuquina alcanzó un máximo en el límite Aaleniano-Bajociano, mientras que las asociaciones del Bajociano tardío y Bathoniano temprano están geográficamente restringidas. Se hacen más abundantes en el Bathoniano tardío y luego decrecen durante el Calloviano (Riccardi *et al.*, 2000).

Las faunas del Calloviano tardío-Oxfordiano temprano no se hallan generalmente presentes en esta cuenca por la existencia de un importante hiato y aquellas del Oxfordiano medio están representadas a lo largo de toda la

cuenca. Hasta el presente no se conocen amonoideos de probada edad kimmeridgiana. Los amonoideos tithonianos son diversos y están muy bien preservados, lo que ha permitido una detallada zonación (Leanza, 1996). En el Berriasiano hay algunos géneros comunes entre la cuenca Neuquina y el Mediterráneo occidental, mientras que en la parte media del Valanginiano se pueden realizar buenas correlaciones entre ambas regiones. El Hauteriviano en la cuenca Neuquina está representado por una serie de géneros andinos como *Holcoptychites*, *Hoplitocrioceras* y *Weavericeras*, junto con componentes mediterráneos como *Olcostephanus*, *Spitidiscus* y *Crioceratites* (Aguirre-Urreta *et al.*, 2005). Las faunas barremianas son más escasas y se asemejan a formas del oeste del Tethys.

En la cuenca Austral ubicada en el sur de la Patagonia, rocas marinas de edad mesozoica han sido objeto de detallados estudios bioestratigráficos, que abarcan el Jurásico terminal (Tithoniano) y desde el Berriasiano al Maastrichtiano (Aguirre-Urreta, 2002; Riccardi, 2002). Las zonas del Tithoniano inferior a medio coinciden con las clásicamente distinguidas en la cuenca Neuquina y sus componentes muestran afinidades con las faunas de los Himalayas y el Mediterráneo (Riccardi y

Kraemer, 1996; Riccardi, 1988). Los amonoideos berriasianos presentan en general una pobre preservación, lo que ha dificultado asignaciones específicas certeras. Sus afinidades se hallan en Madagascar, India y el este de África (Riccardi, 1977). El registro faunístico valanginiano resulta escaso, aunque es de destacar la presencia de *Olcostephanus atherstoni*, especie de amplia distribución geográfica y muy abundante en la cuenca Neuquina, lo que la convierte en una especie muy útil para realizar correlaciones tanto intercuencales como intercontinentales.

Las faunas amonitíferas hauterivianas están ampliamente representadas por géneros endémicos en esta cuenca (*Favrella*), otros de afinidades boreales (*Protaconeceras* y *Aegocrioceras*) así como especies de *Crioceratites* que permiten su correlación con las zonas *inversum/staffi* del Hauteriviano inferior alto-Hauteriviano superior basal del norte de Alemania e Inglaterra (reino Boreal) y con las zonas *nodosuplicatum/sayni* de igual edad pero del reino del Tethys (Aguirre-Urreta, 2000).

En el Barremiano, tradicionalmente se han distinguido dos zonas bioestratigráficas, una inferior caracterizada por *Hatchericeras patagonense* y otra superior con *Colchidites vulanensis australis* (Riccardi, 1988). Recientemente, se ha

Cuadro 15.3. Biozonación del Jurásico Medio de la cuenca Neuquina, Argentina (modificado de Riccardi *et al.*, 2000).

Ma	SIST.	SER.	PISO	ZONACIÓN ESTÁNDAR	CUENCA NEUQUINA		
161,2 ± 4,0	JURÁSICO	MEDIO (DOGGER)	CALLOVIANO	Sup.	Lamberti	?	
				Athleta			
				Med.	Coronatum	Rehmannia (L.) patagoniensis	
					Jason	Proximum	
				Inf.	Gracilis/Calloviense	Bodenbenderi	
164,7 ± 4,0					Macrocephalus	Vergarensis	
			BATHONIANO		Sup.	Discus	Steinmanni
						Retrocostatum	
					Med.	Bremeri	
						Subcontractus	Cadomites - Tullitidae
					Inf.	Progracilis	
167,7 ± 3,5					Zigzag	Morphoceras gulisanoi	
			BAJOCIANO		Sup.	Parkinosni	Lobosphinctes
						Garanliana	Megaspheeroceras magnum
						Subfurcatum	Humphresianum
					Inf.	Humphresianum	
						Sauzei	Giebell
					Laeviscuia		
					Ovalis		
					Discites	Singularis	
171,8 ± 3,0		AALENIANO	Sup.	Concavum	Malarguensis		
				Murchisonae	"Zurcheria" groeberi		
	Inf.		Scissum	Manflasensis			
173,2 ± 2,0				Opalinum			

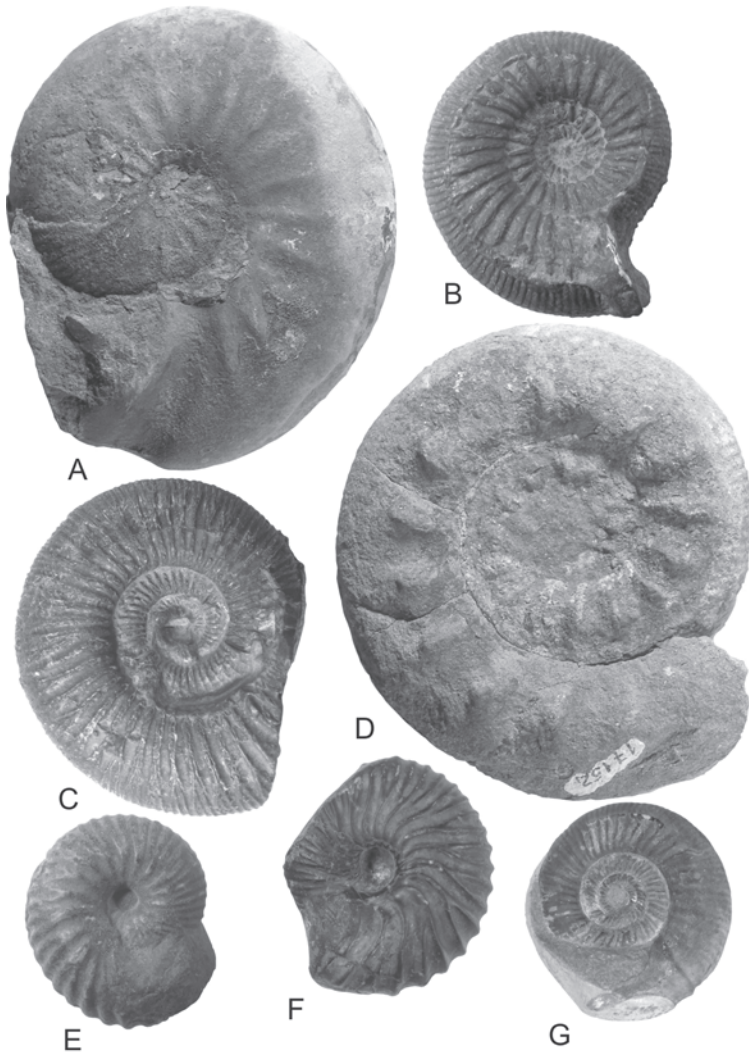


Figura 15.23. Amonítidos del Jurásico de la cuenca Neuquina. A. *Emileia (Chondromileia) giebeli*, CPBA 17102, Bajociano; B. *Stephanoceras (Skirroceras)* sp., CPBA 7510, Bajociano; C. *Virgatosphinctes andesensis*, CPBA 1033, Tithoniano; D. *Pseudotoites sphaeroceratoides*, CPBA 17152, Bajociano; E. *Otoites gottschei*, CPBA 20216, Bajociano; F. *Xenocephalites neuquensis*, CPBA 7374, Bathoniano; G. *Leptosphinctes* sp., CPBA 0106d, Calloviano. Todas las figuras x 0,60

Cuadro 15.4. Biozonación del Jurásico Superior de la cuenca Neuquina, Argentina (modificado de Riccardi *et al.*, 2000).

Ma	SIST	SER	PISO	ZONACIÓN ESTÁNDAR	CUENCA NEUQUINA			
145,5 ± 4	JURÁSICO SUPERIOR (MALM)		TITHONIANO	Sup. Durangites	Substeuerocheras koeneni			
				Transitorius	Corongoceras allernae			
				Simplisphinctes	Windhausenicerias internispinosum			
				Ponti				
				Fallaixi	Penicillatum	Aulacosphinctes proximus		
				Semifome		Pseudolissoceras zitteli		
				Vimineus	Darwini	Virgatosphinctes mendocanus		
				Triplicatus				
				Hybonotum				
				150,8 ± 4			KIMMERIDGIANO	Sup. Becken
Eudoxus								
Acanthicum								
Inf. Divisum								
Hypselocyclum								
Platynota								
155,7 ± 4			OXFORDIANO	Sup. Planula				
				Bimammatum				
				Bifurcatum				
				Med. Transversarium				Perisphinctes - Araucanites
				Plicatilis				
				Inf. Cordatum	Peltoceratoides - Parawedekindia			
161,2 ± 4				Inf. Mariae				

definido la zona de *Hemihoplites feraudianus* que se ubica en una posición estratigráfica intermedia entre la fauna de *Hatchericeras* abajo y la de *Colchidites* arriba. Tanto las especies componentes de la zona de *Hatchericeras* como aquellas de la de *Colchidites* muestran fuertes similitudes, a nivel específico, con las reconocidas en Sudáfrica, también poseen afinidades con las de los Cárpatos y, en menor medida, con aquellas de Madagascar (Aguirre-Urreta, 2002).

Las faunas de amonoides aptianos de la cuenca Austral están dominadas por representantes de los órdenes Ancyloceratina (familias Ancyloceratidae y Helicancyliidae) y Ammonitina (familia Haploceratidae).

El Aptiano ha sido dividido en dos zonas: una inferior de *Australiceras cardielense* y otra superior de *Peltocrioceras deekei*, cuyos límites son difíciles de establecer así como su estricta asignación temporal, ya que la mayoría de las es-

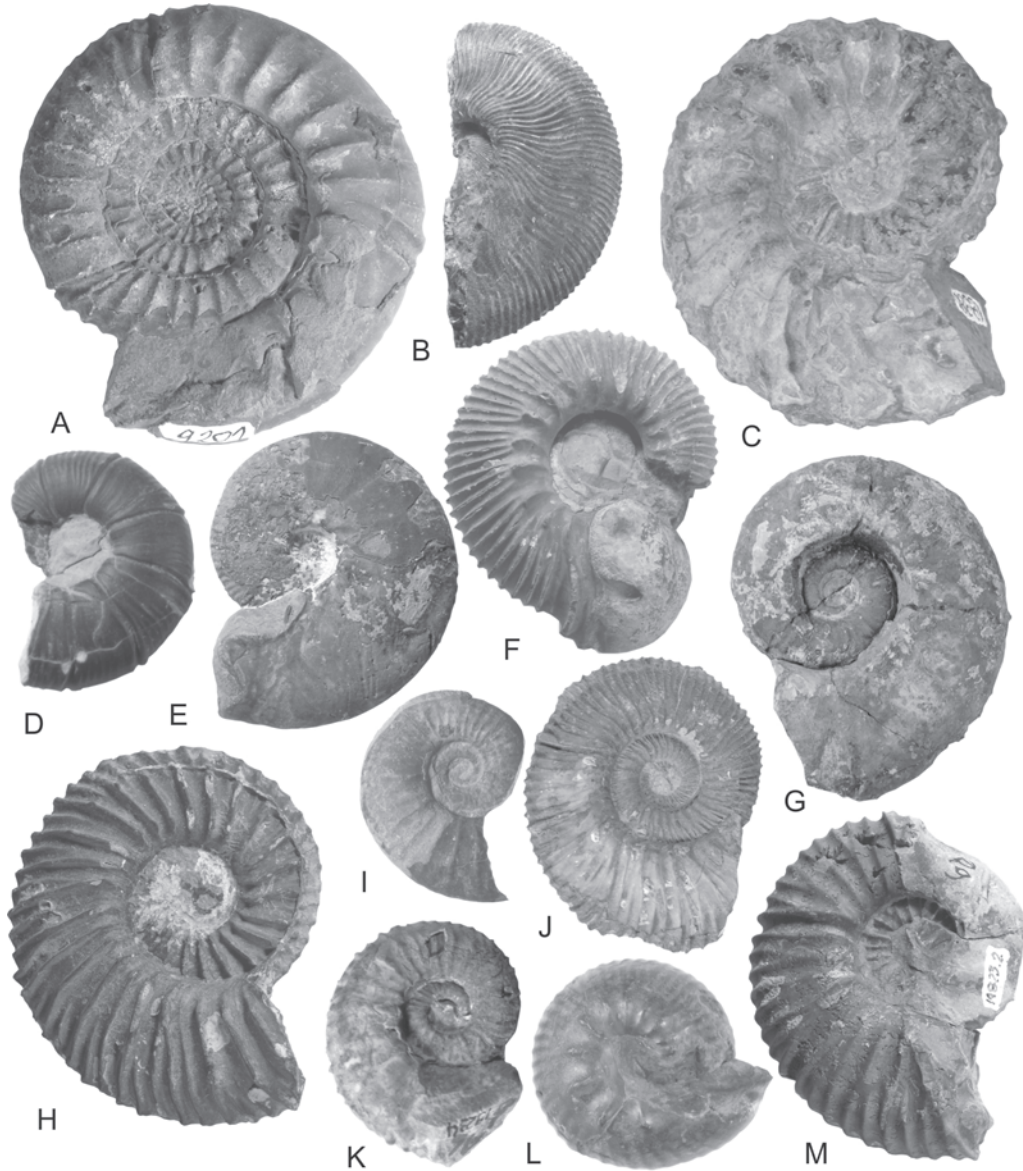


Figura 15.24. Amonoides del Cretácico de la cuenca Neuquina. A. *Spiticeras damesi*, CPBA 9201, Berriasiano; B. *Neocomites wichmanni*, SGM 7260, Valanginiano; C. *Chacantuceras ornatum*, CPBA 18380, Valanginiano; D. *Spitidiscus riccardii*, CPBA 20032.7, Hauteriviano; E. *Karakaschiceras attentuatus*, CPBA 20217, Valanginiano; F. *Olcostephanus (Olcostephanus) atherstoni*, CPBA 11490, Valanginiano; G. *Paraspiticeras groeberi*, CPBA 18378, Hauteriviano-Barremiano?; H. *Pseudofavrella angulatiformis*, CPBA 20219, Valanginiano; I. *Crioceratites diamantensis*, CPBA 20218, Hauteriviano; J. *Olcostephanus (Viluceras) permolestus*, CPBA 13957, Valanginiano; K. *Hoplitocrioceras giovinei*, CPBA 19234, Hauteriviano; L. *Valanginites argentinius*, CPBA 18145, Valanginiano; M. *Holcoptychites magdaleneae*, CPBA 19823.2, Hauteriviano. Todas las figuras x 0,70.

pecies parecen ser endémicas en la región. Sin embargo, a nivel genérico las asociaciones muestran estrechos vínculos con Sudáfrica, los Cárpatos, Madagascar, Australia y el oeste de Europa.

Las faunas albianas comprenden tres zonas: una inferior de *Aioloceras argentinum*, otra intermedia de *Sanmartinoceras patagonicum* y una superior de *Puzosia vegaensis*, que coinciden aproximadamente con la división tripartita del Albiano. Algunos de los componentes de la zona de *Aioloceras argentinum* muestran relaciones con Madagascar, mientras que otros tienen una distribución cosmopolita (Riccardi y Medina, 2002). *Sanmartinoceras patagonicum* parece ser la única especie albiana del género, lo que dificulta las correlaciones. Con respecto a la zona de *Puzosia vegaensis*, sus elementos más conspicuos revelan estrechas vinculaciones con faunas coetáneas de diversas regiones del hemisferio sur, especialmente Sudáfrica, Australia y Madagascar (Aguirre-Urreta, 2002).

La primera zona de amonites del Cenomaniano corresponde a la zona de *Hypoturrilites* de carácter cosmopolita y muy probablemente co-

respondiente al Cenomaniano temprano. Le sigue la zona de *Desmoceras floresi* que sería equivalente a la de *Rhotomagense* del Mediterráneo (Cenomaniano medio). La última zona reconocida en este período corresponde a la de *Calycoceras*. Las afinidades de la fauna de esta zona permiten ubicarla en el Cenomaniano medio-tardío (Riccardi, 2002).

En el Turoniano solo se ha definido la zona de *Pachydesmoceras*. *P. cf. linderi* se asocia a *Placentoceras* sp. y *Sciponoceras santacruzense* y esta asociación se ubicaría en el Turoniano tardío. En la cuenca Austral únicamente se registra una especie del Coniaciano tardío correspondiente a la zona de *Gauthieroceras santacruzense*. La zona de *Polyptychoceras* caracteriza al Santoniano s.l. Asociados a *Polyptychoceras* (*P.*) sp. se presentan *Baculites cf. kirki* y *Anagaudryceras cf. politissimum* (Riccardi, 2002). La zona de *Anapachydiscus steinmanni* incluye *A. cf. hauthali*, *Placentoceras cf. santacruzense*, *Parabinneyites paynensis* y *?Argentoscaphtes mutantibus*, abarcando el Santoniano superior-Campaniano inferior. En el Campaniano están registradas la zona de asociación de *Kossmaticeras* (*Karapadites*)

Cuadro 15. 5. Biozonación del Cretácico Inferior de la cuenca Neuquina, Argentina (modificado de Aguirre-Urreta et al., 2005).

	SISTEMA	SERIE	PISO	ZONACIÓN ESTÁNDAR		CUENCA NEUQUINA		
				BIOZONA	SUB-BIOZONA	BIOZONA	SUB-BIOZONA	
130.0±1.0	CRETÁCICO	INFERIOR	BARREMIANO	ITF	Hugii		<i>Paraspiticeras groeberi</i>	
					Ohmi		<i>Crioceratites diamantensis</i>	
					Balearis		<i>Crioceratites schlagintweiti</i>	
					Ligatus		<i>Spitidiscus riccardii</i>	
					Sayni		<i>Weavericeras vacaensis</i>	
			HAUTERIVIANO	Inferior	Nodosoplicatum	Variegatus	<i>Hoplitocrioceras gentili</i>	<i>H. gentili</i>
						Jeannoli		<i>H. giovinei</i>
					Loryi	Loryi	<i>Holcoptychites neuquensis</i>	<i>H. agrioensis</i>
						Radiatus		<i>H. neuquensis</i>
					136.4±2.0	CRETÁCICO	INFERIOR	VALANGINIANO
Furcillata	<i>Pseudofavrella angulatiformis</i>	<i>Chacantoceras omatum</i>						
Peregrinus	Nicklesi		<i>P. angulatiformis</i>					
Verrucosum	Peregrinus		<i>O. (Viluceras) permolestus</i>					
	Pronecostatum	<i>Olcostephanus (Olcostephanus) atherstoni</i>	<i>Karakaschiceras attenuatus</i>					
VALANGINIANO	Inferior	Campylotoxus	Biassalensis					<i>O. (O.) atherstoni</i>
			Campylotoxus	<i>Lissonia riveroj</i>				<i>Vilanginites argentinus</i>
		Pertransiens		<i>Neocomites wichmanni</i>				
		BERRIASIANO	Boissieri	<i>Spiticeras damesi</i>				
			Occitanica	<i>Argentinitoceras noduliferum</i>				
140.2±3.0								
146.5±4.0								

centinelaense y la zona de asociación de *Hoplitoplacenticeras plasticum*. La primera de ellas está dominada por amonites kosmaticerátidos que marcan el progresivo endemismo de las faunas de la cuenca Austral en el Cretácico Tardío, mientras que la segunda está caracterizada por *H. plasticum*, *Pseudokossmaticeras paulckei*, *Baculites cazadorianus*, *Saghalinites kingianus involutior*, *Gaudryceras varagurense patagonicum* e *Hypophylloceras nera*. Esta zona caracteriza al Campaniano tardío. Finalmente, en el Maastrichtiano se encuentra una fauna de *Maorites densicostatus*, *Pseudophyllites loryi*, *Eubaculites? rioturbiensis*, *Baculites cf. anceps*, *Diplomoceras australe* y *Grossouwriles gemmatus* que ha sido asignada por Riccardi (2002) a la zona de asociación de *Maorites densicostatus*.

En las cuencas andinas de Chile, los estudios bioestratigráficos de amonoideos jurásicos han sido realizados por Bogdanic y Chong (1985), Hillebrandt (1987), Hillebrandt *et al.* (1992), Hillebrandt y Gröschke (1995) y Riccardi *et al.* (1989), entre otros, mientras que aquéllos del Cretácico Inferior se deben al reciente trabajo de Mourgues (2004).

En Perú, luego del importante trabajo sobre las faunas de amonoideos del Cretácico de Benavides Cáceres (1956), los estudios modernos se refieren principalmente a aquéllas del Albiano (Robert, 2002; Robert y Bulot, 2004).

En Colombia, estudios sistemáticos y bioestratigráficos de amonoideos cretácicos se deben principalmente a los trabajos de Etayo-Serna (1964, 1979).

En Brasil, los amonoideos se conocen principalmente de las cuencas marginales, especialmente la de Sergipe, de edad cretácica superior (Bengston, 1979, 1983).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Según el registro fósil, los cefalópodos habrían surgido en el Cámbrico Tardío (505 m.a.), probablemente a partir de ciertos monoplacóforos. El complejo funcional de cámaras y sifúnculo constituye un rasgo derivado único de ellos, y por eso es difícil develar la evolución de estas estructuras a partir de otros moluscos que carecen de las mismas. La mayoría de los investigadores consideran que la evolución de la conchilla de estos moluscos fue a partir de una conchilla simple, en forma de gorro, y que la adición posterior de cámaras en el ápice habría generado el primer cefalópodo cámbrico, probablemente similar al fósil *Plectronoceras*. Sorprendentemente, la formación de cámaras apicales ocurre en algunos

gastropodos y bivalvos. Por lo tanto, las cámaras producidas, por razones desconocidas en un molusco ancestral, podrían haber sido incorporadas como una adaptación para regular la flotabilidad de un cefalópodo progenitor.

La adquisición de la conchilla dividida en cámaras con un sifúnculo orgánico que intercambia fluidos, permitió la regulación de la flotabilidad haciendo posible la invasión del reino pelágico, en el cual, en esos tiempos, existía poca competencia. Este modo de vida activo tuvo importantes implicancias con respecto al desarrollo de los sistemas sensoriales, particularmente los ojos. También influyó en la concentración cefálica del sistema nervioso y la transformación de la cavidad paleal, la que comenzó a intervenir en la locomoción gracias a la presencia del hipónimo (órgano tipo embudo).

Los primeros registros de cefalópodos se conocen en estratos que afloran en China. Fueron asignados al género *Plectronoceras* (del grupo de los ellesmerocéridos), que se extinguió en el Tremadociano. Hay dos especies que se consideran las primeras formas, *Plectronoceras cambria* y *P. liaotungense*, de Shantung y Manchuria, respectivamente. A estas formas le siguieron rápidamente otros géneros como *Palaeoceras*, *Balkoceras* y *Ectenolites*, todos de pequeño tamaño (10 mm de longitud aproximadamente), con una conchilla cónica recta o curva. La mayor parte de las formas curvas eran endogástricas (curvatura con la parte ventral hacia adentro), a excepción de *Balkoceras*, que era exogástrica (curvatura con la parte ventral hacia afuera), modo que dominó posteriormente.

Luego de los escasos registros conocidos del Cámbrico Tardío, el grupo sufrió una radiación evolutiva notable durante el Ordovícico, posiblemente debido a los nuevos nichos ecológicos existentes, dejados por la extinción de los anomalocáridos al final del Cámbrico. Durante un corto intervalo de tiempo aparecen la mayor parte de los grupos de alto rango, a partir de ancestros ellesmerocéridos. Hubo una gran diversidad entre ellos, algunos tenían conchillas largas y rectas, otras rectas y cortas, curvadas, un poco enroscadas, y algunas enroscadas apretadamente.

La estructura interna de la conchilla también era muy diversa, principalmente la morfología del sifúnculo. Los más grandes tenían conchillas de hasta 3-5, incluso 10 m. A todas estas formas tempranas se las clasifica en el grupo, probablemente artificial, Nautiloidea. En el Ordovícico surgen los ascocéridos, actinocéridos, barrandeocéridos, endocéridos, intejocéridos, tarphycéridos, discosóridos, oncocéridos y orthocéridos.

Los cefalópodos nautiloideos permanecieron casi sin competencia durante el Ordovícico y el Silúrico, hasta la aparición de los grandes peces predadores del Devónico Tardío. Por esos tiempos los amonoideos evolucionaron a partir de uno de estos grupos de cefalópodos, probablemente los bacrítidos.

Algunos de los grupos de nautiloideos se extinguieron en el Silúrico, como los endocéridos, intejocéridos y los tarphycéridos. En el Devónico surgieron los nautilidos, posiblemente a partir de un grupo de oncocéridos. En el pasaje del Devónico al Carbonífero desaparecieron todos los órdenes que quedaban, excepto los orthocéridos, que alcanzaron el Triásico, y los nautilidos. Estos últimos llegaron al Jurásico como único grupo representante de los nautiloideos. Más tarde, en el Terciario Tardío atravesaron una nueva crisis, de la cual se considera que el único sobreviviente es el género *Nautilus*.

La expansión de Ammonoidea comenzó en el Devónico Temprano y su evolución estuvo marcada por una serie de crisis en el resto del período. Durante el Carbonífero y el Pérmico experimentaron un constante incremento tanto en diversidad como en abundancia. Este intervalo de relativa estabilidad concluyó a fines del Pérmico, con la extinción masiva que lo caracteriza. Los sobrevivientes de esta crisis volvieron a diversificarse a lo largo del Triásico, cuando alcanzaron la mayor diversidad de la historia a nivel familiar, lo que hizo que el Triásico se conozca también como la «edad de *Ceratites*». Este grupo fue aniquilado a fines del Triásico, sobreviviendo los Phylloceratida. A

partir de ese momento, y hasta el fin del Cretácico, predominaron los amonoideos con suturas complejas. En términos de abundancia, diversidad y distribución geográfica, los amonites fueron extraordinariamente exitosos, pero su prosperidad terminó a fines del Cretácico cuando se extinguieron junto a un diverso grupo de invertebrados marinos, así como vertebrados marinos y continentales.

Los coleoideos también habrían tenido su origen en un grupo de bacrítidos. Los primeros registros de este grupo corresponderían a los Teuthida, que se presentan en el Devónico de Hunsrückschiefer, pero los fósiles más abundantes corresponden a los belemnites, conocidos desde el Carbonífero Inferior y que se expandieron exitosamente durante el Jurásico y el Cretácico, para extinguirse a fines de este último período, junto a numerosos otros grupos.

Los primeros representantes de los coleoideos modernos, como los octópodos y los calamares, aparecieron durante el Jurásico, pero siendo de cuerpo blando y preservándose raramente, no está claro a partir del registro fósil cuán comunes eran. Sin embargo, no caben dudas de que los amonoideos, belemnoides y los primeros coleoideos de estilo moderno, formaban una parte significativa de los ecosistemas neotónicos marinos del Jurásico y Cretácico.

Los coleoideos permanecen siendo un grupo muy exitoso de invertebrados marinos en la actualidad. En cambio, solo unas pocas especies de *Nautilus* continúan como últimos sobrevivientes de los una vez importantes Nautiloidea.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre-Urreta, M.B. 2000. Paleobiogeography of some Early Cretaceous ammonioidea from the Austral basin of Patagonia. *6th International Cretaceous Symposium, Vienna, Abstracts*: 6.
- Aguirre-Urreta, M.B. 2002. Invertebrados del Cretácico inferior. En: M. Haller (ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio XV^o Congreso Geológico Argentino* (Calafate) II-6: 439-459.
- Aguirre-Urreta, M.B. y Rawson, P.F. 1997. The ammonite sequence in the Agrio Formation (Lower Cretaceous), Neuquén basin, Argentina. *Geological Magazine* 134: 449-458.
- Aguirre-Urreta, M.B., Rawson, P.F., Concheyro, G.A., Bown, P.E. y Ottone, E.G. 2005. Lower Cretaceous Biostratigraphy of the Neuquén basin. En: G. Veiga et al. (eds.), *The Neuquén basin: A case study in sequence stratigraphy and basin dynamics*. The Geological Society, Special Publication 252: 57-81.
- Bandel, K., Reitner, J. y Stürmer, W. 1983. Coleoids from the Lower Devonian Black Slate («Hunsrück-Schiefer») of the Hunsrück (West Germany). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 165: 397-417.
- Benavides Cáceres, V.F. 1956. The Cretaceous system in northern Peru. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 108: 357-493.
- Bengston, P. 1979. A bioestratigrafía esquecida – avaliação dos métodos bioestratigráficos no Cretáceo Médio do Brasil. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 51: 535-544.
- Bengston, P. 1983. The Cenomania-Coniacian of the Sergipe Basin, Brasil. *Fossils and Strata* 12: 1-78.
- Bogdanic, T. y Chong, G. 1985. Bioestratigrafía del Jurásico de la zona preandina chilena entre los 24°30'-25°30' de lat. sur. *IV^o Congreso Geológico Chileno, Actas* I: 38-57.

- Camacho, H.H., 1966. *Invertebrados Fósiles*. Manuales Eudeba, Buenos Aires. 707 pp.
- Challinor, A.B. 1999. Belemnite biostratigraphy of the New Zealand Late Jurassic Mangaoran (Early Puaroran) Substage and the Puaroran Stage revisited. *New Zealand Journal of Geology & Geophysics* 42: 369-393.
- Challinor, A.B., Doyle, P., Howlett P.J. y Nal'nyaeva, T.L. 1992. Belemnites of the circum-Pacific region. En: G. E. G. Westermann (ed.), *The Jurassic of the Circum-Pacific*. Cambridge University Press. pp. 334-341.
- Chamberlain, J.A., Jr. 1981. Hydromechanical design of fossil cephalopods. En: M. R. House y J. R. Senior (eds), *The Ammonoidea*. Systematics Association Special Volume 18. Academic Press, London. pp. 289-336.
- Chamberlain J.A. Jr. 1992. Cephalopod locomotor design and evolution: the constraints of jet propulsion. En: J. M. V. Raynor y R. J. Wootton (eds), *Biomechanics in evolution*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 57-98.
- Christensen, W.K. 1990. Upper Cretaceous belemnite stratigraphy of Europe. *Cretaceous Research* 11: 371-386.
- Christensen, W.K. 1996. A review of the Upper Campanian and Maastrichtian belemnite biostratigraphy of Europe. *Cretaceous Research* 17: 751-766.
- Clarkson, E.N.K. 1998. *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. Fourth Edition, Blackwell Science. 452 pp.
- Crick, R.E. 1988. Buoyancy regulation and macroevolution in nautiloid cephalopods. *Senckenbergiana Lethaea* 69: 13-42.
- Doguzhaeva, L.A., Mapes, R.H. y Mutvei, H. 2002. Shell morphology and ultrastructure of the Early Carboniferous coleoid *Hematites* Flower & Gordon, 1959 (*Hematitida*, ord. nov.) from Midcontinent (USA). En: H. Summesberger, K. Histon y A Daurer. Cephalopods-Present and Past. *Abhandlungen Geologische Bundesanstalt* 57: 321-340.
- Doyle, P. 1987. Lower Jurassic-Lower Cretaceous Belemnite biogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 61: 237-245.
- Doyle, P., 1991. Teuthid Cephalopods from the Upper Jurassic of Antarctica. *Palaeontology* 34 (1): 169-178.
- Doyle, P. 1992. A review of the biogeography of Cretaceous belemnites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 92: 207-221.
- Ehrenberg, K. 1942. Über einen möglicherweise von einem Tintenbeutel herrührenden Abdruck bei einem *Orthoceras* sp. Us dem böhmischen Obersilur. *Palaeobiologica* 7: 404-407.
- Etayo-Serna, F. 1964. Posición de las faunas en los depósitos cretácicos colombianos y su valor en la subdivisión cronológica de los mismos. *Boletín Geológico, Universidad de Santander* 16-17: 5-141.
- Etayo-Serna, F. 1979. Zonation of the Cretaceous of Central Colombia by ammonites. *Publicaciones Geológicas Especiales del Ingeominas* 2: 1-186.
- Flower, R.H. 1954. Cambrian cephalopods. *Bulletin New Mexico Bureau Mines* 40: 1-51.
- Flower, R.H. 1955. Trails and tentacular impressions of orthoconic cephalopods. *Journal of Paleontology* 29 (5): 857-867.
- Flower, R.H. 1961. Major divisions of the Cephalopoda. *Journal of Paleontology* 35 (3): 569-574.
- Furnish, W.M. y Glenister, B.F. 1964. Paleoecology. En: C. Teichert et al. (eds), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca* 3. University of Kansas Press and Geological Society of America. pp. 114-123.
- Harvey, A.W., Mooi, R. y Gosliner, T.M. 1999. Phylogenetic taxonomy and the status of *Allonautilus* Ward and Saunders, 1997. *Journal of Paleontology* 73 (6): 1214-1217.
- Hillebrandt, A. 1987. Liassic ammonite zones of South America and correlations with others provinces. En: W. Volkheimer (ed.), *Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico en América del Sur* 1. pp. 111-157.
- Hillebrandt, A. y Gröschke, M. 1995. Ammoniten aus dem Callovium/Oxfordium Grenzbereich von Nordchile. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe A* 169: 1-40.
- Hillebrandt, A., Smith, P., Westermann G.E.G. y Callomon, J.H. 1992. Ammonite zones of the circum-Pacific region. En: G. E. G. Westermann (ed.), *The Jurassic of the Circum-Pacific*. Cambridge University Press. pp. 247-272.
- Holland, C.H. 1979. The Origin of Major Invertebrate Groups. En: M. R. House (ed), *Systematics Association Special Volume* N° 12: 367-378.
- Jacobs, D.K. 1992. Shape, drag and power in ammonoid swimming. *Paleobiology* 18: 203-220.
- Jacobs, D.K. y Chamberlain Jr., J.A. 1996. Chapter 7: Buoyancy and hydrodynamics in ammonoids. En: N. H. Landman, T. Tanabe y R. A. Davis (eds), *Ammonoid Paleobiology. Topics in Geobiology* 13: 170-220.
- Landman, N.H. 1988. Early ontogeny of Mesozoic ammonites en nautilids. En: J. Wiedmann y J. Kullman (eds.), *Cephalopods - Present and Past*. Schweizerbart'sche, Stuttgart. pp. 215-228.
- Landman, N.H., Tanabe, K. y Shigeta, Y. 1996. Ammonoid Embryonic Development. En: N. H. Landman, T. Tanabe y R.A. Davis (eds), *Ammonoid Paleobiology. Topics in Geobiology* 13: 343-405.
- Leanza, H.A. 1996. Advances in the Ammonite zonation around the Jurassic/Cretaceous boundary in the Andean realm and correlation with Tethys. *Jost Wiedmann Symposium, Abstracts*: 215-219.
- Lehmann, U. 1967. Ammoniten mit Kieferapparat und Radula aus Lias Geschieben. *Paläontologische Zeitschrift* 41: 38-45.
- Lehmann, U. 1971. Jaws, radula and crop of *Arnioceras* (Ammonoidea). *Palaeontology* 14: 338-341.
- Lehmann, U. 1979. The jaws and radula of the Jurassic ammonite *Dactylioceras*. *Palaeontology* 22 (1): 265-271.
- Lehmann, U. y Kulicki, C. 1990. Double function of aptychi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula. *Lethaia* 23: 325-332.
- Levin, H.L. 1999. *Ancient Invertebrates and Their Living Relatives*. Prentice-Hall. 358 pp.
- Monks, N. y Palmer, P. 2002. *Ammonites*. The Living Past Series, Smithsonian Institution Press. 159 pp.
- Moore, J. 2001. *An Introduction to the Invertebrates*. Studies in Biology, Cambridge University Press. 355 pp.

- Mourgues, A. 2004. Advances in ammonite biostratigraphy of the marine Atacama basin (Lower Cretaceous), northern Chile, and its relationship with the Neuquén basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 17: 3-10.
- Nixon, M. 1988. The buccal mass of fossil and recent cephalopods. En: M. R. Clarke y E. R. Trueman, (eds.), *The Mollusca: Paleontology and Neontology of Cephalopods* 12: 103-122.
- Nixon, M. 1996. Morphology of the jaws and radula in ammonoids. En: N. H. Landman, K. Tanabe y R. A. Davis (eds.), *Ammonoid Paleobiology*. Plenum Press, New York y London. pp. 23-42.
- Pojeta, J. y Gordon, M. 1987. Class Cephalopoda. En: R. S. Boardman, A. H. Cheetham y A. J. Rowell (eds.), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications. pp. 329-358.
- Reitner, J. 1978. Ein Teuthiden-Rest aus dem Obenor (Kössener-Schichten) der Lahnewies-Neidernachmulde bei Garmisch-Partenkirchen (Bayern). *Palaeontologische Zeitschrift* 52: 205-212.
- Riccardi, A.C. 1977. Berriasian invertebrate fauna from the Springhill Formation of Southern Patagonia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 155: 216-252.
- Riccardi, A.C. 1988. The Cretaceous System of Southern South America. *Memoir Geological Society America* 168: 1-161.
- Riccardi, A.C. 2002. Invertebrados del Cretácico superior. En: M. Haller (ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio XV° Congreso Geológico Argentino (Calafate)* II-7: 461-480.
- Riccardi, A.C. 2005. First Teuthid cephalopod from the Lower Jurassic of South America (Neuquén Basin, Argentina). *Geologica Acta* 3: 179-184.
- Riccardi, A.C. y Kraemer, P.E. 1996. Bioestratigrafía del Jurásico y Cretácico marino entre los Lagos Viedma y Argentino. *XIII° Congreso Geológico Argentino y III° Congreso de Exploración de Hidrocarburos (Buenos Aires)*, *Actas* 5: 65.
- Riccardi, A.C. y Medina, F.A. 2002. The Beudanticeratinae and Cleoniceratinae (Ammonitida) from the Lower Albian of Patagonia. *Revue de Paléobiologie* 21: 1-61.
- Riccardi, A.C., Westermann, G.E.G. y Elmi, S. 1989. The Bathonian-Callovian ammonite zones of the Argentine-Chilean Andes. *Geobios* 22: 553-597.
- Riccardi, A.C., Leanza, H.A., Damborenea, S.E., Mancañido, M.O., Ballent, S.B. y Zeiss, A. 2000. Marine mesozoic biostratigraphy of the Neuquén basin. *Zeitschrift für Angewandte Geologie, Sonderheft* 1: 103-107.
- Robert, E. 2002. La transgresión albiense en el Basin Andin (Peru): biostratigraphie, paléontologie (ammonites) et stratigraphie séquentielle. *Strata* 38: 1- 380.
- Robert, E. y Bulot, L.G. 2004. Origin, phylogeny, faunal composition, and stratigraphical significance of the Albian Engonoceratidae (Pulchelliaceae, Ammonitina) of Peru. *Journal of South American Earth Sciences* 17: 11-23.
- Shigeta, Y., Zakharov, Y.D. y Mapes, R.H. 2001. Origin of the Ceratitida (Ammonoidea) inferred from the early internal shell features. *Paleontological Research* 5: 201-213.
- Stevens, G.R. 1973. Jurassic belemnites. En: A. Hallam (ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier, Amsterdam. pp. 259-274.
- Stürmer, W. 1985. A small coleoid cephalopod with soft parts from the Lower Devonian discovered by using radiography. *Nature* 318: 53-55.
- Teichert, C. 1967. *Major features of cephalopod evolution. Essays in Paleontology and Stratigraphy*. Raymond C. Moore Commemorative Volume, University of Kansas, Department of Geology Special Publication, 2. pp. 162-210.
- Teichert, C. 1988. Main features of cephalopod evolution. En: M. R. Clarke y E. R. Trueman (eds.), *The Mollusca 12, Paleontology and neontology of cephalopods*. Academic Press, London. pp. 11-79.
- Ward, P.D. 1979. Cameral liquid in *Nautilus* and ammonites. *Paleobiology* 5: 40-49.
- Ward, P.D. y Saunders, W.B. 1997. *Allonautilus*: a new genus of living Nautiloid Cephalopod and its bearing on phylogeny of the Nautilida. *Journal of Paleontology* 71 (6): 1054-1064.
- Westermann, G.E.G. 1973. Strength of concave septa and depth limits of fossil cephalopods. *Lethaia* 6: 383-403.
- Westermann, G.E.G. 1975. Architecture and buoyancy of simple cephalopod phragmocones and remarks on ammonites. *Paläontologische Zeitschrift* 49: 221-234.
- 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 Cephalopoda. *Lethaia* 6: 275-309.
- Young, R.E., Vecchione, M. y Donovan, D.T. 1998. The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology. En: A. I. L. Payne, M. R. Lipinski, M. R. Clarke y M. A. C. Roeleveld (eds), *Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution*. *South African Journal of Marine Science* 20: 393-420.

| Horacio H. Camacho

INTRODUCCIÓN

Este capítulo reúne a dos conjuntos de organismos fósiles: uno, cuyas relaciones filogenéticas con los phyla vivientes son imposibles de establecer confiadamente y por lo tanto, debe considerárselos **Problemáticos**; el otro (*incertae sedis*), cuyos integrantes si bien poseen caracteres que los aproximan más a los Mollusca que a otros phyla (como los anélidos, por ejemplo), también muestran particularidades que los separan de las clases de moluscos hasta ahora conocidas.

El número de taxones que pueden ser incluidos en ambos grupos es muy elevado, y constantemente está siendo incrementado con nuevos hallazgos y estudios detallados de ejemplares existentes en las colecciones de las instituciones científicas. Además, el conocimiento que se tiene de los mismos es muy desigual, por lo que en esta ocasión solo se incluye a un número reducido de ellos, seleccionado sobre la base de los mayores datos disponibles de cada uno y su representación en el registro paleontológico.

Por lo general, se considera que estos seres formaron parte de la radiación evolutiva que caracterizó al Cámbrico y que dio lugar a una gran variedad de animales, algunos poseedores de esqueleto mineralizado, otros desprovistos de dicha estructura, por lo que únicamente han llegado hasta nosotros las evidencias conservadas que sus partes blandas dejaron, principalmente en yacimientos excepcionales (*Lagerstätten*), como los de la Columbia Británica canadiense (Burgess Shale, Cámbrico Medio), China (Chengjiang, Cámbrico Temprano) y norte de Groenlandia (fauna de Sirius Passet de la Formación Buen, Peary Land, Cámbrico Temprano), entre otras (Conway Morris y Whittington, 1979; Conway Morris y Peel, 1995).

Una característica de muchos de estos grupos primitivos es su biocrón relativamente breve, restringido al Cámbrico Temprano y solo superado por pocos de ellos.

La presencia de dichos organismos, especialmente en el lapso Ediacárico-Cámbrico Temprano, es de gran importancia para comprender la evolución de los metazoarios y generalmente, los mismos son interpretados como «experimentos» de la Naturaleza motivados por las oportunidades o vacantes ecológicas debidas a la extinción en masa de la fauna ediacarana preexistente.

Otro motivo de discusión es si estos taxones constituyen un ejemplo de macroevolución, por medio de la cual las diferencias morfológicas se lograron en pocos pasos («saltos») a partir de especies ancestrales, o si son explicables a través de la microevolución. Quienes sostienen esta última posición se basan en que, constantemente, se están descubriendo formas intermedias que completan los «saltos». Así, la suerte de dichos grupos primitivos dependerá del registro paleobiológico (Conway Morris, 1991), debiéndose esperar que en un futuro no lejano, ocurra con estas formas tan antiguas, algo similar a las mesozoicas, en las que cada fósil prácticamente tiene un ancestro identificable dentro de una clase u orden conocido.

Los taxones seleccionados para ser tratados en este capítulo son:

Clase Coeloscleritophora
Clase Stenothecoidea
Clase Machaeridia
Orden Multiplacophora
Phylum Agmata
Orden Tommotida
Clase Tentaculita
?Phylum, ?Clase Hyolitha

COELOSCLERITOFORANOS

ESCLERITOMA

Los estratos marinos del Cámbrico Temprano principalmente, suelen contener abundan-

tes elementos calcáreos, microscópicos, y de forma variable, comparables a escamas o espinas, pero cuyas funciones y otras características son prácticamente desconocidas, por lo que se prefiere denominarlos **escleritos**. Inicialmente, se interpretó que cada uno de ellos representaba a un individuo pero luego, la intensificación de los hallazgos y los estudios fueron mostrando que los escleritos serían partes de una estructura mayor o **escleritoma**, llevada por un organismo, al que ofrecería protección entre otras funciones.

Los coeloscleritoforanos eran organismos marinos, bentónicos, que vivieron en el Cámbrico; su escleritoma calcáreo y de simetría bilateral estaba integrado por numerosos escleritos huecos, distribuidos en las regiones dorsal y laterales.

SISTEMÁTICA

PHYLUM ?MOLLUSCA

CLASE COELOSCLERITOPHORA

Escleritoma compuesto por escleritos calcáreos, huecos, cada uno con una cavidad interior amplia y un foramen basal restringido. La formación de los escleritos no era por acreción sino por mineralización a lo largo de precursores orgánicos que ocupaban las cavidades internas; el crecimiento del esqueleto tenía lugar por la adición de nuevos escleritos o el reemplazo de los más pequeños por otros mayores. Cámbrico.

Comprende a los órdenes Sachitida (con 3 familias) y Chancelloriida.

Orden Sachitida

Metazoos bilateralmente simétricos, cubiertos dorso-lateralmente por un escleritoma flexible, que se podía enrollar parcial o totalmente, protegiendo a la región ventral. Esta última era lisa, sin escleritos y habría servido para reptar sobre el fondo marino. Cámbrico Temprano y Medio.

Los estratos cámbricos contienen frecuentemente, escleritos aislados de sachítidos (como también de otros coeloscleritoforanos), muchas veces, fosfatizados.

Incluye a las familias *Wiwaxidae*, *Halkieridae* y *Siphonochitidae*.

Familia *Wiwaxidae*

Organismos de cuerpo ovoideo, cubierto con escleritos costulados, no mineralizados, dis-

puestos sobre las zonas dorsal, lateral y ventro-lateral, y espinas costuladas alargadas distribuidas sobre los bordes dorsales. Área ventral desprotegida. Anatomía interior desconocida, excepto la presencia de un aparato alimentador dentado. Cámbrico Medio.

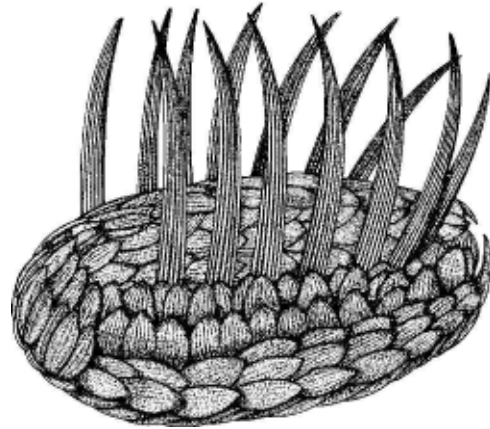


Figura 16. 1. *Wiwaxia corrugata* (de Bengtson y C. Morris, 1984).

La única especie de esta familia es *Wiwaxia corrugata* (Figura 16. 1), de las Lutitas Burgess, un metazoario escamoso, de simetría bilateral y longitud media aproximada de 25 mm (algunos individuos exceden los 50 mm), cuerpo ovoideo, comprimido, sin cabeza, tronco o cola diferenciados. Ojos ausentes. Superficie externa cubierta por escleritos imbricados, diferenciados morfológicamente según las zonas que ocupan (dorsal, lateral, ventro-lateral). El crecimiento de los escleritos era por muda. Desde los bordes dorso-laterales se elevaban largas espinas (ausentes en las formas juveniles) que habrían servido para la defensa contra los depredadores.

El aparato alimentario, de posición anterior y probablemente próximo a la boca (la que no se halla ubicada), consistía de dos, raramente tres, hileras de dientes dirigidos posteriormente.

Wiwaxia habitó fondos blandos pero no habría efectuado excavaciones en el mismo. La presencia de una estructura bucal dentada, equiparable a una rádula, sugeriría que era detritívoro y pastaba sobre algas o depredaba sobre animales sésiles o de movimientos lentos.

Walcott (1911) interpretó a *Wiwaxia* como un anélido poliqueto, opinión a la que se adhirió Butterfield (1990), pero las evidencias disponibles mostrarían que ello no es posible (Conway Morris, 1985). Conway Morris y Whittington (1979) se hallaron entre los primeros en establecer posibles relaciones entre *Wiwaxia* y los Mollusca, principalmente con los aplacóforos

vermiformes, que poseen pequeñas espículas y escamas calcáreas (aragonita), de semejanza superficial con las de *Wiwaxia*. La dificultad principal no estaría en la distinta naturaleza química de los escleritos sino más bien, el diferente modo de su formación.

No obstante, existen similitudes entre los respectivos planes estructurales que caracterizan a *Wiwaxia* y los moluscos, que sugieren alguna relación evolutiva a un nivel más elevado. Entre estas similitudes se halla la presencia de un aparato alimentario que se aproximaría a la rádula moluscana y, si se acepta la radiación de los moluscos a partir de turbellarios, *Wiwaxia* pudo ser uno de los tantos desprendimientos desde ese tronco, durante la transición Proterozoico-Cámbrico.

Familia Halkieriidae

Metazoos bilateralmente simétricos, con escleritos calcáreos huecos, dispuestos en varias zonas longitudinales, que alojaban tejidos blandos en una cavidad central extendida en canales laterales de variada longitud, conectados al cuerpo vía un foramen basal de diámetro restringido. Los escleritos consisten de una lámina y una región basal, que se encuentran formando un ángulo. Sus paredes poseen una estructura fibrosa. La ornamentación superficial está constituida por costillas longitudinales y a veces transversales, o por tubérculos sobre el lado superior de la lámina, mientras que en el inferior es más débil, con estriación transversal. Por lo menos una conchilla presente (Conway Morris y Peel, 1995). Cámbrico Temprano (región báltica, plataforma siberiana, norte de Groenlandia), Cámbrico Medio de Australia (Porter, 2002, 2004).

Incluye a los géneros *Halkieria*, *Thambetolepis*, *Australohalkieria* y *Sinosachites*. *Halkieria* (Figuras 16. 2, 3), el mejor conocido de todos ellos, se diferencia de *Wiwaxia* por carecer de espinas dorsales y de un aparato alimentador dentado; además, en sus extremos lleva sendas conchillas similares a las de los monoplacóforos o braquiópodos inarticulados, y es algo más antiguo. Así, mientras los halkieriidos están muy distribuidos en el Tommotiano y Atdabaniano, el primer registro de *Wiwaxia* se produce en el Cámbrico Medio, por lo que Conway Morris y Peel (1995) consideran que *Wiwaxia* pudo tener origen en algún halkieriido.

Por lo general, los halkieriidos han sido conocidos a través de escleritos aislados conservados en los sedimentos. Los primeros procedieron de la región báltica, en el año 1960, y poco a poco se fue tomando conciencia de que debían corresponder a un animal similar a

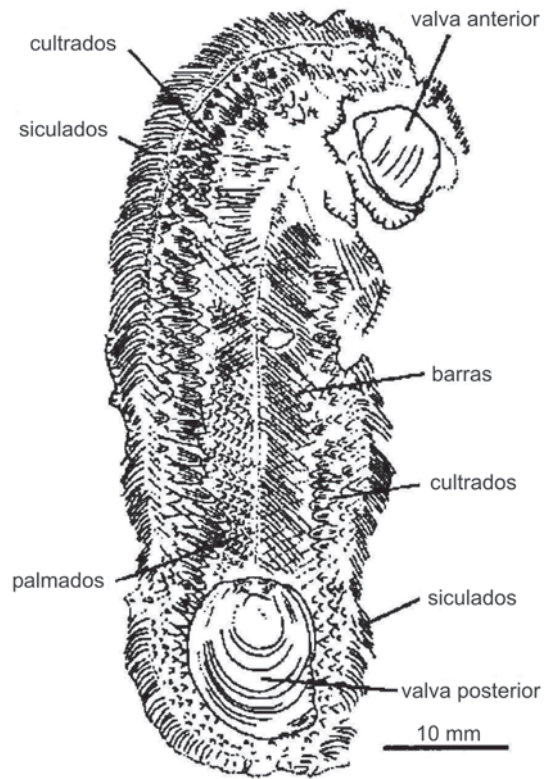


Figura 16. 2. *Halkieria evangelista*. Ejemplar MGUH 19728 (de C. Morris y Peel, 1995).

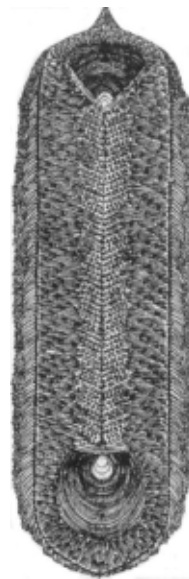


Figura 16. 3. Reconstrucción de *Halkieria evangelista* (de C. Morris y Peel, 1995).

Wiwaxia. En el año 1990, Conway Morris y Peel dieron a conocer el hallazgo de ejemplares completos en la Formación Buen (Atdabaniano inferior) del norte de Groenlandia, los que confirmaron las supuestas similitudes con el género de las Lutitas Burgess, aunque también mostrarían otras diferencias interesantes. Los ejemplares hallados miden entre 29 mm y 80

mm de largo, y sus escleritos se distribuyen en zonas que corresponden bien con las de *Wiwaxia*.

Los escleritos de los halkiériidos comúnmente miden 1 mm de largo, pero pueden superar los 5 mm. De acuerdo con su morfología se diferencian en:

- Palmados (Figura 16. 4), de base muy achatada y foramen en forma de ojal; extremos lateralmente expandidos en prominentes aurículas y ápice puntiagudo. La transición de la base a la lámina es en ángulo agudo. Algo asimétricos, se ubican en la zona central o dorsal. Atravesando oblicuamente esta zona, se hallan barras alargadas que se encuentran a lo largo de una línea media, en un ángulo agudo hacia atrás, que en conjunto forman una hilera en *chevron*.
- Siculados, de base prominente, redondeada-rómbica, y foramen pequeño, redondeado; la transición desde la base a la lámina es poco marcada; asimétricos, se ubican en las zonas marginales, las que están separadas del resto del cuerpo por un surco.
- Cultrados (*cultrates*), de lámina alargada, aplastada, en forma de hoja de cuchillo; la transición de la base a la lámina es en ángulo de 90°. Muchos casi bilateralmente simétricos y muy convexos en su cara superior, la que lleva costillas; ocupan las zonas adaxiales entre los escleritos palmados y siculados.

Es muy probable que los escleritos de los halkiériidos originalmente fueran mineralizados con carbonato de calcio, pero se desconoce el polimorfo que estuvo presente. Donde se observa fosfatización, es diagenética. De estructura fibrosa y mudados periódicamente, ha-

brían sido homólogos a los de *Wiwaxia*, si bien éstos eran más grandes y aparentemente no mineralizados.

Característica única de los ejemplares de Groenlandia es la presencia, en los extremos del escleritoma, de sendas conchillas o valvas (Figuras 16. 2, 3) cuyo crecimiento ocurría por acreción marginal. La conchilla anterior, relativamente convexa, tiene contorno algo rectangular; la posterior es ovalada y superficialmente parecida a la de los monoplacóforos y braquiópodos inarticulados, pero más convexa que la anterior y con el ápice prominente. Ambas valvas tienen líneas de crecimiento comarginales y ornamentación de finas estrías oblicuas.

Conway Morris y Peel (1995) opinan que los halkiériidos y afines, así como los siphogonuchítidos, son parte de una radiación temprana de los protostómidos, que finalmente condujo a los anélidos, braquiópodos y moluscos. Las supuestas relaciones entre halkiériidos y moluscos (Conway Morris y Peel, 1990; Peel, 1991) están basadas en la existencia, en los primeros, de una base ventral (o pie) lisa, aparentemente musculosa, y la presencia de un epitelio dorsal con estructura calcárea en forma de dos prominentes conchillas, cuya función se desconoce, pero que pudo servir para proteger partes blandas. No se sabe si tenían rádula aunque *Wiwaxia* (muy similar a *Halkieria*) poseía un aparato comparable a ella.

Los halkiériidos se acercan a los aplacóforos y quitones, ambos considerados primitivos, pero ayudan poco a aclarar su filogenia y así, identificar a los ancestros de los moluscos primitivos. Posiblemente, más ayuda proporcionaría el estudio de los siphogonuchítidos, que estarían muy relacionados con los halkiériidos pero tendrían un escleritoma más simple, y estratigráficamente aparecen algo más abajo.

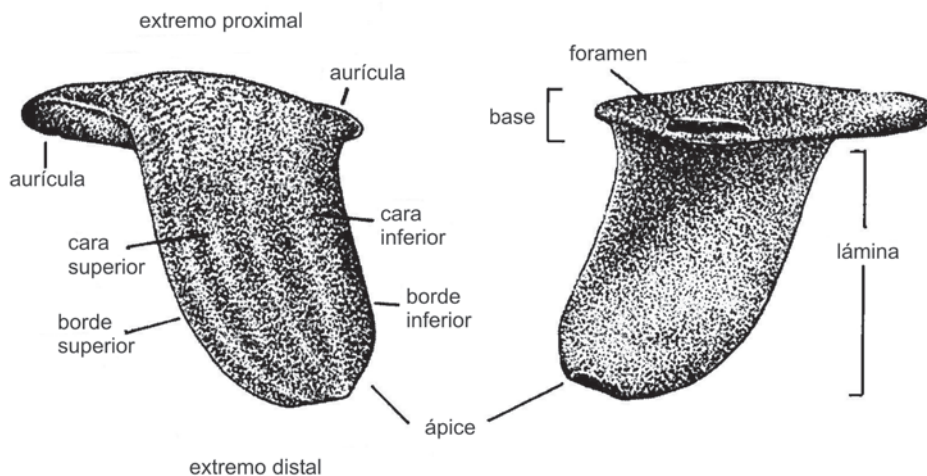


Figura 16. 4. Esclerito palmado de *Halkieria* (de Bengtson y C. Morris, 1984).

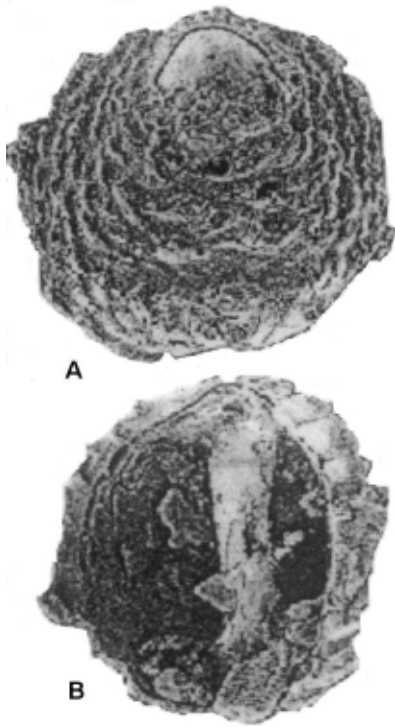


Figura 16.5. *Maikhanella multa*. A. Vista externa; B. Vista interna. X 40 (de Bengtson, 1992).

De modo que, mientras los siphogonuchítidos se hallarían más próximos al linaje que condujo a los moluscos, los halkiériidos y wiwáxidos se encontrarían más cerca de los que llevaron a los anélidos y braquiópodos, respectivamente.

Familia Siphogonuchitidae

Coeloscleritoforanos primitivos, del Cámbrico Temprano, muy relacionados con los halkiériidos, cuya especie tipo es *Maikhanella multa* (Figura 16.5), de Mongolia e Irán. Inicialmente fueron solo conocidos por sus espículas (Figura 16.6) halladas en sedimentos del Cámbrico Temprano, denominadas *Lopochites* (espículas tetragonales), *Siphogonuchites* (espículas trigonales) y *Palaeosulcachites* (espículas bifurcadas), hasta que Bengtson (1992) estudiando material de Mongolia observó que dichas espículas formaban parte del escleritoma de *Maikhanella*, el que es patelliforme, con una región apical reducida, lisa, y otra periférica, escamosa, constituida por espículas fosfatizadas, sumergidas en una sustancia calcárea secundaria. El ancho de las espículas varía entre 50-150 μm .

Las escamas se disponen en hileras concéntricas y en coincidencia con el margen de la conchilla. Esta última puede considerarse cons-



Figura 16.6. Espículas de Siphogonuchitidae (de Bengtson, 1992).

tituida por un solo tipo de espículas o escleritos, que muestra ligeras variaciones morfológicas.

La esqueletogénesis de *Maikhanella* tiene similitudes con la de los moluscos y, junto con los caracteres poliplaceforanos del escleritoma de *Halkieria*, avalan las supuestas relaciones filogenéticas entre los coeloscleritoforanos y moluscos (Bengtson, 1992).

Orden Chancelloriida

Organismos marinos, de tamaño mediano, con escleritoma integrado por escleritos espinosos y de naturaleza aragonítica, fibrosa, fosfatizada por diagénesis. Los escleritos o espículas son huecos y se componen de dos, tres o hasta más de ocho espinas (Figuras 16.7, 8), dispuestas radialmente en un plano más o menos horizontal, desde el que se proyectan hacia afuera, pudiendo a veces existir un radio ventral. Las cavidades interiores de los escleritos convergen en un foramen basal restringido.

La epidermis exhibía diminutos hoyos, de 20-30 μm de diámetro, rodeados por paredes poligonales elevadas que se consideran como la primera evidencia de conexiones estables entre células.

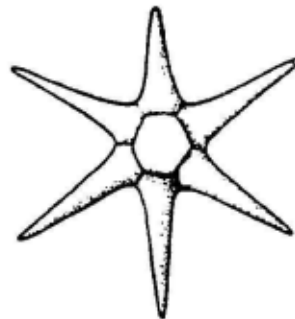


Figura 16.7. Esclerito de *Chancelloria* sp. (de Bengtson, 1992).

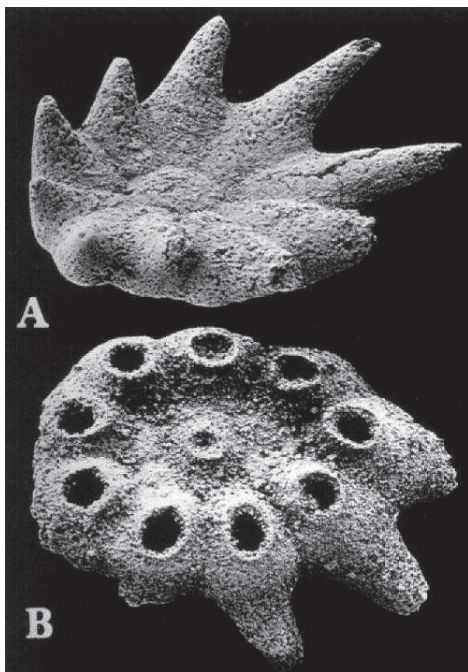


Figura 16. 8. Esclerito del chancellórido *Ginospina araniformis*, A. X 29, B. X 44 (de Dzik, 1994).

El cuerpo de los chancellóridos habría variado desde una forma cilíndrica o cónica (*Chancelloria*) hasta discoidal o globosa (*Allonnia*). En el primer caso, los individuos habrían medido unos 4-6 cm de largo y 1,5-2 cm de ancho; en el segundo, la longitud alcanzó los 8 cm o bastante más aún, con un diámetro de 6-7 cm.

Inferiormente, muchos individuos muestran un espesamiento basal, con forma de raíz, por medio del cual podrían haber vivido anclados al fondo barroso de un ambiente estable, con aguas calmas. Posiblemente fueron filtradores.

Randell *et al.* (2005) hallaron escleritomas excepcionalmente bien conservados de *Archiastrella fletchergryllus*, en el Cámbrico Inferior de Canadá, que muestran un cuerpo alargado, angostado suavemente hacia la extremidad inferior, que se habría hallado introducida en el sustrato. Superficialmente, se disponían hileras longitudinales de escleritos, posiblemente con funciones defensivas, algunos con sus radios orientados hacia el ápice, como intentando proteger a una estructura (probablemente boca) no identificada.

Los chancellóridos están restringidos al Cámbrico. Aparecen en el Tommotiano (Cámbrico Temprano) y en el Atdabaniano se difundieron por los mares someros de China, América del Norte y Australia; en el Cámbrico Medio lograron difusión mundial y elevada diversidad

pero, en el Cámbrico Tardío declinaron rápidamente y se extinguieron probablemente, antes de finalizar el período.

Los escleritomas completos son raros y actualmente existen unos 13 géneros, entre los que *Chancelloria* (Cámbrico Medio de las Lutitas Burgess) y *Allonnia* (Cámbrico Inferior de China) serían los mejor conocidos. Escleritos de chancellóridos, algunos atribuidos a *Chancelloria eros*, se hallan en el Cámbrico Inferior alto-Cámbrico Medio de la Precordillera argentina (Bordonaro y Martos, 1985 a; Beresi y Rigby, 1994; Beresi, 2003).

Desde que los chancellóridos fueron dados a conocer por Walcott (1920), durante varias décadas se los consideró relacionados con los Porifera, hasta que Goryansky (1973) observó que la secreción de los escleritos, en ambos grupos, era diferente y, en consecuencia, no podían considerarse homólogos.

Bengtson y Missarzhevsky (1981) los incluyeron como un orden en su clase Coeloscleritophora, mientras que Butterfield y Nicholas (1996) al estudiar paredes orgánicas recuperadas de pequeños escleritos, reconocieron una microestructura similar a la de los «espiculoideos» de espongina de ciertas esponjas córneas, como *Darwinella*, y apoyaron a una relación porífera pero Mehl (1998), quien también estudió especies de *Darwinella*, no pudo confirmar dichas supuestas afinidades con los chancellóridos. Además, habrían evidencias concretas de que las espículas de los chancellóridos originalmente tenían paredes aragoníticas fibrosas, mineralogía desconocida en los Porifera, cuyas espículas son de calcita o sílice opalina. Las calcíticas son monocristalinas y formadas por secreción extracelular, por lo que tienen constitución maciza; las silíceas son secreciones intracelulares y contienen un delicado filamento axil en el canal central. En consecuencia, la formación de los escleritos chancellóridos en nada se parece a la de las espículas poríferas, y no pueden considerarse homólogas.

Jannussen *et al.* (2002), si bien coincidieron con Mehl (1998), observaron que los escleritos basales de algunas «esclerosponjas» mostraban una biomineralización comparable a la de los chancellóridos pero, considerando que la epidermis de estos últimos muestra una estructura celular estable, más que ser miembros de los Porifera, representarían un estadio evolutivo más elevado, lo que motivaría incluirlos en el phylum *Epithelozoa*, caracterizado por comprender a metazoarios primitivos que exhiben la primera presencia de una epidermis con conexiones celulares. Así, los Coeloscleritophora,

incluyendo a los Chancellorida, resultarían más afines a los Epitheliozoa que a los Mollusca.

STENOTHECOIDEOS

CONCHILLA

Conchillas bivalvas diminutas, calcáreas, a menudo halladas desarticuladas en los sedimentos cámbricos. Podrían representar otro desprendimiento temprano del tronco que finalmente, condujo a los moluscos.

SISTEMÁTICA

PHYLUM ?MOLLUSCA

CLASE STENOTHECOIDA (PROBIVALVIA)

Conchillas de pequeño tamaño, calcáreas, bivalvas, ligeramente inequivalvas y asimétricas; interior valvar con aristas alargadas paralelas a los bordes laterales; otras características interiores desconocidas pero aparentemente, habrían carecido de músculos aductores, línea paleal, ligamento y charnela dentada. Cámbrico Temprano y Medio de América del Norte, Groenlandia, Europa, Siberia y Australia.

Orden Cambridioidea

Caracteres de la clase. Incluye a los géneros *Stenothecoides*, *Cambridium* y probablemente, *Bagenovia*.

Stenothecoides (Figura 16. 9), representado por varias especies, tiene conchilla ovalada, asimétrica, con la superficie externa recorrida por una cresta media marcadamente aguda en la

región apical (posterior), que se atenúa rápidamente hacia la parte anterior, y líneas de crecimiento prominentes e irregularmente espaciadas. La supuesta valva ventral es relativamente profunda, mientras que la dorsal es más somera. Interiormente, algunas valvas presentan surcos marginales laterales; los primeros se hallan muy próximos entre sí y casi perpendiculares a los bordes laterales de la valva, los segundos son más bajos y están más ampliamente esparcidos, dispuestos de a pares, a cada lado de la línea media valvar y confinados a la parte central de la valva.

Stenothecoides probablemente fue una forma sedentaria, que habría vivido sobre el fondo, apoyado en una de sus valvas, sin fijarse (Yochelson, 1969).

Las relaciones filogenéticas de los stenothecoideos son muy discutidas. *Stenothecoides* originalmente fue asignado a los Crustacea, hasta que Knight y Yochelson (1960) lo clasificaron como un molusco monoplacóforo de la familia Cambridiidae; *Cambridium* fue considerado un Amphineura y *Bagenovia*, un braquiópodo, pero todas estas asignaciones resultaron cuestionadas, predominando entre los especialistas la opinión, de que si bien serían moluscos, la relación con alguna de las clases conocidas de dicho phylum resultaría incierta. Yochelson (1968, 1969), quien también los consideró moluscos, concluyó que representarían una nueva clase a la que denominó **Stenothecoida**. Casi al mismo tiempo, Aksarina (1968) los llamó **Probivalvia**, pero Stenothecoida tendría prioridad por haber sido introducido en el Abstract de una reunión internacional realizada en Praga (República Checa) antes de la publicación de Aksarina.

MACHAERIDIOS

ESCLERITOMA

Organismos marinos, vermiformes, bentónicos, con ordenamiento metamérico; escleritoma dorsal, calcítico, integrado por dos o cuatro series longitudinales de escleritos imbricados posteriormente. Su longitud máxima habría llegado, por lo menos a los 23 mm, y el número mayor de segmentos habría sido de aproximadamente 60, dispuestos en una o dos series dorsales de escleritos articulados y alternados o bien, opuestos (sin desplazamiento). Los escleritos individuales se componen de dos capas calcíticas distintas: la externa, laminar, con finas líneas de crecimiento y arrugas

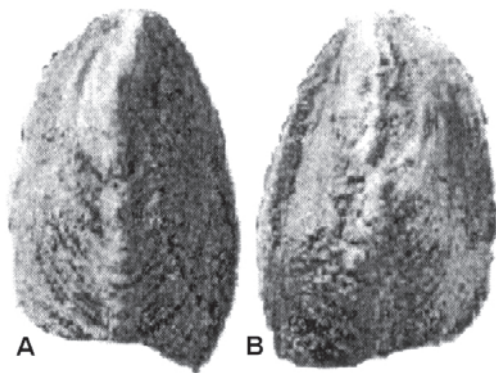


Figura 16. 9. *Stenothecoides knighti*. A. valva dorsal; B. valva ventral (de Yochelson, 1969).

más gruesas desarrolladas paralelamente a las líneas de crecimiento; la interior, formada por elementos calcíticos muy compactados que irradian hacia afuera desde el umbón de los escleritos; todos los escleritos con un surco interno que corre anteriormente desde el umbón; impresión muscular siempre presente sobre la superficie interna. Ordovícico Temprano-Pérmico, pero su origen se hallaría ya en el Cámbrico.

Los escleritos machaeridianos se formaban por depositación epitelial: la capa externa, dura y homogénea cuando fosilizada, originalmente habría sido finamente cristalina. Las líneas de crecimiento representan la posición del margen del esclerito durante el mismo y las arrugas corresponden a incrementos específicos.



Figura 16. 10. Reconstrucción esquemática de *Lepidocoeleus sarlei*. El área punteada representa la depresión dorsal. El segmento 1 corresponde a la extremidad anterior (de Hogström y Taylor, 2001).

La capa interna se compone de cristales calcíticos, que dan a la superficie del esclerito una característica textura granulosa.

El modo de formación de los escleritos es análogo al de secreción de la conchilla de los braquiópodos y muchos moluscos, aunque también tienen características propias. Se duda de que se trate de un grupo monofilético (Adrain, 1992).

SISTEMÁTICA

Los Machaeridia son conocidos desde mediados del siglo XIX, cuando se los descubrió en el Silúrico (Wenlock) inglés y desde entonces, su posición taxonómica y relaciones filogenéticas siempre fueron muy imprecisas, siendo adjudicados a los poliplacóforos, cirripedios y equinodermos, hasta que Bengtson (1970, 1978) concluyó que sus escleritos crecían por depositación laminar de un epitelio.

Dzik (1986) y Bergström (1989) reunieron a los Machaeridia con otros organismos problemáticos portadores de escleritos, en el phylum **Procoelomata** (Bergström, 1989), pero este criterio no ha tenido aceptación. Según Bengtson (1978), los Machaeridia serían protostómidos «ordenados metaméricamente», posiblemente afines a los moluscos, anélidos o artrópodos. Su escleritoma fue descrito por Adrain *et al.*

(1991), Adrain (1992), Hogström (1997) y Hogström y Taylor (2001).

?PHYLUM

CLASE MACHAERIDIA

Escleritoma calcítico, dorsal, bi-tetraseriado, alargado ántero-posteriormente y compuesto por escleritos articulados. Ordovícico-Pérmico.

Incluye a los órdenes Lepidocoleomorpha y Turrilepadomorpha.

Orden Lepidocoleomorpha

Escleritoma de sección transversal biconvexa (Figura 16. 12 A), comúnmente con dos series de escleritos que se articulan dorsalmente por medio de una charnela, aunque se conocen unas pocas especies con cuatro series de escleritos (Dzik, 1986; Hogström, 1997). Ordovícico Temprano-Devónico Medio.



Figura 16. 11. *Lepidocoeleus sarlei*, ejemplar entero, lado izquierdo (de Hogström y Taylor, 2001).

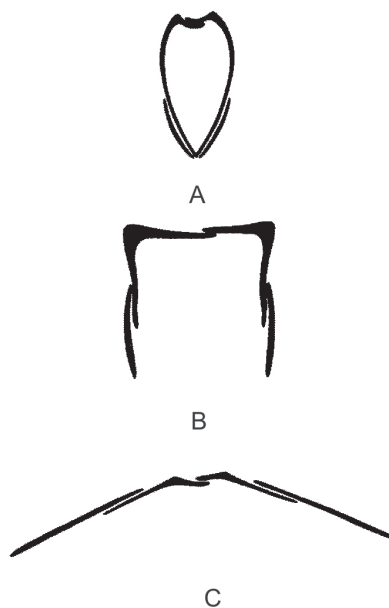


Figura 16. 12. Corte esquemático de tres tipos de machaeridianos: A. Lepidocoleidae, B. Turrilepadidae, C. Plumulitidae (de Hogström, 1997).

La articulación puede ser opuesta o alternada. La primera es la más frecuente, mientras que la segunda solo se presenta en *Lepidocoeleus sarlei*, del Silúrico de Nueva York (Figura 16. 11), en el que una serie de escleritos está desplazada posteriormente con relación a la otra (Figura 16. 10).

Es probable que la articulación alternada confiriera mayor firmeza al escleritoma de *Lepidocoeleus*, el que habría sido muy flexible y hasta pudo enrollarse sagitalmente, quizá como defensa.

L. sarlei fue un organismo epibentónico, móvil, que habitaba sobre un fondo barroso en el cual ocasionalmente habría podido sumergirse.

Hogström y Taylor (2001) hallan que existen fuertes razones para considerar a los lepidocoleomorfos como «segmentados», con la fijación muscular similar a la de los millípedos.

Orden Turrilepadomorpha

Machaeridianos tetraseriados; la serie interior desarrollada a lo largo de todo el escleritoma, la externa ausente en los dos primeros segmentos. Escleritos internos de un segmento dado diferenciados morfológicamente (derechos e izquierdos); los externos resultando como imágenes especulares uno de otro. En muchos casos, la recristalización ha destruido la microestructura de los escleritos pero, cuando se conservó, se observa un estrato externo delgado y otro interno grueso, ambos extendidos hasta las espinas marginales. Ordovícico-Pérmico.

Comprende las familias Turrilepadidae y Plumulitidae.

Familia Turrilepadidae

Escleritoma en su parte media, de sección transversal subrectangular (Figura 16. 12 B); escleritos con arrugas gruesas, prominentes;



Figura 16. 13. Morfología de un esclerito de *Turrilepas* (de Hogström, 1997).



Figura 16. 14. Reconstrucción de *Clarkeolepis clarkei* (de Hoare, Mapes, Yancey y Nestell, 1996).

espinas marginales y generalmente, espinas apicales (Figura 16. 13), gruesas. Ordovícico-Pérmico. Géneros *Turrilepas*, *Bouturrilepas* (Devónico Medio), *Clarkeolepis* (Mississippiano Tardío, Figura 16. 14).

Familia Plumulitidae

Escleritoma en la parte media, de sección transversal achatada (Figura 16. 12 C); escleritos externos similares a los turrilepádidos, pero que tienen diferente orientación con relación a los internos. Estos últimos generalmente son más pequeños y mucho menos plegados. Género *Plumulites* (Ordovícico-Devónico).

Dzik (1986) asignó a los Machaeridia, orden Hercolepadida, las especies *Protobalanus hamiltonensis* y *Hercolepas signata* que, a fines del siglo XIX eran consideradas balánidos; tendrían tres hileras de placas y carecerían de placas de inserción, pero Adrain (1992), las excluyó de los Machaeridia, mientras que Hoare y Mapes (1995) opinan que podrían estar vinculadas con los Multiplacophora, opinión con la cual concuerdan Vendrasco *et al.*, 2004.

MULTIPLACOPHORANOS

CONCHILLA

Conchilla compuesta por 17 placas o valvas que se diferencian en: una anterior (cefálica), otra posterior (caudal) y 15 intermedias dispuestas en 3 columnas longitudinales, de 5 val-

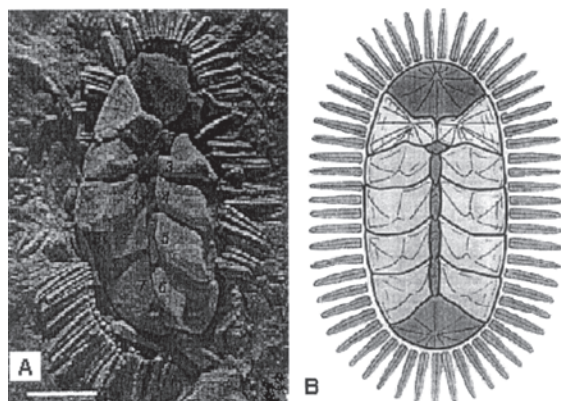


Figura 16. 15. Reconstrucción del esqueleto dorsal de un multiplacophorano basado en *Polysacos vickersianum*. A. Holotipo; B. Reconstrucción del holotipo (de Vendrasco *et al.*, 2004).

vas cada una; la hilera central es angosta y las dos laterales mucho más anchas. Todas están rodeadas por un anillo de grandes espinas huecas (Figura 16. 15).

Las placas son gruesas, calcáreas, imbricadas y se componen de dos capas: externa (tegumento) con numerosos canales, e interna (articulamento), con pocos canales y proyectada más allá de la interna, en dirección a la cintura. El crecimiento de las placas y espinas era por secreción marginal. Los sistemas de canales microscópicos habrían alojado a estructuras sensitivas (estetos).

SISTEMÁTICA

PHYLUM MOLLUSCA

CLASE ?POLYPLACOPHORA

Orden Multiplacophora

Organismos marinos, de pequeño tamaño (4-8 cm de longitud), con el cuerpo cubierto dorsalmente por 17 placas calcáreas dispuestas en 3 columnas longitudinales. Devónico-Pérmico.

La posición sistemática de los Multiplacophora es un tema muy debatido por los especialistas, quienes los han relacionado con los balánidos, gastrópodos y poliplacóforos. Vendrasco *et al.* (2004), basados en el análisis cladístico, concluyen que constituirían un orden de Polyplacophora si bien, se diferencian de los quitones típicos por tener 3 columnas longitudinales de valvas y una repetición séptuple (no óctuple) de los elementos esqueléticos mayores. Además, sus espinas huecas no serían homólogas con las pequeñas espinas de la cintura de los quitones sino más bien, con

las valvas de estos, a las que se asemejan por su superficie porosa, sistemas de canales interiores, proyección del articulamento y crecimiento por acreción marginal. Se incluyen en este orden a los géneros *Strobilepis*, *Beloplaxus*, *Diadeloplax*, *Aenimetectus*, *Protobalanus*, *Hercolepas* y *Polysacos* (Figura 16. 15).

AGMATA

Organismos marinos de afinidades inciertas. Según Yochelson (1977) sus características estructurales difieren tanto de las de los grupos animales actualmente vivientes, que justifica considerarlos un phylum extinguido del Cámbrico Temprano.

CONCHILLA

El animal se habría alojado en una estructura de pequeño tamaño, generalmente menor de 1 cm de longitud, con integumento calcáreo; partes blandas desconocidas. Por integumento se entiende (Yochelson y Kisselev, 2003) a las distintas cubiertas externas y en este caso, su empleo sería preferible al de conchilla u otros posibles términos descriptivos. Partes duras constituidas por un integumento externo cónico, cerrado en su vértice (ápice), de sección transversal circular y simetría radial. El integumento externo aumenta de diámetro lentamente a medida que se incrementa el tamaño, produciendo una forma cónica estrecha. Gran parte del interior del integumento parcialmente lleno de granos minerales aglutinados en láminas, aparentemente separadas por delgadas películas de carbonato de calcio. Láminas y películas interrumpidas por un tubo central que corre desde casi el ápice hasta la cavidad apertural. Esta última y los depósitos laminados varían en profundidad y tamaño con relación a la etapa del crecimiento, la cavidad apertural se hace relativamente más restringida con el aumento del tamaño. Cámbrico Temprano (Yochelson y Kisselev, 2003).

SISTEMÁTICA

PHYLUM AGMATA

Incluye a la familia Salterellidae, con los géneros *Salterella* y *Volborthella*.

Salterella (Figura 16. 16) tiene forma cónica e integumento calcáreo relativamente espeso. La laminación interior describe una curvatura

elíptica observada en sección transversal, de modo que la cavidad apertural es relativamente profunda y se encuentra bastante distante debajo del borde apertural. Las láminas se hallan depositadas alrededor de un tubo central que, en sección delgada, parece perforarlas. Posiblemente, el integumento calcáreo externo haya sido aragonítico, pero hasta el presente no se lo ha podido confirmar.



Figura 16. 16. *Salterella pulchella* (de Yochelson y Kisselev, 2003).

En *Volborthella* (Figura 16. 17), el integumento externo es desconocido y las láminas describen una curvatura muy abierta, de modo que en una sección longitudinal, parecen rectilíneas y forman una «V» de brazos muy separados. El tubo central, aunque presente, comúnmente está poco destacado debido al relleno del mismo por material orgánico. Apice y cavidad apertural desconocidos. Si bien no se conoce su integumento externo, es muy posible que haya existido y fuera delgado, de naturaleza calcárea, más bien que orgánica, y que desapareciera debido a procesos tafonómicos poste-

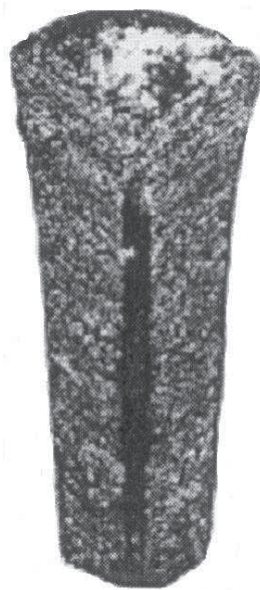


Figura 16. 17. *Volborthella tenuis* (de Yochelson y Kisselev, 2003).

riores. Al respecto, es llamativo que los ejemplares de *Volborthella* se encuentren mucho más alterados que los de *Salterella*, lo que a su vez pudo estar relacionado con el ambiente en que vivieron dichos organismos. *Salterella* abunda en calizas y *Volborthella* en lutitas (Yochelson y Kisselev, 2003).

Los Agmata habrían estado restringidos a los mares del Cámbrico Temprano, aunque en la bibliografía se mencionan formas más jóvenes, hasta ordovícicas, pero esto requiere confirmación. *Salterella* está difundida por América del Norte y el noreste europeo, mientras que *Volborthella* presenta una distribución menor (noreste europeo). Sus biocronos se restringirían a la zona de *Olenellus* (Cámbrico Inferior alto), pero *Volborthella* se ubicaría algo más abajo que *Salterella*, no existiendo superposición entre ellos.

Las relaciones filogenéticas de estos organismos aún son muy discutidas. *Salterella* fue relacionado con los vermes y los pterópodos (moluscos), mientras que a *Volborthella* durante mucho tiempo se lo consideró un ancestro de los cefalópodos, debido a la presencia de un tubo central interpretado como un sifúnculo, rodeado por una supuesta septación. Flower (1954) fue uno de los primeros en sospechar que no sería un cefalópodo y esta vinculación se rechazó definitivamente al describirse *Knighoconus* (Yochelson *et al.*, 1973), del Cámbrico Tardío, e interpretárselo como un ancestro de los cefalópodos, aunque sin especificar el correspondiente phylum.

PALEOECOLOGÍA

La forma de vida de los Agmata también está poco esclarecida. Glaessner (1976), quien consideró que *Volborthella* era un anélido, opinó que vivía con el ápice introducido en los sedimentos, y la abertura proyectada sobre la interfase agua-sedimentos.

Signor y Ryan (1993) reinterpretaron a *Volborthella* como un esclerito o espina y cada individuo formaría parte del escleritoma de un organismo mayor, de cuerpo blando, no identificado aún. El mismo habría habitado aguas someras, bajo la acción de las mareas.

Yochelson y Kisselev (2003) han criticado y rechazado las ideas expuestas más arriba, apoyando en cambio lo propuesto por Yochelson (1977). Los Agmata habrían habitado libremente sobre el fondo marino, movidos por suaves olas. La cavidad apical, como mínimo, alojaba a la boca y algún tipo de aparato formado por tentáculos, los que eran incapaces de loco-

moción, y el desplazamiento habría sido muy pequeño, solo producido por la acción de olas y corrientes suaves. El tubo central, extendido hasta o cerca del ápice, posiblemente alojaba tejido muscular que permitía a los tentáculos retraerse. Según Yochelson (1977), *Salterella* habría usado los tentáculos para coleccionar granos sobre los cuales habitaban bacterias y algas, las que resultaban ingeridas por el animal. Posteriormente, dispuestas en láminas, eran cementadas por el carbonato de calcio.

TOMMÓTIDOS

ESCLERITOMA

Los tommótidos están representados por escleritos de naturaleza fosfática, hallados en sedimentos del Cámbrico Inferior y Medio. Aunque no se conoce ningún escleritoma completo, el hallazgo de escleritos fusionados durante el crecimiento ontogenético permite teorizar un escleritoma multiunitario originado por la secreción de fosfato de calcio (apatita). La fusión de muchos escleritos sugeriría además, que los mismos formaban un integumento espinoso secretado por el epitelio externo de un organismo y que el escleritoma, cubriendo las partes dorsal, laterales y ventral, habría tenido principalmente una función protectora.

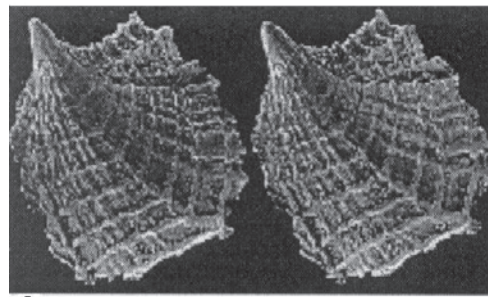
Morfológicamente, los escleritos son muy variables, desde conos rectos, bilateralmente simétricos, hasta planoespirales abiertos y algunos, helicoidales. La sección apertural varía desde triangular a circular, elíptica comprimida y rectangular.

La superficie exterior presenta arrugas de crecimiento transversales, destacadas, que llevan sobre sus pendientes apical y apertural, y en las depresiones intermedias, una fina alineación. Aunque dicha ornamentación transversal comúnmente es rectilínea y perpendicular al eje de crecimiento del esclerito, también puede estar inclinada con respecto al mismo e incluso, mostrar ondulaciones.

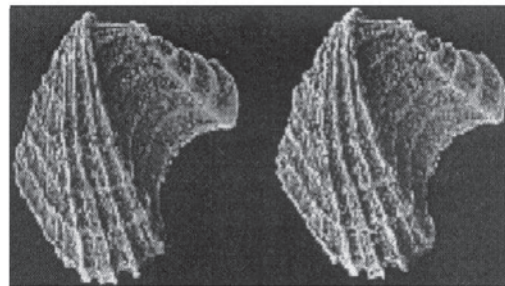
La ornamentación longitudinal incluye depresiones suaves y aristas redondeadas, estas últimas resultan de la intersección de dos de los lados o caras del esclerito.

Delgadas láminas cónicas invaginadas, compuestas de apatita microcristalina integran la pared de los escleritos. A veces, se presentan una o dos particiones transversales o septos, imperforados, con evidencias de una fina laminación interna.

En un mismo organismo, el tamaño de los escleritos debió variar mucho y su número se



A



B

Figura 16. 18. *Camenella garbowskae*. Vista externa de un estereopar de mitra (A) y silla (B) (de Dzik, 1994).

habría incrementado en vida, con la generación de otros nuevos.

Bengtson (1970) reconoció en el exoesqueleto compuesto de los Tommotidae y Tannuoliniidae a dos tipos de elementos, llamados **mitras** y **sillas**, cada uno representado por pares simétricos.

Los escleritos mitra (Figura 16. 18 A) son cónicos elevados, piramidales, con el umbón o ápice terminal o subterminal; básicamente exponen cuatro caras.

Los escleritos silla (denominación que se refiere a la morfología general comparable a la de una montura) son relativamente achatados (Figura 16. 18 B), el umbón es marginal y también exhiben cuatro elementos diferentes: un surco medio o silla, dos lóbulos laterales y la **duplicadura** o doblez interno de los lóbulos. Estos últimos pueden ser casi de igual tamaño (la silla resulta casi simétrica) o desigual.

Interiormente los escleritos muestran una cavidad extendida hasta el ápice y, en los escleritos fusionados ontogenéticamente, la misma es prácticamente común a todos ellos, abarcando a los tramos fusionados.

Tanto mitra como silla se presentan de a pares con una forma de simetría derecha (D) y otra izquierda (I), designación que resulta arbitraria pues no existe certeza en cuanto a la orientación original del animal.

Bengtson (1970) consideró que los escleritos mitra y silla eran dos tipos discretos asimétricos, pero Landing *et al.* (1980) sugirieron que los mismos formarían parte de una serie de formas transicionales, aunque posteriormente (Landing, 1984) reconoció que también podían existir solo dos tipos. En consecuencia, se pudieron reconocer a tres tipos de escleritomas: **unimembrados**, con un único tipo de esclerito, **anfimembrados**, compuestos por una serie completa y transicional de escleritos, y **bimembrados** o anfimembrados reducidos carentes de las morfologías intermedias que unen completamente a los tipos extremos.

SISTEMÁTICA

Landing (1984) reconoció dentro del orden Tommotiida, a las familias Tommotiidae, Tannuoliniidae, Sunnaginiidae y Lapworthelliidae, basándose en la diferenciación de los respectivos planes esqueléticos, unimembrados, con escleritos bajos, girados, en pares simétricos (Sunnaginiidae); unimembrados con escleritos elevados, débilmente girados (Lapworthelliidae) y bimembrados o anfimembrados, los segundos con una serie transicional completa entre formas subsimétricas elevadas a helicoidales bajas (Tommotiidae y Tannuoliniidae). A estas dos últimas familias, Bengtson (1970), basado en similitudes compartidas, las reunió en el orden **Mitrosagophora** y en 1989 incluyó al orden Tommotiida en el phylum **Procoelomata**, al que consideró el tronco ancestral de otros phyla animales.

Laurie (1986) agregó a la familia Kennardidae, restringida a Australia y Antártida.

?PHYLUM

?CLASE

Orden Tommotiida

Metazoos bilateralmente (o birradialmente) simétricos, con esqueleto externo fosfático, multiunitario, constituido por escleritos pequeños, acrecionados internamente en sus bases y que pueden tener particiones internas o septos, con o sin pilares interseptales. Esqueletos con escleritos morfológicamente diferenciados en: cónicos elevados, helicoidales bajos y series completas transicionales (= anfimembrados) hasta abreviadas (= bimembrados) de escleritos cónicos elevados hasta helicoidales bajos; escleritos bajos y anchos, a veces con surco (silla) (Landing, 1984). Cámbrico Tem-

prano-Cámbrico Medio de la Plataforma Siberiana, oeste de Mongolia, noroeste de Europa (región báltica), sudeste de Terranova (Plataforma Avaloniana), Australia, Antártida.

Familia Tommotiidae

Tommótidos con esqueleto multiunitario anfimembrado, formado por una serie completa de escleritos que gradan insensiblemente desde cónicos simétricos (a menudo elevados) hasta helicoidales asimétricos (a menudo bajos), o esqueletos bimembrados con escleritos diferenciados netamente en cónicos y helicoidales; escleritos no caracterizados por septos diferenciados; los escleritos anchos y bajos pueden tener un surco (silla).

Los Tommotiidae abundaron durante el Tommotiano-Atdabaniano y luego, desaparecieron. El género *Camenella* (= *Tommotia*) (Figura 16. 18) alcanzó gran distribución en estos tiempos.

Familia Tannuoliniidae

Tommótidos con esqueleto multiunitario, bimembrado, formado por escleritos cónicos externamente simétricos a helicoidales asimétricos, con particiones transversales internas continuas con las arrugas de crecimiento interiores y penetradas por tubos verticales con paredes de fosfato. Incluye al único género *Tannuolina*, de la región siberiana.

Familia Sunnaginiidae

Tommótidos con esqueleto multiunitario, unimembrado, formado por escleritos bajos, cónicos, morfológicamente variables, helicoidales de simetría derecha e izquierda, con surcos. Incluye al único género *Sunnaginina*, de la región siberiana, con particiones transversales imperforadas, continuas con las arrugas de crecimiento externas, y unidas internamente por estratos prismáticos con estructura en forma de pilares huecos, verticales.

Familia Lapworthelliidae

Tommótidos con esqueleto multiunitario, unimembrado, formado por escleritos cónicos elevados, morfológicamente variables, que pueden mostrar una ligera torsión; ornamentación comúnmente de líneas de crecimiento transversales, pero también pueden existir costillas longitudinales y un surco; cavidad interna completamente hueca o con septos gruesos, adventicios o particiones características cono-cono hasta vesiculosas, fosfáticas.

Los Lapworthelliidae incluyen los géneros *Lapworthella* (Figura 16. 19) y *Kelanella*, entre otros, de amplia distribución.



Figura 16. 19. *Lapworthella ludvigseni* (de Landing, 1984).

Familia Kennardiidae

Escleritos piramidales hasta cónicos con ápices prominentes; microornamentación de costillas concéntricas, fuertes, regulares con otras finamente reticuladas, sobrepuestas. Escleritos de tres formas discretas (Figura 16. 21):

- Forma A, bilateralmente simétrica, de sección subrectangular a ovalada, con curvatura en el plano de simetría.
- Forma B, asimétrica, sección subcuadrada o rectangular, con curvatura moderada o ausente, torsión ligera a fuerte, presente en formas dextrógiras y levógiras.
- Forma C, asimétrica, sección subtriangular a lunar creciente (*crescent*), curvatura ligera a fuerte, torsión ausente a moderada, presente en formas dextrógiras a levógiras. Comprende los géneros *Kennardia* y *Dailyatia*.

Los Kennardiidae se diferencian de las demás familias tommótidas por tener tres formas di-

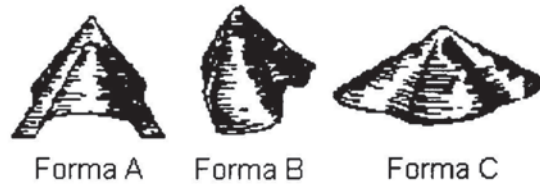


Figura 16. 21. Diferentes formas de escleritos (vista anterior) de *Dailyatia braddocki* (de Evans y Rowell, 1990).

ferentes de escleritos (A, B, C), y por no presentar individuos con conformación intermedia entre ellos. Cada una de las tres formas a su vez, presenta dos subdivisiones (por ejemplo: A_I, A_{II}) que denotan variaciones menores pero consistentes respecto de la forma general del esclerito.

Evans y Rowell (1990) reconstruyeron el escleritoma de una especie de *Dailyatia* (Figura 16. 20), tomando como modelo al del machaeridio *Plumulites* y el de *Wiwaxia*.

Hasta el presente, los Kennardiidae solo son conocidos en Australia y Antártida. En el primer continente su edad sería atdabaniana, pero en el segundo, se extendería desde el Atdabaniano hasta el Botomiano (Evans y Rowell, 1990).

TENTACULÍTIDOS

CONCHILLA

Conchillas calcíticas, de pequeño tamaño, cónicas, rectilíneas (en pocos géneros curva), cerradas en un extremo y abiertas en el otro. El diámetro aumenta paulatinamente durante el crecimiento, de lo que resulta un cono estrecho. Su longitud varía desde menos de 1mm hasta 80 mm, con un diámetro máximo de 6 mm; el ángulo de crecimiento oscila entre 2° y 18°. Se encuentran siempre en sedimentos marinos.



Figura 16. 20. Reconstrucción de *Dailyatia braddocki* (de Evans y Rowell, 1990).



La pared de la conchilla está integrada por tres capas: interna y externa de naturaleza orgánica (la externa mucho más delgada) e intermedia microlaminar; microestructura cruzada irregular, compuesta por cristales tabulares hexagonales de calcita, de paredes rugosas, que en su parte central llevan dos o tres poros de función desconocida. Los cristales se disponen en láminas separadas entre sí por una película orgánica. Durante el crecimiento, las láminas van siendo agregadas hacia adentro, desde la más externa primaria.

Sobre la cara interna de las láminas emergen diminutas saliencias cónicas (**seudopunctas**) o tubérculos que habrían servido de fijación de tejidos o para fortalecer la pared.

El interior de la conchilla se halla interrumpido por particiones transversales (**tabiques**), generalmente perpendiculares al eje de crecimiento, excepto los primeros juveniles, que son inclinados. Estos tabiques presentan superficies planas o cóncavas, raramente convexas, imperforadas, y su grosor aumenta con el crecimiento; el último y más grueso, en la parte adulta, constituye la base de una amplia cámara, de paredes más delgadas, que habría estado ocupada por el animal. El espaciamiento entre los tabiques también es variable (Figura 16. 22).

La conchilla se inicia con una cámara embrionaria hueca en los individuos con paredes delgadas, hueca o sólida en las gruesas, terminada en punta o expandida en forma de un bulbo. La sección juvenil contiene dos o tres tabiques inclinados, los que se horizontalizan en la adulta, a la vez que el ángulo de crecimiento disminuye.

La abertura es normal u oblicua al eje de crecimiento, de contorno circular o subcircular, entera (sin interrupciones) y habría carecido de opérculo.

Exteriormente, presenta engrosamientos o **anillos** perpendiculares al eje de crecimiento (excepto en la parte juvenil donde se hallan inclinados) redondeados o angulosos, simétricos o asimétricos, regular o irregularmente espaciados, frecuentemente atravesados longitudinalmente por costillas elevadas y finas (**liras**) separadas por surcos (**estrías**). La región adulta suele exhibir mayor irregularidad en los anillos, diferenciándose de acuerdo con su relevancia en primarios o secundarios; los espacios entre los mismos son lisos o están ocupados por anillos menores (Figura 16. 23).

Otros engrosamientos existen en el interior de la conchilla, los que pueden o no coincidir con los externos.

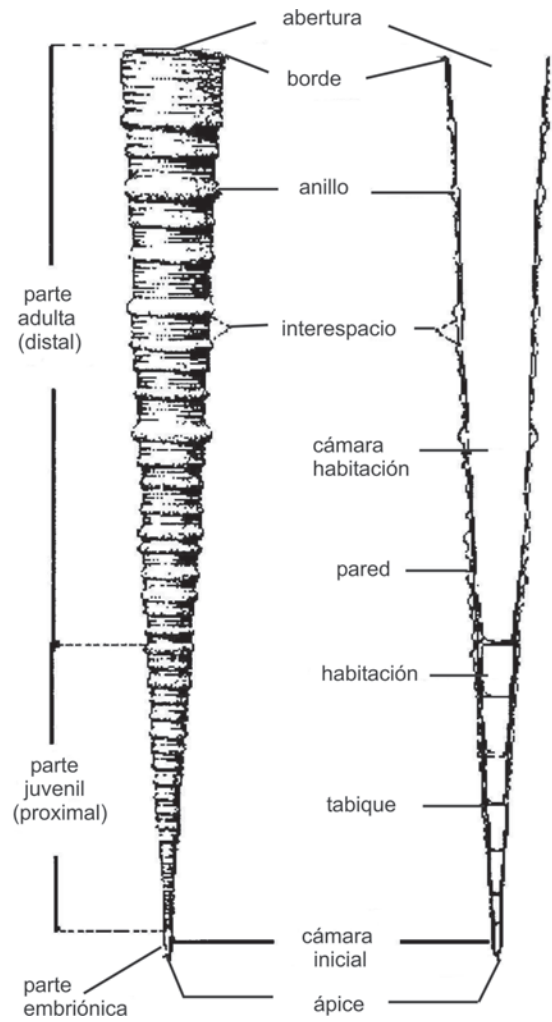


Figura 16. 22. Figuras esquemáticas del exterior e interior de una conchilla tentaculítida, con los términos morfológicos principales (de Larsson, 1979).

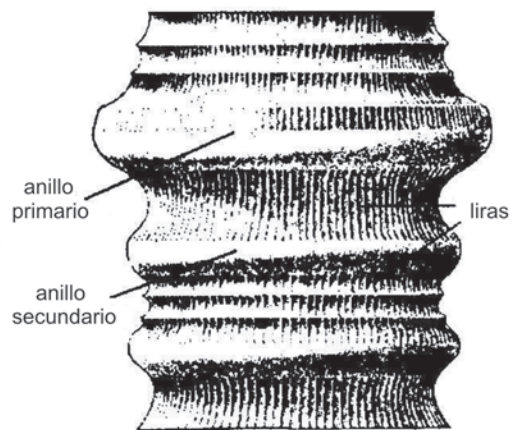


Figura 16. 23. Figura esquemática de la ornamentación externa de un tentaculítido (de Larsson, 1979).

La aparición de los anillos se produce ya en la etapa embrionaria y sus características varían de acuerdo con las etapas de crecimiento (embrionaria, juvenil, adulta), por lo que son importantes para el reconocimiento de los géneros y las especies.

Se carece de datos acerca de las partes blandas del animal, aunque algunos autores opinan que debieron disponer de un aparato tentacular y que los tabiques servían como superficies de fijación muscular. Carecieron de dimorfismo sexual o funcional y tenían gran habilidad para reparar las partes dañadas de la conchilla.

SISTEMÁTICA

Gürich (1896) reconoció cuatro grupos de tentaculítidos y Fisher (1962), entre los Crioconarida diferenció a los órdenes Tentaculitida (formas cónicas con cámara embrionaria puntuda o aguda) y Dacryoconarida (cámara embrionaria expandida). A la naturaleza de la superficie interior de la conchilla, por estar en contacto directo con el animal, la consideró importante para diferenciar las familias; la ornamentación externa la usó para los géneros y a los detalles ornamentales y el ángulo de crecimiento, para las especies. Así, definió cuatro familias (Norwakiidae, Uniconidae, Homoctenidae, Tentaculitidae), que correspondían con los cuatro grupos de Gürich (1896) más otra nueva, Styliolinidae.

Ljashenko (1959) introdujo a la clase **Tentaculitoidea** mientras que Larsson (1979) reconoció en la misma a los órdenes Tentaculitida, Dacryoconarida y Homoctenida.

Recientemente, Farsan (2005), basándose en el desarrollo morfológico y la microestructura de la conchilla larval de los Tentaculita, reconoció las subclases Chonioconarida (con los superórdenes Trompetoconarida y Lirioconarida) y Dacryoconarida.

?PHYLUM

CLASE TENTACULITA

Animales marinos con conchilla calcítica laminar, de paredes gruesas o delgadas, abierta en un extremo, sin opérculo, cerrada en el otro, cónica, rectilínea o curva, de simetría bilateral y sección circular. Cámara inicial cónica en forma de gota o bulbo; abertura entera, perpendicular u oblicua al eje de crecimiento. Exterior con o sin ornamentación transversal o

longitudinal. Interior de la conchilla con o sin tabiques transversales, imperforados; cámaras no conectadas entre sí. Pared interior de la conchilla lisa o con espesamientos que pueden coincidir o no con los anillos exteriores. Planc-tónicos o bentónicos. Cosmopolitas. Si bien aparecen en el Tremadociano (Ordovícico Tem-prano), comienzan a abundar en el Silúrico y la mayor diversidad la lograron en el Devóni-co Medio, disminuyendo drásticamente en el Devónico Tardío (Famenniano temprano); entre sus últimos representantes se halló *Hidagaienites arcuatus*, del límite Carbonífero-Pérmico japonés (Figura 16. 24), de la familia Gotlandillitidae, también conocida en el Silúrico sueco.



Figura 16.24. *Hidagaienites arcuatus* (de Niko, 2000).

Orden Tentaculitida

Conchillas de paredes gruesas, con superficie interna lisa u ondulada, que refleja poco o nada la ornamentación externa; tabiques bien desarrollados. Bentónicos. Ordovícico Temprano-Devónico Tardío. *Tentaculites crotalinus* (Figura 16. 25 B, C) y *Tentaculites jaculus* (Figura 16. 25 D, E) son dos especies de amplia distribución en el Devónico Inferior sudamericano, y *Tentaculites trombetensis* se halla en el Silúrico Inferior brasileño.

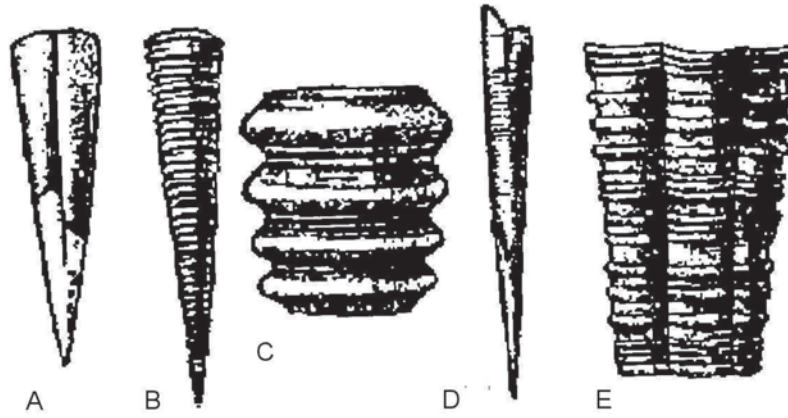


Figura 16. 25. Tentaculítidos sudamericanos. A. *Styliolina clavulus*, Devónico, Brasil; B. *Tentaculites crotalinus*, Devónico Inferior, Bolivia, Brasil, Argentina, Uruguay; C. Detalle de B; D. *Tentaculites jaculus*, Devónico Inferior, Paraguay, Brasil, Uruguay; E. Detalle de D (de Camacho, 1966).

Orden Dacryoconarida

Conchillas de paredes delgadas, con la superficie interior reflejando enteramente la ornamentación exterior y sin tabiques. Silúrico Temprano-Devónico Tardío. *Nowakia* (Figura 16. 26 D), *Styliolina* (Figura 16. 26 E). En el Devónico brasileño se halla *Styliolina clavulus* (Figura 16. 25 A).

Orden Homoctenida

Conchillas de paredes delgadas, superficie interior reflejando la exterior y pocos tabiques. Devónico Medio-Devónico Tardío. *Volynites*, *Homoctenus* (Figura 16. 26 B, C).

AFINIDADES SISTEMÁTICAS

Los tentaculítidos son organismos de afinidades desconocidas. Gürich (1896) los ubicó entre los vermes, mientras que autores posteriores los relacionaron con los cefalópodos, de los cuales se diferencian definitivamente por su tabiques imperforados. Yochelson (1961) los reunió con los *Hyolitha* en la clase *Coniconchia*; Fisher (1962) dio particular importancia al estadio embrionario y los incluyó en la clase *Crioconarida* y Larsson (1979), basado en la microestructura de la pared de la conchilla y en ciertos caracteres morfológicos de la cámara

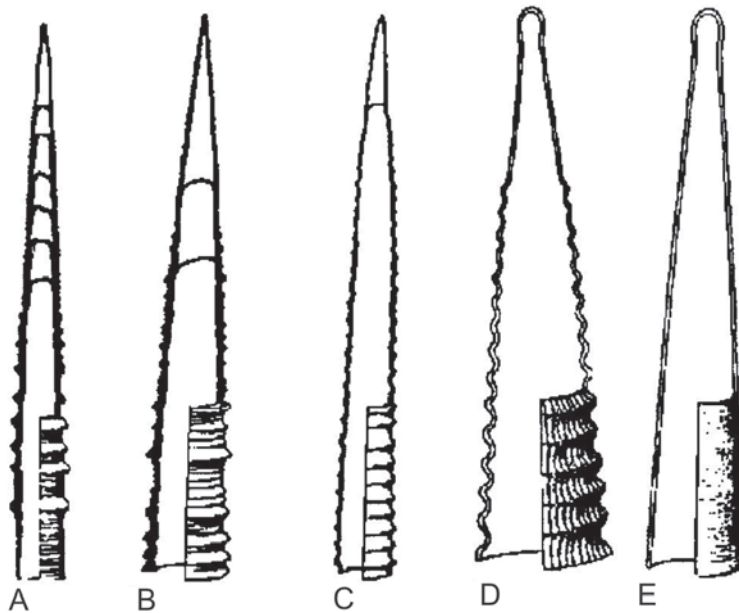


Figura 16. 26. Conchillas de Tentaculitida. A. *Tentaculites*; B. *Volynites*; C. *Homoctenus*; D. *Nowakia*; E. *Styliolina* (de Fisher, 1962).

habitación que sugieren la presencia de un aparato tentacular, opinó que podrían ser lofoforados, cercanos a los braquiópodos, briozoos y forónidos, particularmente más próximos a los últimos, si bien los forónidos modernos no generan un exoesqueleto calcáreo.

PALEOECOLOGÍA

Los tentaculítidos fueron organismos marinos que vivieron en ambientes diversos y exhibieron hábitos variados. Los individuos juveniles, de paredes delgadas habrían sido planctónicos, pasando a una existencia bentónica en el adulto de paredes gruesas, introducido en el sustrato con la parte apical de la conchilla hacia abajo. Los *Dacryoconarida*, con conchilla juvenil y adulta delgada, posiblemente fueron planctónicos o nectónicos. Las conchillas de tentaculítidos son frecuentes en calizas y lutitas.

TENTACULITIDA, MICROCONCHIDA Y TRYPANOPORIDA

Weedon (1990, 1991) estudió representantes de los denominados «gastrópodos» vermiformes y del género *Trypanopora*, encontrando que tenían no solo ciertas características similares entre ellos, sino también con los Tentaculitida, por lo que propuso incluirlos en esta última clase, como los órdenes **Microconchida** y **Trypanoporida**.

Los «gastrópodos» vermiformes, conocidos en rocas del Devónico (Givetiano) hasta el Triásico Inferior, fueron habitantes de estromatolitos y biohermas microbiales marinos y también no marinos, como incrustantes de conchillas y plantas. Integran secuencias carbonáticas someras asociadas con cianofitas y algas calcáreas. Las vueltas tienen menos de 1 mm de diámetro pero los individuos no enroscados llegan a varios centímetros de largo.

La protoconcha planorbiforme o trochiforme tiene las paredes compuestas de tres capas: externa acicular, que originalmente debió ser de naturaleza orgánica, media prismática e interna irregular microlaminar, similar a la capa de la protoconcha tentaculitoidea.

La teleoconcha calcítica se compone de dos capas, la interna microcristalina, atravesada por una puntuación regular y densa. Interiormente presenta particiones calcíticas regularmente espaciadas, cóncavas hacia adelante, continuas en la capa interna de la pared y con puntuaciones idénticas a las existentes en esta última.

Trypanopora fue originalmente asimilado a los corales tabulados y a los serpúlidos, pero la microestructura de su conchilla es muy similar a la de los tentaculitoideos de paredes gruesas y los «gastrópodos» vermiformes. Estos organismos vivieron durante el Devónico formando densas asociaciones adheridas a estromatolitos columnares e integrando biohermas algales.

La protoconcha está constituida por una capa delgada, microcristalina, similar a la de los tentaculitoideos y a la interna de la conchilla larval de los «gastrópodos» vermiformes.

La teleoconcha, más gruesa que la larval, aumenta gradualmente de tamaño desde 100 µm-200 µm hasta 2 mm. Paredes con dos capas de estructura microlaminar, la interna con densa puntuación también similar a la de los otros dos grupos. El interior de la conchilla muestra una abundante septación, con tabiques que son continuación de la capa microlaminar interna y que frecuentemente, constituyen una red anastomosada que tapiza la cavidad interior de la conchilla. Los tabiques son imperforados pero puede existir una proyección anterior cóncava con una perforación.

La microestructura simple de la protoconcha y las características de los tabiques diferencian a *Trypanopora* de los moluscos, tentaculítidos y «gastrópodos» vermiformes, justificando su asignación al orden Trypanoporida, con los géneros *Trypanopora* y otros afines tales como *Torquaysalpinx*.

HYOLÍTHIDOS

Nora Sabattini

CONCHILLA

Conchilla por lo general cónica, a veces subpiramidal (Figura 16. 27 A), posiblemente aragonítica, de simetría bilateral, cuya longitud normalmente varía entre 15 y 30 mm, aunque en algunos solo llega a medir unos pocos milímetros y en otros, alcanza los 20 cm. En su extremidad anterior, de mayor diámetro, presenta una **abertura**, a veces cerrada mediante un pequeño **opérculo** (Figura 16. 27 A, J, K). Además, entre la conchilla y el opérculo pueden disponerse dos piezas adicionales o **helen** (Figura 16. 27 A), calcáreas y ligeramente asimétricas.

En la mayoría de los hyolíthidos se observa un **lado ventral**, convexo, cóncavo o llano, más aplanado que el **lado dorsal**, normalmente con-

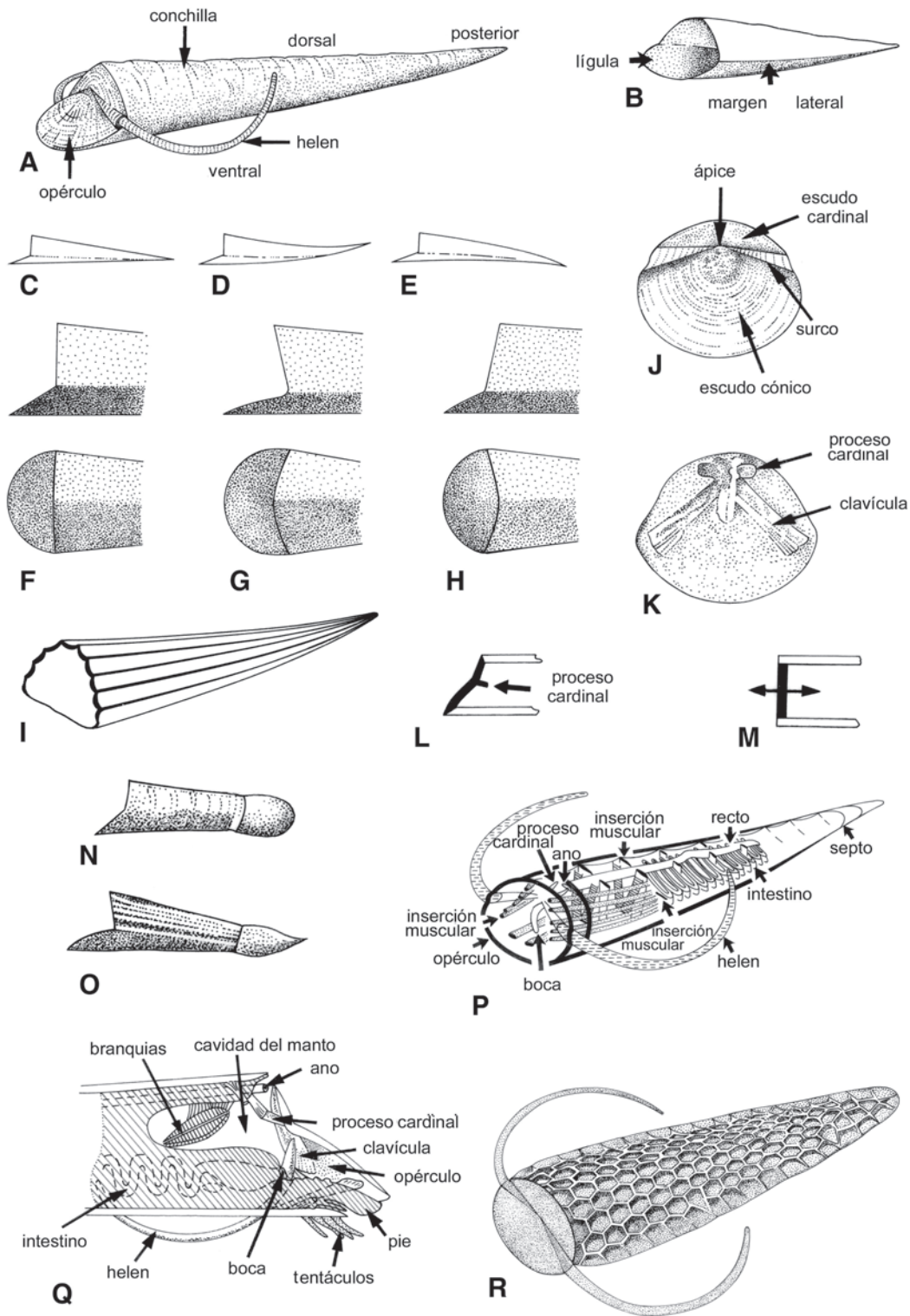


Figura 16. 27. A. Morfología y orientación general del esqueleto de un Hyolitha; B. Vista lateral oblicua mostrando el margen lateral y la lígula; C-E. Vistas laterales mostrando variaciones de la curvatura del lado ventral; F-H. Modificaciones de la abertura: F. ortogonal, G. oxigonal y H. ambliagonal; I. Conchilla de un Orthothecida exhibiendo ornamentación longitudinal; J. Vista externa del opérculo; K. Vista interna del opérculo; L, M. Ubicación del opérculo en los Hyolithida (L) y Orthothecida (M); N-O. Tipos de protoconcha; P. Reconstrucción del sistema digestivo y musculatura de un Hyolitha; Q. Reconstrucción de las partes blandas de la región anterior de un Hyolitha; R. Reconstrucción de un Hyolitha con su lado dorsal cubierto por un coral epizoico (A-E, M. de Pojeta, 1987; F-H, J-K de Malinky y Berg-Madsen, 1999; I modificado de Yochelson, 2000; L. modificado de Pojeta, 1987; N-O. modificado de Dzik, 1978; P. de Runnegar *et al.*, 1975; Q. modificado de Marek y Yochelson, 1976; R. de Marek y Galle, 1976).

vexo y constituido por dos caras planas que se unen formando una arista o carena, como en el género *Carinolithes*. La arista que separa los lados dorsal y ventral se denomina **margen lateral** (Figura 16. 27 B). En un perfil lateral de la conchilla, el margen puede ser recto, aunque en la mayoría se curva adapicalmente y, en unos pocos, abapicalmente (Figura 16. 27 C-E).

La sección de la conchilla suele modificarse durante la ontogenia, siendo subtriangular o subsemicircular en la mayoría, y subcircular en otros pocos. El **ángulo apical** de crecimiento varía de 10° a 40°.

A veces se halla presente una **lígula** (Figura 16. 27 B) o extensión ventral de la abertura, a la manera de una plataforma.

De acuerdo con las características del borde dorsal apertural Marek (1967) diferencia varios tipos de abertura (Figura 16. 27 F, G, H): **ortogonal**, cuando dicho borde forma un ángulo recto con el eje longitudinal de la conchilla; **oxigonal** si tiene una saliente media en dirección a la parte anterior de la conchilla; **ambliagonal** si posee una indentación dirigida adapicalmente. Las dos últimas son menos comunes.

Exteriormente, la conchilla puede ser lisa o mostrar ornamentación, frecuentemente mejor desarrollada en el lado dorsal (Figura 16. 28 C, E, I) que en el ventral (Figura 16. 28 A, B, D, F). En la misma participan finas líneas de crecimiento o costillas transversales; la ornamentación longitudinal es menos común (Figura 16. 27 I).

En el opérculo (Figura 16. 27 J) se diferencian una región dorsal o **escudo cónico** y otra ventral o **escudo cardinal**; el punto más saliente se llama **ápice** o **cúspide** y en el mismo convergen **surcos** o depresiones que separan el escudo dorsal del cardinal. Interiormente (Figura 16. 27 K) existen **procesos cardinales** prominentes y también, puede haber un par o más de estructuras ventrales, en forma de elevaciones, que divergen desde la cúspide, denominadas **clavículas**. En algunos hyolítidos, en el interior del opérculo, se observan dos notables impresiones musculares a ambos lados de la línea media. Igualmente, las clavículas y los procesos cardinales habrían sido áreas de fijación muscular.

Otras impresiones musculares pueden presentarse internamente en la conchilla, normalmente un par dorsal y otro ventral, y también en la lígula la existencia de una estructura transversalmente alargada ha sido interpretada como inserción muscular.

En los Hyolithida el margen interno del opérculo termina contra la abertura ajustándose a

la misma con marcada angulosidad (Figura 16. 27 A, L), y extendiéndose sobre la lígula, mientras que en los Orthothecida encaja en la abertura en un plano vertical (Figura 16. 27 M).

Una protoconcha globosa o aguzada (Figura 16. 27 N-O) se ubica en el ápice, y la zona apical (parte juvenil) de la conchilla presenta septos imperforados, transversales al eje de crecimiento de la misma (Figura 16. 27 P).

Evidencias de partes blandas se conocen en ejemplares del Cámbrico (Siberia, Antártida, China, Australia, Estados Unidos), Ordovícico (Francia, República Checa) y Devónico (Alemania) (Kruse, 1997). El sistema digestivo se halla preservado debido al relleno del mismo por material sedimentario. Según Runnegar *et al.* (1975) presentaban la boca cerca del lado ventral de la abertura, un largo intestino plegado también de posición ventral, continuado dorsalmente en un recto que se dirigía más o menos rectilíneamente hacia la abertura, terminado en el ano, además de músculos retractores fijos al opérculo y posiblemente, músculos dorsoventrales (Figura 16. 27 P). Marek y Yochelson (1976) reconstruyen la parte anterior de un hyolítido, en sección sagital, considerándolo como un molusco (Figura 16. 27 Q) y mostrando la ubicación de las partes blandas.

SISTEMÁTICA

Los Hyolitha fueron metazoos marinos exclusivos del Paleozoico, hallándose registrados desde el Cámbrico Temprano (Tommotiano) de Rusia hasta el Pérmico Tardío de Pakistán y Groenlandia; se han descrito aproximadamente 40 géneros y centenares de especies.

Algunos investigadores los consideran una clase de Mollusca, mientras que otros prefieren tratarlos como un phylum cuyas relaciones con los Mollusca son debatidas.

Comprenderían dos grupos principales con categoría de orden.

?PHYLUM

CLASE HYOLITHA

Orden Hyolithida

Conchilla por lo general muy suavemente curvada y de sección subtriangular, con lígula; opérculo con angulación y ajustado contra el margen apertural. Helen presentes. Cámbrico Temprano-Pérmico Tardío (Figuras 16. 27 A-H, J-L y 28 A-I)

Orden Orthothecida

Conchilla rectilínea, de sección transversal redondeada, sin angulaciones, subcircular, subsemicircular u ovalada, sin lígula. Opérculo plano y ajustable dentro de la abertura. No se conoce la presencia de helen. Cámbrico Temprano-Devónico Medio (Figura 16. 27 I, M)

AFINIDADES SISTEMÁTICAS

Es muy discutido si los Hyolitha constituyen una clase extinguida del phylum Mollusca o representan a un phylum aparte. Shimer y Shrock (1944) fueron los primeros en considerarlos un grupo de Mollusca *incertae sedis*, mientras que Yochelson (1961) y Marek y Yochelson (1964, 1976) coincidieron en que este taxón presenta los caracteres diagnósticos del phylum Mollusca.

Runnegar *et al.* (1975) propusieron un nuevo phylum Hyolitha caracterizado por ser metazoos celomados con simetría bilateral, intestino recurvado, probable musculatura dorso-ventral, circular y longitudinal y exoesqueleto posiblemente aragonítico. Su sistema digestivo los haría comparables a los sipunculoideos, los que sin embargo, carecen de exoesqueleto.

Runnegar *et al.* (1975) y Runnegar (1980) manifiestan que los Mollusca y los Hyolitha pudieron haber compartido un ancestro común a fines del Proterozoico; mientras en los primeros, el esqueleto desarrolló inicialmente solo en la superficie dorsal, en los segundos lo hizo a ambos lados del cuerpo; otras diferencias estriban en el alargamiento de la masa visceral dorsal, con adquisición de un modo de vida sedentario, y en la disposición de las impresiones musculares que, en los monoplacóforos y cefalópodos se ordenan en forma anular dentro de la conchilla cónica y no a lo largo de la misma, como en los hyolítidos.

Marek y Yochelson (1976), al examinar al grupo bajo todos sus aspectos, concluyeron que representaría a una nueva clase de moluscos; Wills (1993) los ubicó como una nueva clase en Mollusca? *incertae sedis* y Kouchinsky (2000) después de estudiar la microestructura de las conchillas hyolítidas del Cámbrico siberiano, concluyó que en las mismas no es reconocible la típica microestructura de los moluscos primitivos, por lo que constituirían un phylum aparte.

Yochelson (2000) al realizar una discusión conceptual del phylum Mollusca y revisar las ideas de los autores antes mencionados, opinó que si bien los Hyolitha son distintos de las

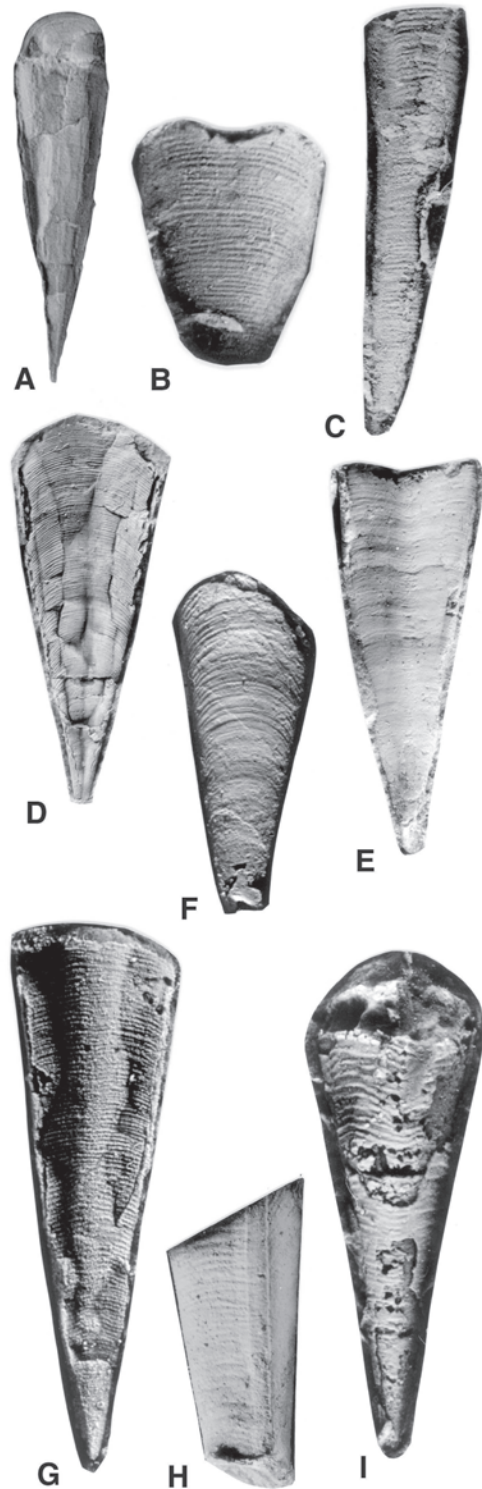


Figura 16. 28. Hyolitha del Paleozoico Inferior de la Argentina. A. *Tajinella? iruyensis* mostrando opérculo preservado; B-C. *Hyolithes malimanensis*, vistas ventral y dorsal; D-E. *Hyolithes patagoniensis*, vistas dorsal y ventral; F-I. *Hyolithes amosi*, vistas ventral, dorsal, lateral y dorsal. (A. de Pagani *et al.*, 2004; B-C. de Sabbattini *et al.*, 2001; D-E. de Pagani *et al.*, 2002; F. de González y Sabbattini, 1972; G-I. de Pagani y Sabbattini, 1999).

otras clases de Mollusca, las diferencias no son de tal magnitud como para justificar su separación en otro phylum.

PALEOECOLOGÍA

Los hylolithidos fueron organismos bentónicos y de vida libre sobre el fondo marino, no existiendo evidencias de que pudieran haber sido pelágicos o neotónicos (Marek y Yochelson, 1976). Según Marek y Galle (1976) el hallazgo de corales tabulados del género *Hyostragulum* fijos al lado dorsal de sus conchillas (Figura 16. 27 R), confirma el hábito bentónico de las mismas y permite efectuar otras deducciones paleoecológicas. El hecho de que el coral solo cubriera el lado más convexo dorsal, indica que el hylolithido vivía apoyado sobre el lado ventral, más plano. Por otra parte, la fijación de la colonia coralina habría constituido una carga que dificultaría a un posible hábito nadador o flotador, lo que apoyaría la idea de que estos organismos fueron sésiles. Igualmente, se puede descartar un hábito infaunal, dado que el mismo impediría la vida de los pólipos. Las conchillas se habrían orientado con la abertura hacia la corriente nutricional más fuerte, permitiendo a ambos organismos simbióticos un acceso más fácil al alimento; además, dicha orientación habría motivado que los coralitos se dispusieran en hileras longitudinales y subparalelas al eje longitudinal de la conchilla, y en el mantenimiento de esta orientación también pudieron haber colaborado los helen.

La verdadera función de los helen no se conoce. Según Yochelson (1978, 1999) los mismos habrían cumplido una función estabilizadora de la conchilla, pero para Runnegar *et al.* (1975) pudieron haber sido utilizados como «remos», mediante la desigual contracción de los músculos operculares; así, el animal se habría podido desplazar hacia el ápice de la conchilla donde, las pequeñas cámaras apicales (presumiblemente llenas de gas) habrían facilitado una flotación del ápice suficiente como para mantenerlo por encima de la interfase agua-sedimento.

Runnegar *et al.* (1975) opinan que el modo de vida bentónico, la limitada movilidad, el largo y sinuoso intestino (indicador de una dieta herbívora) y la presencia de sedimento en el tracto digestivo, son evidencias de que estos organismos eran detritívoros. Para Marek y Yochelson (1976) su fuente de alimentación habría sido una mezcla de detritos y microorganismos vivientes sobre la interfase agua-sedimento, no descartándose que algunos géne-

ros pudieron haber vivido sobre matas algales, teniendo una dieta omnívora.

CONSIDERACIONES PALEOAMBIENTALES

Los *Hyalolitha* son más abundantes en rocas pelíticas oscuras y en algunas calizas pero se los encuentra en todo tipo de rocas sedimentarias marinas, excepto aquellas que indican hipersalinidad o denotan un origen arrecifal.

Malinky y Sixt (1990) destacan que los *Hyalolitha* del Paleozoico Superior de Estados Unidos se hallan en gran variedad de facies correspondientes a ambientes marinos desde someros hasta más profundos. En estos últimos, alejados de la costa, pobremente oxigenados, habrían formado parte de comunidades disaeróbicas que se aislaron en ambientes de relativa profundidad, donde el aumento de estrés fisiológico restringió la presencia de otros organismos competitivos, respondiendo a la hipótesis del refugio propuesta por Kammer *et al.* (1986). Es de destacar que los *Hyalolithes* correspondientes a facies marinas normales, por ejemplo en areniscas, se hallan en menor número que los que se registran en facies de estrés ambiental. Los medios disaeróbicos habrían ofrecido un refugio a grupos faunísticos que se desarrollaron en ambientes cercanos a la costa en el Paleozoico Temprano. Con respecto a los *Hyalolithida* del Paleozoico Tardío de Argentina, las especies estudiadas por Pagani y Sabattini (1999) se hallan preservadas en pelitas oscuras, correspondientes a biofacies que sugerirían un tipo de ambiente disaeróbico, de cierta profundidad, mientras que los especímenes registrados por Pagani *et al.* (2002) se hallaron en niveles constituidos casi exclusivamente por lutitas grises con escasas lentes calcáreas de tamaño inferior al metro, con presencia de abundantes y variados invertebrados fósiles que no parecen haber sufrido un transporte significativo, lo cual indicaría un hábitat rico en oxígeno y poco profundo.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los *Hyalolitha* se encuentran confinados al Paleozoico. Durante el Cámbrico fueron numerosos y diversificados, pero el primer parámetro disminuye marcadamente hacia el Ordovícico, aunque la diversidad a nivel genérico permanece elevada. En estratos posordovícicos son poco frecuentes y su declinación continúa hasta finalmente, extinguirse en el Pérmico.

Los Hyolitha del Paleozoico Temprano de la Argentina proceden del Cámbrico de la Precordillera (provincias de San Juan y Mendoza) (Rusconi, 1945, 1950 a y b, 1951, 1952 a y b, 1955, 1956 a y b; Borrello, 1971; Bordonaro y Martos, 1985 b) donde se presentan con elevada diversidad en calizas correspondientes a ambientes de plataforma externa y talud continental y, con menor diversidad, en el Cámbrico cuspidal-Ordovícico Temprano de la Cordillera Oriental (provincias de Salta y Jujuy). De esta última región se describieron *Hyolithes* sp., en el Cámbrico de Tincuya (Kayser, 1876), *Hyolithus* (*Orthotheca*) *multistriatus* en el Tremadociano superior de Jujuy (Harrington, 1937, 1938) y *Hyolithus* sp. indet. en el Tremadociano inferior

de Salta (Harrington, 1937, 1938). También se ha descrito un representante del género *Tajinella?* del Cámbrico Superior de la provincia de Salta (Pagani *et al.*, 2004) (Figura 16. 28 A).

En el Carbonífero Inferior de la cuenca de Río Blanco (San Juan), la Formación Malimán contiene una especie del género *Hyolithes* (Sabattini *et al.*, 2001) (Figura 16. 28 B-C) y del Pérmico Inferior de la cuenca Tepuel-Genoa (provincia del Chubut) se describieron 5 especies del género *Hyolithes* (González y Sabattini, 1972; Pagani y Sabattini, 1999; Pagani *et al.*, 2002) (Figura 16. 28 D-I).

En el Devónico de Bolivia y Brasil se mencionan unas pocas especies asignadas a *Hyolithes* y *Orthotheca*.

BIBLIOGRAFÍA

- Adrain, J.M. 1992. Machaeridian classification. *Alcheringa* 16: 15-32.
- Adrain, J.M., Chatterton, B.D.E. y Cocks, L.R.M. 1991. A new species of machaeridian from the Silurian of Podolia, U.S.S.R., with a review of the Turrilepadidae. *Palaentology* 34: 637-651.
- Ahlberg, E. 1990. Glimsning the hidden majority. *Nature* 344: 23.
- Aksarina, N.A. 1968. *New data on the geology and guide fossils of Western Siberia*. University of Tomsk. Tomsk, Russia, Vol. 3.
- Bengtson, S. 1970. The Lower Cambrian fossil *Tommotia*. *Lethaia* 3: 363-392.
- Bengtson, S. 1977. Early Cambrian button-shaped phosphatic microfossils from the Siberian Platform. *Palaentology* 20: 751-762.
- Bengtson, S. 1978. The Machaeridia-a square peg in a pentagonal hole. *Thalassia jugoslavica* 12: 1-10.
- Bengtson, S. 1986. A new Mongolian species of the Lower Cambrian genus *Camenella* and the problems of scleritome-based taxonomy of the Tommotiidae. *Paläontologische Zeitschrift* 58: 45-55.
- Bengtson, S. 1990. The solution to a jigsaw puzzle. *Nature* 345: 765-766.
- Bengtson, S. 1992. The cap-shaped Cambrian fossil *Maikhanella* and the relationship between coeloscleritophorans and molluscs. *Lethaia* 25: 401-420.
- Bengtson, S. y Conway Morris, S. 1984. A comparative study of Lower Cambrian *Halkieria* and Middle Cambrian *Wiwaxia*. *Lethaia* 17: 307-329.
- Bengtson, S. y Missarzhevsky, V.V. 1981. Coeloscleritophora - a major group of enigmatic Cambrian metazoans. *U. S. Geological Survey, Open File Report* 81-743: 19-21.
- Benton, M.J. (ed.). 1993. *The Fossil Record* 2. Chapman & Hall, Londres. 841 pp.
- Beresi, M.S. 2003. Cambrian sponge spicules and Chancelloriid sclerites from the Argentine Precordillera: A review. *Geologica Acta* 1: 73-84.
- Beresi, M.S. y Rigby, J.K. 1994. Sponges and Chancelloriids from the Cambrian of Western Argentina. *Journal of Paleontology* 68 (2): 208-217.
- Bergström, J. 1989. The origin of animal phyla and the new phylum Procoelomata. *Lethaia* 22: 259-269.
- Bordonaro, O.L. y Martos, L.M. 1985 a. El Género *Chancelloria* en el Cámbrico de San Juan. *Reunión de Comunicaciones Paleontológicas. Asociación Paleontológica Argentina (Delegación San Juan) y Universidad Nacional de San Juan*, San Juan. pp. 6-7.
- Bordonaro, O.L. y Martos, L.M. 1985 b. *Hyolithes* y *Salterella* en el Cámbrico de San Juan. *Reunión de Comunicaciones Paleontológicas, Asociación Paleontológica Argentina (Delegación San Juan) y Universidad Nacional de San Juan*, San Juan. pp. 1-3.
- Borrello, A. V. 1971. The Cambrian of South America. En: C. Holland (ed.), *Cambrian of the New World*, Wiley Interscience. pp. 385-438.
- Butterfield, N.J. 1990. A reassessment of the enigmatic Burgess Shale fossil *Wiwaxia corrugata* (Matthew) and its relationship to the polychete *Canadia spinosa* Walcott. *Palaebiology* 16: 287-303.
- Butterfield, N.J. y Nicholas, C.J. 1996. Burgess Shale-type preservation of both non-mineralizing and «shelly» Cambrian organisms from the Mackenzie Mountains, Northwestern Canada. *Journal of Paleontology* 70 (6): 893-899.
- Camacho, H.H. 1966. *Invertebrados Fósiles*. EUDEBA, Buenos Aires. 707 pp.
- Conway Morris, S. 1985. 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: 507-582.
- Conway Morris, S. 1991. Problematic Taxa: a problem for Biology or biologists?. En: A.M. Simonetta y S. Conway Morris (editores), *The Early-Evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. Proceeding International Symposium held at the University of Camerino* 27-31 March 1989.
- Conway Morris, S. y Chen Menge. 1990. Tommotids from the Lower Cambrian of South China. *Journal of Paleontology* 64 (2): 169-184.

- Conway Morris, S. y Fritz, W.H. 1984. *Lapworthella filligrana* n. sp. (*incertae sedis*) from the Lower Cambrian of the Cassiar Mountains, northern British Columbia, Canada, with comments of possible levels of competition in the early Cambrian. *Paläontologische Zeitschrift* 58: 197-209.
- 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 Royal Society of London B* 347: 305-348.
- Conway Morris, S. y Whittington, H.B. 1979. The animals of the Burgess Shale. *Scientific American* 241: 122-133.
- Conway Morris, S., Peel, J.S., Higgins, A.K., Soper, N. y Davies, N. 1987. A Burgess Shale like fauna from the Lower Cambrian of North Greenland. *Nature* 326: 181-183.
- Dzik, J. 1978. Larval development of hyolithids. *Lethaia* 11: 293-299.
- Dzik, J. 1986. Turrilepadida and other Machaeridea. En: A. Hoffman y M. H. Nitecki (editores), *Problematic fossil taxa*. Clarendon Press, Oxford. pp. 116-134.
- Dzik, J. 1994. Evolution of «small shelly fossils» assemblages of the early Palaeozoic. *Acta Palaeontologica Polonica* 39: 247-313.
- Eibye-Jacobsen, D. 2004. A reevaluation of *Wiwaxia* and the polychetes of the Burgess Shale. *Lethaia* 37: 317-335.
- Evans, K.R. y Rowell, A.J. 1990. Small shelly fossils from Antarctica: an Early Cambrian faunal connection with Australia. *Journal of Paleontology* 64 (5): 692-700.
- Farsan, N.M. 2005. Description of the Early ontogenetic part of the Tentaculites, with implications for classification. *Lethaia* 38: 255-270.
- Fisher, D.W. 1962. Small conoidal shells of uncertain affinities. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, part W, Miscellaneous*. University of Kansas Press and Geological Society of America New York and Lawrence. pp. 116-130.
- Fisher, D.W. y Young, R.S. 1955. The oldest known tentaculitid from the Chepultec limestone (Canadian) of Virginia. *Journal of Paleontology* 29: 871-875.
- Flower, R.H. 1954. *Cambrian cephalopods*. New Mexico Bureau of Mines and Mineral Resources Bulletin 40.
- Glaessner, M.F. 1976. Early Phanerozoic annelid worms and their geological and biological significance. *Journal of the Geological Society of London* 132: 259-275.
- González, C.R. y Sabattini, N. 1972. *Hyolithes amosi* nov. sp. (Calyptoptomatida, Mollusca) del Paleozoico superior del Grupo Tepuel, provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 9 (2): 183-189.
- Goryansky, V.Y. 1973. (On the necessity of excluding the genus Chancelloria from the sponge phylum). *Trudy Institute Geologii i Geofiziki So AN SSSR* 49: 39-44 (en ruso).
- Gürich, G. 1896. Das Palaeozoicum im Polnischen Mittelgebirge. *Verh. Russ.- Kais. Min. Ges. St. Petersburg* (2), 32. 539 pp.
- Harrington, H. J. 1937. On some Ordovician Fossils from Northern Argentina. *Geological Magazine* 74 (3): 97-124.
- Harrington, H. J. 1938. Sobre las faunas del Ordoviciano Inferior del Norte argentino. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie (Sección Paleontología)* I: 109-289.
- Hoare, R.D. 2002. European paleozoic Polyplacophora, Multiplacophora and Turrilepadidae in United States repositories. *Journal of Paleontology* 76 (1): 95-108.
- Hoare, R.D. y Mapes, R.M. 1995. Relationships of the Devonian *Strobilepis* and related Pennsylvanian problematics. *Acta Palaeontologica Polonica* 40: 121-128.
- Hoare, R.D., Mapes, R.M., Yancey, T.E. y Nestell, M.K. 1996. Late Paleozoic turrilepadid machaeridians from North America. *Acta Palaeontologica Polonica* 41: 127-145.
- Hogström, A.E.S. 1997. Machaeridians from the Upper Wenlock (Silurian) of Gotland. *Palaeontology* 40 (3): 817-831.
- Hogström, A.E.S. 2000. Articulated lepidocoelid machaeridians from the Silurian of Gotland. *G.F.F. Geologisker Foreninger i Stockholm Förhandlingar* 122: 219-226.
- Hogström, A.E.S. y Taylor, W.L. 2001. The machaeridian *Lepidocoeleus sarlei* Clarke, 1896, from the Rochester Shale (Silurian) of New York State. *Palaeontology* 44 (1): 113-130.
- Jannussen, D., Steiner, M. y Maoyan, Z. 2002. New-well-preserved scleritomes of Chancelloridae from the Early Cambrian Yuanshan Formation (Chengjiang, China) and the Middle Cambrian Wheeler Shale (Utah, USA) and paleobiological implications. *Journal of Paleontology* 76 (4): 596-606.
- Jell, P. 1979. *Plumulites* and the machaeridian problem. *Alcheringa* 3: 253-259.
- Jell, P.A. 1981. *Thambetolepis delicata* gen. et sp. nov., an enigmatic fossil from the Early Cambrian of South Australia. *Alcheringa* 5: 85-93.
- Kammer, T.W., Brett, C.E., Boardman, D.R. y Mapes, R.H. 1986. Ecologic stability of the dysaerobic biofacies during the Late Paleozoic. *Lethaia* 19: 109-121.
- Kayser, E., 1876. Über primordiale und untersilurische Fossilien aus der Argentinischen Republik. *Palaeontographica, Supplementum* 3, Lieferung 2, Theil II. En *Actas de la Academia Nacional de Ciencias*, 8, 297-332, tablas 1-5, año 1923 (En castellano).
- Knight, B. y Yochelson, E.L. 1960. Monoplacophora. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I Mollusca 1*. University of Kansas Press and the Geological Society of America. Lawrence, Kansas. pp. 77-84.
- Kouchinsky, A.V. 2000. Skeletal microstructures of hyoliths from the Early Cambrian of Siberia. *Alcheringa* 24: 65-81.
- Kouchinsky, A.V. 2001. Mollusks, Hyoliths, Stenothecoids and Coeloscleritophorans. En: A. Zhuravlev y R. Riding (editores), *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press, N. York. pp. 326-349.

- Kruse, P.D. 1997. Hyolith guts in the Cambrian of northern Australia-turning hyolithomorphs upside down. *Lethaia* 29: 213-217.
- Landing, E. 1984. Skeleton of lapworthellids and the suprageneric classification of tommotids (Early and Middle Cambrian phosphatic Problematica). *Journal of Paleontology* 58 (6): 1380-1398.
- Landing, E., Nowlan, G.S. y Fletcher, T.P. 1980. A microfauna associated with Early Cambrian trilobites of the Callavia Zone, northern Antagonish Highlands, Nova Scotia. *Canadian Journal of Earth Sciences* 17: 400-418.
- Landing, E., Myrrow, P., Benus, A.P. y Narbonne, G.M. 1989. The Placencian Series: appearance of the oldest skeletized fauna in southeastern Newfoundland. *Journal of Paleontology* 63: 739-769.
- Lardeux, H. 1969. *Les tentaculites d'Europe Occidentale et d'Afrique du Nord*. Cahiers de Paleontologie. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. 238 pp.
- Larsson, K. 1979. Silurian tentaculitids from Gotland and Scania. *Fossils and Strata* 11: 1-180.
- Laurie, J.R. 1986. Phosphatic fauna of the Early Cambrian Todd River Dolomite, Amadeus Basin, Central Australia. *Alcheringa* 10: 431-454.
- Li, C., Chien, J. y Hua, T. 1998. Precambrian sponges with cellular structures. *Nature* 279: 879-882.
- Lindemann, R.H. y Yochelson, E.L. 1984. Styliolines from the Onondaga Limestone (Middle Devonian) of New York. *Journal of Paleontology* 58 (6): 1251-1259.
- Ljashenko, G.P. 1959. [Devonian Coniconchia in the Central District of the Russian Platform] *VNIGNI Moscow*, 220 pp. (en ruso).
- Malinky, J.M. 1988. Early Paleozoic Hyolitha from North America: reexamination of Walcott's and Resser's type specimens. *Journal of Paleontology* 62 (2): 218-233.
- Malinky, J.M. 1989. New early Paleozoic Hyolithida and Orthothecida (Hyolitha) from North America. *Journal of Paleontology* 63 (2): 302-319.
- Malinky, J.M. 2002. A revisión of Early to Mid Ordovician hyoliths from Sweden. *Palaentology* 45 (3): 511-555.
- Malinky, J.M. y Berg-Madsen, V. 1999. A revision of Holm's Early and early Mid Cambrian hyolithids of Sweden. *Palaentology* 42 (1): 25-65.
- Malinky, J.M. y Sixt, S. 1990. Early Mississippian Hyolitha from Northern Iowa. *Palaentology* 33 (2): 343-357.
- Malinky, J.M., Mapes, R.H. y Broadhead, T.W. 1986. New late Palaeozoic Hyolitha (Mollusca) from Oklahoma and Texas, and their paleoenvironmental significance. *Palaentology* 29 (2): 303-312.
- Marek, L. 1963. New knowledge on the morphology of *Hyolithes*. *Sborník Geologických Ved, Paleontologie* 1: 53-72.
- Marek, L. 1967. The class Hyolitha in the Caradoc of Bohemia. *Sborník Geologických Ved, Paleontologie* 9: 51-113.
- Marek, L. y Galle, A. 1976. The tabulate coral *Hyostragulum*, an epizoan with bearing on hyolithid ecology and systematics. *Lethaia* 9: 51-64.
- Marek, L. y Yochelson, E.L. 1964. Paleozoic mollusk: *Hyolithes*. *Science* 146: 1674-1675.
- Marek, L. y Yochelson, E.L. 1976. Aspects of the biology of Hyolitha (Mollusca). *Lethaia* 9: 65-82.
- Martí Mus, M. y Bergström, J. 2005. The morphology of Hyolithids and its functional implications. *Palaentology* 48 (6): 1139-1167.
- Mehl, D. 1998. Porifera and Chancelloridae from the Middle Cambrian of the Georgina Basin Australia. *Palaentology* 41 (6): 1153-1182.
- Missarzhevsky, V.V. y Grigor'zeva, N.V. 1981. About new representatives of the order Tommotiida. *Palaentological Journal* 1981: 91-97.
- Mus, M.M. y Bergström, J. 2002. The morphology of hyolithids and its functional implications. Abstracts. *Palaentological Association. 46th Annual Meeting*, Department of Earth Sciences, University of Cambridge. Decembre 15-18, 2002.
- Niko, S. 2000. Youngest record of tentaculitoids: *Hidagaenites* new genus from near the Carboniferous-Permian boundary in central Japan. *Journal of Paleontology* 74 (3): 381-385.
- Pagani, M.A. y Sabattini, N. 1999. Los Hyolitha (Mollusca?) del Paleozoico superior de la cuenca Tepuel-Genoa, provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 36 (1): 275-280.
- Pagani, M.A., Sabattini, N. y Taboada A. C. 2002. Nuevos registros de Hyolitha (Mollusca?) del Paleozoico superior de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 39 (1): 111-116.
- Pagani, M.A., Sabattini, N. y Tortello, M.F. 2004. A new species of Hyolitha from the Late Cambrian of northwestern Argentina. *Instituto Superior de Geología. Serie Correlación Geológica* 19: 169-176.
- Peel, J.S. 1991. Articulated halkieriids and microchitons. *Bulletin Grønlands Geologisk Undersøelse* 161: 5-10.
- Pojeta, J. Jr. 1987. Phylum Hyolitha. En: R. S. Boardman, A. H. Cheetham y A. J. Rowell (eds.), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publication, Palo Alto. pp. 436-444.
- Porter, S.M. 2002. Halkieriids in Middle Cambrian phosphatic limestones from Australia. Abstracts. *Palaentological Association. 46th Annual Meeting*, Department of Earth Sciences, University of Cambridge. Decembre 15-18, 2002.
- Porter, S.M. 2004. Halkieriids in Middle Cambrian Phosphatic limestones from Australia. *Journal of Paleontology* 78 (3): 574-590.
- Qian, Y. 1977. Hyolitida and some problematica from the Lower Cambrian Meischucunian stage in Central and Southwestern China. *Acta Palaentologica Sinica* 16: 255-275.
- Randell, R.D., Lieberman, B.S., Hasiotis, S.T. y Pope, M.C. 2005. New chancelloriids from the Early Cambrian Sekwi Formation with a comment on chancelloriid affinities. *Journal of Paleontology* 79 (5): 587-596.
- Rigby, J.K. 1978. Porifera of the Middle Cambrian Wheeler Shale, from the Wheeler Amphitheater, House-Range, in Western Utah. *Journal of Paleontology* 52 (6): 1325-1345.
- Runnegar, B. 1980. Hyolitha: status of the phylum. *Lethaia* 13: 21-25.
- Runnegar, B. 2002. Body building in *Halkieria* and comparisons with chiton and other possible stem-group molluscs. Abstracts. *Palaentological Association. 46th Annual Meeting*, Department of Earth Sciences, University of Cambridge. Decembre 15-18, 2002.

- Runnegar, B. y Jell, P.A. 1976. Australian Middle Cambrian molluscs and their bearing on early molluscan evolution. *Alcheringa* 1: 109-138.
- Runnegar, B. y Jell, P.A. 1980. Australian Middle Cambrian Molluscs: corrections and additions. *Alcheringa* 4: 111-113.
- Runnegar, B. y Pojeta, J. 1974. Molluscan Phylogeny: the paleontological view-point. *Science* 186: 311-316.
- Runnegar, B., Pojeta, J. Jr., Morris, N.I., Taylor, J.D. y McClung, G. 1975. Biology of Hyolitha. *Lethaia* 8: 181-192.
- Rusconi, C. 1945. Nuevos trilobitas del Cámbrico de Mendoza. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 19: 1-3, figs. 1-3.
- Rusconi, C. 1950 a. Trilobitas y otros organismos del Cámbrico de Canota. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 4: 71-84.
- Rusconi, C. 1950 b. Nuevos trilobitas y otros organismos del Cámbrico de Canota. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 4: 85-94.
- Rusconi, C. 1951. Más trilobitas cámbricos de San Isidro, cerro Pelado y Canota. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 5: 3-30.
- Rusconi, C. 1952 a. Varias especies de trilobitas del Cámbrico de Canota. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 6: 5-17.
- Rusconi, C. 1952 b. Fósiles cámbricos del cerro Aspero, Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 6: 63-122.
- Rusconi, C. 1955. Fósiles cámbricos y ordovícicos al Oeste de San Isidro, Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 8: 3-64, láms. 1-5.
- Rusconi, C. 1956 a. Fósiles Cámbricos al sud de Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 9: 115-120.
- Rusconi, C. 1956 b. Fósiles Cámbricos al sud de El Totoral, Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 9: 123-127.
- 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.
- Shimer, H.W. y Shrock, R.R. 1944. *Index fossils of North America*. John Wiley and Sons, Inc., New York. 837 pp.
- Signor, P.W. y Ryan, D.A. 1993. Lower Cambrian *Volborthella*: the whole truth or just a piece of the breast? *Geology* 21: 805-808.
- Towe, K.M. 1978. Tentaculites: evidence for a brachiopod affinity? *Science* 201: 626-628.
- Tunnichoff, S.P. 1983. The oldest known nowakiid (Tentaculitoidea). *Palaeontology* 26: 851-854.
- Vendrasco, M.J., Wood, T.E. y Runnegar, B.M. 2004. Articulated Palaeozoic fossil with 17 plates greatly expands disparity of early chitons. *Nature* 429: 288-291.
- Walcott, C.D. 1911. Cambrian Geology and Paleontology. Middle Cambrian annelids. *Smithsonian Miscellaneous Collection* 57: 109-145.
- Walcott, C.D. 1920. Cambrian Geology and Paleontology IV, 6. Middle Cambrian spongiae. *Smithsonian Miscellaneous Collection* 67, 6: 261-364.
- Weedon, M.J. 1990. Shell structure and affinity of vermiform «gastropods». *Lethaia* 23: 297-309.
- Weedon, M.J. 1991. Microstructure and affinity of the enigmatic Devonian tubular fossil *Trypanopora*. *Lethaia* 24: 227-234.
- Whittington, H. B. 1985. *The Burgess Shale*. Yale University Press, New Haven.
- Wills, M.A. 1993. ?Mollusca *Incertae sedis*. En: M. J. Benton (ed.), *The Fossil Record* 2. Chapman and Hall, Londres. pp. 265-270.
- Withers, T.H. 1926. *Catalogue of the Machaeridia (Turrilepas and its allies) in the Department of Geology*. British Museum (Natural History) London. 99 pp.
- Yochelson, E.L. 1961. Notes on the Class Coniconchia. *Journal of Paleontology* 35 (1): 162-167.
- Yochelson, E.L. 1968. Abstracts *International Paleontological Union*. Prague, Czechoslovakie, August 1968.
- Yochelson, E.L. 1969. Stenothecoida, a proposed new class of Cambrian Mollusca. *Lethaia* 2: 49-62.

Darío G. Lazo
Eduardo G. Ottone
Beatriz Aguirre-Urreta

INTRODUCCIÓN

El phylum Annelida comprende a gusanos de cuerpo alargado y segmentado de simetría bilateral, dividido ántero-posteriormente en tres partes denominadas: **prostomio** (anterior), **soma** (media) y **pigidio** (posterior). Una de las características más distintiva es la segmentación o **metamería**, que consiste en la división del cuerpo en segmentos (**metámeros** o **somitos**) similares y dispuestos a todo lo largo del eje del cuerpo. Como consecuencia de la segmentación, el celoma se encuentra dividido en una serie de cavidades. Otra particularidad es la presencia de **quetas** o **setas** utilizadas para la locomoción o el anclaje al sustrato (Figura 17. 1).

Generalmente se reconocen 4 clases de anélidos: Oligochaeta, Hirudinea, Polychaeta y Myzostoma. Los oligoquetos, representados actualmente por más de 3000 especies que incluyen a las lombrices de tierra y muchas formas de agua dulce, salobre o marina, cuentan con un reducido número de fósiles, siendo el registro más antiguo, aunque dudoso, del Ordovícico. Los hirudíneos tienen unas 500 especies de sanguijuelas vivientes y solo 2 géneros probables en el Jurásico alemán, más otras

formas dudosas en el Silúrico europeo. Los poliquetos constituyen el grupo más numeroso pues sus especies actuales superan las 10000, la mayoría marinas; como fósiles son conocidos desde el Cámbrico (y quizá Proterozoico), a través de estructuras cuticulares, mandíbulas, dientes, quetas y tubos calcáreos y trazas. Los myzostomos son anélidos parásitos.

ANATOMÍA

Los anélidos muestran características novedosas que los diferencian del resto de los invertebrados, aunque no siempre se presentan en todos los grupos. Ellas son: adquisición de metamería, presencia de celoma verdadero, marcada especialización de la región cefálica con distintos órganos sensoriales, complejización del sistema nervioso central con un «cerebro» y varios ganglios, posesión de un sistema circulatorio con vasos musculares, existencia de apéndices pares o **parapodios** en cada segmento y desarrollo de un sistema excretor metamérico.

En la pared del cuerpo se diferencian cuatro capas que, de afuera hacia adentro, son: la **cutícula** (delgada), la epidermis simple glandular,

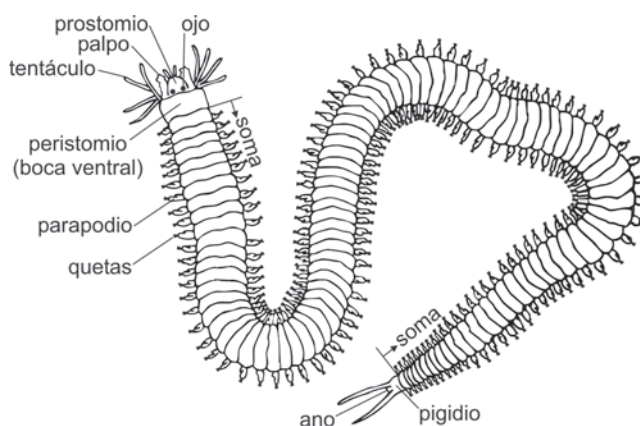


Figura 17. 1. Esquema generalizado de un anélido (Polychaeta).

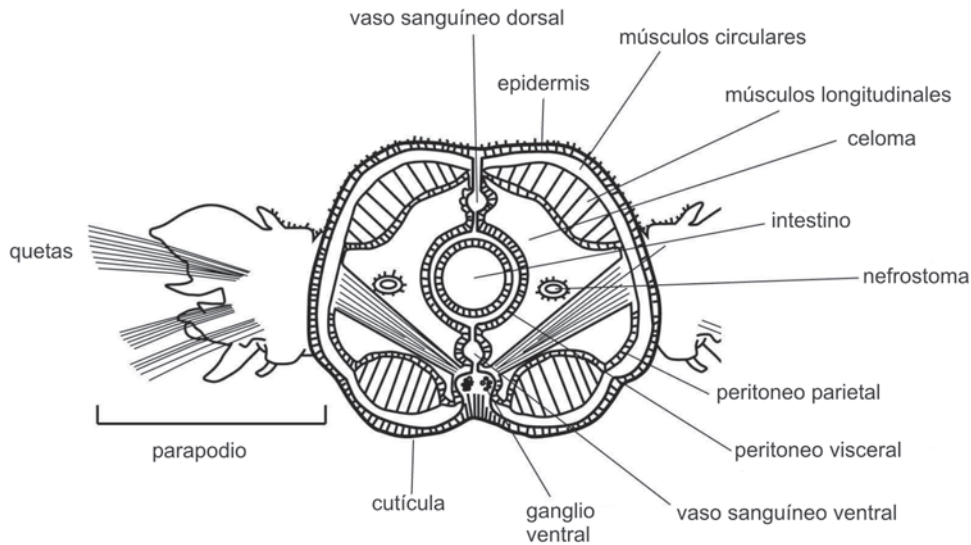


Figura 17. 2. Corte transversal esquemático de un anélido mostrando la organización de las partes blandas.

el tejido muscular (circular y longitudinal) y el **peritoneo parietal** (Figura 17. 2).

El prostomio está muy desarrollado en los poliquetos, donde cumple funciones sensoriales y lleva órganos importantes, como tentáculos, palpos y ojos. Por detrás, se encuentra el **peristomio**, que contiene a la boca.

El soma está integrado por somitos muy similares separados por **septos** internos con una cavidad celómica cada uno, dividida en dos porciones: derecha e izquierda. El número de segmentos es variable, con tendencia a la similitud en los anélidos móviles, pero diferenciados para formar una región torácica anterior y otra abdominal posterior en algunos grupos sésiles.

El sistema digestivo, los vasos sanguíneos longitudinales y el sistema nervioso atraviesan los septos y se extienden a lo largo del cuerpo. El sistema digestivo está integrado por: boca, faringe, esófago, estómago, intestino y ano (ubicado en la extremidad del pigidio). El sistema circulatorio es cerrado y compuesto de cinco vasos longitudinales principales. El vaso dorsal ubicado sobre el tubo digestivo y extendido desde la faringe hasta el ano, funciona como bomba impulsora de la sangre proveniente de los tejidos y órganos del animal hacia el sector anterior. Allí, cinco pares de arcos aórticos envían la sangre al vaso ventral encargado de distribuirla nuevamente hacia el cuerpo. En cada segmento el vaso ventral se ramifica en otros menores que irrigan los parapodios, la pared del cuerpo y los **nefridios**. La sangre puede portar pigmentos respiratorios disueltos en el plasma, como la **hemoglobina** y la **clorocruorina**, que intervienen en el transporte de oxígeno.

El sistema excretor consta de nefridios o túbulos ciliados que abren al exterior a través de un poro, mientras que hacia el interior se comunican con el celoma por medio de un embudo o **nefrostoma**. Generalmente, hay un par de nefridios por somito.

El sistema nervioso se compone del «cerebro» bilobulado y uno o dos cordones nerviosos longitudinales ventrales. En la mayoría de los casos, existe un par de ganglios por segmento conectados a través de comisuras transversas. Los cordones ventrales poseen neuronas con axones gigantes que permiten una contracción simultánea de los músculos del cuerpo.

El intercambio respiratorio puede realizarse por branquias, **radiolas** o directamente, a través de la pared del cuerpo. Muchos anélidos están adaptados a vivir en sustratos con bajos niveles de oxígeno, como los que habitan fanegas de cuerpos de agua estancados.

ALIMENTACIÓN

La mayoría de los oligoquetos son depositívoros y se alimentan principalmente de materia orgánica particulada existente en el sedimento. Ocasionalmente son carroñeros, ya que pueden alimentarse de plantas o animales en descomposición. Las lombrices de tierra poseen mucha importancia ecológica, pues con su actividad cavadora procesan gran cantidad de sedimentos y participan en la fertilización, aireación y formación del suelo.

Los hirudíneos tienen una proboscis o una faringe succionadora provista de mandíbulas, y un par

de ventosas en los extremos del cuerpo. En el caso de tener proboscis, ésta es evertida fuera de la boca e introducida en los tejidos del huésped, y las mandíbulas cortan su tegumento. Dependiendo del tamaño de la presa, los hirudíneos muestran una gradación desde la depredación al parasitismo. Los vertebrados son los principales huéspedes de las sanguijuelas ectoparásitas.

Los poliquetos presentan diferentes tipos alimentarios. Hay depredadores que poseen una faringe evaginable portadora de dos o más mandíbulas (Cuadro 17. 1). El animal everta la faringe con rapidez por contracción de los músculos longitudinales y las mandíbulas se abren atrapando a la presa, la que es detectada por estímulos químicos o mecánicos. Hay poliquetos mandibulados que son carroñeros u omnívoros y usan las mandíbulas, por ejemplo, para arrancar fragmentos de algas. Los poliquetos depositívoros no selectivos consumen arena o fango aplicando directamente su boca contra el sustrato mientras excavan. Las especies del género *Arenicola* son depositívoras no selectivas que viven en tubos con forma de J, la cabeza dirigida hacia abajo y la boca enfrentando el sedimento. Ingieren arena, rica en materia orgánica, de manera constante a través de la faringe, formando un cono anterior que colapsa continuamente. Al mismo tiempo, los desechos son expulsados al exterior por un tubo recto ubicado posteriormente (Figura 17. 3). También se conocen poliquetos depositívoros que seleccionan las partículas a ingerir a través de estructuras cefálicas especiales, como tentáculos ciliados, que se extienden sobre o dentro del sustrato. Las especies del género *Amphitrite* extienden sus tentáculos sobre el sustrato para seleccionar partículas alimenticias.

Los poliquetos suspensívoros generalmente poseen expansiones especiales en la cabeza para recolectar el alimento suspendido en la columna de agua. Las partículas se adhieren a la superficie de las estructuras alimentadoras y son transportadas a la boca mediante tractos de cilios. Los poliquetos de las familias Serpulidae y Sabellidae poseen una corona de radiolas monopinnadas que se expanden fuera del tubo en el que habitan (Figuras 17. 4 y 6). El batido de los cilios de las pínulas produce una corriente de agua que fluye a través de las radiolas. Las partículas atrapadas son transportadas hasta un surco que recorre cada radiola, en cuya base ocurre un proceso de selección. Las partículas mayores son rechazadas, mientras que el material fino es transportado por el tracto ciliar al interior de la boca.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

La mayoría de los anélidos posee reproducción sexual existiendo especies hermafroditas y de sexos separados. Por lo general, en las formas acuáticas, las gametas se expulsan fuera del animal y la fecundación es externa. Luego de la fusión de las gametas se forma un huevo que es incubado y protegido por el adulto, o simplemente desarrollado en el plancton. A partir del huevo se forma una larva **trocófora**, planctónica o bentónica, de duración variable entre las especies. La trocófora sufre metamorfosis y se genera un individuo juvenil similar al adulto. Los oligoquetos tienen cópula y desarrollo directo, surgiendo de cada huevo un individuo juvenil. En los oligoquetos e hirudíneos, los huevos fecundados son depositados en el **clitelo**, estructura anular de la epidermis que segrega una cápsula gelatinosa para alojarlos. La vida de los anélidos dura desde meses hasta varios años.

La **epitoquia** es un fenómeno reproductivo característico de ciertos poliquetos que consiste en la formación (transformación o gemación) de un individuo reproductor (**epítoco**) adaptado a la vida pelágica, a partir de un individuo no reproductor de vida bentónica (**átoco**). Los epítocos se juntan cerca de la superficie del mar y liberan sus gametas para la fecundación.

SISTEMÁTICA

El phylum Annelida generalmente incluye a las clases Polychaeta, Oligochaeta, Hirudinea y Myzostoma. A veces se reconoce una clase Archiannelida, representada por formas actuales marinas, que poseen cierta similitud con larvas de poliquetos, razón por la que algunos especialistas las consideran primitivas, mientras que otros opinan que serían poliquetos cuyas estructuras experimentaron una simplificación.

En el Cámbrico de China y Ordovícico-Silúrico de América del Norte se hallan los géneros *Protoscolex* y *Palaeoscolex* de gusanos segmentados, que representarían a otra clase denominada **Palaeoscolecida**, aunque la exacta ubicación sistemática de estas formas es un tema de debate entre los especialistas.

PHYLUM ANNELIDA

Organismos vermiformes, celomados, de simetría bilateral, con el cuerpo compuesto por somitos o metámeros y dividido en prosoma, soma y pigidio. Cada somito está dotado de un

par de apéndices ciliados, locomotores (**parapodios**). Pigidio no celomado. Sistema nervioso central bien desarrollado; sistema digestivo completo, con la boca en posición anterior y el ano abierto al final del pigidio; sistema circulatorio cerrado; respiración por branquias, radiolas o a través de la pared del cuerpo; sistema excretor representado por un par de nefridios en cada segmento. Órganos sensoriales presentes, principalmente en la región anterior. Algunos con cutícula quitinosa. Reproducción generalmente sexual, larva trocófora. Marinos, de agua dulce y terrestres; muchos comensales o parásitos. ?Proterozoico, Cámbrico-Holoceno.

CLASE POLYCHAETA

Anélidos con numerosos somitos dotados, cada uno de ellos, de un par de parapodios laterales con muchas quetas. Región cefálica por-

tando tentáculos y extremidad anterior del tubo digestivo generalmente con ganchos o dientes quitinosos (**escolecodontes**, Cuadro 17. 1). Trocófora frecuente aunque también hay especies con reproducción asexual por brote. Predominantemente marinos, muy pocos de agua dulce, adaptados a una amplia variedad de ambientes. Algunos pelágicos, otros de vida libre sobre el sustrato o que habitan en perforaciones o tubos que construyen ellos mismos. Son los anélidos mejor representados como fósiles, consistentes principalmente en delicadas mandíbulas (**escolecodontes**), perforaciones, tubos y rastros. Cámbrico-Holoceno.

No se dispone de una clasificación satisfactoria a nivel de órdenes, reconociéndose unas 87 familias vivientes, de las cuales aproximadamente 44 carecen de fósiles.

Teniendo en cuenta la forma de vida, se los ha dividido tradicionalmente en Errantia y Seditaria lo que, sin embargo, es totalmente artificial dado que muy pocas especies son de vida

Cuadro 17. 1. Escolecodontes: las mandíbulas de los poliquetos

Los escolecodontes son microfósiles orgánicos correspondientes a las mandíbulas y dientes de algunos grupos de poliquetos, cuyo tamaño medio está en el orden de los 100 μm a 200 μm . En vida del animal, estas piezas se hallaban unidas por músculos, mientras que luego de la muerte, se separaban y dispersaban en los sedimentos circundantes. De naturaleza orgánica, se componen fundamentalmente de **escleroproteína**, incluyendo también calcita o aragonita, **glicéridos**, sales de hierro y cobre y trazas de **quitina**. Se preservan como **momificaciones**, por lo que son considerados **palinomorfos** (Szaniawski, 1996).

Los escolecodontes resultan útiles indicadores del ambiente marino, pero su valor bioestratigráfico es muy limitado, ya que formas semejantes se dan en períodos geológicos diferentes.

En el orden Eunicida el aparato mandibular está compuesto por un par de mandíbulas ventrales, hasta cuatro pares de maxilas dorsales dentadas o con forma de gancho, elementos maxilares asimétricos y un par de soportes (Figura 17. 5). Estos escolecodontes se presentan desde el Ordovícico Temprano (Arenigiano) hasta el Holoceno, pero son más comunes en el Paleozoico Temprano.

En Argentina son relativamente abundantes en el Ordovícico Inferior de Precordillera, en las Formaciones San Juan y Gualcamayo (Eriksson *et al.*, 2002; Ottone y Holfeltz, 1992), estando también presentes en niveles temporalmente equivalentes de Cordillera Oriental (Ottone *et al.*, 1992). Hay además, registros en el Silúrico de la Precordillera (Pöthe de Baldis, 1997), en el Devónico Medio a Superior de las Sierras Subandinas, en la Formación Los Monos (Ottone, 1996) y en niveles marinos del Carbonífero Superior del centro-oeste del país, en las Formaciones Santa Máxima y El Imperial (Ottone, 1988; García, 1990). En Brasil se hallaron aparatos mandibulares articulados en el Devónico de Paraná (Lange, 1947, 1950).

En el orden Phyllococida la armadura proboscídea está mucho menos diferenciada y es más simple que la eunicida, incluyendo a dos o tres tipos de piezas en forma de cuña o gancho. El biocrón de los escolecodontes fillodócidos es Triásico-Holoceno, pero no se conocen aparatos mandibulares completos.

Algunos cefalópodos, principalmente coleoideos, poseen ganchos quitinosos en sus brazos que también son semejantes a los escolecodontes. Otro grupo formador de elementos similares son los onicóforos. Se trata de invertebrados parecidos a gusanos, con características intermedias entre anélidos y artrópodos, que habitan medios continentales húmedos, preferentemente en la hojarasca. Su aparato mandibular quitinoso se compone de elementos en forma de gancho usados para morder y cortar los alimentos y que, a la muerte del animal, se dispersan como piezas aisladas.

Finalmente, cabe aclarar que los escolecodontes no deben ser confundidos con los conodontes o piezas de composición fosfática pertenecientes a los cordados, que en ocasiones pueden mostrar semejanzas morfológicas superficiales con aquéllos.

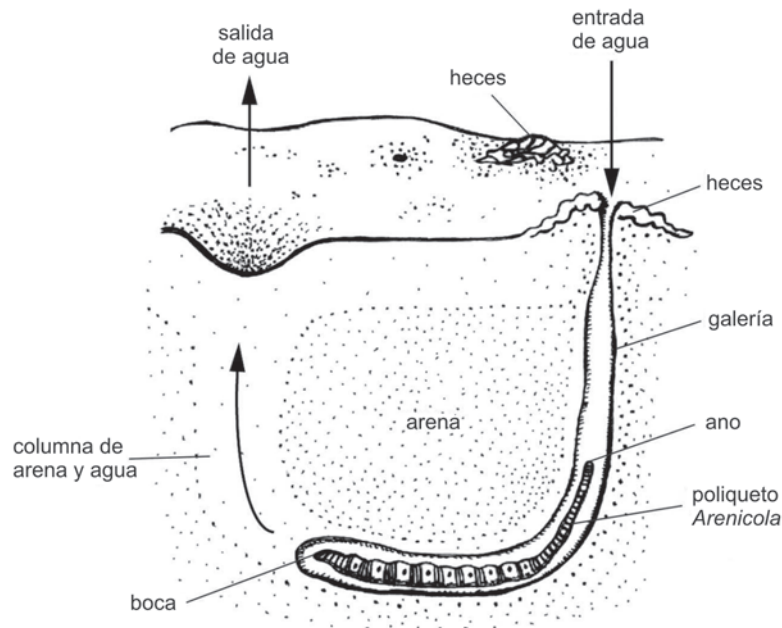


Figura 17. 3. Esquema del poliqueto depositívoro *Arenicola* en posición de vida, dentro de su galería excavada en la arena. Nótese el sentido del flujo de agua y la ubicación ántero-posterior del animal (Modificado de Ruppert y Barnes, 1996).

libre toda su existencia y muchas sedentarias, llevan su tubo con ellas o lo abandonan y nadan libremente. Frecuentemente algunas sedentarias habitan perforaciones en forma de U, abiertas en ambos extremos, conocidas desde el Proterozoico. *Nereis* (Holoceno) pasa gran parte de su existencia en ese habitáculo, mientras que *Arenicola* (Triásico-Holoceno) lleva toda su vida en dicho medio (Figura 17. 3).

Los poliquetos tubícolas segregan una mucosa que puede endurecerse con el agregado de granos de arena, láminas de mica, espículas de esponjas, cónculas de foraminíferos, etc., formándose un tubo sólido dentro del cual vive el animal. Los serpúlidos (Ordovícico-Holoceno) como *Serpula* (Silúrico-Holoceno) y *Spirorbis* (Ordovícico-Holoceno), viven sobre conchillas de otros organismos, a veces en grandes cantidades (Cuadro 17. 2). Los tubos pueden llegar a enrollarse en espiral, como la conchilla de los gastrópodos, pudiendo dar lugar a confusiones. Sin embargo, los gastrópodos poseen una conchilla de tres capas siendo la interna de nácar, mientras que los serpúlidos poseen solo dos capas y la interna nunca es nacarada.

CLASE OLIGOCHAETA

Anélidos fuertemente segmentados, con la región cefálica no diferenciada, sin parapodios y pocas quetas por segmento, dispuestas en cuatro grupos: dos dorso-laterales y dos ventro-

laterales. Somitos en número variable, todos similares, excepto los 31-37 que llevan el clitelo. Hermafroditas, estadio larval ausente, desarrollo directo, a veces con reproducción asexual. Algunos tienen capacidad de regeneración. Respiración por branquias o a través de la superficie del cuerpo. Principalmente habitantes de aguas dulces o suelos húmedos hasta totalmente terrestres; algunos de ambientes marinos someros. Detritívoros, a veces comensales sobre otros organismos dulceacuícolas. Reptan sobre el sustrato o viven en galerías que realizan en el mismo. Ordovícico-Holoceno.

Actualmente comprenden a unos 4 órdenes pero, esta clase es más conocida por incluir a las lombrices terrestres, notables por su vida subterránea en galerías construidas mediante la remoción de gran cantidad de sedimentos.

Como fósiles, los oligoquetos son raros y discutidos, siendo conocidos en el Jurásico Tardío de Rusia y el Paleoceno de Wyoming (U.S.A.). Para algunos especialistas, *Protoscolex batheri* podría haber sido un oligoqueto marino que vivió en la región de Nueva York, durante el Ordovícico Tardío-Silúrico Tardío.

CLASE HIRUDINEA

Anélidos predominantemente de agua dulce, pero también los hay marinos y terrestres, estos últimos en su mayoría tropicales. Incluyen

a las sanguijuelas, conocidas como succionadoras de sangre, aunque muchas son depredadoras y excavadoras. A diferencia de los oligoquetos, poseen el cuerpo aplanado dorsoventralmente, con un succionador oral y otro ventral.

Los hirudíneos son hermafroditas y tienen clitelo; sus 34 somitos están subdivididos externamente en anillos. Tentáculos, parapodios y quetas ausentes. Depredadores o parásitos. Holoceno, desconocidos como fósiles aunque algunas formas que recuerdan a las sanguijuelas se mencionan en el Silúrico Temprano de Waukesha en Wisconsin (E.U.A.) y otros géneros dudosos existirían en el Jurásico Tardío de Alemania.

CLASE MYZOSTOMA

Anélidos ectoparásitos de equinodermos, especialmente crinoideos, en los que causan deformaciones en los brazos y el pedúnculo. Poseen una larva trocófora por lo que a veces son considerados formas que han degenerado a partir de los poliquetos y que adoptaron su actual vida parásita. Algunos crinoideos paleozoicos muestran deformaciones que habrían podido ser producidas por myzostomos. Holoceno.

ECOLOGÍA

Los anélidos habitan en una gran variedad de ambientes, desde marinos, salobres, dulceacuícolas y suelos húmedos, hasta totalmente terrestres. Esencialmente bentónicos, pueden vivir sobre el fondo, en galerías subterráneas o en tubos que ellos mismos construyen empleando diferentes materiales.

La mayoría de los poliquetos marinos son infaunales y permanecen muy poco tiempo sobre la interfase. Se encuentran en gran número en los sustratos blandos de plataforma, donde pueden alcanzar una densidad media de 13425 individuos por metro cuadrado, constituyendo entre 40% y 80% de la infauna marina actual.

Muchos poliquetos construyen excavaciones temporarias o permanentes y desarrollan un hábito tubícola relativamente sedentario. Por ello, suelen presentar convergencias con las lombrices de tierra, ya que poseen un prostomio reducido, pocos órganos sensoriales y parapodios más pequeños. Los tubos pueden ser verticales rectos o en forma de U y estar revestidos por mucus, o tener una pared aglutinada o calcárea. También existen poliquetos capaces de perforar sustratos duros o

litificados como conchillas de moluscos muertos o vivos, esqueletos de corales o concreciones carbonáticas. Las especies de *Polydora* (familia Spionidae) perforan sustratos calcáreos por métodos químicos. Muchas especies de la familia Nephthyidae construyen tubos revestidos por mucus depositado sobre las paredes a medida que el animal se mueve. En el género *Neoamphitrite* los tubos están revestidos con fango amasado con mucus. En los tubos de pared aglutinada, los poliquetos colectan granos de arena o bioclastos tamaño arena, los envuelven en mucus y, a medida que el gusano gira, deposita dichas partículas en la pared, a modo de ladrillos. Los tubos aglutinados permiten extender la salida de los mismos por encima de la interfase agua-sedimento o también, sirven para reforzar las paredes en sustratos inestables.

Actualmente muchos poliquetos habitan tubos aglutinados. Las especies de *Sabella* (familia Sabellidae) construyen su tubo aglutinando granos de arena. Por fuera del tubo extienden hacia la columna de agua la corona de radiolas que les permite respirar y alimentarse por filtración (Figura 17. 4).

En ambientes de alta energía, las especies de *Sabellaria* (familia Sabellariidae) y otros géneros relacionados con éste, disponen sus tubos uno sobre otro, creando agregados de millones de individuos que alcanzan proporciones semejantes a arrecifes que, elevados desde la interfase, adquieren formas arbustivas, y llegan a resistir el embate de las olas. Las especies de *Pectinaria* (familia Pectinariidae) elaboran un tubo aglutinado similar a la conchilla de un escafópodo y, junto con su tubo, el individuo migra dentro del sedimento en busca de alimento.

En los casos de tubos calcáreos, éstos se construyen por secreción de carbonato de calcio (calcita y/o aragonita), igual que en los moluscos. Pueden construirse únicamente una vez en la vida y se agrandan a medida que el animal crece, pudiendo ser cerrados por un opérculo calcáreo o quitinoso. Estos tubos siempre son epifaunales subácueos, sésiles y cementados sobre sustratos duros. Los poliquetos ocupan la última porción de ellos, aunque pueden retraerse a su interior en respuesta a algún estímulo. Los serpulidos más longevos alcanzan unos 30 años, aunque algunas especies viven pocos meses (Cuadro 17. 2).

LOCOMOCIÓN Y EXCAVACIÓN

La mayor parte de los anélidos viven en íntima asociación con el sustrato y se podría decir

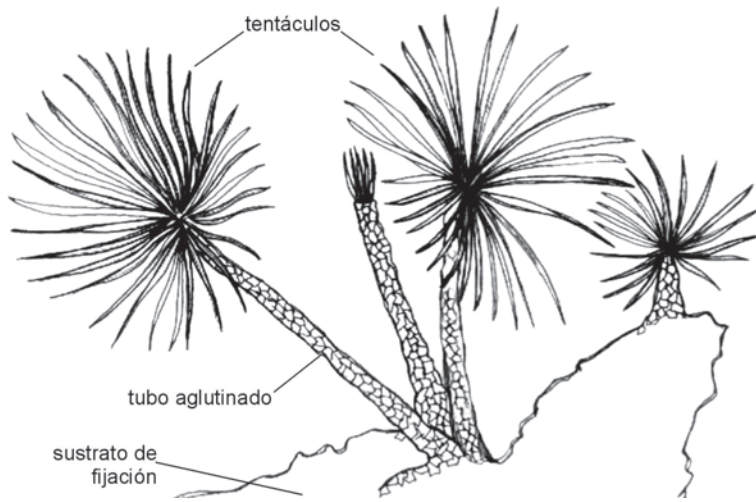


Figura 17. 4. Esquema del poliqueto suspensívoro *Sabella*, en posición de vida. Nótese la textura aglutinada del tubo.

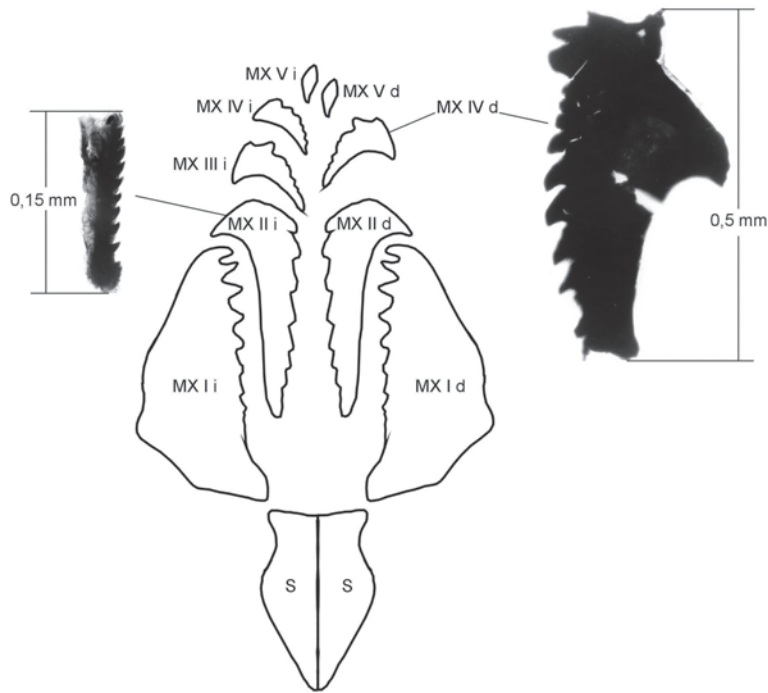


Figura 17. 5. Esquema del aparato mandibular de un Eunicidae paleozoico con fotografías de dos maxilas derechas tomadas bajo microscopio de luz transmitida. MX, maxila; i/d, izquierda/derecha; S, soporte (modificado de Kielan-Jaworowska, 1966).

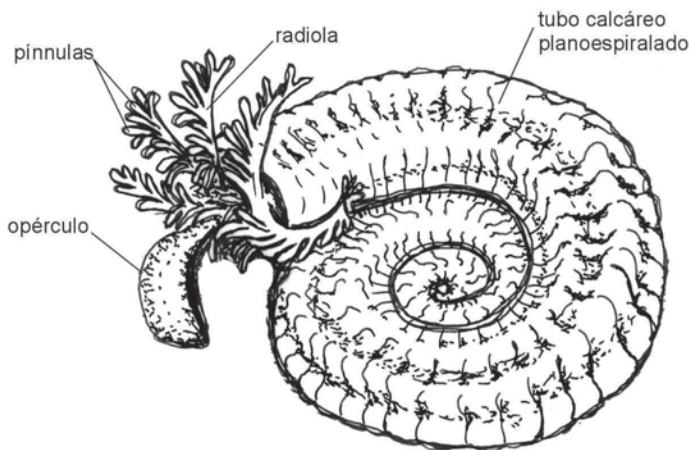


Figura 17. 6. Reconstrucción del poliqueto *Rotularia*.

Cuadro 17. 2. Serpúlidos actuales y fósiles

La familia Serpulidae constituye un ejemplo de poliuetos con tubo calcáreo y un amplio registro fósil (Cámbrico-Holoceno). Posee alrededor de 70 géneros actuales que se agrupan en 3 subfamilias: Filigraninae, Serpulinae y Spirorbinae, siendo la gran mayoría de hábito marino. La sistemática de los serpúlidos actuales está basada en caracteres de partes blandas, por esto el trabajo con formas fósiles presenta dificultades, ya que los tubos calcáreos no poseen un número suficiente de rasgos que reflejen la diversidad específica real. A ello se suma que algunas especies actuales pueden generar más de un tipo de tubo dependiendo de las condiciones externas.

Los serpúlidos actuales habitan en una gran diversidad de ambientes acuáticos con salinidades variables y solo una especie lo hace en agua dulce. Todos llevan una existencia solitaria, pero un 10% de ellos suele adquirir, bajo ciertas condiciones ambientales, hábito gregario. Los factores ambientales (físicos o químicos) juegan un papel importante como disparadores del gregarismo. El hábito de vida solitario implica que a partir de la larva se forma un individuo adulto que vive relativamente aislado de adultos coespecíficos, mientras que el hábito gregario implica el asentamiento de las larvas cerca o sobre adultos coespecíficos formando agregados monoespecíficos. Este hábito posee muchas ventajas, de las cuales la más importante es aumentar el éxito reproductivo de los adultos; sin embargo, al mismo tiempo aumenta las probabilidades de competencia intraespecífica. Existen también algunos serpúlidos con hábito de vida colonial, lo que implica que de una larva se generan, por reproducción asexual, muchos individuos adultos. En la actualidad, los serpúlidos forman agregados en masa que alcanzan diferentes dimensiones, desde pequeños arbustos hasta grandes y muy semejantes en tamaño a los arrecifes de coral. Los agregados aparecen en zonas intermareales **euhalinas**, por ejemplo los géneros *Pomatoceros* y *Spirobranchus*; en albuferas, fiordos y bahías **mixoeuhalinos** como *Hydroides* y *Serpula*, y en ambientes **polihalinos** e **hiperhalinos** incluyendo albuferas, como *Ficopomatus*. Los agregados intermareales son relativamente pequeños, poseen entre 0,4 m y varios metros de ancho y hasta 0,5 m de espesor, mientras que los de ambientes sublitorales protegidos suelen alcanzar mayores dimensiones. Los de ambientes mixoeuhalinos poseen formas arbustivas de 1 a 2 m de diámetro y hasta 2 m de altura, y se forman entre 2 y 20 m de profundidad. Por encima de esta zona predominan las algas verdes y rojas mientras que por debajo el agua tiene alta turbidez y bajos niveles de oxígeno, ambas condiciones desfavorecen el desarrollo de los serpúlidos. Los agregados de ambientes polihalinos e hiperhalinos poseen geometría en parches o microatolones de 2-3 m de altura y hasta 750 m de largo (Ten Hove, 1979; Ten Hove y van den Hurk, 1993).

En el registro geológico se han reconocido agregados en masa de serpúlidos en el Mesozoico. Así, en el límite Triásico-Jurásico de España los de *Filigrana socialis* fueron interpretados como formados en una rampa carbonática por debajo del nivel de ola de tormenta, aunque dentro de la zona fótica. Es una acumulación que en total alcanza 25 m de espesor, pero se supone que en vida no superaba unos pocos centímetros de altura. Los tubos se iban amontonando junto con el sedimento (Ten Hove y van den Hurk, 1993). En Argentina y Antártida existen numerosos registros de serpúlidos en depósitos marinos mesozoicos y cenozoicos, de los cuales los más conocidos pertenecen a los géneros *Parsimonia*, *Rotularia*, *Sarcinella* y «*Serpula*».

Rotularia construye un tubo calcítico planoespiralado o trocoespiralado cuyo registro estratigráfico abarca el lapso Jurásico Tardío-Terciario Temprano. Generalmente aparece en depósitos marinos someros. Es cosmopolita y puede ser utilizado en biostratigrafía localmente. Es un género peculiar dado que en el estadio adulto y, a diferencia del resto de los serpúlidos, el tubo calcáreo no está cementado. Las vueltas iniciales frecuentemente no se preservan, mientras que la última es recta. Suele presentar incrustaciones externas de briozoarios y nidarios. Su morfología, similar a la de algunos gastrópodos actuales, sugiere un hábito de vida epifaunal sobre fondos blandos (**reclinante**) con el ápice ubicado indistintamente hacia arriba o abajo (Savazzi, 1995). Varias especies de *Rotularia* han sido registradas en la Formación López de Bertodano de edad maastrichtiana en la Península Antártica, lo cual permitió dividir dicha unidad en cuatro biozonas (Figuras 17. 6 y 7 E; Macellari, 1984).

Parsimonia antiquata corresponde a tubos calcáreos aproximadamente cilíndricos, de corte transversal circular a elipsoidal, a veces deformado por el contacto con otros tubos (Figura 17. 7 A, D). Poseen diámetro variable entre 3,4 y 12,7 mm, el cual se incrementa a lo largo de un mismo tubo. Los de mayor diámetro son rectos a submeandrosos, mientras que los de menor diámetro suelen describir meandros más marcados; se presentan tanto aislados como asociados entre sí formando haces. Se ha observado un máximo de 30 tubos asociados que se disponen en forma subparalela y es común que presenten un diámetro similar. La pared del tubo muestra capas concéntricas, su espesor aumenta con el diámetro máximo y la superficie se encuentra ornamentada con anillos delgados muy próximos entre sí y otros más espesos y espaciados irregularmente. Esta especie es común en el Albiano superior y Cenomaniano inferior de Inglaterra, sin embargo existen registros desde el Aptiano (Ware, 1975). En Argentina está registrada en el Valanginiano y Hauteriviano de la cuenca Neuquina en las Formaciones Chachao (Damborenea *et al.*, 1979) y Agrio (Weaver, 1931; Lazo, 2004). *P. antiquata* en el miembro Pilmatué de la Formación Agrio forma agregados en masa en pelitas de plataforma interna, lo cual sugiere que el ambiente tuvo probablemente una salinidad variable, al menos temporalmente.

Sarcinella occidentalis corresponde a haces de tubos calcáreos delgados, aproximadamente cilíndricos, de corte transversal circular y recorrido recto a submeandroso (Figura 17. 7 B, C). El diámetro máximo de cada tubo es relativamente constante y se encuentra entre 0,7 y 1,8 mm. Los tubos se presentan cementados entre sí formando haces subcilíndricos, y están dispuestos en forma subparalela, aunque se entrelazan. A su vez, los haces forman una estructura ramificada de aproximadamente 250 o 300 haces donde cada haz individual se bifurca repetidas veces. Estas estructuras pueden alcanzar hasta 0,70 m de largo, 0,55 m de ancho y 0,15 m de alto. La superficie de los tubos se encuentra ornamentada con anillos delgados muy próximos entre sí. Debido al ordenamiento parejo de los tubos en haces, *S. occidentalis* sería una especie colonial. Ésto implica que de cada larva resultan múltiples tubos ordenados en haces por reproducción asexual, a diferencia de *P. antiquata* considerada una especie solitaria que, bajo ciertas condiciones ambientales, adquiere hábito gregario. *S. occidentalis* ha sido registrada en el Albiano de Antofagasta, Chile (Leanza y Castellano, 1955) y en las Formaciones Chachao y Agrio de la cuenca Neuquina, Argentina, en el lapso Valanginiano-Hauteriviano (Damborenea *et al.*, 1979; Lazo, 2004).

«*Serpula*» *patagonica* es una especie registrada en el Mioceno de Patagonia (Ortmann, 1902). Son tubos calcáreos de unos 3 mm de diámetro similares a *P. antiquata* que aparecen usualmente incrustando bivalvos (Figura 17. 7 F).

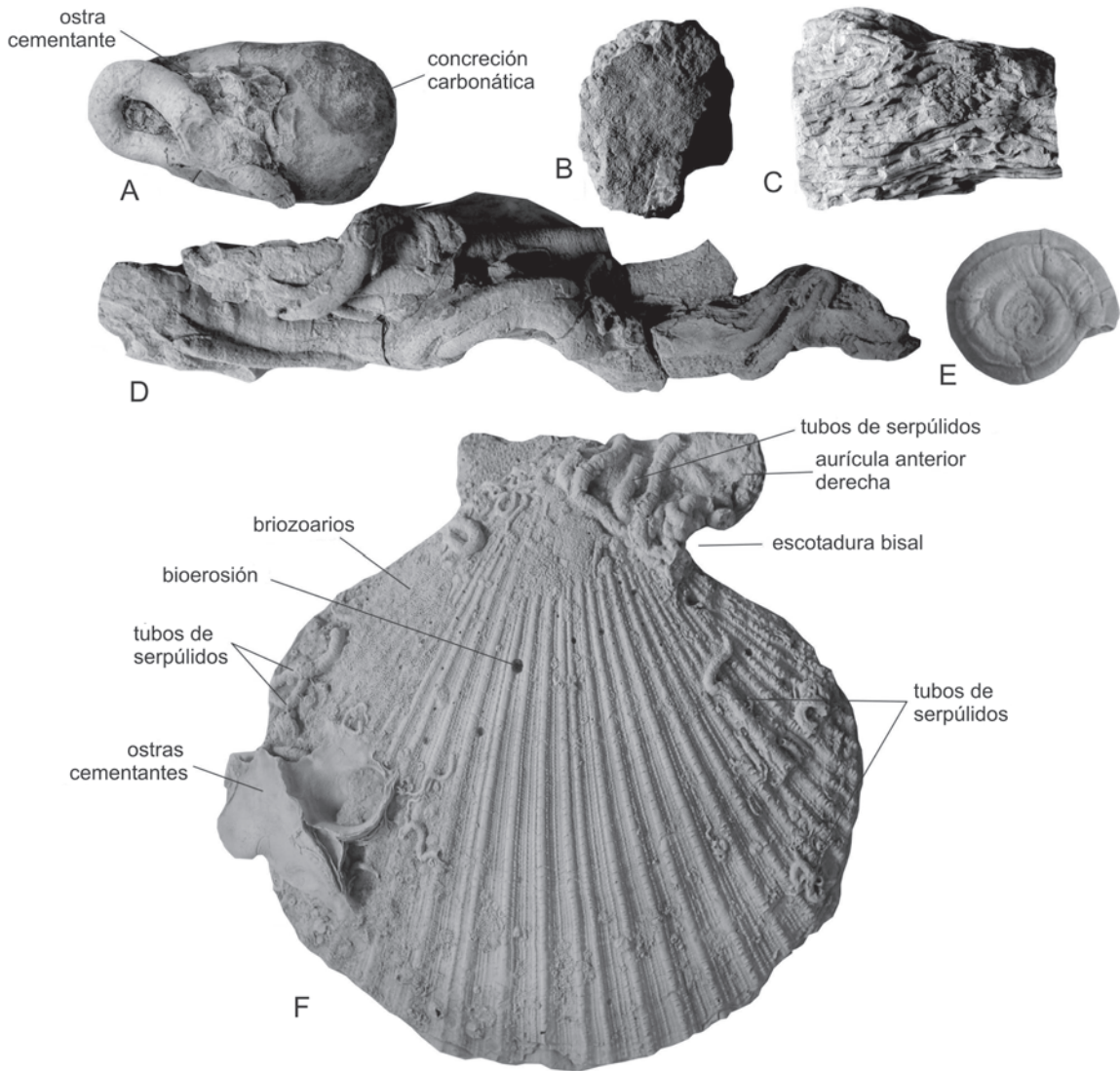


Figura 17.7. Serpúlidos mesozoicos y cenozoicos de Argentina y Antártida. A, D. *Parsimonia antiquata*, CPBA 19959.3 y 20083, Formación Agrio, Cretácico Inferior, Neuquén; B-C. *Sarcinella occidentalis*, CPBA 19961, Formación Agrio, Cretácico Inferior, Neuquén; E. *Rotularia*, CPBA 20119, Formación Snow Hill Island, Cretácico Superior, cabo Hamilton, isla James Ross, Antártida; F. «*Serpula*» *patagonica* sobre la superficie externa de la valva derecha de «*Chlamys*» *actinodes*, CPBA 15546, Mioceno, Chubut. A-D, F. x 1; E. x 1,6.

que son típicamente bentónicos, sin embargo existen especies capaces de nadar. Los anélidos presentan dos modos básicos de locomoción: movimientos ondulatorios y movimientos peristálticos. Ambos pueden combinarse y trabajar en conjunto con la faringe evaginable, los parapodios y las quetas.

Los movimientos ondulatorios o serpenteantes se producen en un plano y son utilizados por algunos anélidos cuando se mueven por encima del sustrato. Si las ondas viajan desde la cabeza a la cola, el animal avanza; en caso contrario, retrocede. Las porciones del animal que adquieren una posición oblicua con respecto a la dirección de avance, son los puntos

de apoyo sobre el sustrato para poder avanzar. Las ondulaciones se generan por contracción alternada de músculos longitudinales derechos e izquierdos. Estas contracciones actúan contra el esqueleto hidrostático de volumen constante compuesto por el líquido celomático. En algunos casos el avance del cuerpo se ve favorecido por la proyección hacia delante de una probocis que actúa a modo de ancla. En el caso de los poliquetos, las ondulaciones son acompañadas por movimientos ántero-posteriores de los parapodios y quetas.

Muchos anélidos, sobre todo las formas cavadoras, combinan movimientos ondulatorios con un sistema peristáltico de locomoción. En

este caso se utilizan tanto los músculos longitudinales como los circulares. La contracción de los músculos longitudinales provoca el acortamiento del cuerpo y el aumento del diámetro, mientras que la de los circulares determina el alargamiento y estrechamiento del cuerpo. La contracción de los músculos es a su vez complementada con la fijación al sustrato a través de parapodios y quetas. Los sectores que distienden su musculatura circular ensanchan su diámetro, debido al ingreso de fluido que es transferido desde sectores donde la musculatura circular está contraída. Estos sectores ensanchados son los que se anclan al sustrato, generando un punto de apoyo para que el animal pueda avanzar y no resbale.

La segmentación del cuerpo permite que las contracciones musculares se realicen por secciones formadas por grupos de segmentos. Cada sección puede moverse independientemente del resto, o combinarse con otras secciones de manera de mover el cuerpo en su conjunto. Esta separación en secciones aumenta los tipos de movimientos posibles y facilita a los anélidos a excavar o perforar el sustrato. En el caso particular de los hirudíneos la locomoción se produce solo por contracción y extensión del cuerpo y a través de la fijación de las ventosas, ya que carecen de segmentación interna y poseen un celoma reducido.

Como resultado de la interacción de los anélidos con el sustrato aparecen estructuras que pueden quedar fosilizadas. En la literatura se han descrito una variedad de trazas de alimentación, habitación, escape y cultivo/trampa asignables a estos organismos.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

El pobre registro fósil de los anélidos no ayuda en el conocimiento de su origen y la temprana historia evolutiva. Su aparición es incierta. Algunos géneros proterozoicos, conocidos de la famosa biota de Ediacara como *Spriggina* y

Dickinsonia, habían sido vinculados a los anélidos (Glaessner, 1958, 1984), pero ninguno es una forma típica y otras asignaciones son preferidas actualmente por los especialistas. La atribución de toda una serie de trazas fósiles proterozoicas a los anélidos es también debatida. Sin embargo, la variedad de tubos deja poca duda a la idea que este grupo ya existía en el Proterozoico. La conclusión general es que el anélido ancestral era una forma marina móvil, semejante a *Palaeoscolex*, que vivía en una excavación, tenía sexos separados con fecundación externa y carecía de parapodios y apéndices anteriores.

Tradicionalmente se relacionó a los anélidos con los artrópodos, reuniéndolos en el grupo Articulata sobre la base de la posible homología de la segmentación presente en ambos grupos. Sin embargo, esta homología ha sido puesta en duda recientemente y los nuevos árboles filogenéticos, basados en estudios moleculares, muestran que los anélidos se encuentran más cercanos a los moluscos que a los artrópodos, los que pertenecerían a un clado distinto (Graham, 2000). Más recientemente, Nielsen (2001) reunió en un solo clado a Sipuncula, Mollusca, Annelida, Onychophora, Arthropoda y Tardigrada, por lo que es evidente que no hay aún consenso entre los distintos especialistas.

La relación entre las tres clases tradicionales es discutida: las opiniones difieren en cuanto a si los oligoquetos son descendientes de los poliquetos o si surgieron directamente de un ancestro común de hábito excavador. A los oligoquetos se los considera un grupo natural del cual derivaron los hirudíneos, mientras que el origen de los poliquetos es aún incierto. Recientemente, se ha opinado que los oligoquetos e hirudíneos formarían un solo clado que debería llamarse Oligochaeta de acuerdo a Siddall *et al.* (2001) o Clitellata según Martin (2001). Más aun, es posible que dicho clado perteneciera a Polychaeta, lo que haría que este último se transformase en un sinónimo de Annelida (Westheide, 1997).

BIBLIOGRAFÍA

- Damborenea, S.E., Manceñido M.O. y Riccardi, A.C. 1979. [Estudio paleontológico de la Formación Chachao. Informe Interno YPF, 1-152, lám. 1-18, tab. 1-18. Inédito]
- Eriksson, M., Albanesi, G.L. y Hünicken, M.A. 2002. Early Middle Ordovician scolecodonts from the Argentine Precordillera: the oldest known polychaete jaws of South America. *Ameghiniana* 39 (4): 427-432.

- García, G.B. 1990. Escolecodontes de la Formación El Imperial (Paleozoico Superior), Cuenca San Rafael, República Argentina. *Ameghiniana* 27 (1-2): 29-38.
- Glaessner, M. 1958. New fossils from the base of the Cambrian in South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 81: 185-188.
- Glaessner, M. 1984. *The Dawn of Animal Life - a Biohistorical study*. Cambridge University Press. 244 pp.

- Graham, A. 2000. Animal phylogeny: Root and branch surgery. *Current Biology* 10: R36-R38.
- Kielan-Jaworowska, Z. 1966. Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and comparison with modern forms. *Acta Palaeontologica Polonica* 16: 1-152.
- Lange, F.W. 1947. Anelídeos poliquetas dos folhelhos devonianos do Paraná. *Arquivos do Museu Paranaense* 6: 161-230.
- Lange, F.W. 1950. Un novo escolocodonte dos Folhelhos Ponta Grossa. *Arquivos do Museu Paranaense* 8: 189-213.
- Lazo, D.G. 2004. [Análisis de concentraciones fósiles del Cretácico Inferior de cuenca Neuquina. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 337 pp., 7 perfiles. Inédito]
- Leanza, A.F. y Castellaro, H.A. 1955. Algunos fósiles cretácicos de Chile. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 10: 179-213.
- Macellari, C.E. 1984. Revision of serpulids of the genus *Rotularia* (Annelida) at Seymour Island (Antarctic Peninsula) and their value in stratigraphy. *Journal of Paleontology* 58 (4): 1098-1116.
- Martin, P. 2001. On the origin of the Hirudinea and the demise of the Oligochaeta. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1089-1098.
- Nielsen, C. 2001. *Animal Evolution: Interrelationships of the living phyla*. Oxford University Press. 480 pp.
- Ortmann, A. 1902. Tertiary invertebrates. En W. B. Scott (ed.), *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia 1896-1899*, volumen 4, Paleontology 1. J. Pierpoint Morgan, Princeton, New Jersey. pp. 45-332.
- Ottone, E.G. 1988. Primer hallazgo de escolocodontes en el Paleozoico Superior de la República Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 20 (3): 419-428.
- Ottone, E.G. 1996. Devonian palynomorphs from the Los Monos Formation, Tarija Basin, Argentina. *Palynology* 20: 105-155.
- Ottone, E.G. y Holfeltz, G.D. 1992. Hallazgo de escolocodontes en la Formación Gualcamayo, Llanvirniano inferior, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 2: 85-88.
- Ottone, E.G., Toro, B.A. y Waisfeld, B.G. 1992. Lower Ordovician palynomorphs from the Acoite Formation, northwestern Argentina. *Palynology* 16: 93-116.
- Pöthe de Baldis, D.E. 1997. Acrítarcas del Llandoveriano temprano-medio de la Formación Don Braulio, Pre-cordillera Oriental, provincia de San Juan, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 29 (1): 31-68.
- Ruppert E.E. y Barnes, R. D. 1996. *Zoología de los invertebrados*. Sexta edición. McGraw-Hill Interamericana. 1114 pp.
- Savazzi, E. 1995. Morphology and mode of life of the polychaete *Rotularia*. *Paläontologische Zeitschrift* 69 (1/2): 73-85.
- Siddall, M.E., Apakupakul, K., Bureson, E.M., Coates, K.A., Erseus, C., Gelder, S.R., Kallersjo, M. y Trapido-Rosenthal, H. 2001. Validating Livanow: molecular data agree that leeches, branchiobdellidans and *Acanthobdella peledina* form a monophyletic group of oligochaetes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21: 346-351.
- Szaniawski, H. 1996. Scolecodonts. Chapter 12. En: J. Jansonius y D. C. McGregor (eds.), *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation 1: 337-354.
- Ten Hove, H. A. 1979. Different causes of mass occurrence in Serpulids. En: G. Larwood y B. R. Rosen (eds.), *Biology and Systematics of Colonial Organisms*. Systematics Association Special 11. Academic Press, London and New York. pp. 281-298
- Ten Hove, H.A. y van den Hurk, P. 1993. A review of recent and fossil serpulid «reefs»; actuopalaeontology and the «Upper Malm» serpulid limestones in NW Germany. *Geologie in Mijnbouw* 72: 23-67.
- Ware, S. 1975. British Lower Greensand Serpulidae. *Palaeontology* 18: 93-116.
- Weaver, C.E. 1931. Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of West Central Argentina. *Memoirs of the University of Washington* 1: 1-595.
- Westheide, W. 1997. The direction of evolution within the Polychaeta. *Journal of Natural History* 31: 1-15.



Daniel **Roccatagliata**
Axel O. **Bachmann**

INTRODUCCIÓN

Arthropoda es el phylum más diverso y numeroso del reino Animal. Se han descrito más de 1000000 de especies vivientes y se estima que un número varias veces mayor resta por ser descubierto. El intervalo de tamaños es extremadamente amplio, desde alrededor de 0,1 mm (en ácaros del polvo) hasta cerca de 4 m (cangrejo araña de Japón, medido con sus patas extendidas).

Los primeros artrópodos se originaron en el Cámbrico (o en las postrimerías del Proterozoico), y desde entonces han evolucionado y conquistado todos los hábitats imaginables de la Tierra.

Un factor decisivo para el éxito de los artrópodos ha sido la posesión de un revestimiento quitinoso o **cutícula**, sujeto a **muda**. Éste cubre toda la superficie externa del cuerpo, y proporciona también el revestimiento de las **tráqueas**, y de parte del canal alimentario y del aparato reproductor. Algunos artrópodos, tales como los coleópteros y cangrejos, tienen cutículas extremadamente rígidas, pero otros como los camarones de la salmuera, los peces de plata, los pulgones, y muchas larvas de insectos, presentan cutículas delgadas y flexibles.

El otro aspecto que contribuyó al éxito de este grupo fue la adquisición de apéndices pares articulados, característica que da el nombre al phylum (Gr. *arthron*, articulación; *podos*, pie). Aunque todos los apéndices posorales eran semejantes en las formas primitivas (trilobites), los artrópodos actuales poseen apéndices especializados para funciones específicas.

ANATOMÍA

SEGMENTO ARTRÓPODIANO

El movimiento relativo de los segmentos del cuerpo es posible gracias a que la esclerotiza-

ción no es continua, sino que la cutícula presenta áreas delgadas y flexibles, denominadas **membranas intersegmentales**, que se intercalan entre áreas rígidas, llamadas **escleritos** (Figura 18. 1 A). La extensión del movimiento de los escleritos depende de la amplitud de la membrana intersegmental, es decir que si ésta es extensa, el movimiento podrá ser amplio.

Para lograr un sistema capaz de producir movimientos, además de contar la superficie del cuerpo con **placas esclerotizadas** y membranas articulares, es necesario poseer un sistema muscular adecuado. Debido a la rigidez de la cutícula, carecería de funcionalidad un sistema de fibras musculares lisas dispuestas en capas continuas circulares y longitudinales que actuaran en forma antagónica. Este sistema, típico de los anélidos, está reemplazado en los artrópodos por un sistema de músculos independientes, de naturaleza estriada. Estos músculos se insertan en repliegues cuticulares (**apodemas**), que se observan externamente como surcos o suturas (Figura 18. 1 C) en la parte anterior de cada segmento. Los músculos longitudinales se extienden desde el apodema de un segmento hasta el del segmento siguiente, de manera tal que al contraerse, actúan plegando la membrana intersegmental y acercando los segmentos.

Cada segmento del cuerpo está formado primariamente por un esclerito dorsal (el **tergo**), uno ventral (el **esterno**) y dos áreas laterales membranosas (las **pleuras**) (Figura 18. 1 A, B). El tergo y el esterno pueden ser simples, o estar formados por varios **tergitos** o **esternitos**, respectivamente. En las pleuras pueden existir uno o más **pleuritos**. Cada segmento está atravesado longitudinalmente por el canal alimentario, el vaso sanguíneo dorsal, la cadena nerviosa ventral (con un par de ganglios por segmento) y haces musculares. Además, por lo general el segmento lleva un par de **apéndices** que se insertan en las áreas pleurales.

La cubierta cuticular de los apéndices, al igual que la del cuerpo, se divide en un número de

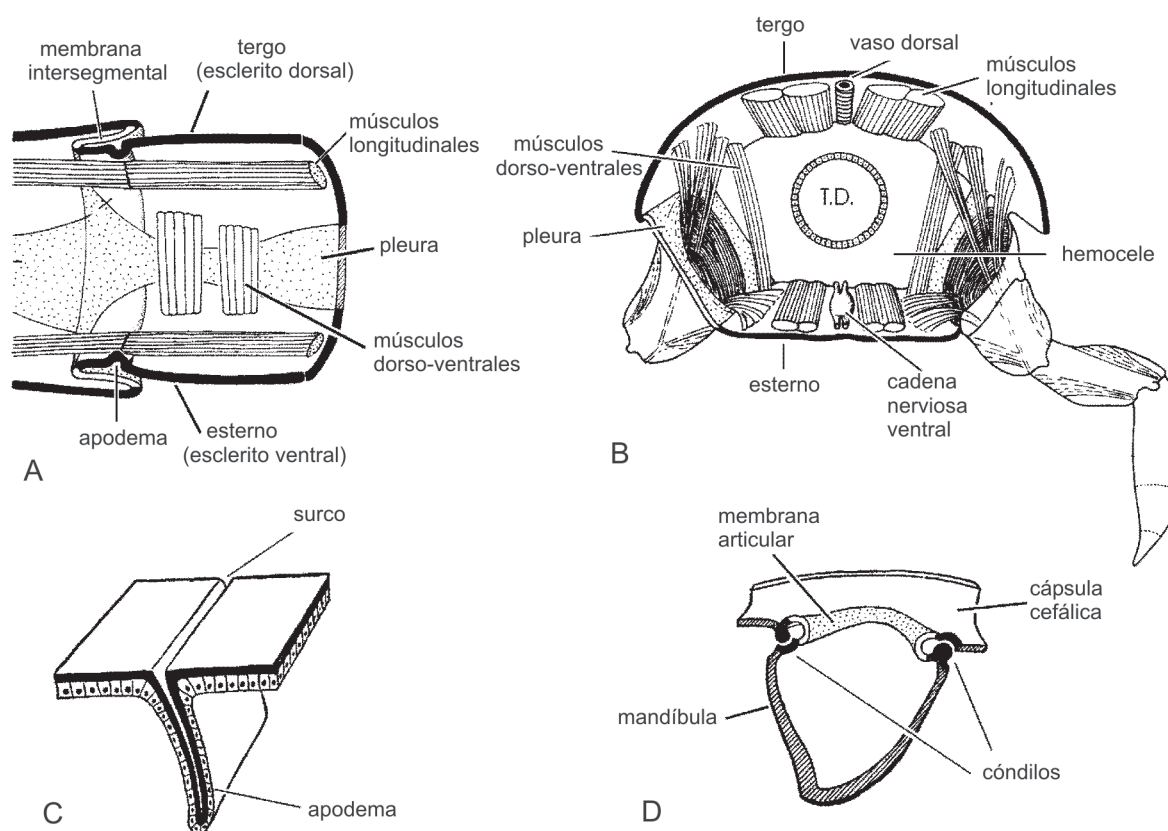


Figura 18. 1. Segmento arthropodiano. A. corte sagital; B. corte transversal; C. esquema de un apodema; D. esquema de una articulación dicóndila (A, B. según Weber, tomadas de Kaestner, 1993; C, D. tomadas de Snodgrass, 1935).

secciones tubulares rígidas (**podómeros**) separadas por membranas flexibles. En este caso el movimiento de los podómeros está limitado por el desarrollo de uno o dos puntos de articulación, llamados **cóndilos**. Éstos pueden ser únicos (**monocondilia**) o dobles (**dicondilia**). La articulación monocóndila (por ejemplo en una cucaracha, la articulación de las antenas con la cabeza) proporciona gran libertad de movimientos, tanto como lo permita la amplitud de la membrana articular. En la articulación dicóndila (en una cucaracha, la articulación de las mandíbulas con la cabeza, Figura 18. 1 D) el movimiento está restringido a un plano, siendo el eje de giro la línea imaginaria que pasa por los dos puntos de articulación. Este tipo de articulación tiene menos libertad que la monocóndila, pero permite movimientos más precisos y enérgicos.

CUTÍCULA Y MUDA

Los artrópodos están provistos de una cutícula inerte, de **quitina**, secretada por la epidermis subyacente (Figura 18. 2).

La cutícula presenta dos partes bien diferenciadas: la **epicutícula**, de unos pocos micrones de espesor, y la **procutícula**, que conforma el resto, mucho más gruesa pero de espesor extremadamente variado. Además de las diferencias señaladas, estas dos capas difieren en su composición química: la procutícula contiene quitina, un polisacárido nitrogenado, ausente en la epicutícula (Figura 18. 2).

La epicutícula presenta una capa de lipoproteína curtida, a la que puede agregarse en las formas terrestres otra de cera y, a veces, una de cemento. La procutícula está formada por microfibrillas de quitina, embebidas en una matriz proteica. La procutícula recién secretada es homogénea, pero tan pronto el animal muda, comienza el **curtido** de las proteínas. Este curtido es responsable de la diferenciación de una capa externa rígida, esclerotizada, llamada **exocutícula**, y otra interna, más flexible, no esclerotizada, la **endocutícula** (Figura 18. 2 A). El curtido (o esclerotización) de la exocutícula se produce por la acción de quinonas, que reaccionan con los grupos aminos libres de las cadenas proteicas adyacentes, uniéndolas firmemente (trabándolas).

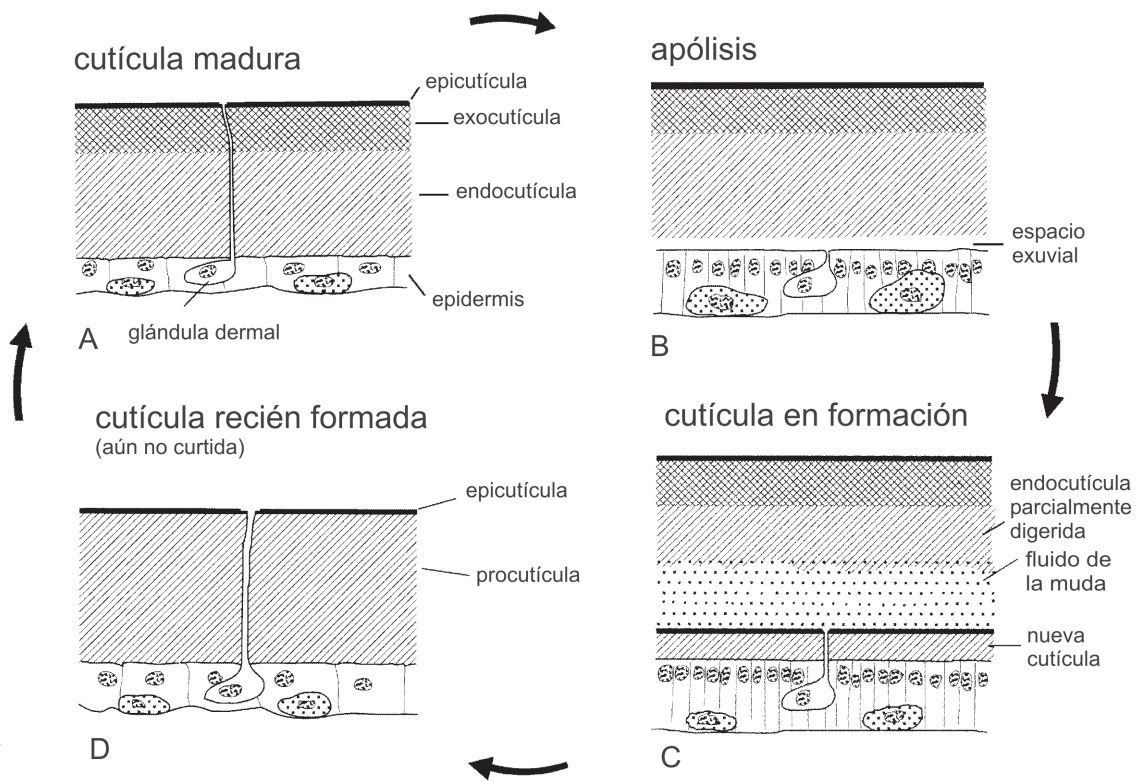


Figura 18. 2. Principales etapas de la muda (adaptada de Chapman, 1998).

En muchos artrópodos las áreas membranosas entre escleritos adyacentes pueden desplegarse, quedando éstos distanciados unos de otros. Así por ejemplo, el abdomen de un mosquito se dilata mucho luego de cada ingesta, y sus escleritos quedan ampliamente separados entre sí. En algunos artrópodos la cutícula que reviste el abdomen puede sufrir un inusual estiramiento, a veces en pocas horas. Este estiramiento de la cutícula (o **plasticización**) puede tener por función albergar una larva en desarrollo (mosca tsé-tsé), una gran masa de huevos (arañas), permitir una amplia ingesta (vinchucas, garrapatas), etc. Exceptuando estos casos particulares, las cutículas de los artrópodos son virtualmente inextensibles y por lo tanto deben ser descartadas y reemplazadas periódicamente por otra más amplia, para permitir el crecimiento del organismo. Este proceso de recambio, denominado **muda**, está hormonalmente controlado y comienza con la separación de la epidermis de la vieja cutícula. Esta disociación se conoce como **apólisis**, y el espacio resultante subyacente, como **exuvial** o subcuticular (Figura 18. 2 B). En este espacio se acumulan precursores inactivos de las enzimas de la muda, que no se activan hasta que la capa de proteína curtida de la epicutícula se haya formado. Las enzimas de la muda

(quitinasas y proteasas) digieren la cutícula no esclerotizada (endocutícula), pero no actúan sobre las capas curtidas (epicutícula y exocutícula). Por lo tanto, la secreción temprana de la capa curtida de la epicutícula evita que estas enzimas actúen sobre el epitelio, músculos y nervios, así como también sobre la cutícula nueva en formación (aún no curtida). Los productos de esta digestión son absorbidos y reutilizados en la formación de la nueva cutícula. Cuando se ha digerido la endocutícula y secretado en parte la nueva cutícula, el artrópodo debe romper el «viejo traje» y salir de él. Para ello, en la cutícula existen líneas prefijadas de debilidad (**líneas ecdisiales**) (Figura 18. 3). A lo largo de estas líneas, solo la epicutícula está curtida, en consecuencia cuando la cutícula subyacente es digerida por las enzimas de la muda, las líneas ecdisiales quedan muy debilitadas. Es en ese momento en que el organismo normalmente traga aire o agua, para aumentar la presión interna y provocar la escisión de la vieja cutícula a lo largo de tales líneas.

La muda, que comienza con la disociación de la cutícula del epitelio subyacente, finaliza con el desprendimiento de la vieja cutícula o **exuvia**, proceso que se conoce como **ecdisis** o **exuviosis**. El artrópodo recién emergido es blando y su

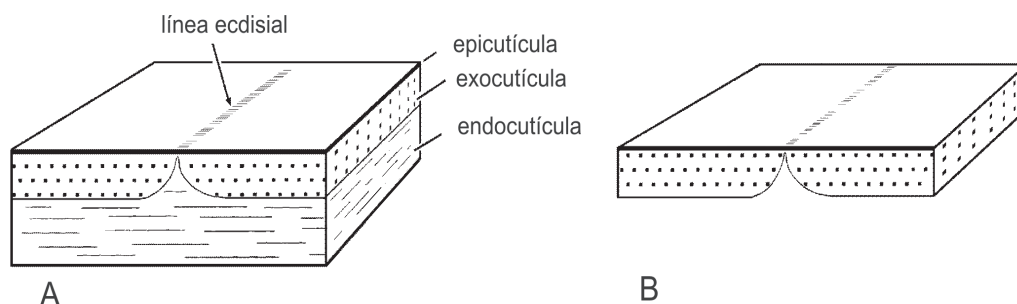


Figura 18. 3. Línea ecdisial. A. cutícula madura; B. cutícula poco antes de hendirse (adaptadas de Chapman, 1998).

tegumento está plegado, ya que hasta este momento el organismo estuvo encerrado dentro de su vieja cutícula de menor extensión. El despliegue total de la nueva cutícula se logra inmediatamente después de la ecdisis, mientras que su completo endurecimiento (**curtido**) puede durar varios días.

La exocutícula se oscurece algo con el curtido, hasta un color ámbar, pero según la cantidad de melanina depositada y la vía metabólica de su polimerización, puede llegar al rojo vivo, al pardo oscuro o al negro.

La cutícula de los crustáceos se diferencia de la de los insectos por estar impregnada con carbonato de calcio y carecer de una capa de cera. La ausencia de una capa hidrófuga de cera es uno de los factores que limitaron a los crustáceos en la conquista completa del medio terrestre.

METAMERÍA

En el cuerpo de un artrópodo pueden reconocerse tres partes: el **acron**, el **soma** y el **telson**. El acron o región preoral, homólogo del **prostomio** de los anélidos, es indiviso y lleva el cerebro primitivo o «arquicerebro». El telson, o región final del cuerpo, homólogo del **pigidio** de los anélidos, es también indiviso, lleva el ano y está desprovisto de ganglios nerviosos. Entre el acron y el telson se halla el soma, que consiste en una serie de segmentos (también llamados **somitos** o **metámeros**).

En muchos anélidos los segmentos son semejantes entre sí (**metamería homónoma**). Al contrario, en los artrópodos los segmentos están reunidos en grupos especializados en distintas funciones (**metamería heterónoma**). Estas unidades funcionales se llaman **tagmas**. Uno de estos tagmas es la cabeza o **céfalon**, que resulta de la fusión del acron con varios segmentos del soma, desapareciendo casi por completo los límites segmentarios. En otros tagmas este proceso no ha avanzado tanto y se perci-

ben, con mayor o menor claridad, los límites segmentarios (por ejemplo el abdomen de un insecto). A este proceso de fusiones parciales o totales, se agrega la modificación o pérdida de los apéndices correspondientes. El número de tagmas y su composición metamérica difiere entre los distintos grupos de artrópodos.

El cuerpo de los trilobites está dividido en 3 tagmas: el **céfalon**, el **tórax**, y el **pigidio** (Figura 18. 4 A). El céfalon lleva las antenas y cuatro pares de apéndices locomotores. El tronco y el pigidio poseen un número variado de segmentos, y llevan un par de apéndices locomotores por segmento similares a los del céfalon. Los segmentos pigidiales están fusionados entre sí y con el telson, formando un escudo sólido. Adviértase que este tagma no es homólogo a la región pos-segmental (pigidio) de los anélidos.

En los crustáceos la segmentación del cuerpo es muy variada (ver Capítulo 20).

Los hexápodos (Collembola, Protura e Insecta) presentan 3 tagmas: la **cabeza**, el **tórax** y el **abdomen** (Figura 18. 4 C). La cabeza lleva las estructuras sensoriales (ojos y antenas) y los apéndices bucales. El tórax consta de 3 segmentos, cada uno con un par de patas (de ahí el nombre de Hexapoda), en tanto que el abdomen posee como máximo 12 segmentos. Los miriápodos (ciempiés, milpiés, etc.) poseen una **cabeza** y un **tronco** con un número variado de segmentos (hasta cerca de 200 en Geophilomorpha) (Figura 18. 4 D).

Los quelicerados (cangrejos cacerola, escorpiones, arañas, entre otros) no presentan una cabeza o región cefálica diferenciada. Su cuerpo está dividido en 2 tagmas: el **prosoma** o región anterior, y el **opistosoma** o región posterior (Figura 18. 4 B). El prosoma tiene 6 segmentos, cada uno con un par de apéndices; el opistosoma puede tener hasta 12 segmentos (13 en algunos escorpiones extintos), ser ápodo, o llevar apéndices modificados (**patas branquíferas** en los cangrejos cacerola, **hileras** en las arañas, **peines** en los escorpiones).

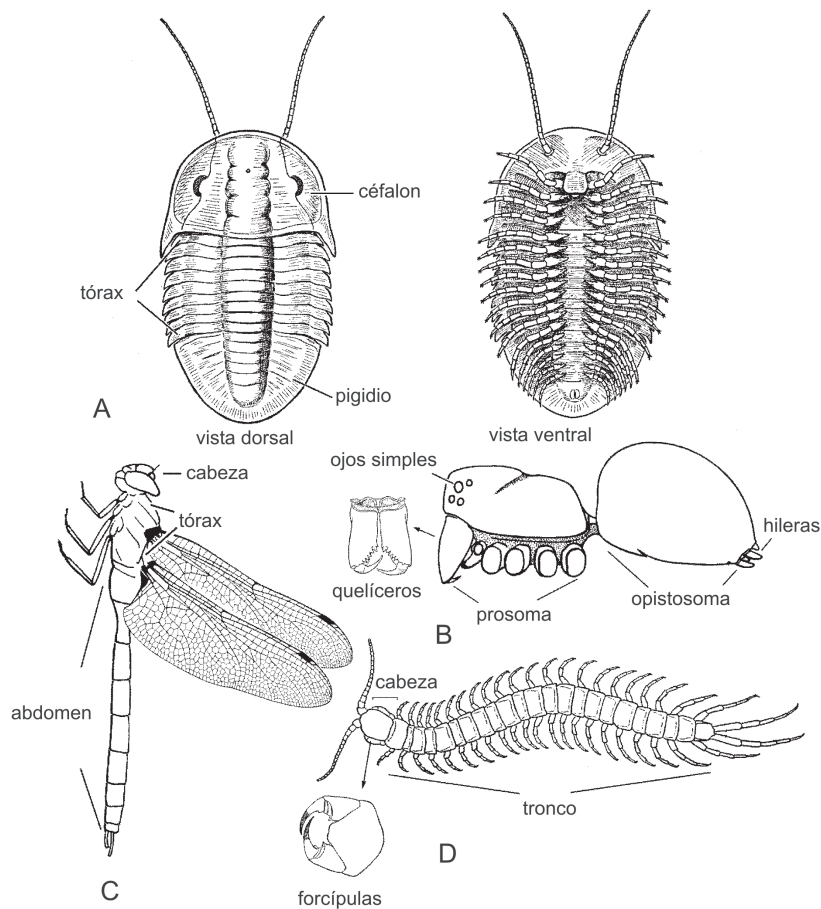


Figura 18.4. Tagmas. A. Trilobita en vista dorsal y ventral; B. Araneae en vista lateral y detalle de quelíceros (se omiten el pedipalpo y las patas); C. Odonata en vista lateral; D. Chilopoda en vista dorsal y detalle de forcípulas (A, D. tomadas de Snodgrass, 1965; B. adaptada de Foelix, 1982).

Cada uno de los tagmas se especializa en algunas funciones particulares; por ejemplo en Hexapoda, la cabeza participa de las percepciones sensoriales y de la captura e ingestión del alimento, el tórax toma a su cargo la locomoción, y el abdomen pierde la mayor parte de sus apéndices y se especializa en las funciones vegetativas (digestión, excreción y reproducción).

Muchos crustáceos y quelicerados presentan un telson conspicuo, y en algunos puede llevar un par de ramas furcales, que no deben tomarse por apéndices. En los escorpiones el telson lleva el aguijón, y contiene la glándula de veneno. En los miriápodos y hexápodos el telson está reducido a un delgado anillo que rodea el ano, o falta por completo.

APÉNDICES

Los apéndices son formaciones pares que se insertan en el área pleural de cada segmento, y

están equipados de músculos que los conectan al cuerpo, y de otros que conectan los distintos artejos o podómeros entre sí (Figura 18. 1 A). En principio, cada segmento lleva un par de apéndices, aunque a veces faltan en algunos, por ejemplo en los segmentos abdominales pregenitales de los insectos Pterygota. En los apéndices se distinguen dos partes: la basal, llamada **protopodito**, con 1 o 2 (raramente 3) artejos, y la distal, o **telopodito** con hasta 7 artejos, pudiendo estar algunos de ellos subdivididos secundariamente.

Varias proyecciones en ocasiones surgen a los lados de los artejos del protopodito. Cuando se hallan dirigidas hacia el plano sagital del artrópodo se denominan **enditas**, y si lo hacen hacia afuera, **exitas**. Las enditas son generalmente esclerotizadas y pueden intervenir en la manipulación y trituración del alimento, en cuyo caso se las conoce con el nombre de láminas masticatorias o **gnatobases** (Figura 18. 5 A, E). Las exitas por lo general presentan una cutícula delgada y plegada, y funcionan como

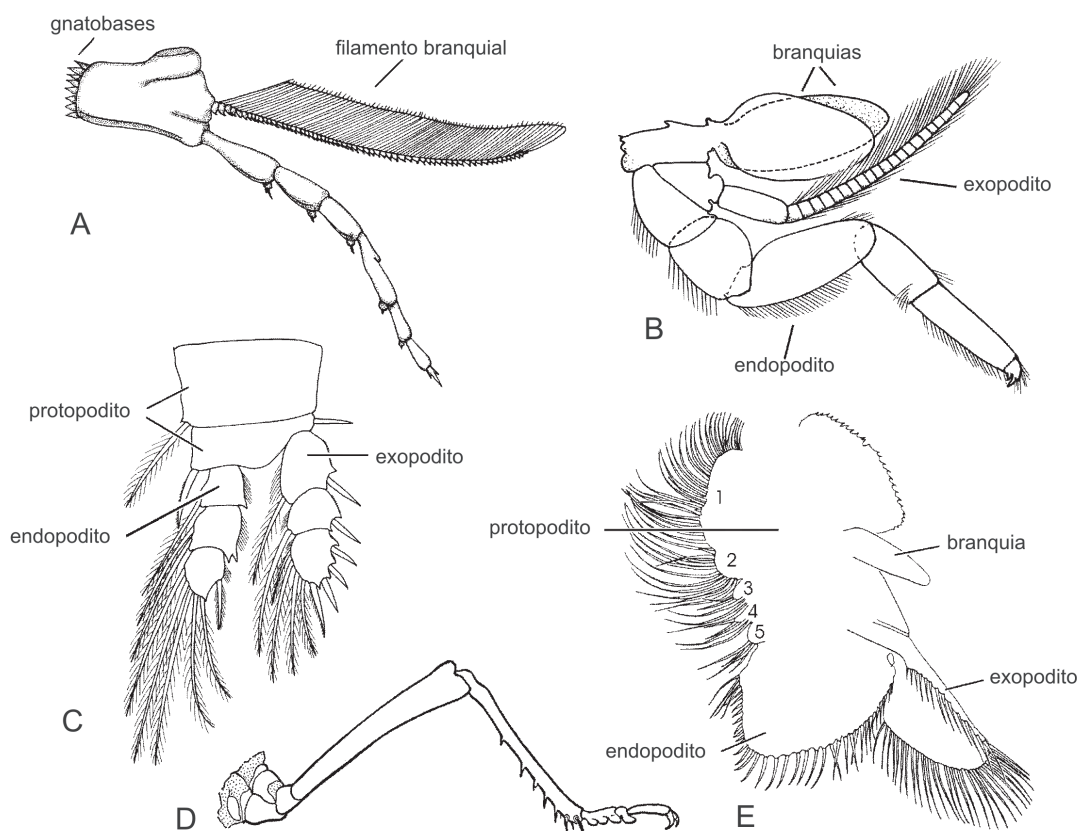


Figura 18. 5. Apéndices. A. Trilobita; B. Anaspidacea (Crustacea); C. Copepoda (Crustacea); D. Orthoptera (Insecta); E. Anostraca (Crustacea), los números indican las cinco enditas (A. tomada de Cisne, 1975; B. adaptada de Manton, 1977; C. tomada de Boxshall, 1992; D. tomada de Snodgrass, 1935; E. tomada de Cohen, 1982).

branquias, o pueden ser laminares con fuertes sedas, y utilizadas como cepillos para limpiar las branquias. También se ha sugerido que las traqueobranquias de algunos insectos acuáticos y las alas de los insectos adultos son exitas (Kukalová-Peck, 1986).

Cuando la exita distal está muy desarrollada, el apéndice se denomina **birrámico**. La exita involucrada toma el nombre de **exopodito**, y el telopodito, de **endopodito** (Figura 18. 5 B, C, E). En este tipo de apéndice, característico de los crustáceos, el endopodito cumple una función ambulatoria, y el exopodito, típicamente multiarticulado y con largas sedas plumosas, interviene en la natación (Figura 18. 5 B). Sin embargo, solo algunos crustáceos muestran un apéndice birrámeo con este plan de construcción, así por ejemplo, en los Remipedia y Copepoda ambas ramas tienen forma de paleta y son utilizadas para nadar (Figura 18. 5 C).

El apéndice **unirrámico** es típico de las formas terrestres (insectos, miriápodos y arácnidos) y tiene función ambulatoria (Figura 18. 5 D). Muchos autores consideran que el apéndice primitivo es birrámeo, y que la condición

unirrámico es una adquisición forzosa relacionada con la conquista del ambiente terrestre.

Otra manera de clasificar a los apéndices es de acuerdo con su forma. Cuando el apéndice es largo y delgado, aproximadamente cilíndrico y nítidamente segmentado, se lo denomina **estenopodio** (*Gr. stenos*, angosto; *podos*, pata) (Figura 18. 5 A-D); cuando es laminar y carece de segmentación o está solo parcialmente segmentado, se lo llama **filopodio** (*Gr. phyllon*, hoja; *podos*, pata) (Figura 18. 5 E). La mayoría de los artrópodos presenta apéndices estenopodiales, y solo unos pocos grupos de crustáceos (Branchiopoda y Phyllocarida) tienen apéndices filopodiales.

ONDA MAXILÓGENA

La formación de una región cefálica está ligada íntimamente a un proceso denominado **onda maxilógena**, que consiste en la modificación de apéndices primariamente ambulatorios, para la aprehensión y/o trituración del alimento. Estos apéndices están más modifica-

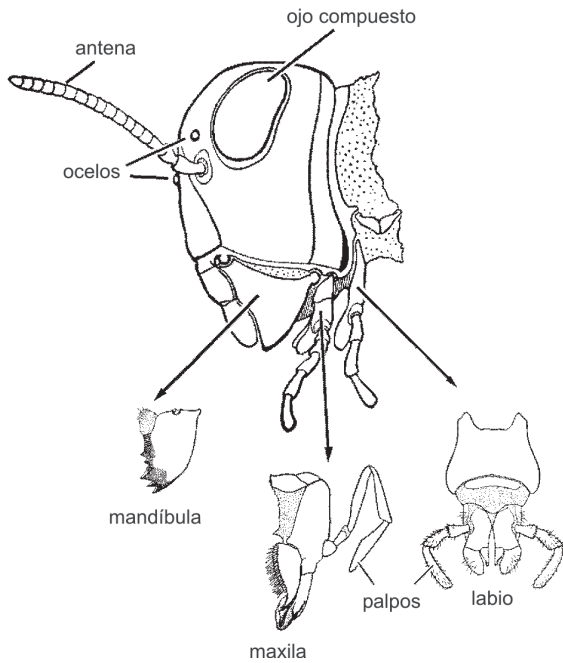


Figura 18. 6. Aspecto general en vista lateral de una cabeza de insecto y sus apéndices (adaptada de Snodgrass, 1935).

dos cuanto más próximos se hallan a la boca. El alcance de la onda maxilógena difiere en los distintos grupos.

Los hexápodos, presentan tres pares de apéndices modificados para la manipulación del alimento: las mandíbulas, las maxilas y el labio (Figura 18. 6). La mandíbula es una pieza simple y nunca lleva **palpo**. El labio constituye una pieza impar que se origina por fusión de los apéndices derecho e izquierdo; es homólogo a las segundas maxilas de los crustáceos.

En los crustáceos, el panorama resulta más variado; además de las mandíbulas, **maxílulas** y maxilas, en muchos grupos se incorporan apéndices del tronco a la función alimentaria.

Puede haber desde 1 a 5 pares de estos apéndices, que se denominan **maxilípedos**.

Los miriápodos pueden presentar, al igual que los crustáceos, un par de mandíbulas y dos pares de maxilas (formas trignatas), o un par de mandíbulas y una pieza impar que cierra la cavidad bucal por detrás, el **gnatoquilario** (formas bignatas). En los Chilopoda (escolopendras y formas afines) los apéndices del primer segmento del tronco son muy robustos y terminan en fuertes uñas, en cuyos extremos desemboca una glándula de veneno. Estos apéndices, conocidos como maxilípedos o **forcípulas**, intervienen en la captura de las presas (Figura 18. 4 D). Es decir que la «onda maxilógena» alcanza aquí al primer par de apéndices del tronco.

En los quelicerados el primer par de apéndices, los **quelíceros**, son utilizados para asir y dilacerar el alimento, y en las arañas como órganos inyectores de veneno (Figura 18. 4 B). Los apéndices ubicados por detrás de los quelíceros pueden presentar láminas masticatorias o gnatobases, pero no muestran otras modificaciones para auxiliar a la función alimentaria.

En los trilobites los apéndices son similares y todos llevan láminas masticatorias (gnatobases) en sus artejos proximales; por lo tanto, no podemos hablar en este grupo de onda maxilógena (Figura 18 . 5 A).

SISTEMA DIGESTIVO

Situado por debajo del vaso dorsal y encima de la cadena nerviosa ventral, el canal alimentario consta de tres sectores: el intestino anterior o **estomodeo**, el intestino medio o **mesenterón**, y el intestino posterior o **proctodeo** (Figura 18. 7). El intestino anterior y el pos-

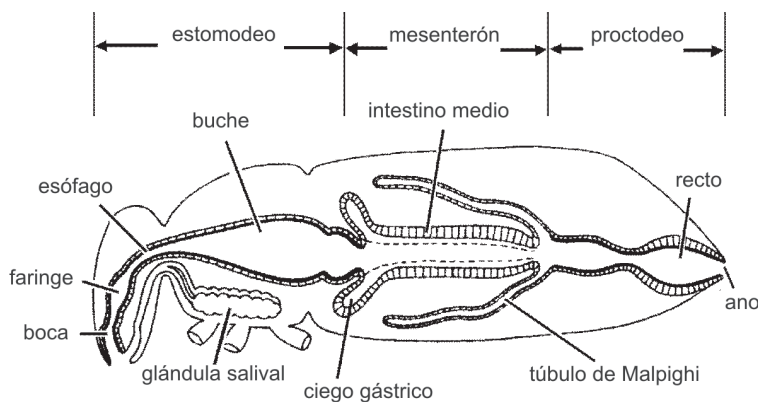


Figura 18. 7. Principales divisiones del tracto digestivo de un insecto (adaptada de Dow, 1986).

terior son de origen ectodérmico, y tienen un revestimiento cuticular sujeto a muda. El intestino medio es de origen endodérmico y, por lo tanto, no está revestido por cutícula. Es en este último donde se efectúa la mayor parte de la digestión y absorción de sustancias. El intestino anterior puede mostrar partes especializadas. Los artrópodos que se alimentan de fluidos (insectos hematófagos, fitófagos) o de «caldos predigeridos» (arañas) presentan poderosas bombas aspirantes, en tanto que aquellos que toman alimentos sólidos a veces desarrollan, a partir del revestimiento cuticular, una poderosa armadura esclerotizada. Además, muchos artrópodos presentan un **buche**, porción ensanchada donde el alimento es almacenado antes de ser transferido al intestino medio.

Algunos artrópodos incrementan la superficie del intestino medio a través de ciegos gástricos, que adquieren un gran desarrollo en crustáceos Malacostraca y arácnidos.

SISTEMA RESPIRATORIO

Existen muchas formas acuáticas (picrogónidos, copépodos, cladóceros, larvas de insectos, etc.) y terrestres (paurópodos, la mayoría de los colémbolos, algunos ácaros, etc.) en los que el intercambio gaseoso se realiza a través de toda la superficie del cuerpo.

Los Xiphosura y la mayoría de los crustáceos Malacostraca presentan respiración branquial (Figura 18. 8 A). En general las **branquias** son epipoditos, es decir, evaginaciones cuticulares asociadas al protopodito de los apéndices. Estas evaginaciones exhiben paredes delgadas y están bien irrigadas, hecho que favorece el intercambio gaseoso.

Por el contrario, la gran mayoría de las formas terrestres posee estructuras ventilatorias que se originan por invaginación de la cutícula. Dentro de esta categoría encontramos las **filotráqueas** y las **tráqueas** (Figura 18. 8 B, C). Las filotráqueas (también denominadas **pulmones**) son típicas de algunos arácnidos (escorpiones, arañas, etc.). Éstas consisten en cámaras globulares que abren al exterior a través de **espiráculos**, y en cuyo interior se disponen numerosas laminillas paralelas donde ocurre el intercambio gaseoso.

Los hexápodos, miriápodos y muchos arácnidos presentan **tráqueas**. Éstas son estructuras tubulares que generalmente se van dividiendo en ramas de menor calibre a medida que se alejan del espiráculo. En Insecta y muchos Myriapoda las tráqueas llegan a ramifi-

carse en una serie de túbulos extremadamente finos (1 a 0,1 μm , o menos), denominados **traqueolas**, que entran en íntimo contacto con las células de los tejidos.

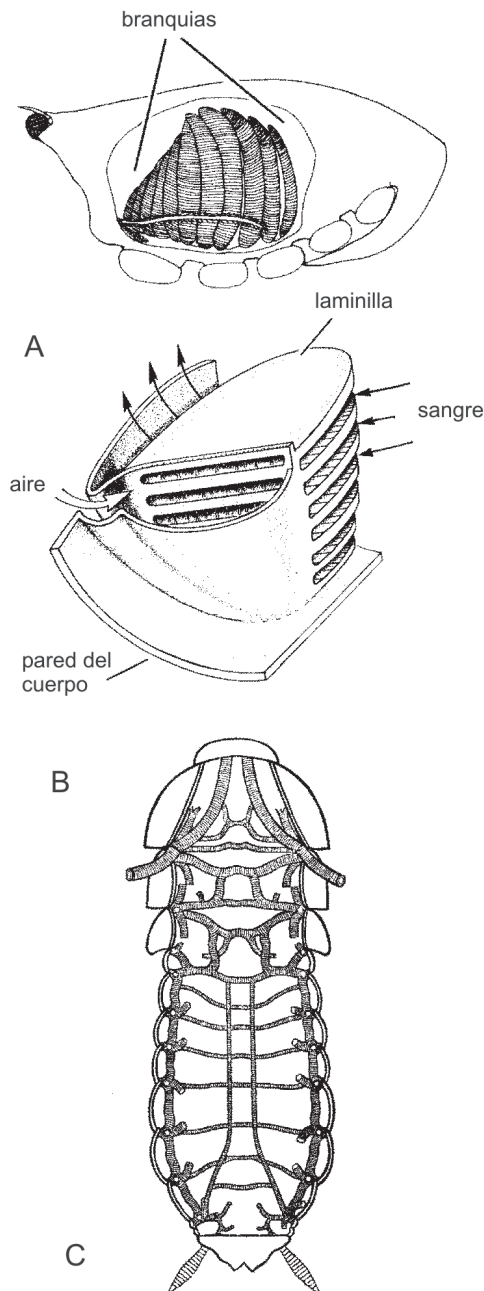


Figura 18. 8. Sistemas respiratorios. A. cámara branquial de un cangrejo; B. pulmón de un arácnido; C. sistema traqueal ventral de una cucaracha (A. tomada de McLaughlin, 1983; B. tomada de Foelix, 1982; C. según Miall y Denny, tomada de Richards y Davies, 1977).

SISTEMAS CIRCULATORIO Y EXCRETOR

Los artrópodos presentan un sistema vascular abierto. La sangre es bombeada por el vaso dorsal (corazón) a espacios sin paredes propias, los senos o lagunas, colectivamente denominados **hemocele**. El corazón tiene aberturas laterales pares en su pared, los **ostíolos** u ostios, y está inmerso en un seno sanguíneo, la **cavidad pericárdica**. La sangre entra desde el seno pericárdico al corazón a través de los ostíolos. Cuando el corazón se contrae estas aberturas se ocluyen, y la sangre es impulsada hacia el hemocele. La relajación del corazón permite la abertura de los ostíolos y su nueva repleción.

En la mayoría de los traqueados el oxígeno llega directamente a los tejidos, no interviniendo la sangre en el transporte de gases respiratorios. El sistema vascular es más completo en las formas con branquias (cangrejos cacerola, crustáceos superiores) o con pulmones (escorpiones, arañas), que en las formas traqueadas (insectos, miriápodos, muchos arácnidos).

Las funciones excretoras de los artrópodos son asumidas principalmente por glándulas de origen celómico y los **túbulos de Malpighi**.

Las glándulas excretoras o **nefridios** muestran cierta semejanza con los metanefridios de los anélidos. Este órgano consta de un sáculo terminal que se continúa por un canal replegado sobre sí mismo (a veces dilatado en una vejiga en su extremo distal), y que se abre al exterior a través de un poro (Figura 18. 9). El nombre de estas glándulas deriva de la localización del poro excretor. Así en crustáceos tenemos las glándulas antenales y maxilares; en quelicerados, las glándulas coxales asociadas al coxopodito de 1 o 2 pares de patas; en

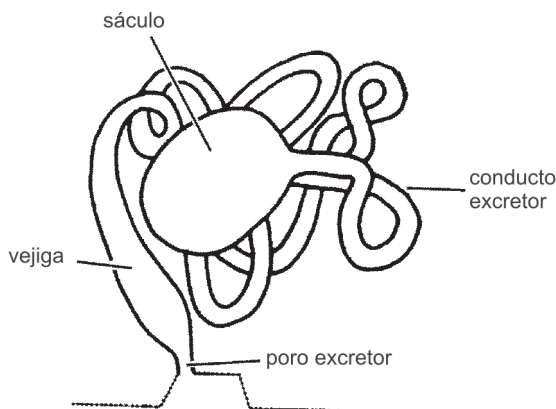


Figura 18. 9. Glándula coxal de un escorpión (adaptada de Millot y Vachon, 1949).

miriápodos, las glándulas maxilares; y en insectos Apterygota, los «riñones» labiales.

Los túbulos de Malpighi (Figura 18. 7) son típicos de las formas terrestres (arácnidos, miriápodos e insectos), sin embargo, parecen haberse originado en forma independiente en más de una ocasión. Estos túbulos, de los que puede haber desde un par hasta alrededor de 250, se disponen libremente en el hemocele y desembocan en el límite entre el intestino medio y el posterior. Los desechos se excretan desde el hemocele al interior de los túbulos, y de éstos al canal alimentario, siendo finalmente eliminados a través del ano.

SISTEMA NERVIOSO CENTRAL

El sistema nervioso central de los artrópodos está compuesto por una masa supraesofágica, el cerebro, y una cadena nerviosa que corre ventralmente con respecto al canal alimentario.

El cerebro de un artrópodo consta de tres regiones, de adelante hacia atrás: el **protocerebro**, el **deutocerebro** y el **tritocerebro** (Figura 18. 10). En el protocerebro residen los centros ópticos, que están asociados a las células retinianas de los **ocelos** y ojos compuestos. Del deutocerebro se originan los nervios que inervan el primer par de antenas de crustáceos (y las antenas de miriápodos e insectos), y del tritocerebro se originan los nervios que inervan el segundo par de antenas de los crustáceos. Tradicionalmente se ha sugerido que el deutocerebro de los quelicerados está muy reducido o ausente, y que los quelíceros son inervados por el tritocerebro (estos serían entonces homólogos a las antenas de los crustáceos). Por el contrario, varios autores recientes sugieren que los quelicerados poseen deutocerebro, y que los quelíceros están inervados por este último. De confirmarse esta hipótesis, los quelíceros serían homólogos a las anténulas de crustáceos, y a las antenas de miriápodos e insectos (Boxshall, 2004).

En crustáceos Branchiopoda el tritocerebro no está incorporado al cerebro, y existen dos cordones con ganglios, que a su vez se hallan unidos por comisuras; en conjunto, esta cadena nerviosa ofrece el aspecto de una «escalera de cuerda». En otros artrópodos el grado de concentración del sistema nervioso central es mayor, tanto por la fusión más o menos completa de los dos ganglios de un mismo segmento, como por la de los ganglios de segmentos sucesivos. En los cangrejos todos los ganglios ventrales se fusionan en una masa única, de la que salen en forma radial los nervios periféri-

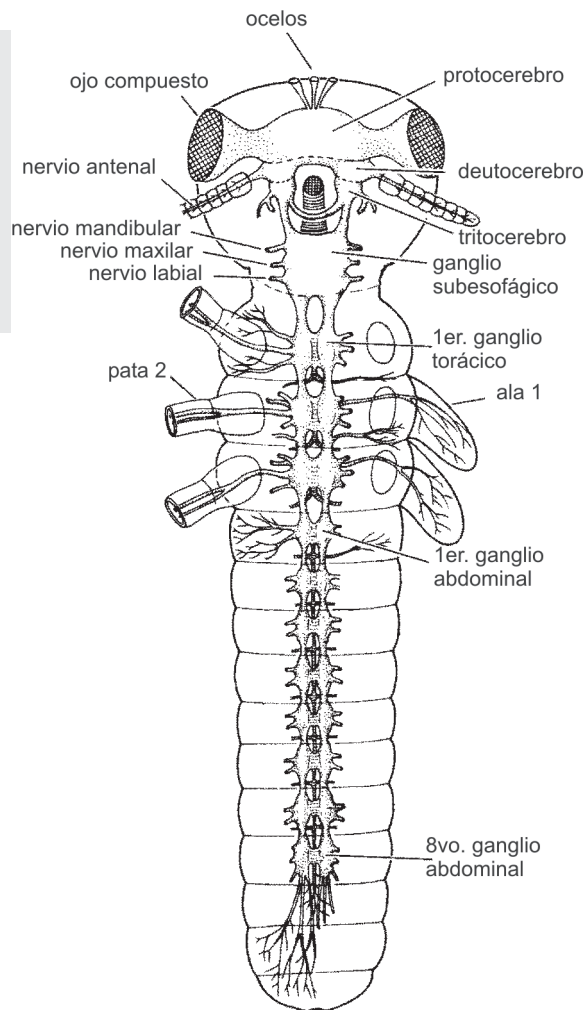


Figura 18. 10. Sistema nervioso generalizado de un insecto (según Weber, tomada de Kaestner, 1993).

cos. Una concentración ganglionar similar la encontramos en muchas arañas y ácaros, en los que además casi ha desaparecido la segmentación del cuerpo. Los miriápodos presentan un ganglio subesofágico que inerva las piezas bucales, y una cadena nerviosa metamérica, situación que se condice con la ausencia de agrupación de segmentos del tronco. Entre los insectos, la cadena nerviosa ventral incluye un par de ganglios subesofágicos que se ubica en la cabeza e inerva las piezas bucales, 3 pares de ganglios torácicos que inervan los tres pares de patas, y hasta 8 pares de ganglios abdominales que inervan los espiráculos, músculos, etc. (Figura 18. 10). Al igual que en los otros grupos, hay distintos grados de fusión; algunos casos extremos se observan entre los dípteros caliptrados y algunos hemípteros, en los que los ganglios del tórax y abdomen están aglutinados en una masa ganglionar única.

ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

Veremos aquí solo la anatomía básica de los ojos compuestos. Éstos tienen una estructura específica y compleja, que no está presente en otros grupos fuera de los artrópodos.

El **ojo compuesto**, o facetado, es una de las adquisiciones más antiguas de los artrópodos. Ya Trilobita, un grupo extinto que dominó los mares del Paleozoico, presentaba un par de ojos compuestos. Entre las formas actuales, los ojos compuestos están bien representados en Crustacea y Hexapoda. De los restantes artrópodos, los quelicerados Xiphosura (cangrejos cacerola) son los únicos que presentan ojos compuestos, pero éstos difieren en varios aspectos de los de Crustacea y Hexapoda.

Los ojos compuestos son un par de apretadas agrupaciones de múltiples unidades fotorreceptoras, los **omatidios** (Figura 18. 11). Cada omatidio está cubierto por una pequeña lente, la **corneola**, siendo el conjunto de corneolas lo que le da el aspecto facetado al ojo. Inmediatamente por debajo de cada corneola se sitúa un cuerpo transparente, el **cono cristalino**. Este cono está formado por 4 células, y tiene por función concentrar los rayos luminosos hacia la región fotorreceptora, la **retínula**. Ésta consiste usualmente en 8 células retinulares alargadas, dispuestas alrededor del eje del omatidio, cuyas aristas internas presentan

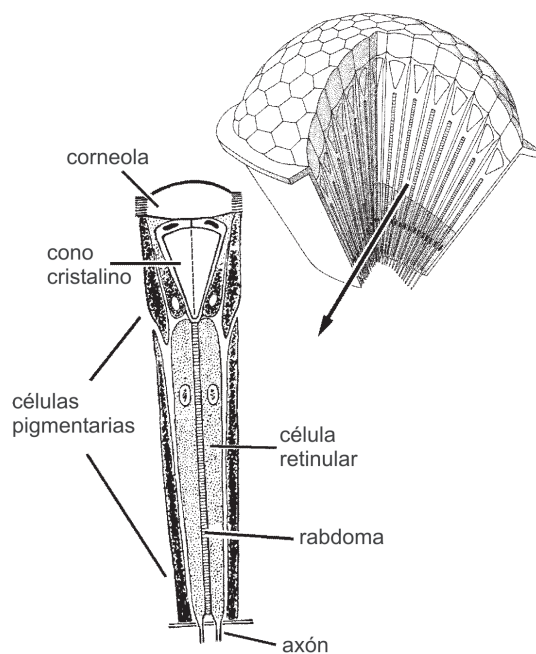


Figura 18. 11. Ojo compuesto y detalle de un omatidio (adaptada de Snodgrass, 1935 y Brusca y Brusca, 2002).

microvellosidades en las que se encuentran los pigmentos sensibles a la luz. Estas microvellosidades forman en conjunto una varilla central o **rabdoma**. Cada omatidio está envuelto por células pigmentarias que impiden que la luz pase de una unidad fotorreceptora a otra. El conjunto de axones de las células retinulares de cada omatidio se conecta con interneuronas que transmiten el estímulo al protocerebro.

Además de los ojos compuestos, los artrópodos presentan otros tipos de fotorreceptores: los **ocelos dorsales** y los *stemma* (singular *stemma*) entre los insectos, los **ojos simples** de los quelicerados y miriápodos, y el **ojo nauplius** de los crustáceos. En los miriápodos las especies de Scutigleromorpha, que son predatoras y de gran actividad, presentan una agrupación muy compacta de ojos simples a cada lado de la cabeza, que se asemeja a un ojo compuesto.

SISTEMA REPRODUCTOR

Las cavidades de las **gonadas** y de los conductos genitales derivan en parte de vesículas celómicas. Los artrópodos tienen un único par de gonadas, a veces fusionadas entre sí en mayor o menor grado, y un par de **gonoductos** que desemboca en un orificio genital par o impar (salvo Pycnogonida que puede tener orificios genitales en la base de varios pares de patas). La posición de los orificios genitales es muy variada. En Hexapoda están en el extremo posterior del abdomen y en Chelicerata en la parte anterior del opistosoma (excepto Pycnogonida). Los miriápodos pueden ser progoneados (con orificios genitales anteriores) u opistgoneados (con orificios genitales posteriores). En Crustacea por lo general se abren en la parte media del cuerpo.

Los artrópodos presentan en su gran mayoría sexos separados (**dioicos**). Sin embargo, varios grupos de crustáceos son **hermafroditas**, como Remipedia, Cephalocarida, la mayoría de los cirripedios Thoracica, y algunos isópodos parásitos (Cymothoidae y Cryptoniscoida), tanaidáceos y decápodos. Entre los insectos se pueden citar unas pocas cochinillas (Coccoidea).

La **partenogénesis** es frecuente en algunos ácaros, muchos crustáceos Branchiopoda y algunos ostrácodos, en insectos Phasmida, la mayoría de los himenópteros, algunos homópteros (pulgonos), ciertos coleópteros (gorgojos), entre otros.

Varios grupos depositan los espermatozoides encerrados en un saco denominado **esperma-**

tóforo, mientras que otros transfieren los espermatozoides a la hembra desprovistos de tal envoltorio. En Collembola, Diplura, Thysanura, muchos miriápodos, Scorpionida, Pseudoscorpionida, etc., los machos dejan el espermatóforo sobre el sustrato, y la hembra posteriormente lo recoge. En Copepoda, Dendrobranchiata, Euphausiacea, entre otros, los espermatóforos son adheridos a la superficie del cuerpo de la hembra con la ayuda de algún apéndice modificado. En la mayoría de los insectos, algunos crustáceos (Anostraca, Brachyura, etc.) y unos pocos arácnidos, los machos poseen un órgano copulador (par o impar) asociado a las vías genitales. Excepcionalmente, los machos poseen órganos copuladores independientes de las vías genitales, que cargan con esperma antes de introducirlos en los gonoporos femeninos. Estos órganos pueden ser muy variados en forma y posición; por ejemplo los pedipalpos en Araneae, uno (o dos) pares de patas (gonópodos) en miriápodos Diplopoda, un dispositivo impar situado en la base del abdomen de las libélulas (Odonata), etc.

Además, muchos machos poseen apéndices modificados para sujetar (o sujetarse) a la hembra durante el amplexo (apareamiento): las antenas de Anostraca, algunos filopodios de Diplostraca, los gnatópodos de Amphipoda, las patas y/o cercos de muchos insectos, etc.

La mayor parte de los artrópodos son ovíparos (los huevos son fertilizados en el momento de la oviposición, y la mayor parte del desarrollo tiene lugar fuera de la hembra). Otros son ovovivíparos (los embriones son retenidos e incubados dentro del tracto reproductivo), como en la mayoría de las cucarachas Blaberidae, algunos dípteros (Sarcophagidae), ciertos ácaros, etc. Finalmente otros son vivíparos (los embriones son retenidos y reciben alimento de la madre), por ejemplo algunas cucarachas Blaberidae, Dermaptera (*Hemimerus*), Diptera (Glossinidae, Hippoboscidae, etc.), Homoptera (Aphidae), Hemiptera (Polyctenidae), algunos escorpiones, etc.

Los camarones Dendrobranchiata y muchos Euphausiacea descargan sus cigotos directamente al mar, en tanto que los Anaspidacea y los Branchiura los depositan sobre piedras o plantas acuáticas. Por el contrario, la mayoría de los crustáceos retiene sus puestas hasta que nacen las larvas o juveniles. Así los Anostraca las llevan en un **ovisaco**, los Notostraca sobre el onceavo par de filopodios, los Diplostraca en una cámara dorsal por debajo del caparazón, los cirripedios en la cavidad del manto, muchos Copepoda los portan en masas gelatino-

sas adheridas al segmento genital, los Peracarida en un marsupio ventral, y la mayoría de los Malacostraca bajo el abdomen pegados a sus **pleópodos**. Entre los quelicerados, los machos de Pycnogonida portan los huevos fecundados adheridos a sus patas ovígeras; las arañas desovan en una ooteca de seda, que colocan en un lugar protegido o llevan consigo; etc. Los insectos por lo general no cuidan de sus crías; aunque sí lo hacen los Dermaptera, los insectos **eusociales** (Isoptera, Hymenoptera) y pocos otros. Las hembras de muchos insectos presentan los últimos segmentos del abdomen modificados en forma de tubo (oviscapto) o tienen un grupo de apéndices transformados en valvas (ovipositor), con los que encastran las puestas en sustratos firmes, o los adhieren a ellos. De esta manera, si bien la mayoría de los insectos no presenta cuidados parentales, deposita sus huevos sobre un tejido vegetal o animal adecuado, asegurando así la supervivencia de las crías.

DESARROLLO POSEMBRIONARIO

Los principales modelos de desarrollo de los artrópodos son el **epimórfico** y el **anamórfico**. En el primer caso el individuo al nacer ya ha alcanzado el número definitivo de segmentos, y cuenta con todos o casi todos los apéndices. Por el contrario, en el tipo anamórfico el individuo nace con un número de segmentos menor que el del adulto, y va agregando nuevos segmentos y apéndices a medida que muda y crece.

El desarrollo anamórfico es típico de las formas marinas (trilobites, picnogónidos y muchos crustáceos) y de la mayoría de los miriápodos. El desarrollo epimórfico es propio de las formas terrestres: los hexápodos (excepto Protura), los arácnidos y algunos miriápodos.

Muchos artrópodos con desarrollo epimórfico tienen al nacer un aspecto similar al del adulto (las arañas, grillos, chinches, etc.), pero otros presentan un aspecto totalmente diferente del adulto. En esta categoría se incluye a los insectos **endoneópteros** (coleópteros, lepidópteros, dípteros, himenópteros, etc.), es decir, aquellos que sufren cambios profundos a lo largo de su vida posembrionaria. Pese a que los estadios por los que pasan estos insectos son muy disímiles (por ejemplo, en una mariposa: oruga, crisálida y adulto), la larva al nacer tiene ya el mismo número de segmentos del adulto.

SISTEMÁTICA

En este capítulo se adopta la siguiente clasificación de los Arthropoda:

- Phylum Arthropoda
 - Subphylum Trilobitomorpha
 - Clase Trilobitoidea
 - Clase Trilobita
 - Subphylum Chelicerata
 - Clase Xiphosura
 - Clase Eurypterida
 - Clase Chasmataspida
 - Clase Arachnida
 - Clase Pycnogonida
 - Subphylum Crustacea
 - Clase Cephalocarida
 - Clase Branchiopoda
 - Clase Remipedia
 - Clase Ostracoda
 - Clase Maxillopoda
 - Clase Malacostraca
 - Subphylum Hexapoda
 - Clase Collembola
 - Clase Protura
 - Clase Insecta
 - Subphylum Myriapoda
 - Clase Arthropleurida
 - Clase Archipolypoda
 - Clase Diplopoda
 - Clase Pauropoda
 - Clase Chilopoda
 - Clase Symphyla

PHYLUM ARTHROPODA

Animales triploblásticos, protostomados, de simetría bilateral y metamería heterónoma, que da origen a unidades funcionales (tagmas). Están provistos de una cutícula quitinosa (exoesqueleto) sujeta a mudas. Primitivamente, cada segmento del cuerpo lleva un par de apéndices articulados. La cavidad general del cuerpo es una formación mixta (mixocele o hemocele) originada por la fusión de los restos de las cavidades primarias y secundarias (blastocèle y celoma, respectivamente). El sistema circulatorio es abierto, con un vaso dorsal dotado de aberturas ostiolares pares, y un sistema nervioso central de tipo anelidiano: un cerebro supraesofágico y una cadena nerviosa ventral con un par de ganglios por segmento. Pueden presentar ojos facetados (compuestos). La musculatura esquelética es estriada y dispuesta en haces (no incorporada a la pared del cuerpo). Sin epitelio ciliar. En su mayoría son dioicos. Con desarrollo posembrionario direc-

to o indirecto. Suelen presentar **metamorfosis** más o menos complicadas. Cámbrico Temprano-Holoceno.

SUBPHYLUM TRILOBITOMORPHA

Artrópodos marinos con antenas preorales, los restantes apéndices son birrámeos y llevan branquias. Cámbrico-Pérmico.

CLASE TRILOBITOIDEA

Casi la totalidad de las formas incluidas en esta clase provienen del yacimiento de Burgess Shale, Cámbrico Medio de la Columbia Británica (Canadá). Sus afinidades y posición taxonómica son inciertas.

CLASE TRILOBITA

Desde unos pocos milímetros hasta 70 cm de longitud. El cuerpo está dividido en tres tagmas: céfalon, tórax y pigidio, cada uno de ellos con un lóbulo central y dos lóbulos pleurales. Los segmentos del céfalon y los del pigidio están fusionados entre sí, mientras que los del tórax son libres. Con ojos compuestos. Presentan un par de antenas multiarticuladas y unirrámeas, y un número variado de apéndices birrámeos similares, de los cuales los 4 primeros se hallan en la región cefálica. El último par de patas puede estar modificado como cercos anteniformes. La respiración es branquial y el desarrollo anamórfico. Marinos. Cámbrico-Pérmico (ver Capítulo 19).

SUBPHYLUM CHELICERATA

Cuerpo dividido en 2 tagmas: el prosoma (con 6 segmentos) y el opistosoma (con hasta 13 segmentos); este último puede ser secundariamente no segmentado (arañas modernas, ácaros) o estar muy reducido (picnogónidos). El prosoma lleva un par de apéndices de función prensil, los quelíceros, y 5 pares de patas, de los cuales el primero está por lo general diferenciado en pedipalpos. No presentan antenas. Generalmente con ojos simples. Los ojos compuestos solo están presentes en las clases Xiphosura y Eurypterida. El orificio genital se abre en el 8º segmento del cuerpo (excepto en los picnogónidos, en los que se abre en la base de uno o más pares de patas). Excreción por nefridios (glándulas coxales) y/o túbulos de Malpighi.

La respiración puede ser branquial, pulmonar, traqueal o tegumentaria. El desarrollo, por lo general, es epimórfico. Son acuáticos (Pycnogonida, Xiphosura, algunos Acari) o terrestres (la mayoría de los Arachnida). Cámbrico Temprano-Holoceno (ver Capítulo 22).

SUBPHYLUM CRUSTACEA

Céfalon con 5 pares de apéndices: anténulas, antenas, mandíbulas, maxílulas y maxilas. Con un número variado de segmentos poscefálicos, por lo general agrupados en un tórax (**pereiion**) y un abdomen (**pleon**). Uno o más apéndices torácicos pueden estar modificados en maxilípedos. Generalmente con caparazón o escudo cefálico. Los apéndices son birrámeos (con frecuencia, secundariamente unirrámeos). Poseen nefridios (glándula antenal y/o maxilar). La ventilación es branquial o tegumentaria. Están usualmente provistos de un par de ojos compuestos y/o un ojo **nauplius**. Desarrollo anamórfico o epimórfico, con pasaje obligatorio por un estadio nauplius (embrionario o libre). Son acuáticos, aunque existen unas pocas formas que se adaptaron al medio terrestre. Cámbrico Temprano-Holoceno (ver Capítulos 20 y 21).

SUBPHYLUM HEXAPODA

Cuerpo dividido en 3 tagmas: cabeza, tórax y abdomen. La cabeza lleva 1 par de antenas (faltan en Protura), 1 par de mandíbulas, 1 par de maxilas y 1 labio impar. Típicamente con 2-3 ocelos dorsales y 1 par de ojos compuestos. El tórax, de 3 segmentos, lleva 3 pares de patas unirrámeas y 2 pares de alas (faltan en Collembola, Protura, insectos Apterygota, y secundariamente en algunos insectos Pterygota, tales como pulgas, piojos, obreras de hormigas, etc.). Abdomen primariamente de 11 segmentos (12 en Protura, 6 en Collembola). Presentan túbulos de Malpighi. El sistema respiratorio es traqueal (en Collembola solo presente en unas pocas especies). El orificio genital se abre en el 7º, 8º o 9º segmento del abdomen. Desarrollo epimórfico (de tipo ametábolo, paurometábolo, hemimetábolo u holometábolo) o anamórfico (solo en Protura). Han sufrido una gran radiación adaptativa; siendo esencialmente terrestres, son también abundantes en los ambientes acuáticos. Aunque muchos hexápodos habitan en el medio marino, solo unas pocas especies de chinches han colonizado el océano abierto. Estas viven en forma permanente sobre la super-

ficie del agua. Devónico Temprano-Holoceno (ver Capítulo 23).

SUBPHYLUM MYRIAPODA

Cuerpo dividido en cabeza y tronco. Los apéndices son unirrámeos. La respiración es tegumentaria (Pauropoda) o traqueal (el resto de los miriápodos). Desarrollo epimórfico (solo en los quilópodos *Scolopendromorpha* y *Geophilomorpha*) o anamórfico (los demás miriápodos). Los orificios genitales están ubicados en la parte posterior del cuerpo (formas opistgoneadas, solo Chilopoda) o en la parte anterior del cuerpo (formas progoneadas, el resto de los miriápodos). Con 3 pares de piezas bucales (mandíbulas, primeras y segundas maxilas), o un par de mandíbulas y una pieza impar, el gnatoquilario. Con túbulos de Malpighi. El cerebro es tripartito (con deutocerebro). Son terrestres. Predadores (Chilopoda) o herbívoros/detrítivos (el resto de los miriápodos). Silúrico Temprano-Holoceno.

CLASE ARTHROPLEURIDA

Muchos autores incluyen esta clase entre los Myriapoda, pero su ubicación taxonómica es problemática. Fueron los artrópodos terrestres de mayor tamaño que se han conocido; llega-

ron a medir hasta 2 m de largo (Figura 18. 12 B). Silúrico Temprano-Carbonífero.

CLASE ARCHIPOLYPODA

Algunos autores ubican a este taxón en la Clase Diplopoda. Incluye a *Acantherpestes major*, una forma que medía hasta 0,30 m de largo (Figura 18. 12 A). Silúrico Medio-Carbonífero.

CLASE DIPLOPODA

Son los comúnmente llamados «milpiés». Cuerpo generalmente impregnado con sales de calcio. Con mandíbulas y gnatoquilario. Tronco con 13 a más de 300 pares de apéndices (2 pares de apéndices por segmento, pero poseen también algunos segmentos ápodos y otros con 1 solo par de apéndices). Devónico Temprano-Holoceno. Esta clase se halló bien representada durante el Carbonífero y el Terciario.

CLASE PAUROPODA

Pequeños, miden de 0,3 a 1,7 mm de largo. Sin ojos. Las antenas tienen 3 flagelos y llevan un órgano sensorial: el *globulus*. Con *pseudoculi*. Poseen mandíbulas y gnatoquilario. Tronco con 9 (ocasionalmente 10 u 11) pares de patas. Holoceno.

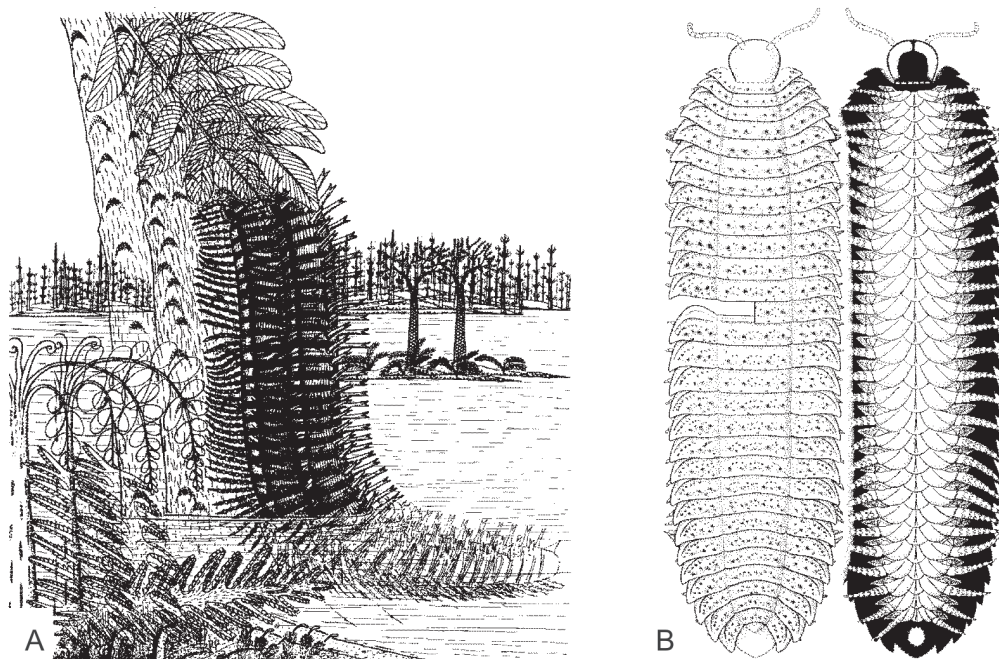


Figura 18. 12. A. Escena del período Carbonífero mostrando a *Acantherpestes major* (Archipolypoda); B. Reconstrucción de *Arthropleura armata* (Arthropleurida) en vista dorsal y ventral (A. según Scudder, tomada de R. F. Lawrence, 1984; B. tomada de Rolfe, 1969).

CLASE CHILOPODA

Son los vulgarmente llamados «ciempiés». Tronco con 15 a 193 pares de apéndices (1 par por segmento); el primer par modificado en forcípulas, en cuyos extremos desembocan las glándulas de veneno. Con 3 pares de piezas bucales. Silúrico Temprano-Holoceno. Bien representados en el ámbar eoceno del Mar Báltico.

CLASE SYMPHYLA

Pequeños, miden de 1 a 8 mm. Sin ojos. Cabeza con 1 par de espiráculos traqueales y 3 pares de piezas bucales. Tronco con 12 pares de patas e hileras caudales (estructuras cónicas por cuyo extremo se secreta seda). Oligoceno-Holoceno.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los artrópodos actuales ocupan la mayor variedad imaginable de ambientes, hallándose tanto en el medio acuático, como en el terrestre y aéreo. La conquista del ambiente terrestre data del final del Silúrico Medio, pues con anterioridad los artrópodos habrían sido exclusivamente marinos.

Los Trilobita fueron artrópodos marinos exclusivos del Paleozoico. Su aparición en el Cámbrico Temprano, fue seguida de una rápida diversificación que alcanzó su máximo apogeo durante el Ordovícico, colonizando todos los ambientes marinos. Este taxón se extinguió hacia finales del Pérmico.

Crustacea es el grupo de artrópodos que presenta la máxima disparidad de planes estructurales. La mayoría de sus especies es marina, pero hay también muchas estuariales y dulceacuícolas, e incluso algunas semiterrestres y terrestres. Se los puede encontrar a más de 4000 m de altitud (por ejemplo, algunos Amphipoda en los Andes) y hasta alrededor de 11000 m de profundidad en el mar (algunos isópodos Asellota). La temperatura no fue una barrera importante para su distribución, de ahí que abunden tanto en las regiones polares como ecuatoriales y aun, en las aguas termales. Entre los grupos con mejor registro fósil encontramos a los ostrácodos, pequeños organismos encerrados por completo en un caparazón bivalvo que puede estar fuertemente impregnado de sales de calcio. Otros dos grupos con cutículas gruesas y calcificadas, y por ende con

un buen registro fósil, son los cirripedios Thoracica y los Decapoda.

Los Chelicerata incluyen formas acuáticas (Xiphosura, Eurypterida, Chasmataspida y Pycnogonida) y terrestres (la gran mayoría de los Arachnida). El archivo fósil de Xiphosura se remonta al período Cámbrico, y solo quedan unas pocas especies como representantes actuales, que habitan las costas marinas del este de América del Norte y de Asia. Los Eurypterida tienen un origen marino pero se habrían adaptado a las aguas salobres y dulces. Su registro fósil se extiende desde el Ordovícico al Pérmico. Algunas especies de este grupo alcanzaron tamaños de cerca de 2 m, por lo que también se los conoce con el nombre de Gigantostroma. No hay representantes vivientes.

Pycnogonida es un grupo bentónico marino, distribuido desde el intermareal hasta más de 7000 m de profundidad. Estos animales se alimentan de hidrozoos, esponjas, briozoos, entre otros invertebrados marinos, a los que succionan con sus proboscis. Se conocen algunas formas fósiles del Devónico Temprano, y recientemente Waloszek y Dunlop (2002) han descrito una larva del Cámbrico Tardío (Orsten) que presumen pertenece a este grupo.

Los Arachnida, exceptuando algunas arañas y ácaros que han adoptado existencia acuática secundaria, son terrestres. Sin embargo, los primeros Scorpionida (que datan del Silúrico) eran, casi con toda certeza, parcial o totalmente acuáticos. Son principalmente predadores, pero hay también formas herbívoras (Opilionida) y parásitas (Acari).

Los Myriapoda son terrestres, y viven bajo piedras y troncos, en la hojarasca, en el suelo, etc. Se hallan ampliamente distribuidos en regiones templadas y tropicales. El diplópodo *Pneumodesmus newmani* (Silúrico Medio) poseía espiráculos, siendo éste el artrópodo de respiración aérea más antiguo que se conoce (Wilson y Anderson, 2004).

Los Hexapoda constituyen un grupo multitudinario que incluye más de la mitad de los seres vivos. Muchos son plagas de cultivos, pero otros son imprescindibles para la polinización de las plantas con flores. Los hay también parásitos o vectores de enfermedades humanas y animales. Son esencialmente terrestres pero también abundan en los ambientes acuáticos. Aunque muchos hexápodos habitan en el medio marino, solo unas pocas chinches patinadoras (género *Halobates*) han colonizado el océano abierto, viviendo en forma permanente sobre la superficie del agua. Los primeros Hexapoda conocidos datan del Devónico y no tenían alas. Las primeras formas voladoras

aparecen en el Carbonífero Temprano. La adquisición de alas fue sin duda el cambio más significativo en la línea evolutiva de los insectos.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los registros de artrópodos fósiles se remontan con seguridad al Cámbrico Temprano, si bien en el Proterozoico Tardío (Ediacárico) de Australia ya se mencionan formas segmentadas, como *Parvancorina*, que podrían hallarse cerca de los ancestros de los artrópodos (Glaessner, 1980).

El Cámbrico Temprano y Medio incluye a los Trilobita, así como también a numerosos ejemplares con características artropodias, aunque difíciles de relacionar con alguno de los grupos vivientes de artrópodos. Las faunas de Burgess Shale (Cámbrico Medio de la Columbia Británica, Canadá) y Orsten (Cámbrico Temprano-Ordovícico Temprano de Suecia, Gran Bretaña, Canadá, Siberia y Australia) ejemplifican este período de la evolución de los artrópodos. La fauna de Burgess Shale incluye a trilobites y numerosas formas blandas de ubicación taxonómica problemática. Varias de ellas han sido incluidas tentativamente entre los crustáceos (*Canadaspis*, *Waptia*, etc.) o los quelicerados (*Sidneyia*, *Sanctacaris*, etc.), pero otras son de ubicación incierta. La fauna de Orsten comprende numerosos artrópodos diminutos, normalmente de menos de 2 mm de longitud. Durante su fosilización la cutícula quedaba a menudo cubierta por una capa fosfatizada, resultando a veces fósiles tridimensionales con un excelente grado de conservación. Gracias a esto se pudieron describir con un detalle asombroso larvas y adultos de numerosos crustáceos y otros taxones. Algunos de los géneros incluidos en esta fauna son *Rehbachella*, *Martinssonina* y *Skara*.

Del Ordovícico Tardío (Ashgill) de Sudáfrica se conoce el euryptérido *Onychopterella augusti*.

Los más antiguos picnogónidos y cirripedios se hallan en el Silúrico del hemisferio norte, donde también los euryptéridos estuvieron muy difundidos, y los trilobites (artrópodos dominantes hasta ese momento) comenzaron a declinar.

La biota de Waukesha (Wyoming, U.S.A.) del Llandoveryano tardío-Wenlockiano temprano (Silúrico Temprano) contiene preservaciones excepcionales de artrópodos y otros organismos. Entre los primeros hay trilobites, crustáceos, quelicerados y un miriápodo. Los crustáceos incluyen filocáridos, ostrácodos y al más

antiguo representante de Thylacocephala, taxón extinto en el Cretácico Tardío, pero cuyos primeros representantes datarían del Cámbrico.

Los miriápodos y escorpiones ya estaban presentes en los ambientes húmedos continentales del Silúrico Tardío europeo, y en el Downton (Silúrico Tardío de Inglaterra) hay restos cuticulares de artrópodos considerados terrestres, incluyendo a ciempiés y una araña.

El Devónico Temprano de Alemania proporcionó un xifosuro, un euryptérido, un picnogónido con opistosoma segmentado (*Palaeoisopus problematicus*), trilobites, escorpiones y crustáceos filocáridos. Los trilobites experimentaron durante estos tiempos importantes extinciones.

El conocido yacimiento escocés de Rhynie (Devónico Temprano) contiene arácnidos, crustáceos branquiópodos (*Lepidocaris*), ciertas formas de ácaros y el colémbolo *Rhyniella praecursor*. La mayoría de estos artrópodos son de muy pequeño tamaño.

En la localidad de Gilboa (Pragianio Medio de Nueva York) hay restos bien conservados de ácaros y otros arácnidos (algunos habrían sido capaces de producir seda), artrópléuridos y probables insectos.

Xifosúridos muy similares al *Limulus* actual fueron comunes durante el Carbonífero, cuando también abundaron los ostrácodos, y los malacostracos experimentaron una importante radiación evolutiva. En el notable yacimiento de Mazon Creek (Carbonífero Tardío de Illinois, E.U.A.) hay restos de isópodos, mientras que otros ambientes acuáticos o húmedos del Carbonífero del hemisferio norte estuvieron habitados por crustáceos conchostracos y sincáridos, escorpiones y artrópléuridos.

En el Carbonífero Temprano aparecen los insectos alados (Pterygota), entre otros las libélulas del género *Meganeura*, que llegaron a medir hasta 0,71 m de envergadura alar. Los arácnidos transformaron sus hábitos acuáticos en terrestres, pero al final del período se extinguieron muchos órdenes. La exuberante flora de entonces alojó a numerosos miriápodos, algunos de hasta 0,30 m de largo, como los arquipolípodos, que habrían vivido sobre las plantas.

Los mares pérmicos contuvieron a los últimos trilobites, que sin duda fueron los artrópodos más característicos del Paleozoico, cuya diversidad y abundancia los convirtieron en elementos de gran utilidad en la bioestratigrafía de dicha era, como fósiles guía. La crisis profunda que tuvo lugar a fines del Pérmico, no solo motivó su desaparición, sino también la

de otros artrópodos, principalmente los eurypitéridos y muchos arácnidos e insectos. De los últimos, desapareció casi una tercera parte de los órdenes existentes entonces.

El Pérmico continental gondwánico presenta una interesante diversidad de crustáceos conchostracos, entre los que se destaca el género *Leaia*, cuya área de distribución en el Pérmico Temprano incluía a Brasil, Argentina, Australia y Antártida. Los crustáceos pigocefalomorfos gondwánicos eran formas endémicas de Brasil (*Paulocaris*) y Sudáfrica (*Notocaris*). Durante el resto del Fanerozoico, las asociaciones de artrópodos se fueron modernizando paulatinamente. En los ambientes marinos continuaron dominando los ostrácodos y decápodos, que a partir del Jurásico contaron con langostas y camarones. En particular en el Triásico y Jurásico, los decápodos desarrollaron mecanismos eficientes para poder romper las conchillas de los bivalvos. En las regiones marinas litorales fueron frecuentes los limúlidos y cirripedios, mientras que en los ambientes continentales abundaron los ostrácodos y conchostracos. Pero sin duda, fueron los insectos los que desplegaron la mayor abundancia y diversidad en sus hábitos, incluyendo a los grupos sociales.

En el Cretácico la presencia de las fanerógamas dio nuevo impulso al desarrollo de los insectos, y en el Terciario Temprano el ámbar proveniente de la secreción de gimnospermas principalmente, contribuyó a la formación de importantes yacimientos, como el del Mar Báltico, que incluyen a numerosos insectos, miriápodos y otros organismos casi inalterados.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Cuvier en 1817 incluye a los anélidos y a los artrópodos dentro del taxón **Articulata**. Esta agrupación ha sido ampliamente aceptada por los zoólogos durante casi dos siglos, siendo hasta el presente una de las hipótesis con mayor consenso. La evidencia morfológica que sustenta este clado incluye: 1) la posesión de un cuerpo segmentado (metamérico), 2) la presencia de un cerebro supraesofágico y una cadena nerviosa ventral con un par de ganglios por segmento, y 3) la adición de nuevos segmentos a partir de la región posterior del cuerpo. Más recientemente, basado en el análisis del gen ribosomal 18S rRNA se obtuvo un clado formado por 8 taxones que comparten la capacidad de mudar sus cutículas al menos una vez durante su ciclo vital, y se rechaza la idea de que Annelida y Arthropoda sean grupos her-

manos. Los phyla propuestos para este clado, llamado **Ecdysozoa**, fueron: Nematoda, Nematomorpha, Priapulida, Kinorhyncha, Loricifera, Onychophora, Tardigrada y Arthropoda. El debate sobre Articulata *vs* Ecdysozoa está abierto, ya que hasta el momento no hay suficientes datos morfológicos, embriológicos o paleontológicos que apoyen, sin ambigüedad, alguna de las hipótesis en pugna.

La filogenia interna de los artrópodos también es un tema muy debatido y aún no resuelto. Tieggs y Manton (1958) sugirieron que los artrópodos son difiléticos, y Manton (1964) y Anderson (1973) van aún más allá y los consideraron polifiléticos. Por el contrario, la mayoría de los autores más recientes están a favor de la **monofilia** de los artrópodos. A continuación se revisan brevemente algunas de las hipótesis propuestas.

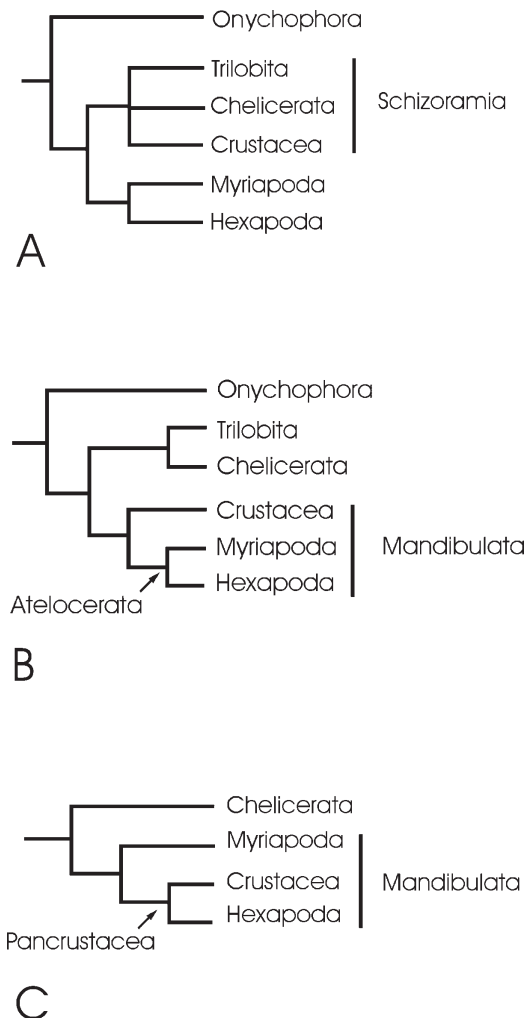


Figura 18. 13. Diversas hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de los grandes grupos de artrópodos.

Muchos paleontólogos y carcinólogos sugieren que los artrópodos son monofiléticos y se dividen en dos líneas evolutivas: una de éstas agrupa a las formas primariamente marinas (Crustacea, Chelicerata y Trilobitomorpha), y la otra a las formas terrestres (Myriapoda y Hexapoda). Al clado de las formas marinas lo denominan **Schizoramia** (nombre que hace referencia a sus apéndices birrámeos) (Figura 18. 13 A). Snodgrass (1938) y muchos otros autores también consideran que los artrópodos conforman un grupo monofilético, pero sugieren que los taxa que tienen mandíbulas conforman un grupo natural, distinto del que integran Chelicerata y Trilobitomorpha. Este clado, designado **Mandibulata**, estaría formado por Crustacea, Myriapoda y Hexapoda. A su vez, sugieren que Myriapoda y Hexapoda forman un grupo natural, al que denominan **Atelocerata** o **Tracheata** (Figura 18. 13 B). Las posibles sinapomorfías de Atelocerata serían: la posesión de apéndices unirrámeos, tráqueas y túbulos de Malpighi, y la ausencia del segundo par de antenas (de aquí el nombre de

Atelocerata, que significa «desprovisto de antenas»). Finalmente, en los últimos años fueron publicados varios trabajos filogenéticos basados sobre datos moleculares y estudios anatómicos del sistema nervioso y del ojo compuesto, que sostienen que Crustacea y Hexapoda forman un clado, que denominan «Pancrustacea» (Figura 18. 13 C).

Esta hipótesis sostiene que los hexápodos derivaron de los crustáceos, o de un antepasado común con los crustáceos. Este concepto desafía la hipótesis de que Myriapoda y Hexapoda forman un grupo monofilético, y considera que la adquisición de apéndices unirrámeos, tráqueas y túbulos de Malpighi, y la pérdida del segundo par de antenas son adaptaciones a la vida terrestre que aparecieron en forma independiente en estos dos grupos, por convergencia.

En resumen, si bien las relaciones de parentesco entre los grupos de Arthropoda han sido estudiadas por numerosos autores, aún no existe consenso sobre cuál hipótesis es la que mejor explica la evolución de este grupo.

BIBLIOGRAFÍA

- Abele, L.G. 1982. Systematics, the Fossil Record, and Biogeography. En: D. E. Bliss (ed.), *The Biology of Crustacea*. Vol. 1. Academic Press, New York. 319 pp.
- Anderson, D.T. 1973. *Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods*. Pergamon, Oxford. 495 pp.
- Benton, M.J. (editor). 1993. *The Fossil Record 2*. Chapman and Hall, London. 845 pp.
- Bottjer, D.J., Etter, W., Hagadorn, J.M. y Tang, C.M. 2002. *Exceptional Fossil Preservation*. Columbia University Press, New York. 403 pp.
- Boxshall, G.A. 1992. Copepoda. En: F. W. Harrison y A. G. Humes (eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. *Crustacea* 9: 347-384.
- Boxshall, G.A. 2004. The evolution of arthropod limbs. *Biological Reviews* 79: 253-300.
- Brusca, R.C. y Brusca, G.J. 2002. *Invertebrates*. Sinauer Associates. Massachusetts. 936 pp.
- Chapman, R.F. 1998. *The Insects. Structure and Function*. Cambridge University Press. 770 pp.
- Cisne, J.L. 1975. Anatomy of *Triarthrus* and the relationships of the Trilobita. *Fossils and Strata* 4: 45-63.
- Cohen, R.G. 1982. Notas sobre anostracos neotropicales (Crustacea). II. *Branchinecta rocaensis* sp. nov. *Physis*, B, 40 (99): 93-98.
- CSIRO. 1991. *The Insects of Australia*. Vol. 1. Cornell University Press, New York. 542 pp.
- Dow, J.A.T. 1986. Insect midgut function. *Adv. Insect Physiol.* 19: 187-328.
- Foelix, R.F. 1982. *Biology of Spiders*. Harvard University Press. 306 pp.
- Giribet, G. 2004. ¿Articulata o Ecdysozoa?: una revisión crítica de la posición de los artrópodos en el reino Animal. En: J. Llorente Bousquets, J. J. Morrone, O. Yáñez Ordóñez e I. Vargas Fernández (eds.), *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Universidad Nacional Autónoma de México. Volumen IV. pp. 45-62.
- Giribet, G., Edgecombe, G.D. y Wheeler, W.C. 1999. Sistemática y filogenia de Artrópodos: estado de la cuestión con énfasis en datos moleculares. En: A. Melic, J. J. De Haro, M. Méndez e I. Ribera (eds.), Volumen Monográfico. Evolución y Filogenia de Arthropoda. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 197-212.
- Glaessner, M.F. 1980. *Parvancorina* - an Arthropod from the Late Precambrian of South Australia. *Ann. Naturhist. Mus. Wein* 83: 83-90.
- Glaessner, M.F. 1984. *The dawn of animal life. A biohistorical study*. Cambridge University Press, Cambridge. 224 pp.
- Hannibal, J. 1981. Giant millipedes of the coal age. *The Explorer* 23 (2): 15-17.
- Kaestner, A. 1993. *Arthropoda (ohne Insecta)*. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Vol. 1(4). Gustav Fischer, Stuttgart. 1279 pp.
- Kukalová-Peck, J. 1986. New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Canadian Journal of Zoology* 65: 2327-2345.
- Lawrence, R.F. 1984. *The centipedes and millipedes of Southern Africa*. A Guide. A. Balkema, Rotterdam. 148 pp.

- McLaughlin, P.A. 1983. Internal Anatomy. En: L. H. Mantel (ed.), *Internal Anatomy and Physiological Regulation. The Biology of Crustacea* 5: 1-52.
- Manton, S.M. 1964. Mandibular mechanisms and the evolution of Arthropods. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 247: 1-183.
- Manton, S.M. 1977. *The Arthropoda: Habits, functional morphology, and evolution*. Clarendon Press, Oxford. 527 pp.
- Millot, J. y Vachon, M. 1949. Ordre des Scorpions. En: P. P. Grassé (ed.), *Traité de Zoologie* 6. Masson et Cie., Paris. pp. 386- 436.
- Moore, R.C. 1959. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part (O) Arthropoda 1*. The University of Kansas and the Geological Society of America. Kansas, Lawrence.
- Richards, O.W. y Davies, R.G. 1977. *Imms' General Textbook of Entomology. Structure, Physiology and Development*. Volume 1. 10th edition. Chapman & Hall, London. 418 pp.
- Rolfe, W.D.I. 1969. Arthropleurida. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Arthropoda 4*, R. The University of Kansas and the Geological Society of America. Kansas, Lawrence. 607-620.
- Snodgrass, R.E. 1935. *Principles of Insect Morphology*. McGraw Hill. New York. 667 pp.
- Snodgrass, R.E. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 97 (6): 1-159.
- Snodgrass, R.E. 1965. *A Textbook of Arthropod Anatomy*. Hafner Publishing Co. New York. 363 pp.
- Tiegs, O.W. y Manton, S.M. 1958. The evolution of the Arthropoda. *Biological Reviews* 33: 255-337.
- Vandel, A. 1949. Généralités. Composition de l'embranchement des Arthropodes. En: P.-P. Grassé (ed.), *Traité de Zoologie* 6. Masson et Cie., Paris. pp. 79-158.
- Waloszek, D. y Dunlop, J.A. 2002. Larval sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the Upper Cambrian 'Orsten' of Sweden, and the phylogenetic position of pycnogonids. *Palaeontology* 45 (3): 421-446.
- Wilson, H. M. y Anderson, L.I. 2004. Morphology and taxonomy of Paleozoic millipedes (Diplopoda: Chilognatha: Archipolypoda) from Scotland. *Journal of Paleontology* 78 (1): 169-184.



M. Franco **Tortello**
 Beatriz G. **Waisfeld**
 Norberto E. **Vaccari**

INTRODUCCIÓN

Los trilobites fueron artrópodos marinos paleozoicos, provistos de una cutícula dorsal mineralizada (exoesqueleto) y fosilizable, la que permitió que tengan gran representación en el registro fósil. Desde que aparecen en el Cámbrico Temprano, su diversidad alcanzó valores elevados en el Cámbrico Tardío-Ordovícico, para decrecer durante el Silúrico-Devónico y reducirse aún más en el Paleozoico Tardío, antes de extinguirse a fines del Pérmico.

Durante los 300 m.a. de su historia evolutiva, estos organismos desarrollaron una amplia gama de modificaciones en el exoesqueleto, adquiriendo distintos hábitos de vida y notable capacidad de adaptación a los diversos ambientes marinos, desde sublitorales hasta profundos. Aunque la mayoría posee tamaños que

oscilan entre 30 y 100 mm, muchos alcanzan dimensiones desde 2 mm hasta más de 70 cm. Se describieron alrededor de 5000 géneros y gran cantidad de especies, muchas de ellas valiosas en la resolución de problemas estratigráficos, paleobiogeográficos y paleoecológicos.

MORFOLOGÍA DEL EXOSQUELETO (CAPARAZÓN)

Los trilobites estaban protegidos por un exoesqueleto dorsal fuertemente calcificado, de simetría bilateral y convexidad variable, que continuaba ventralmente como un doblez marginal angosto. Dicho exoesqueleto es ovalado o subelíptico en vista dorsal y está dividido transversalmente en tres regiones: el **céfalo**, o placa formada por la fusión de los somitos an-

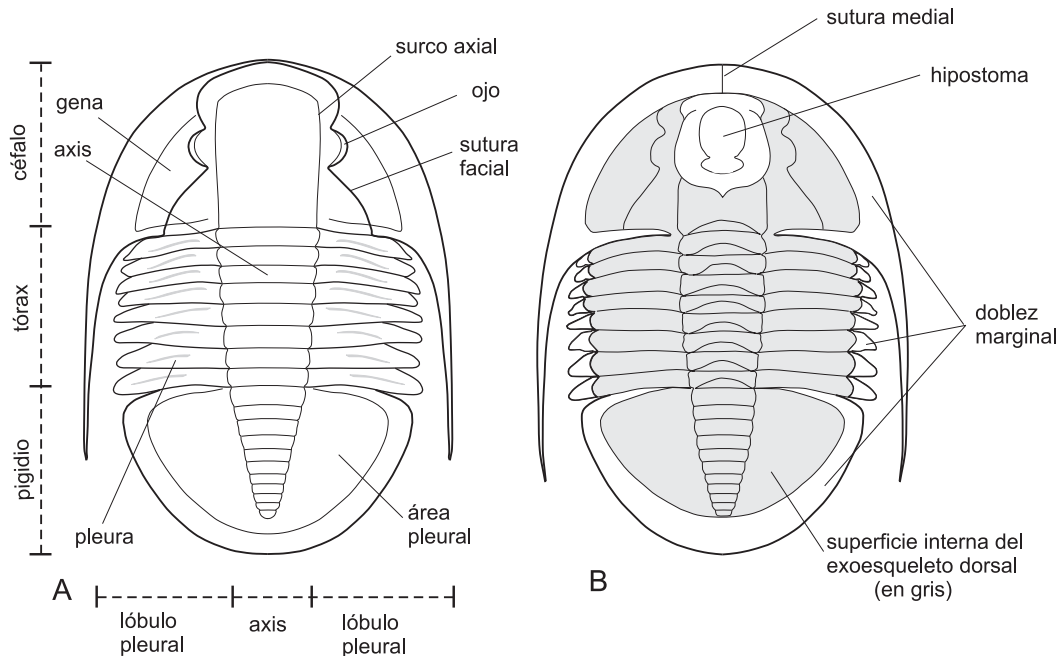


Figura 19. 1. Morfología básica del exoesqueleto de un trilobite: A. vista dorsal; B. vista ventral.

teriores; un **tórax** representado por una sucesión de segmentos articulados entre sí; y el **pigidio** que, al igual que el céfalo, es una placa única, constituida por la fusión de los somitos posteriores (Figura 19. 1). A su vez, un par de **surcos axiales** divide longitudinalmente al exoesqueleto en un lóbulo central (**axis**, **raquis**) y dos lóbulos laterales (**genas** en el céfalo; **área pleural** o **campos pleurales** en el tórax-pigidio), a los cuales hace alusión el término «Trilobita».

Asimismo, los trilobites presentan otros caracteres diagnósticos: órganos visuales de alta complejidad, formados por numerosas lentes de composición calcítica; líneas de sutura que facilitaban el desprendimiento de la vieja cutícula durante la muda; dos placas ventrales (**placa rostral** e **hipostoma**) localizadas por delante de la boca; un par de antenas unirrámeas de posición preoral y una sucesión de apéndices birrámeos dispuesta a lo largo de la zona ventral. Estos caracteres se tratan con detalle en las secciones siguientes.

CÉFALO (REGIÓN DORSAL)

El céfalo presenta un contorno variable, subcircular a semielíptico, subtriangular o trapezoidal. La mayoría de las especies posee una región axial elevada, denominada **glabela**, que está definida anterior y lateralmente por un **surco preglabellar** y los **surcos axiales** (Figura 19. 2 A-D). La forma, tamaño y convexidad de la glabela son altamente variables. Su estructura típica incluye los **surcos laterales** transversos S0 (= occipital), S1, S2, etc., que delimitan un **anillo occipital** y una sucesión de **lóbulos laterales** (L1, L2, etc.), los cuales reflejan el patrón de segmentación original del céfalo. A su vez, por delante del par anterior de surcos laterales suele diferenciarse un **lóbulo glabellar frontal**. En algunos casos, un par de surcos laterales atraviesa la glabela de lado a lado, formando una estructura continua denominada **surco transglabellar** (véase surco S1 en Figura 19. 2 A). La parte central de la glabela de numerosos taxones muestra un **nodo axial**. De manera similar, el anillo occipital puede tener un **tubérculo mediano** o una **espina occipital** (Figura 19. 2 B).

Cuando la glabela no llega a contactar al borde cefálico anterior, el espacio genal comprendido entre dicho borde y el surco preglabellar recibe el nombre de **campo preglabellar** (Figura 19. 2 A). En la mayoría de los trilobites las **genas** (mejillas) exhiben un par de **suturas faciales** que presentan tres tramos bien definidos: anterior (por delante de los ojos),

periocular (en el lóbulo ocular) y posterior (por detrás de los ojos). Las suturas faciales dividen a las genas en una porción proximal en contacto con la glabela (**fixígenas** = **mejillas fijas**) y una porción distal (**librígenas** = **mejillas libres**). El conjunto de fixígena + glabela conforma el **cranidio**. Al igual que la línea de articulación cefálico-torácica, las suturas faciales representan líneas de debilidad por donde se rompían los caparazones que eran desechados durante la ecdisis. Por tal razón, en el registro geológico es frecuente encontrar cranidios separados de las correspondientes librígenas.

Las genas exhiben **lóbulos oculares**, sobre los que se disponen los órganos visuales. El tramo periocular de la sutura facial divide al lóbulo ocular en dos partes: el lóbulo palpebral y la superficie visual. El **lóbulo palpebral** es una protuberancia con forma de medialuna, reniforme o semielíptica, localizada sobre la fixígena y separada del resto de la mejilla fija por un **surco palpebral**; mientras que la **superficie visual**, de convexidad variable y contorno de medialuna a semielíptico, se localiza sobre la librígena y contiene las lentes que conforman el típico ojo compuesto del phylum Arthropoda. En varios casos, una banda delgada y convexa, denominada **arista ocular**, atraviesa la mejilla fija conectando el ángulo antero-lateral de la glabela y el lóbulo palpebral (Figura 19. 2 A).

En la mayoría de los trilobites existe un **surco del borde** a cierta distancia del margen cefálico, dispuesto en forma paralela a este último, que delimita un **borde cefálico**. Según su posición, los tramos de este borde son denominados anterior, lateral y posterior. El ángulo pósterolateral del céfalo recibe el nombre de **ángulo genal** y puede estar prolongado en una **espina genal**. En algunas especies también existen espinas pares en los bordes anteriores, laterales y posteriores del céfalo, o una estructura impar proyectada desde el margen cefálico anterior (**proceso frontal**) (Figura 19. 2 A-D).

La sutura facial (Figura 19. 2 E-G) se denomina **opistoparia** cuando su tramo posocular contacta el margen cefálico posterior, de manera que el ángulo genal queda comprendido en la mejilla libre. A su vez, es **proparia** si el tramo posocular corta el margen cefálico lateral, quedando el ángulo genal en la mejilla fija; **gonatoparia** cuando la sutura facial bisecta el ángulo genal y **marginal** con la sutura ubicada a lo largo del margen cefálico, de manera que no es visible en vista dorsal.

La superficie interna del exoesqueleto cefálico dorsal puede presentar proyecciones pares, a

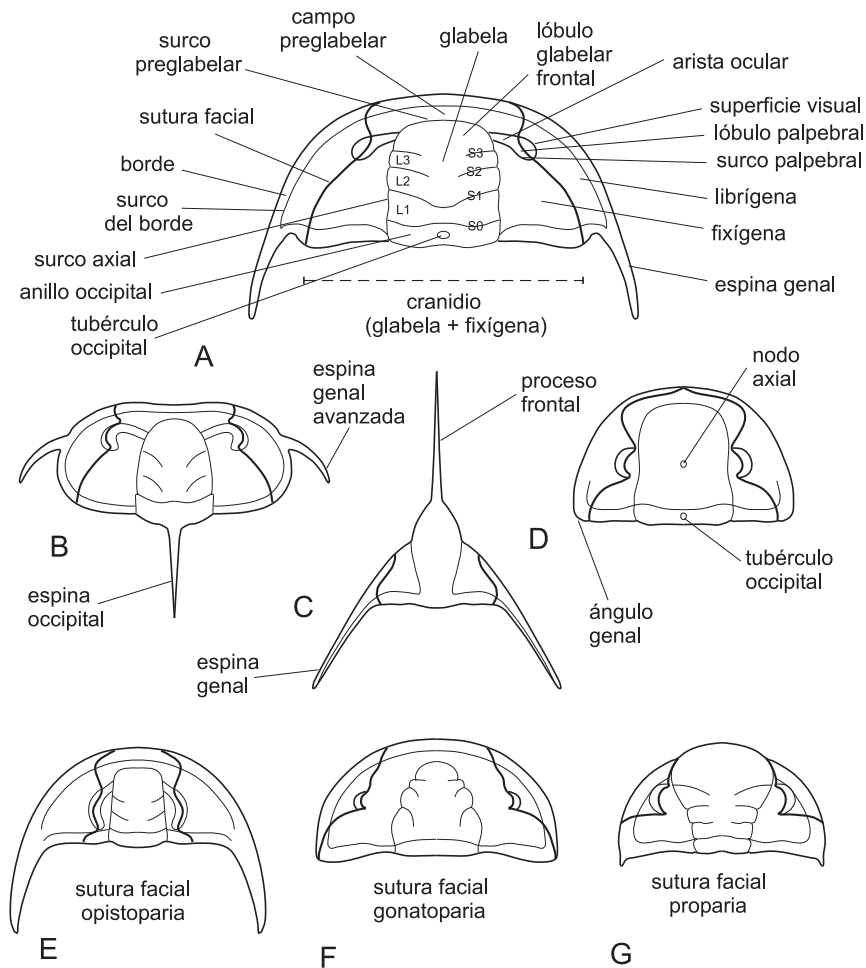


Figura 19. 2. Céfalos (vista dorsal). A. *Plicatolina scalpta* (Cámbrico Superior): S0, S1, S2, S3: surcos laterales de la glabella; L1, L2, L3: lóbulos laterales de la glabella; B. Olenidae (Cámbrico Superior); C. *Lonchodomas* (Ordovícico); D. *Niobella* (Cámbrico Superior-Ordovícico Inferior); E. *Prosaukia* (Cámbrico Superior); F. *Flexicalymene* (Ordovícico); G. *Dalmanitina* (Ordovícico) (A. modificado de Harrington y Leanza, 1957; B-G. modificados de Moore, 1959).

modo de engrosamientos o nodosidades (**apodemas**), dispuestas a lo largo de la región axial (Figura 19. 3 A). Sobre estas estructuras se insertaban los músculos de los apéndices y de diversos órganos internos, así como los músculos y ligamentos que permitían la extensión del cuerpo y el enrollamiento.

CÉFALO (REGIÓN VENTRAL)

La región ventral del céfalo exhibe típicamente un **doblez** de tamaño variable y un par de **escleritos ventrales** calcificados de posición preoral (**placa rostral** e **hipostoma**) (Figura 19. 3). Estos últimos están delimitados por **suturas ventrales** que suelen contactarse con el tramo anterior de la sutura facial y que, al igual que esta última, eran funcionales durante la muda.

La **placa rostral** constituye una región del doblez demarcada por las **suturas rostral, conectivas** e **hipostomal** (Figura 19. 3 A). Esta placa puede ser conspicua y adquirir distintas formas, de triangular a trapezoidal, o estar reducida o ausente, en cuyo caso las suturas conectivas pueden fusionarse en una sutura única (**sutura medial**) (Figura 19. 3 B) o desaparecer (Figura 19. 3 C).

El **hipostoma** se sitúa detrás del doblez céfalico anterior y generalmente por debajo de la parte más convexa de la glabella. No es frecuente hallarlo *in situ*, unido al céfalo, ya que solía separarse del resto del exoesqueleto durante la muda. El tamaño y la forma del hipostoma son muy variables, pero su estructura básica en general comprende un cuerpo medio prominente y un borde bien definido (Figura 19. 3 D). Dos surcos laterales dividen al cuerpo

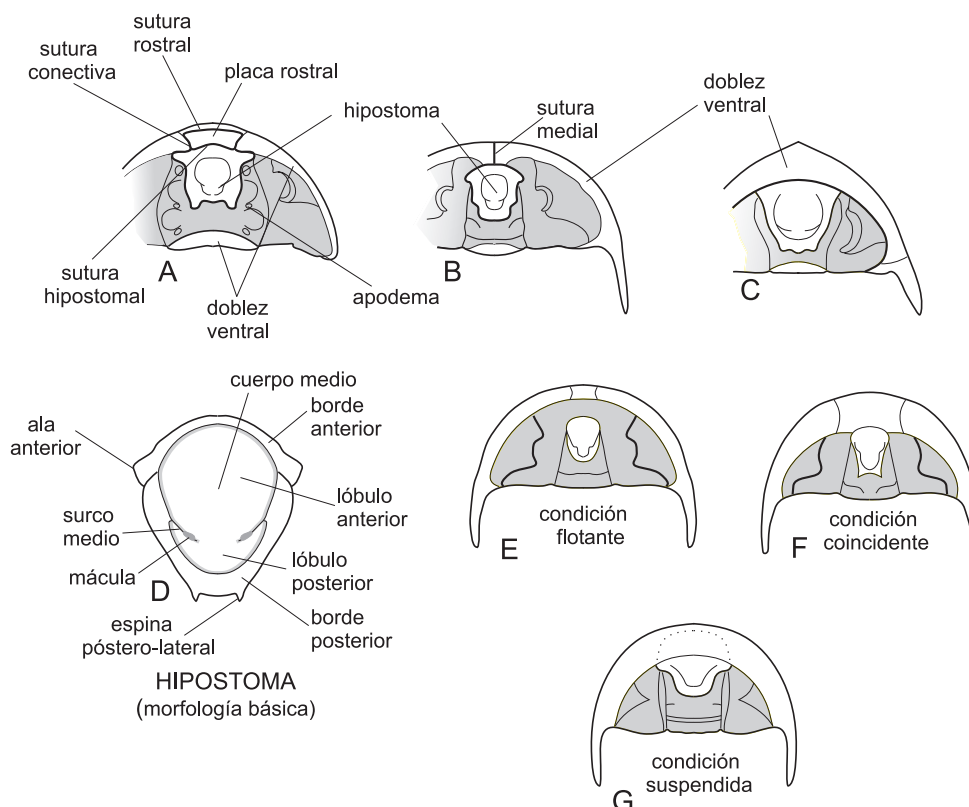


Figura 19.3. Céfalos (vista ventral). A. *Calymene* (Silúrico-Devónico); B. *Proceratopyge* (Cámbrico Medio-Ordovícico Inferior); C. *Lygdozoon* (Silúrico); D. *Ceraurina* (Ordovícico); E. condición flotante; F. condición coincidente; G. condición suspendida (modificado de Fortey, 1990 a; Kaesler, 1997).

medio en un lóbulo anterior conspicuo y otro lóbulo posterior más reducido. A su vez, el borde hipostomal suele presentar alas anteriores, alas posteriores y espinas póstero-laterales. Sobre los surcos laterales del hipostoma generalmente se distingue un par de protuberancias ovoides, las **máculas**, de posible función sensorial o para la inserción muscular.

El hipostoma puede relacionarse con el resto del céfalo de diferentes formas (Figura 19.3 E-G). En la **condición flotante** (*natant*) esta placa se sitúa por debajo de la porción anterior de la glabella y no contacta el margen posterior del doblez ventral, sino que se ubica ligeramente detrás de dicho margen. En la **condición coincidente** (*conterminant*), el hipostoma se dispone por debajo de la porción anterior de la glabella y se contacta con el margen interno del doblez cefálico a través de la sutura hipostomal. La **condición suspendida** (*impudent*) difiere de la coincidente porque la posición del hipostoma y de la anteroglabela no coinciden.

El resto de la superficie ventral del céfalo estaba protegida por un tegumento no mineralizado (**tegumento ventral**), que en la mayoría de los casos no se fosilizaba. Sobre esta super-

ficie se disponían los apéndices cefálicos (un par de antenas unirrámeas y tres pares de apéndices birrámeos), de preservación infrecuente.

TÓRAX

El tórax está formado por segmentos similares, los cuales se articulan entre sí y con el céfalo y el pigidio. El número de somitos del adulto es variable según los grupos, oscilando entre 2 y 61. Los surcos axiales dividen a cada segmento en un lóbulo central, denominado **anillo axial**, y un par de **pleuras** laterales (Figura 19.4 A).

El **anillo axial** posee convexidad variable y puede ser liso o estar provisto de gránulos, tubérculos o espinas. Cada anillo axial se prolonga hacia adelante para formar un **semianillo articulante**, el cual se dispone por debajo del margen posterior del segmento torácico precedente, sirviendo como guía durante la flexión del tórax. Este semianillo está separado del resto del anillo axial por un **surco articulante** de disposición transversal.

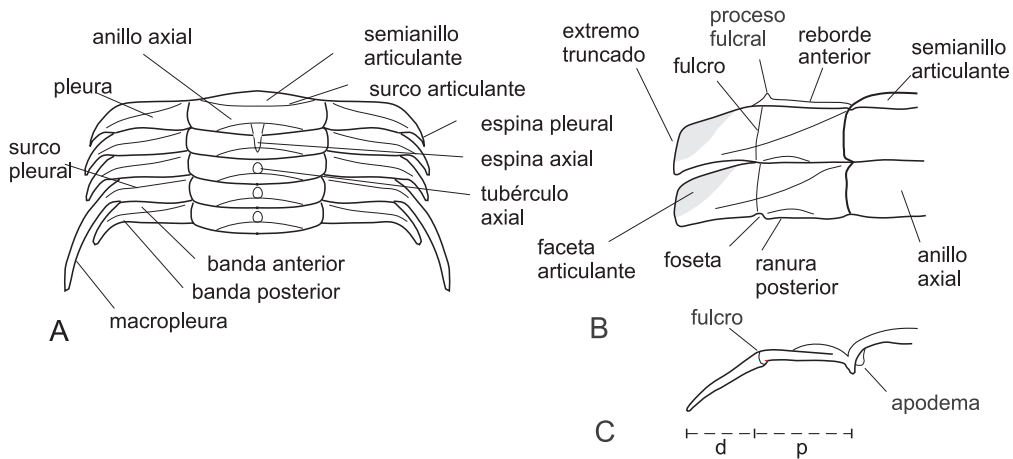


Figura 19.4. Tórax. A. vista dorsal de los segmentos anteriores; B. vista dorsal (parcial) de dos segmentos; C. vista anterior (parcial) de un segmento, p: región pleural proximal, d, región pleural distal.

En la mayoría de los trilobites cada **pleura** posee un **surco pleural** oblicuo que delimita una **banda anterior** y otra **banda posterior**. A su vez, las pleuras están divididas en una **región proximal**, de disposición horizontal o levemente convexa, y otra **región distal** que suele estar arqueada hacia abajo. El límite entre ambas regiones está marcado por una línea denominada **fulcro**. Las partes proximales de las pleuras adyacentes suelen estar articuladas entre sí mediante el encaje de un reborde del margen anterior, dentro de una ranura dispuesta sobre el margen posterior del segmento precedente. A su vez, en ocasiones el fulcro posee un proceso anterior que se acopla a una foseta localizada sobre el borde posterior del somito vecino, fortaleciendo aún más la articulación (Figura 19.4 B).

Por su parte, las secciones distales de las pleuras suelen estar separadas entre sí. Sus extremos pueden ser redondeados, truncados, o estar prolongados en espinas de longitud variable. El exoesqueleto de algunas familias presenta un par de pleuras mucho más desarrollado que los pares restantes, con espinas laterales de gran tamaño (**macropleuras**). A su vez, algunos segmentos torácicos pueden tener **facetas articulares** que, cuando el organismo está enrollado, se encajan por debajo del segmento precedente, permitiendo el acercamiento del céfalo y el pigidio.

La superficie interna del exoesqueleto dorsal presenta una sucesión de **apodemas** pares situados por debajo del surco articulante, próximos a los surcos axiales (Figura 19.4 C). Sobre estas estructuras se insertaban los músculos relacionados con el movimiento de los apéndices, la flexión del cuerpo y el enrollamiento.

La superficie ventral del tórax está caracterizada por una serie de apéndices birrámeos y un tegumento no calcificado, de preservación infrecuente.

PIGIDIO

Esta placa está formada por la fusión de un número variable (desde 2 a más de 20) de segmentos caudales. Su contorno es generalmente semielíptico, aunque en varios casos adopta otras formas (semicircular, triangular, pentagonal o subcuadrangular). Asimismo, su tamaño relativo varía considerablemente: el trilobite es denominado **micropigio** si el pigidio es más pequeño que el céfalo, **isopigio** si ambas placas tienen dimensiones similares, y **macropigio** cuando el pigidio es más grande que el céfalo.

Los surcos axiales delimitan un lóbulo axial convexo (**axis**) y un par de **pleuras**, las cuales se prolongan ventralmente para formar un doblez de desarrollo variable (Figura 19.5 A). El axis está formado por la sucesión de anillos axiales, cada uno de los cuales representa un somito corporal. Estos anillos pueden ser lisos o estar ornamentados con gránulos, tubérculos o espinas. El anillo anterior desarrolla un semianillo articulante para facilitar la articulación con el tórax.

Un **surco del borde**, dispuesto en forma paralela al margen pigidial, divide a las pleuras en dos regiones: campos pleurales y borde pigidial. Los **campos pleurales** generalmente exhiben una segmentación manifiesta, representada por dos tipos de surcos: **pleurales** e **interpleurales**. Los surcos pleurales suelen ser

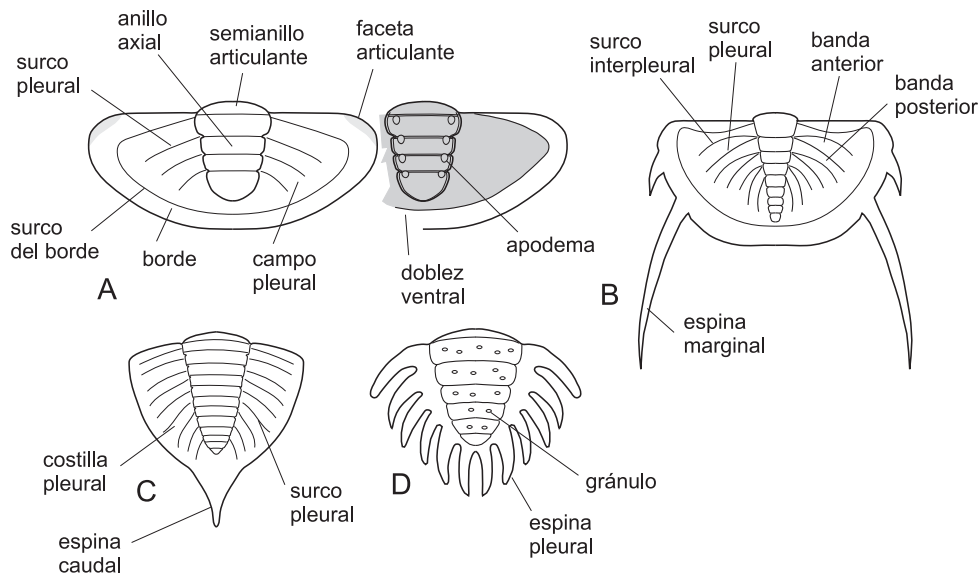


Figura 19. 5. Pigidio. A. morfología general en vistas dorsal y ventral; B. *Dichelepyge pasquali* (Ordovícico); C. Proetida; D. Cheirurina (A. modificado de Kaesler, 1997).

profundos y fuertemente curvados hacia atrás, mientras que los interpleurales generalmente son más superficiales y menos oblicuos (Figura 19. 5 B). Los primeros son homólogos a los surcos pleurales torácicos, mientras que los segundos representan las líneas de contacto entre dos somitos adyacentes. Como ocurre en el tórax, los surcos pleurales dividen a cada segmento pleural en una **banda anterior** y otra **banda posterior**. La banda posterior de un segmento y la anterior del somito siguiente pueden fusionarse para formar **costillas pleurales**.

El **borde pigidial** presenta una convexidad variable y puede ser continuo o estar provisto de espinas marginales pares. A su vez, algunos taxones exhiben una espina impar de posición caudal (Figura 19. 5 C). Un par de facetas articulares dispuestas en los ángulos anterolaterales del pigidio facilitaba la articulación con el tórax durante el enrollamiento.

La superficie interna del exoesqueleto pigidial dorsal suele exhibir una sucesión de apodemas, los cuales ofrecían superficies de inserción a los músculos corporales y de los apéndices.

Ventralmente, el pigidio presenta estructuras que comúnmente no se preservan (apéndices birrámeos y tegumento no mineralizado).

MICROESTRUCTURA DEL EXOESQUELETO Y ÓRGANOS SENSORIALES ASOCIADOS

El exoesqueleto tiene espesores variables, desde 5 μm hasta 1 mm, y una composición do-

minada por calcita con bajo contenido de magnesio. Los cristales de calcita se disponen típicamente en dos capas (prismática y principal). La **capa prismática** (externa; **exocutícula**) es relativamente fina, abarcando entre 10 y 30 % del espesor total de la cutícula, y se compone de cristales grandes con el eje *c* perpendicular a la superficie. Por su parte, la **capa principal** (**endocutícula**) es mucho más gruesa y está formada por microcristales dispuestos en láminas paralelas a la superficie, fijadas por un cemento orgánico de naturaleza proteica. Las regiones periféricas de esta capa suelen tener láminas dispuestas en forma apretada, mientras que la región central posee láminas más espaciadas entre sí (Figura 19. 6 A). A su vez, como es típico en los artrópodos, el exoesqueleto posee una **epicutícula** orgánica extremadamente delgada, que en general no se conserva fósil.

La cutícula está atravesada por una serie de **canales porales** perpendiculares a la superficie (Figura 19. 6 A). Los mismos pueden ser rectos o enrollados en espiral y en general presentan la abertura terminal en forma de embudo. Su disposición no es homogénea, ya que suelen ser más abundantes en los bordes del exoesqueleto. Estas estructuras habrían alojado órganos sensoriales (cilios) y glándulas tegumentarias. Por analogía con los artrópodos vivos, dichos órganos pudieron ser capaces de captar información diversa sobre el ambiente (vibraciones, cambios químicos en el medio, etc.).

Numerosas familias de trilobites poseen un complejo sistema de repliegues subparalelos

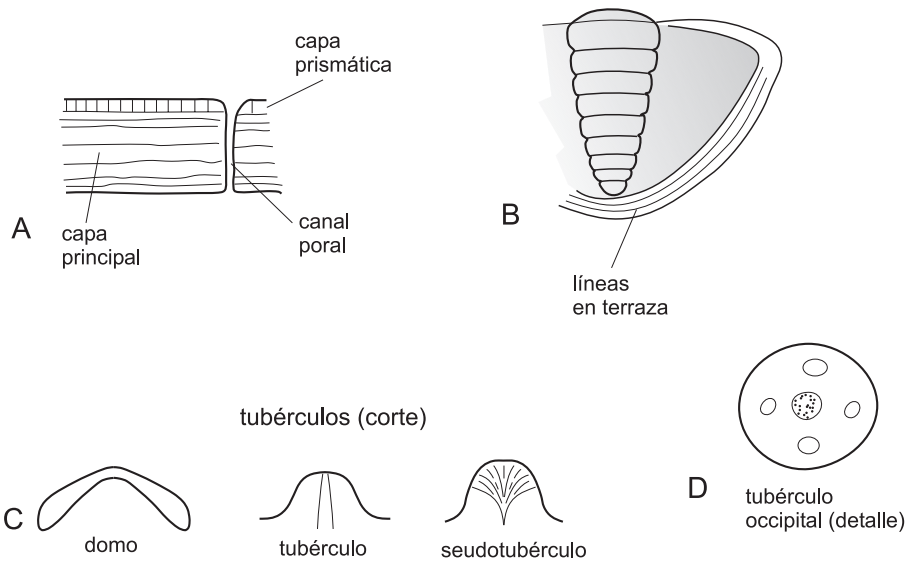


Figura 19. 6. Microestructura del exoesqueleto y órganos sensoriales. A. detalle (en corte) de la cutícula; B. líneas en terraza; C. tubérculos (en corte, a gran aumento); D. detalle del tubérculo occipital en *Olenus*.

entre sí, escalonados «en terraza» (**líneas en terraza**), que suele estar mejor representado en los bordes del céfalo y del pigidio, el doblez ventral, el hipostoma y la región distal de las pleuras, generalmente en forma subparalela al margen del exoesqueleto (Figura 19. 6 B). Su función fue posiblemente sensorial, relacionada con la detección de cambios en la dirección de las corrientes de agua. Asimismo, según algunos autores las líneas en terraza pueden haber facilitado el agarre del exoesqueleto al sustrato, o reforzado el contacto del céfalo y el pigidio durante el enrollamiento (ver Paleocología).

La cutícula puede presentar otras estructuras sensoriales, tales como **pústulas** y **gránulos** (Figura 19. 5 D) de variado tamaño y distribución. A su vez, los **tubérculos** (Figura 19. 6 C-D) son protuberancias que posiblemente alojaban cilios de función táctil y quimiorreceptora. Vistos al microscopio, reciben distintos nombres: los **domos** poseen su región apical adelgazada y por debajo subsiste un espacio hueco; los **tubérculos propiamente dichos** tienen un canal central que abre en el ápice, mientras que los **seudotubérculos** son estructuras provistas de un sistema de canales porales más complejo (Figura 19. 6 C). Los mismos suelen concentrarse en regiones próximas a los márgenes del céfalo, en donde la recepción de información sensorial era particularmente útil.

La glabella y el anillo occipital frecuentemente poseen un **tubérculo mediano (occipital)** (Figura 19. 2 A y D) que habría constituido un

órgano fotorreceptor. En algunos casos es una simple depresión circular sobre la superficie interna del exoesqueleto, representada como un nodo delicado en los moldes internos. En otros casos, el tubérculo mediano puede ser un domo, un tubérculo típico, o una estructura más compleja caracterizada por tener cuatro depresiones pequeñas dispuestas simétricamente alrededor de una perforación central más grande (Figura 19. 6 D). Este último es interpretado como un órgano dorsal o un complejo glandular-sensorial comparable al de las larvas de ciertos crustáceos actuales.

Algunos taxones de la familia Cyclopygidae (orden Asaphida) presentan un par de tubérculos sobre el tercer segmento torácico, que se interpreta como un **órgano luminiscente** (Figura 19. 12 F). Los miembros de esta familia eran formas neotónicas que habitaban en aguas profundas. Como ocurre en varios artrópodos mesopelágicos actuales, la emisión de señales lumínicas cumpliría un papel importante en el ciclo reproductivo, facilitando el reconocimiento de los miembros de una misma especie durante periodos de madurez sexual.

El hipostoma de ciertos trilobites posee **máculas** (Figura 19. 3 D) cubiertas por pequeños tubérculos, los cuales asemejan las lentillas de un ojo compuesto. Según algunos autores, las máculas podrían homologarse con los ojos ventrales de los limúlidos actuales. No obstante, otros autores las consideran áreas especiales de inserción de músculos hipostomales.

ENROLLAMIENTO Y ESTRUCTURAS EXOESQUELETALES ASOCIADAS

Muchos trilobites poseían la capacidad de enrollarse frente a condiciones adversas o para protegerse del ataque de predadores. El exoesqueleto enrollado representa una cápsula parcial o completamente cerrada, con el céfalo y el pigidio en contacto entre sí (Figura 19. 7 A). Para lograr esta singular disposición es importante el papel que cumplían los extremos de las pleuras, que se imbricaban al nivel de las **facetas articulantes** para permitir la flexión del tórax. Por su parte, una serie de protuberancias dispuestas sobre los rebordes ventrales torácicos, denominadas **órganos de Pander**, actuaban como topes para evitar un solapamiento excesivo de las pleuras, impidiendo que éstas se doblaran hacia arriba durante el enrollamiento (Figura 19. 7 B-C).

Existen diferentes tipos de enrollamiento. En el más común, los márgenes del céfalo y del pigidio tienen contornos equivalentes y coinciden exactamente (enrollamiento esferoidal). Este tipo estuvo muy difundido en los trilobites isopigios. Por su parte, los trilobites micropigios

disponían el pigidio por debajo del área frontal del céfalo (enrollamiento doble), o se enrollaban parcialmente (Figura 19. 7 D-F).

Muchos trilobites poscámbricos presentan estructuras que refuerzan el contacto de distintos puntos del exoesqueleto cuando el organismo está enrollado. Estas estructuras, denominadas **coaptativas**, pueden ser de distinto tipo. En algunos casos consisten en una serie de dientes y fosetas complementarios dispuestos sobre los rebordes ventrales del céfalo y pigidio. Ciertos géneros poseen una cresta sobre el doblez céfálico (Figura 19. 7 H) que se corresponde exactamente con un surco en el doblez pigidial. Otros trilobites muestran un surco profundo (**surco vincular**) a lo largo del doblez céfálico, en el cual se encaja el margen pigidial; en este ejemplo, las pleuras posteriores del tórax pueden alojarse en cavidades dispuestas a ambos lados del surco vincular (Figura 19. 7 G). Asimismo, se documentaron casos en los que el cuerpo medio del hipostoma posee una protuberancia conspicua (**rincos**) que durante el enrollamiento se apoyaba en una depresión de la superficie ventral del pigidio. En algunos géneros, las líneas en te-

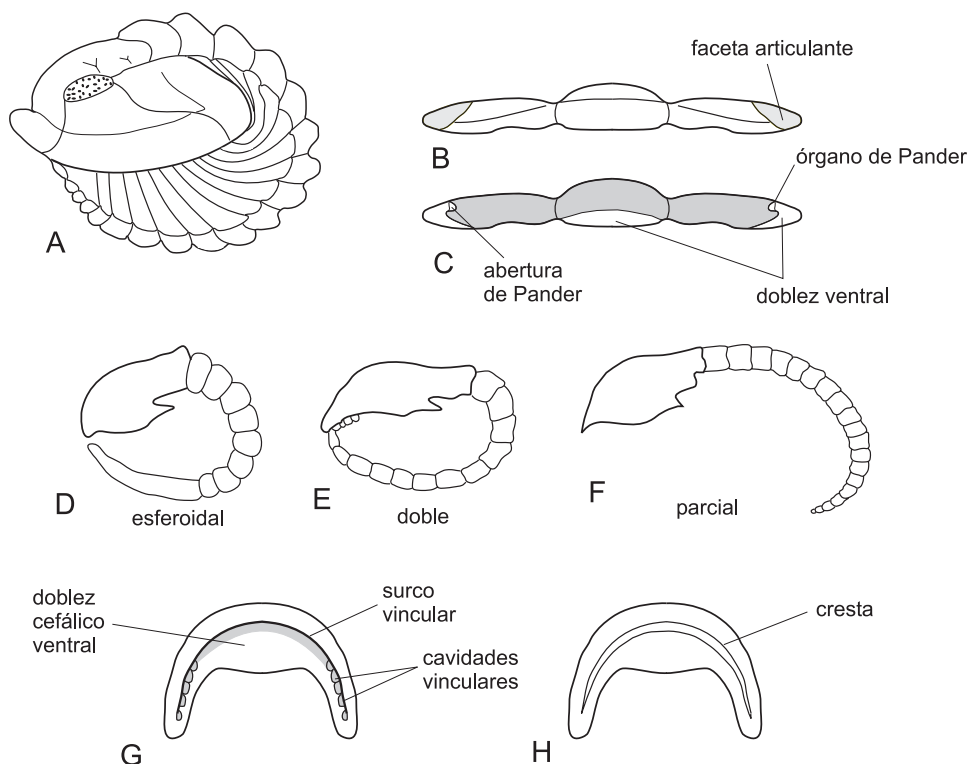


Figura 19. 7. Enrollamiento. A. *Flexicalymene* (Ordovícico), ejemplar enrollado; B-C. segmento torácico (vistas dorsal y ventral), mostrando facetas articulantes y órganos de Pander; D-F. tipos de enrollamiento; G-H. estructuras coaptativas; G. doblez ventral del céfalo de *Phacops* (Devónico), mostrando surco vincular y cavidades vinculares; H. doblez céfálico ventral con cresta (D-F. basado en Bergstrom, 1973).

rza también pueden haber contribuido a reforzar el contacto de los rebordes ventrales del céfalo y el pigidio.

ANATOMÍA

OJOS

El aparato ocular compuesto de los trilobites reviste especial interés por su elevada complejidad morfológica y funcional. La microestructura de sus lentes permitía una transmisión muy eficaz de la luz, que seguramente derivaba en la formación de imágenes de alta resolución. Dado que aparece tempranamente en la evolución (los primeros trilobites cámbricos ya lo poseían), es el sistema visual más antiguo que se conoce.

Las superficies oculares se localizan simétricamente a ambos lados de la glabella, sobre las mejillas libres. Su forma es usualmente de medialuna, o bien arriñonada, cónica o globosa. Asimismo, su tamaño es extremadamente variable, desde muy reducido (hapalopleúridos) hasta excepcionalmente grande (telefínidos) (Figura 19. 8 A-C). La superficie visual se dispone sobre una plataforma ocular, la cual excepcionalmente puede proyectarse, junto al lóbulo palpebral, para formar un pedúnculo ocular (Figura 19. 8 D).

Cada ojo estaba formado por numerosas unidades visuales (omatidios) dispuestas radialmente, lo que permitía obtener un campo visual amplio. Los omatidios consistían principalmente en una lente que reflejaba la luz a células fotorreceptoras (rabdoma) localizadas por debajo (Figura 19. 8 E). Cada lente estaba formada por un cristal individual de

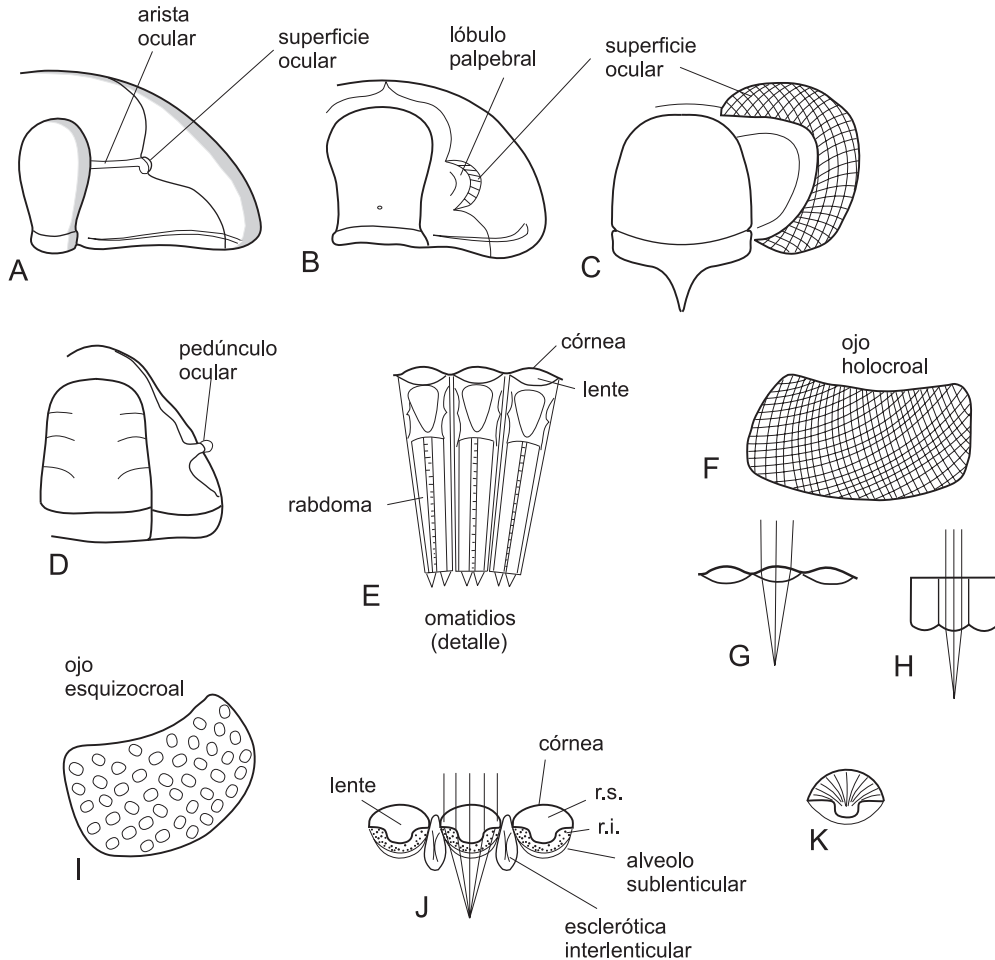


Figura 19. 8. Ojos. A-C. ojos con diferentes grados de desarrollo; D. Homalonotidae, pedúnculo ocular; E. omatidios (detalle de un corte); F-H. ojo holocroal: F. aspecto general; G-H. lentes (en corte), mostrando el trayecto de los haces lumínicos; I-K. ojo esquizocroal: I. aspecto general; J. lentes (en corte), mostrando el trayecto de los haces lumínicos; r.s.: región superior; r.i.: región inferior; K. lente especializado, con cristales de calcita dispuestos en forma de abanico (modificado de Clarkson, 1998).

calcita con su eje c dispuesto en forma perpendicular a la superficie ocular. Esta disposición era altamente funcional ya que evitaba la difracción de la luz, favoreciendo la formación de imágenes más nítidas. Las lentes estaban protegidas por una membrana córnea equivalente a la capa cuticular prismática, con la cual se continuaba lateralmente.

Los ojos de los trilobites adultos presentan dos morfotipos principales: **holocroales** y **esquizocroales**. Los holocroales son los más primitivos y más comunes, encontrándose en la mayoría de los órdenes, desde el Cámbrico hasta el Pérmico, mientras que los esquizocroales derivaron de los primeros y se encuentran únicamente en el suborden Phacopina (Ordovícico-Devónico). El ojo holocroal posee cuantiosas lentes pequeñas, dispuestas en forma apretada, con sus bordes en contacto entre sí (Figura 19. 8 F). Éstas son usualmente biconvexas (Figura 19. 8 G) o plano-convexas (Figura 19. 8 H), de contorno circular o poligonal, con un diámetro de alrededor de 100 μm , en un número que puede ascender a 15000. El conjunto de lentes está cubierto por una membrana córnea única.

Por su parte, los ojos esquizocroales se hallan formados por lentes biconvexas, de contorno circular, más grandes y menos numerosas que las de los ojos holocroales (Figura 19. 8 I). El diámetro de las lentes está comprendido entre 120 y 750 μm y su número es menor a 700. Cada lente montada sobre un alvéolo sublenticular posee su propia córnea individual, y está separada de las vecinas por un material intersticial (esclerótica interlenticular) que tiene la misma estructura que el resto de la cutícula. Estudios de microscopía han revelado que el interior de cada lente lleva una superficie ondulada que separa dos regiones bien definidas (superior e inferior), las cuales poseen índices de refracción ligeramente diferentes (Figura 19. 8 J). Esta última diferencia constituye un mecanismo corrector que previene el astigmatismo, favoreciendo la formación de imágenes más precisas. Asimismo, los Phacopina poseen otros mecanismos más sofisticados de corrección visual. La parte superior de las lentes de algunos géneros contiene cristales aciculares de calcita dispuestos en forma de abanico (Figura 19. 8 K), que se interpretan como una estrategia para reducir al mínimo el efecto de birrefringencia. Definitivamente, los ojos esquizocroales constituyen un sistema visual de elevada calidad que puede haber facilitado, además, una visión estereoscópica y un campo visual extremadamente amplio. Según ciertos autores, la sensibilidad de

este aparato ocular habría permitido el desarrollo de hábitos nocturnos.

Los ojos de las larvas de todos los trilobites presentan algunas similitudes con los ojos esquizocroales (son lentes relativamente grandes, separadas entre sí por material intersticial). Por tal razón, se especula que los ojos esquizocroales pueden haberse originado a partir de los holocroales mediante la retención de caracteres juveniles en el adulto (pedomorfosis).

Resulta interesante señalar que varias familias incluyen formas con ojos reducidos o ausentes. En algunos casos se han documentado linajes completos que sufren una reducción gradual y progresiva de su aparato ocular a lo largo de la historia evolutiva. Cuando el registro fósil es adecuadamente completo, se comprueba que las formas ciegas derivan de ancestros provistos de ojos, por lo que la pérdida de visión es considerada secundaria. Esta se ha producido varias veces, en forma independiente, en diversos linajes de trilobites, y suele estar relacionada con factores ambientales (ver Paleoeología).

APÉNDICES

La membrana ventral y el tegumento de los apéndices no estaban calcificados, razón por la cual su fosilización no es muy frecuente. Afortunadamente se conocen algunos géneros (pertenecientes a Agnostida, Corynexochida, Asaphida, Phacopida) que, preservados bajo condiciones excepcionales, conservaron estas estructuras. Los trilobites poseían pares de apéndices en la mayoría de los somitos corporales (Figura 19. 9 A). Los mismos consisten típicamente en un par de antenas unirrámeas, y una sucesión de apéndices birrámeos similares entre sí (tres pares en el céfalo - por detrás de la boca - y un par en cada segmento del tórax-pigidio). En la especie *Olenoides serratus* (Corynexochida) se describió, además, un par de cercos anteniformes caudales.

Las **antenas** están formadas por numerosos artejos cortos, cuyo diámetro disminuye progresivamente hacia el extremo. Estas estructuras se insertan en la membrana ventral, a ambos lados del hipóstoma, y están provistas de cilios sedosos, de función sensorial.

Los **apéndices birrámeos** poseen una rama interna (endopodito; telopodito) y otra externa (exopodito; epipodito) que se montan sobre un artejo basal (coxa; coxopodito) (Figura 19. 9 B). El **endopodito** está formado por cinco o seis segmentos (**podómeros**). Las superficies internas de los podómeros proximales suelen tener

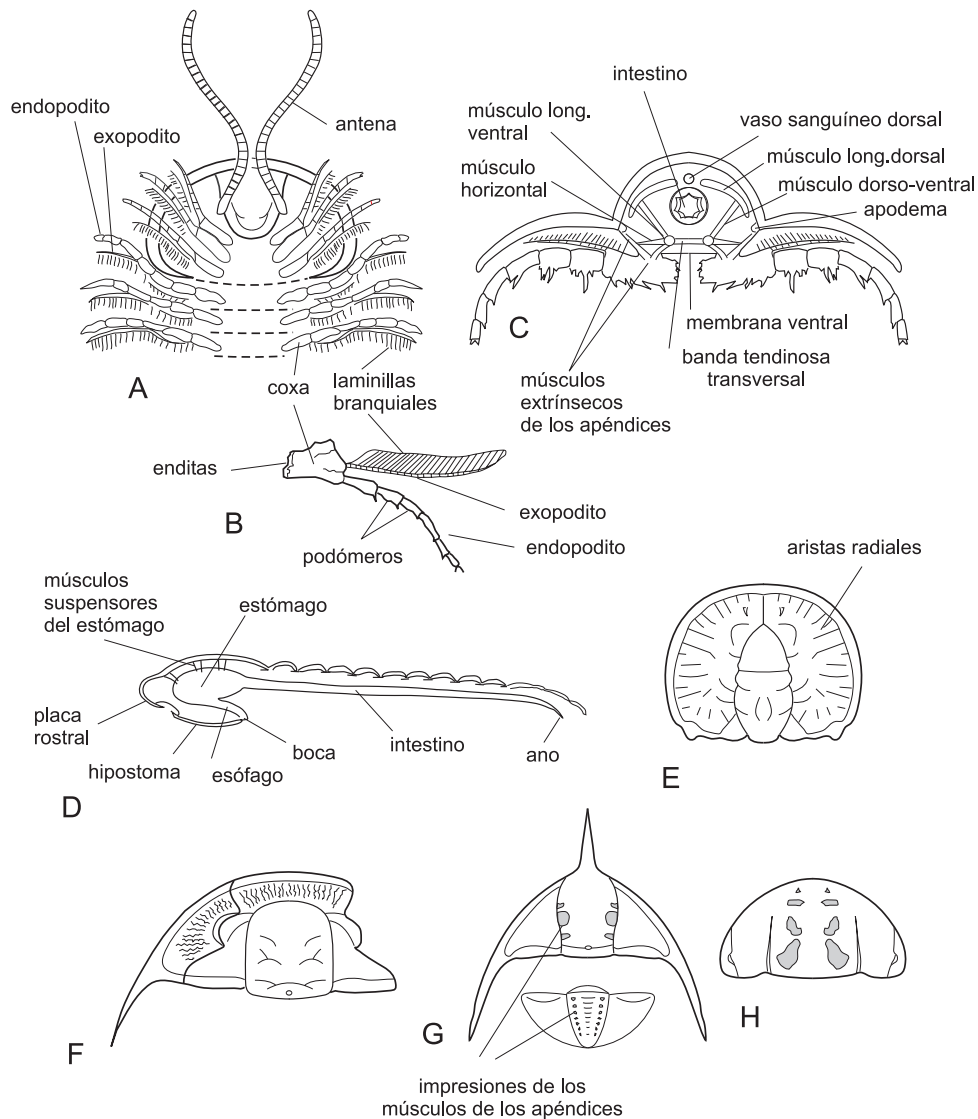


Figura 19.9. Apéndices y anatomía interna. A. céfalo y parte del tórax, vista ventral mostrando los apéndices; B. apéndice birrámeo; C. corte transversal (reconstrucción) de un segmento torácico; D. corte longitudinal (reconstrucción) mostrando el exoesqueleto dorsal, tubo digestivo y músculos suspensores del estómago; E. céfalo de *Ptychagnostus* (Cámbrico Medio), con aristas radiales; F. céfalo de *Parabolinella* (Cámbrico Superior), con aristas y surcos delgados anastomosados sobre el campo preglabellar y las librigenas; G-H. impresiones musculares; G. céfalo y pigidio de *Ampyx* (Ordovícico); H. céfalo de *Stenopareia* (Ordovícico-Silúrico) (C. modificado de Robison y Kaesler, 1987).

numerosas espinas, mientras que los podómeros distales portan sedas muy delicadas. A su vez, el extremo de la rama puede exhibir pequeñas espinas con forma de garfio. La función del endopodito era principalmente locomotora.

El **exopodito** ocupa una posición dorsal respecto del endopodito y en general es más corto que este último. Su estructura típica es la de una varilla rígida, multisegmentada, que da sostén a una serie de láminas branquiales dirigidas hacia atrás. Las branquias de diferentes segmentos se solapan entre sí, y su función debía ser esencialmente respiratoria.

La **coxa** sirve de base a las ramas interna y externa del apéndice y, además, se articula con el tegumento ventral. Este artejo basal suele ser grande y a menudo presenta espinas sólidas (**enditas**) sobre su margen interno, las cuales probablemente funcionaban como las gnatóbases trituradoras de algunos crustáceos actuales (Figura 19.9 B).

Los apodemas y las barras tendinosas transversales (ver más abajo) se disponen por encima de las coxas, proporcionando superficies

de inserción a los ligamentos y músculos de los apéndices.

ANATOMÍA INTERNA

La preservación excepcional de ciertos órganos y la utilización de la fotografía de rayos X en especímenes piritizados, han revelado algunos detalles importantes de la anatomía interna (aparato digestivo, musculatura) de los trilobites. La boca está situada ventralmente y por detrás del hipostoma. El esófago, angosto, se ubicaría hacia adelante y arriba de ésta, extendiéndose hasta un punto en la parte anterior de la glabella, donde se curva hacia atrás, para comunicarse con un estómago voluminoso, dispuesto por debajo de la glabella (Figura 19. 9 D). El resto del tubo digestivo consiste en un intestino, situado en la región axial del tórax, con su extremidad posterior más angosta, terminada en el ano, ubicado en el último segmento pigidial. En algunos casos se observan **aristas radiales** en la región de las genas, que pueden ser asignables a ciegos o glándulas anexas del sistema digestivo (Figura 19. 9 E). El exoesqueleto de otras especies presenta **aristas y surcos delgados**, anastomosados, dispuestos preferentemente sobre las librígenas y el campo preglabellar, que se interpretan como la expresión externa de los vasos de un sistema circulatorio complejo (Figura 19. 9 F).

Algunos trilobites exhiben pequeños orificios pares (**aberturas de Pander**) sobre los rebordes ventrales torácicos, por delante de los órganos de Pander, que pueden pertenecer a un órgano segmentado de posible función excretora o sensorial (Figura 19. 7 C).

Una reconstrucción de los músculos principales del cuerpo muestra cierta similitud con el patrón de algunos crustáceos primitivos (cefalocáridos). Este esquema comprende fibras axiales pares de variada disposición (Figura 19. 9 C). Los **músculos longitudinales dorsales** están ubicados por debajo del exoesqueleto dorsal y eran responsables de la extensión del cuerpo, mientras que los **músculos longitudinales ventrales**, situados por encima del tegumento ventral, permitían la flexión del exoesqueleto y su enrollamiento. Los músculos longitudinales ventrales estaban insertados en barras tendinosas transversas que se localizaban próximas a los límites entre segmentos. Estas barras daban soporte, además, a los **músculos dorso-ventrales, horizontales y extrínsecos de los apéndices**.

Los exoesqueletos y moldes bien conservados suelen mostrar las **impresiones** de los músculos pares de los apéndices y otros órganos del cuerpo (músculos suspensores del estómago) (Figura 19. 9 D, G-H), así como de los ligamentos y músculos que daban forma al cuerpo y permitían su extensión.

CRECIMIENTO Y ECDISIS

La cutícula de los trilobites posee un alto valor adaptativo, ya que representa una barrera fisicoquímica entre el individuo y el medio, facilita la regulación térmica, provee superficies de inserción muscular y es portadora de órganos sensoriales conectados al sistema nervioso que brindan información acerca del medio ambiente. Asimismo, esta estructura ofrece una eficaz protección contra los predadores. Sin embargo, la presencia de un caparazón rígido constituye una gran desventaja para llevar adelante algunas funciones vitales tales como la respiración, la movilidad y, fundamentalmente, el crecimiento. En tal sentido, el exoesqueleto representa una envoltura que no permite el aumento de tamaño del individuo. La solución a este problema consiste en la muda periódica del caparazón (**ecdisis**).

El proceso de ecdisis en los artrópodos implica una serie de actividades fisiológicas complejas y comprende una fase pasiva y otra activa. Durante la fase pasiva las glándulas cutáneas segregan líquidos corrosivos con el fin de descalcificar o disolver la capa inferior de la cutícula y liberarla así de la epidermis. El organismo deja de alimentarse e ingiere gran cantidad de agua y oxígeno para incrementar la presión hidrostática en el tracto digestivo y duplicar el volumen de sangre. De este modo, el cuerpo se hincha y el exoesqueleto comienza a separarse a partir de las líneas de sutura. Por su parte, la fase activa (**exuviación**) involucra la liberación del antiguo exoesqueleto. El animal realiza movimientos espasmódicos y empuja el caparazón hasta que éste resulta finalmente expulsado. El nuevo caparazón es blando, elástico y arrugado; la mineralización y el endurecimiento ocurren algo más tarde, a partir de la precipitación del carbonato de calcio sobre la cutícula orgánica. Cada episodio de muda constituye un momento crítico en la vida del organismo, representa un verdadero desgaste de energía y material orgánico y es, además, una etapa durante la cual el animal se muestra más vulnerable a predadores o rotura del esqueleto.

Gracias al proceso de muda, el registro fósil de los trilobites es sumamente abundante y completo. En primer lugar porque a lo largo de su vida un mismo individuo aportaba varios exoesqueletos susceptibles de ser preservados como fósiles, y en segundo término porque los exuvios resultaban poco atractivos para los predadores. La cantidad de mudas generadas por cada individuo es incierta, pero seguramente fue muy variable entre los distintos taxones, dependiendo del tamaño máximo alcanzado por los adultos y del número de segmentos torácicos de la especie (ver Ontogenia).

ONTOGENIA

En contraste con la mayoría de los artrópodos, el exoesqueleto de los trilobites se mineralizaba muy tempranamente, durante los primeros estadios ontogenéticos. Gracias a esta particularidad es posible reconstruir con gran precisión buena parte de su desarrollo, desde los estadios larvales posembrionarios hasta la etapa adulta. El exoesqueleto resultante de cada episodio de muda representa una pequeña fracción del ciclo de vida de un individuo y permite conocer con gran detalle las ca-

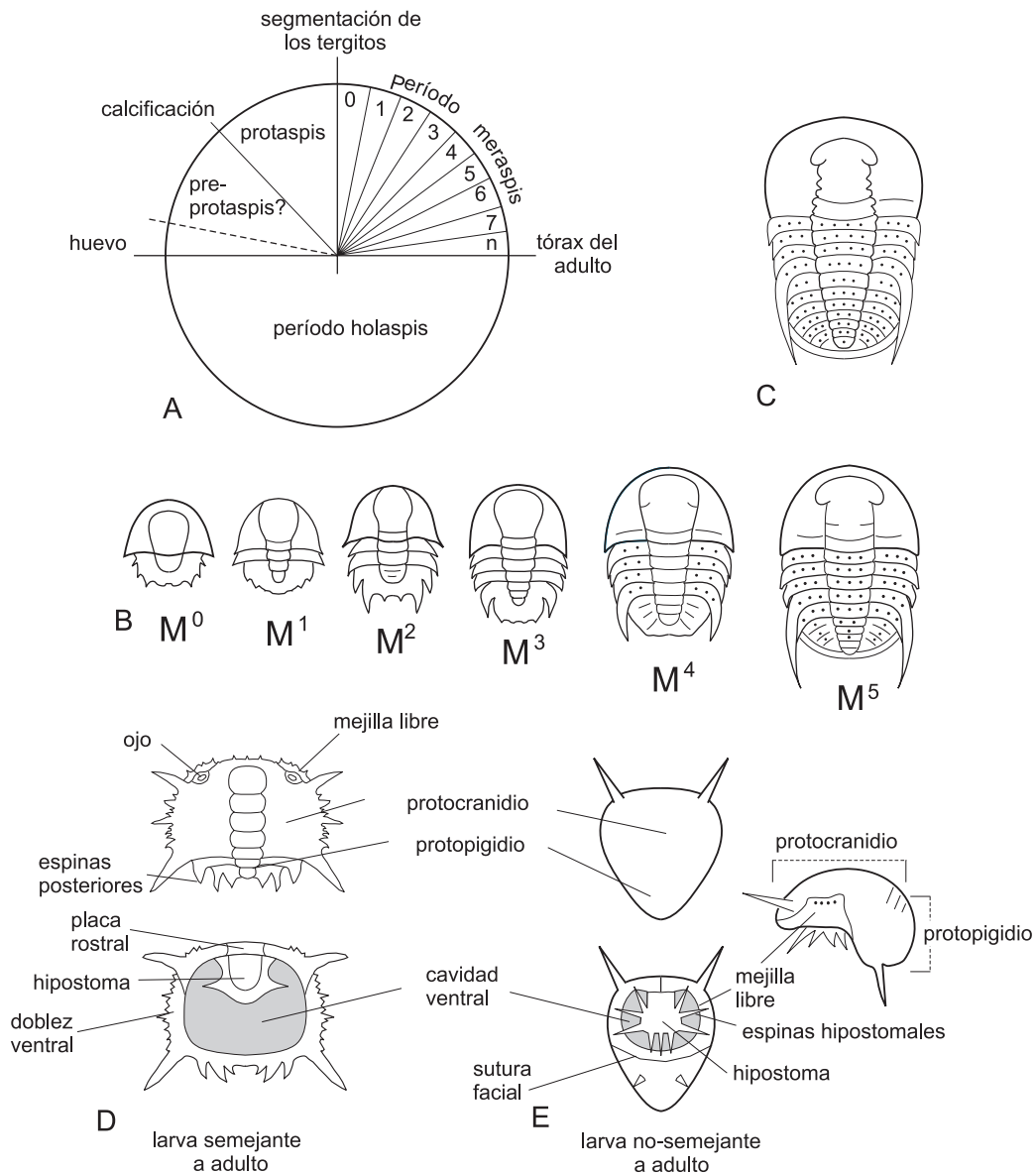


Figura 19. 10. Ontogenia. A. Etapas que componen el ciclo de vida de un trilobite; B. períodos meraspis (M) de *Conophrys*; C. holaspis de *Conophrys*; D. larva semejante a adulto, vistas dorsal y ventral; E. larva no semejante a adulto, vistas dorsal, lateral y ventral (A. modificado de Speyer y Chatterton, 1989; C. redibujado de Clarkson, 1998; E. redibujado de Speyer y Chatterton, 1989).

racterísticas morfológicas en cada etapa de crecimiento.

La fase posembriónica del ciclo de vida de los trilobites se divide en tres etapas separadas entre sí por importantes eventos (Figura 19. 10 A):

a. Período protaspis. Es el estadio más temprano de la ontogenia preservado en el registro fósil e incluye todos los aspectos del desarrollo luego de la calcificación y previo a la segmentación torácica. El esqueleto de los protáspidos consiste en una placa única, que comprende el céfalo y el protopigidio. Su tamaño es variable, entre 0.2 y 1.5 mm. La existencia de un período preprotáspido es especulativa, posiblemente la calcificación habría tenido lugar inmediatamente después de la eclosión del huevo.

b. Período meraspis. Comienza cuando aparece una sutura transversal separando el céfalo del pigidio (Figura 19. 10 B). Esta etapa se divide en sucesivos grados (*instars*) dados por el número de segmentos que se incorporan al tórax a medida que el trilobite crece. En consecuencia, el número de grados meráspidos es igual al número total de segmentos torácicos del adulto. Durante el período meraspis se produce un aumento de tamaño muy significativo (25% a 40% del crecimiento total) y, además, el trilobite sufre una profunda reorganización que incluye la producción de nuevos segmentos en la parte anterior del pigidio y su posterior incorporación al tórax.

c. Período holaspis. El céfalo y el pigidio adquieren la morfología definitiva de los adultos, y el tórax ya tiene el número final de segmentos (Figura 19. 10 C). El período holaspis involucra un aumento importante de tamaño, mientras que los cambios morfológicos son más sutiles.

MORFOLOGÍA GENERAL Y ECOLOGÍA DE LAS LARVAS

Los estadios larvales de los trilobites en general tienen formas muy sencillas en comparación con los adultos de la misma especie. De acuerdo al grado de similitud morfológica con los adultos, los protáspidos se dividen en dos grandes grupos:

a. Larvas semejantes a adultos (Figura 19. 10 D). Tienen una apariencia bidimensional, con formas de plato o disco, o bien son cuadrangulares. En vista dorsal se distingue un protocranidio y un protopigidio separados por un surco transversal. El protopigidio suele poseer fuertes costillas pleurales que pueden prolongarse

en prominentes espinas posteriores. En vista ventral se observa una amplia cavidad, la cual está rodeada por un fuerte doblez ventral y por una serie de piezas independientes que frecuentemente se desarticulan: librigenas fusionadas, placa rostral e hipostoma (pequeño, ubicado en la región anterior). La mayoría de los trilobites poseían este tipo de larva **phacopoide** (órdenes Proetida, Phacopida, Ptychopariida).

b. Larvas no-semejantes a adultos (larvas asafoideas) (Figura 19. 10 E). Son tridimensionales, poseen una configuración bulbosa o globular, recurvada hacia adelante y atrás, encerrando una cavidad ventral pequeña. En general es difícil diferenciar el protocranidio y el protopigidio, y dada su forma aproximadamente equidimensional la orientación anterior *vs.* posterior no es tan evidente. La cavidad ventral está ocupada por una única pieza compuesta que incluye las librigenas y el hipostoma con proyecciones espinosas (semejando una corona invertida). Este tipo de larva corresponde a un grupo de trilobites ordovícicos del orden Asaphida (Asaphidae, Trinucleidae, Remopleuridae).

Dado que el diseño general del cuerpo de un organismo es normalmente una respuesta a su modo de vida, la existencia de estos dos grandes grupos morfológicos de larvas permite comprender interesantes aspectos paleobiológicos de los trilobites. La forma de las larvas semejantes a adulto es consistente con un hábito de vida bentónico. En general, los organismos que pasan su vida sobre el sustrato tienden a ser planos y de superficie mucho mayor a su altura (baja relación altura/área). De esta manera son más estables sobre el sustrato y las posibilidades de ser arrastrados por las corrientes resultan menores. Por el contrario, la morfología tridimensional (esferoidal) de las larvas no semejantes a adultos recuerda la forma que en general adoptan los organismos planctónicos. Estos últimos flotan pasivamente en el ambiente pelágico, estando sujetos a permanentes movimientos en sentido vertical y horizontal.

Esta dicotomía en las estrategias de vida de las larvas tiene otra interesante implicancia. Para alcanzar la morfología adulta, los trilobites con larvas no semejantes a adultos sufren un cambio morfológico de excepcional magnitud, esto es una notable metamorfosis en algún momento de su ontogenia. En dichos casos, la metamorfosis habría sido una respuesta secundaria para acomodar cambios drásticos en los hábitos de vida, de planctónico (larvas) a bentónico (adulto).

SISTEMÁTICA

Dentro de un plan básico de organización, los trilobites muestran gran diversidad de formas, lo que se refleja en el elevado número de familias descritas, superior a 150. Los caracteres morfológicos utilizados en la sistemática son variados, aunque revisten especial importancia los estadios ontogenéticos tempranos, la región axial del céfalo y la relación del hipostoma con el resto del exoesqueleto.

Debido a que aún no se ha logrado un amplio consenso sobre el agrupamiento de las familias en órdenes y subórdenes, la sistemática que se presenta a continuación (Cuadro 19. 1) seguramente experimentará modificaciones en el futuro.

Cuadro 19. 1. Sistemática de la Clase Trilobita.

Phylum Arthropoda	Orden Corynexochida
Subphylum Trilobitomorpha	Orden Ptychopariida
Clase Trilobita	Orden Lichida
Orden Redlichiida	Orden Asaphida
Suborden Olenellina	Orden Phacopida
Suborden Redlichiina	Suborden Calymenina
Orden Agnostida	Suborden Cheirurina
Suborden Agnostina	Suborden Phacopina
Suborden Eodiscina	Orden Proetida

CLASE TRILOBITA

Artrópodos marinos con exoesqueleto dorsal calcificado, bilateralmente simétrico. Cuerpo dividido en sentido longitudinal en un lóbulo central y dos laterales; también transversalmente presenta tres regiones: anterior (céfalo), media (tórax) y posterior (pigidio). Cada segmento lleva en su parte ventral un par de apéndices: el primero, antenas preorales, unirrámeas, seguidas hacia atrás por una serie de apéndices posorales, similares y birrámeos, con una de las ramas con funciones locomotoras, y la otra respiratorias. Delante de la boca se ubican dos placas. Órganos visuales complejos y estructuras sensoriales diversas. Crecimiento y renovación del caparazón por ecdisis. Cámbrico Temprano-Pérmico Tardío.

Orden Redlichiida

Trilobites con céfalo grande, semicircular, glabella larga y bien segmentada, lóbulos palpebrales prominentes y espinas genales fuertes; tórax formado por numerosos segmentos; pigidio muy pequeño; hipostoma coincidente. Cámbrico Temprano-Cámbrico Medio (Figuras 19. 11 y 13 N).

Suborden Olenellina

Presenta varios caracteres primitivos: carece de sutura facial; la placa rostral es muy ancha; pleuras torácicas sin fulcros; protaspis no calcificada. Cámbrico Temprano.

Suborden Redlichiina

Sutura facial opistoparia; placa rostral angosta; tórax con o sin fulcros; protaspis calcificada. Cámbrico Temprano-Cámbrico Medio.

Orden Agnostida

Trilobites muy pequeños (longitud promedio = 6-7 mm), la mayoría sin ojos ni sutura facial; tórax con dos o tres segmentos; isopigios; hipostoma flotante, con grandes aberturas. Cámbrico Temprano-Ordovícico Tardío (Figuras 19. 11 y 13 H).

Suborden Agnostina

Sin ojos ni sutura facial; tórax formado siempre por dos segmentos, el anterior carente de semianillo articulante. Cámbrico-Ordovícico.

Suborden Eodiscina

La mayoría ciegos y sin sutura facial, unos pocos con ojos y sutura facial propia; tórax con dos o tres segmentos, el anterior con un semianillo articular bien definido. Cámbrico Temprano-Cámbrico Medio.

Orden Corynexochida

Grupo heterogéneo de trilobites cuyos representantes más típicos poseen una glabella notablemente elongada, de lados subparalelos o expandida frontalmente; campo preglabellar reducido o ausente; sutura facial opistoparia; hipostoma coincidente (en varias familias fusionado con la placa rostral) o secundariamente suspendido; generalmente isopigios. Los miembros más avanzados de varias familias presentan los surcos dorsales lisos (muy tenues o ausentes). Cámbrico Temprano-Devónico Medio (Figuras 19. 11 y 13 O-R).

Orden Ptychopariida

Grupo que reúne numerosas familias con hipostoma flotante (o secundariamente coincidente). Las formas más típicas poseen campo preglabellar, ojos alejados de la glabella, sutura facial opistoparia, numerosos segmentos torácicos y pigidio pequeño. Cámbrico Temprano-Devónico Tardío (Figuras 19. 11, 13 I-J, M y 14 P).

Orden Lichida

Trilobites usualmente muy ornamentados con espinas, gránulos y tubérculos; glabella

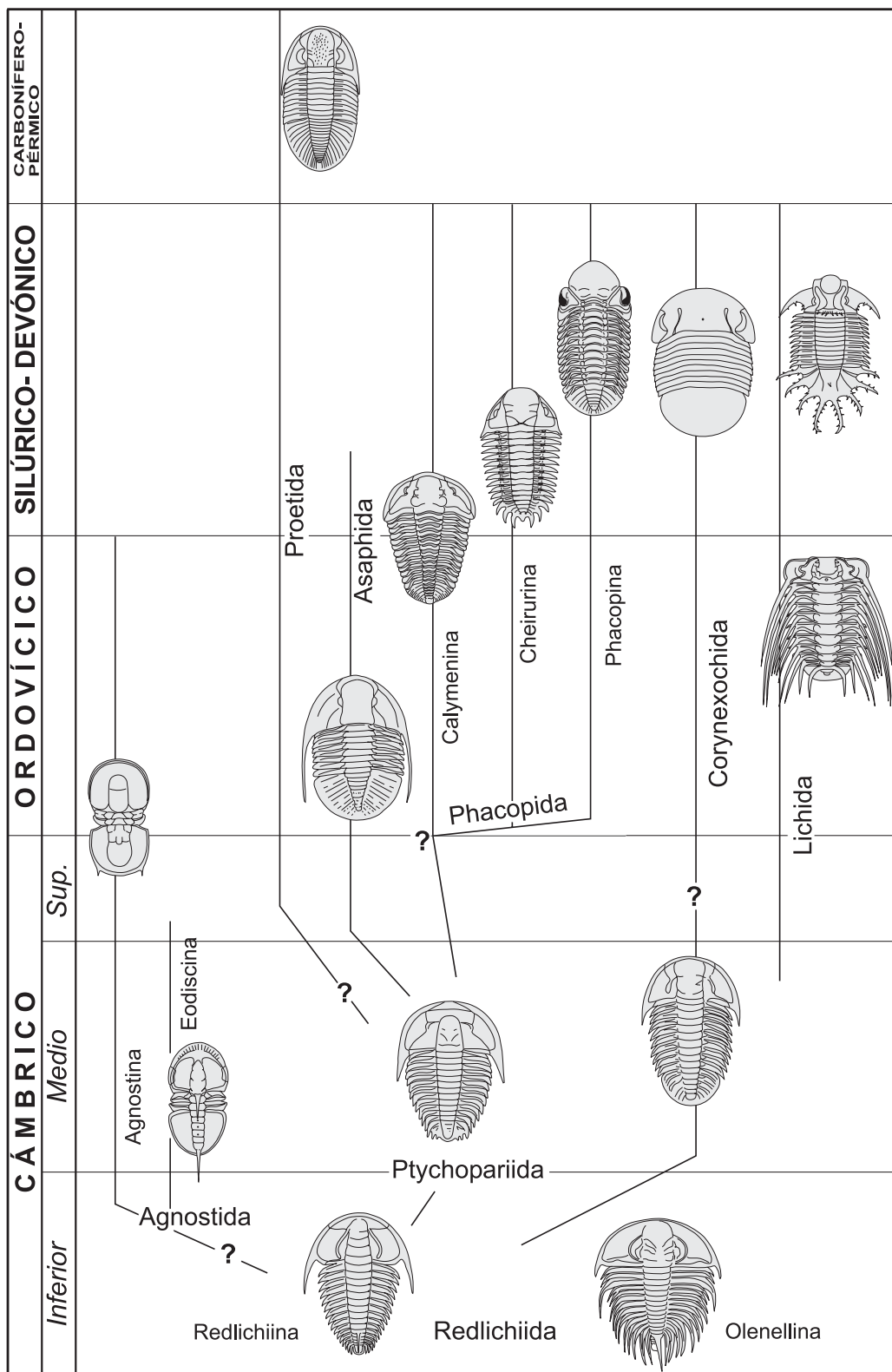


Figura 19. 11. Relaciones filogenéticas de los principales grupos de trilobites (simplificado) (basado en Fortey 1990 b y 2001).

provista de lóbulos laterales bien definidos, que pueden fusionarse formando lóbulos compuestos; campo preglabellar ausente; opistoparios; hipostoma coincidente; micro, iso o macropigios. Cámbrico Medio-Devónico (Figuras 19. 11, 13 E-F y 14 F-K).

Orden Asaphida

Protaspis (**asafoide**) muy globosa, planctónica; doblez ventral con sutura medial (por reducción y pérdida de la placa rostral); opistoparios; la mayoría isopigios o macropigios; hipostoma flotante en los más primitivos y coincidente o suspendido en el resto. Cámbrico Tardío-Silúrico (Figuras 19.11 y 13 A-D, K).

Orden Phacopida

Larva protaspis de tipo phacopoide, la cual tiene tres pares de espinas marginales prominentes. Cámbrico Tardío-Devónico.

Suborden Calymenina

La mayoría gonatoparios; ojos holocroales pequeños; glabela típicamente enangostada hacia delante, con 4 o 5 pares de lóbulos glabellares bien definidos que disminuyen de tamaño hacia delante; hipostoma generalmente coincidente. Cámbrico Tardío-Devónico (Figuras 19. 11 y 14 O).

Suborden Cheirurina

La mayoría proparios, con la superficie del exoesqueleto generalmente ornamentada con gránulos o tubérculos; ojos holocroales pequeños; glabela generalmente con surcos laterales bien definidos e hipostoma coincidente; tórax frecuentemente con pleuras espinosas; pigidio lobulado o espinoso. Cámbrico Tardío-Devónico (Figuras 19. 11 y 13 G, L).

Suborden Phacopina

Proparios; ojos esquizocroales; glabela expandida anteriormente; sin placa rostral; hipostoma coincidente o suspendido. Ordovícico-Devónico (Figuras 19. 11 y 14 L-N).

Orden Proetida

Glabela grande con el margen frontal redondeado; opistoparios; isopigios; pigidio usualmente con surcos pleurales profundos y el margen desprovisto de espinas; la mayoría con placa rostral angosta e hipostoma elongado, flotante (coincidente o suspendido en algunas formas derivadas). Protaspis (**proetoide**) caracterizada por su glabela fusiforme y el hipostoma sin espinas, flotante. Ordovícico-Pérmico Tardío (Figuras 19. 11 y 14 A-E).

PALEOECOLOGÍA

MODOS DE VIDA

Los trilobites ocuparon diversos nichos ecológicos y colonizaron todos los ambientes marinos, desde las cercanías de la costa hasta profundidades muy altas, por debajo de la zona fótica. En general se acepta que la mayoría de las formas adultas vivieron desplazándose sobre o cerca del fondo marino (bentónicos epifaunales libres; nectobentónicos). A su vez, numerosos taxones desarrollaron la capacidad de enterrarse parcial o totalmente en el sedimento (semiinfaunales/infaunales), mientras que otros nadaban activamente (nectónicos) o vivían suspendidos en la columna de agua (plancónicos). Muchos trilobites tenían la facultad de enrollarse para protegerse del ataque de predadores, o en respuesta a variaciones drásticas en las condiciones de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto o turbulencia. Los ojos, las antenas ventrales, y los diversos órganos sensoriales de la superficie dorsal (tubérculos, nodos sensitivos, etc.) monitoreaban el ambiente y captaban los cambios fisicoquímicos que se producían en el medio.

Sin embargo, en muchos casos el modo de vida y los hábitos alimenticios de los trilobites no son fáciles de interpretar. Esto se debe a la ausencia de representantes actuales del grupo y, fundamentalmente, a la asombrosa variedad de tipos morfológicos descriptos.

Las hipótesis acerca de las estrategias de vida de los trilobites se formulan en base a sus similitudes con algunos artrópodos modernos (isópodos, cangrejos), y al análisis de la funcionalidad de ciertas estructuras del exoesqueleto. Dado que el exoesqueleto es una estructura compleja que responde a necesidades y funciones muy diversas del organismo, las inferencias que se realizan en base a su morfología resultan, en ciertos casos, ambiguas o contradictorias. Por ejemplo, las espinas genales, pleurales o pigidiales pueden representar dispositivos de soporte para evitar el hundimiento en sustratos fangosos, estructuras defensivas frente a los predadores, o bien elementos que habrían cumplido funciones hidrodinámicas en estrategias como la natación o la flotación. De igual modo, detalles de la ornamentación (líneas en terraza) han sido interpretados como dispositivos para la percepción sensorial, como elementos que contribuían en el proceso de cavado de madrigueras o el enrollamiento, o como ornamentos que facilitaban la mimetización con el ambiente en situaciones de peligro.

Por otro lado, las evidencias del registro geológico constituyen valiosas herramientas que permiten examinar o corroborar los hábitos de vida que se infieren en base a los rasgos anatómicos. En este sentido, la presencia recurrente de algunos trilobites en ciertos tipos de litofacies, sustratos, paleoambientes, o una distribución paleogeográfica particular aportan evidencia independiente sobre el comportamiento y los requerimientos ecológicos de cada grupo.

Un método muy utilizado para reconstruir la posición de vida más probable de algunos trilobites consiste en ubicar el céfalo en la que podría haber sido su posición natural y, de este modo, inferir las posibles orientaciones del tórax y el pigidio. En los trilobites con ojos bien desarrollados las superficies superior e inferior del campo visual se habrían orientado horizontalmente, permitiendo una visión óptima en ese plano (dejando solo una zona ciega frente a la glabella). En aquellos casos en que orientando el céfalo en la posición de máxima visión, el tórax y el pigidio quedan en un mismo plano horizontal con el céfalo, es posible que el hábito haya sido preferentemente epifaunal (Figura 19. 12 A). En cambio, si el tórax y el pigidio quedan inclinados formando un ángulo recto u obtuso con la horizontal, la actitud de vida más probable es semiinfaunal (Figura 19. 12 B).

Algunas características morfológicas del exoesqueleto deben ser consistentes con estos hábitos. Por ejemplo, los trilobites **epifaunales** poseen una morfología tipificada por un exoesqueleto aplanado dorso-ventralmente, el tórax presenta escasa longitud en relación a su ancho, y el doblez cefálico y pigidial es amplio y se ubica al mismo nivel que los extremos de las pleuras torácicas. Este tipo de morfología permitiría la distribución relativamente homogénea del peso del organismo, mientras que el amplio doblez ventral facilitaría la permanencia en sustratos blandos. Numerosas trazas fósiles (*Cruziana*, *Dimorphichnites*) documentan la marcha de trilobites sobre el sustrato, conservando las marcas de los extremos de los endopoditos y, en algunos casos, de las coxas y de las espinas genales. El desplazamiento del organismo se producía por un movimiento metacrónico de los apéndices, en ondas rítmicas que se generaban de atrás hacia adelante.

Algunos trilobites desarrollaron hábitos **semiinfaunales** o **infaunales**. Por ejemplo, *Stenopilus* (orden Ptychopariida) probablemente vivía con el tórax-pigidio en posición vertical, enterrado en un sustrato blando (Figura 19. 12 B). La conjunción de caracteres que sus-

tenta este tipo de hábito consiste en un exoesqueleto liso (con surcos dorsales muy tenues o ausentes) de forma tubular hacia atrás, sin irregularidades que representen obstrucciones para cavar, una región axial amplia, céfalo muy convexo, y un doblez cefálico ventral provisto de líneas en terraza bien desarrolladas. En posición de vida, el céfalo asomaba por encima de la superficie, con los ojos dispuestos horizontalmente sobre la superficie del sedimento. El alisamiento del exoesqueleto y la ausencia de tubérculos deben haber facilitado el enterramiento, mientras que las líneas en terraza habrían favorecido el anclaje en el fondo marino. Esta posición implica la construcción de pequeñas madrigueras, cavando hacia atrás en el sedimento con los apéndices posteriores.

Ocasionalmente, los trilobites con ojos pedunculados (algunos Lichida) también habrían tenido la capacidad de enterrarse. En estos casos, el organismo se disponía horizontalmente por debajo de la superficie, dejando solo los ojos por encima de la interfase agua-sedimento (Figura 19. 12 D). Algunos trilobites (por ejemplo *Neseuretus*) habrían tenido la capacidad de construir madrigueras en forma de U (tipo *Rusophycus*) que podrían habitar en los períodos de descanso (Figura 19. 12 C). En esta posición los extremos del área frontal y del pigidio se ubicaban directamente por debajo de la superficie agua/sedimento, mientras que los ojos pedunculados se proyectarían fuera del sustrato para observar el horizonte. Por debajo del organismo se extendía un canal que conectaba ambos extremos de la madriguera y favorecía la toma de oxígeno y sustancias alimenticias.

La tipología de los trilobites **nectónicos** difiere drásticamente de las descriptas arriba. En este caso los ojos exhiben un desarrollo excepcional, provistos de miles de lentes, y el tórax presenta un axis particularmente ancho, apodemas conspicuos, semianillos articulares sólidos y áreas pleurales reducidas con segmentos a modo de espinas (Figura 19. 12 E-F). Esta morfología revela la presencia de un campo visual muy amplio, músculos fuertes que habrían accionado apéndices nadadores poderosos, y una flexibilidad longitudinal considerable. El género *Pricyclopyge* presenta un par de nodos torácicos interpretados como posibles órganos luminiscentes (Figura 19. 12 F). Los grupos telephínidos (orden Proetida) (Figura 19. 12 E) y ciclopígidos (orden Asaphida) (Figura 19. 12 F) constituyen buenos ejemplos de formas nadadoras activas de hábito epi y mesopelágico respectivamente. Los primeros ocuparon la parte superior de la columna de

agua, mientras que los segundos vivieron a profundidades mayores, entre los 150 m y los 700 m. El registro geológico, y en particular la distribución paleogeográfica de estos trilobites confirma la estrategia de vida inferida en base a su morfología funcional. Dado que el principal control sobre la distribución de estos trilobites es la temperatura del agua (variable

según la latitud) y no las condiciones particulares del fondo marino, es común encontrarlos en ambientes y facies muy diferentes (desde relativamente someras a profundas) y en paleocontinentes que habrían estado ubicados en latitudes similares.

Otros trilobites de posible hábito nadador (*Selenopeltis*, *Jujuyaspis*) presentan un

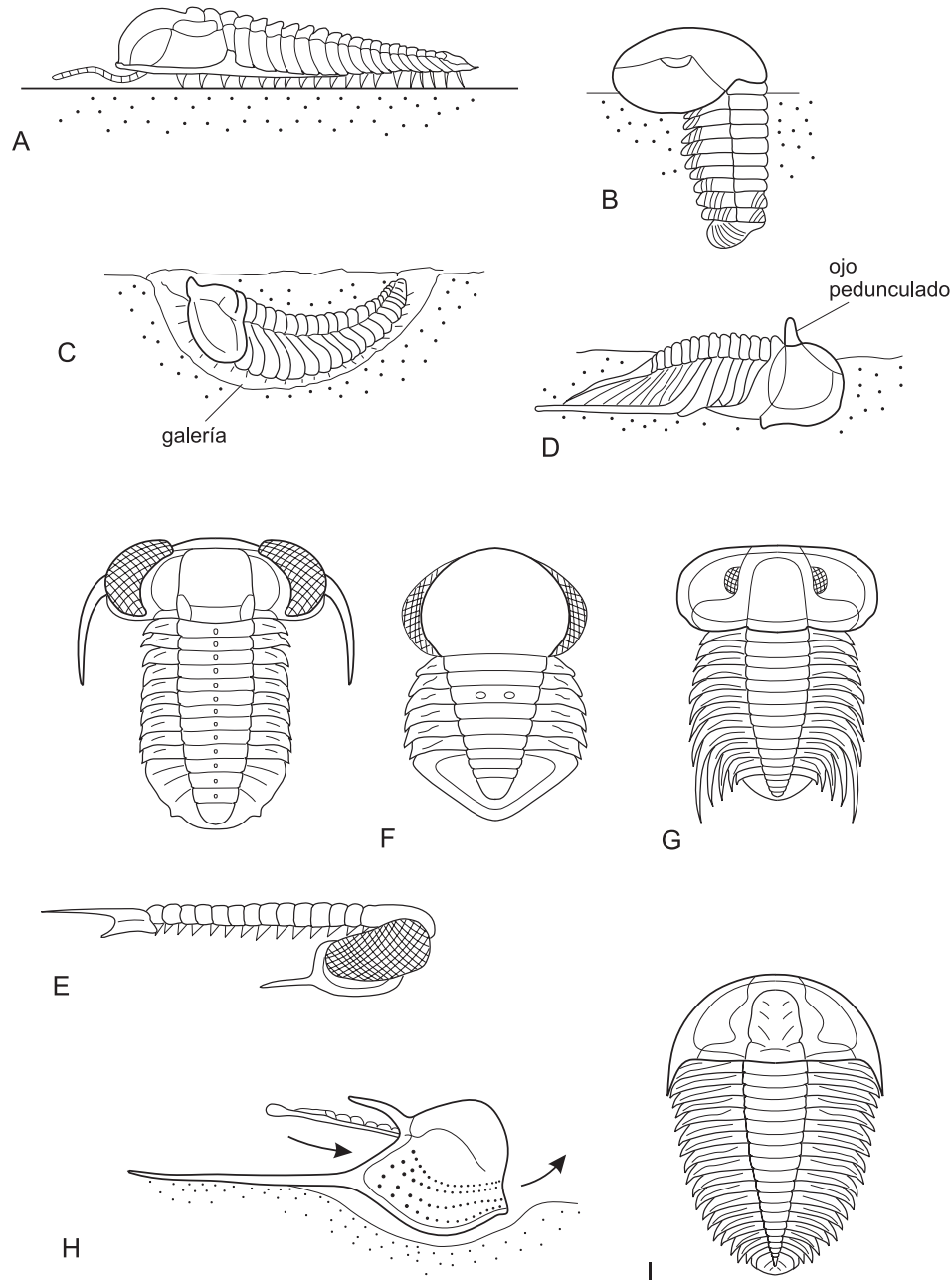


Figura 19. 12. Paleoecología. A. *Paradoxides*, trilobite epifaunal; B. *Stenopilus*, hábito semiifaunal; C. *Calymene*, hábito infaunal; D. *Cybeloides*, hábito infaunal; E. *Carolinites*, hábito nectónico, epipelágico; F. *Pryoclopyge*, hábito nectónico, mesopelágico; G. *Jujuyaspis*, hábito necto-bentónico; H. esquema de trilobite filtrador; I. trilobite olénido, adaptado a ambientes pobres en oxígeno (A-C. basados en Hammann, 1985; D. redibujado de Ingham, 1968; E y F. redibujado de Fortey, 1985).

exoesqueleto elongado, el lóbulo axial ancho, ojos moderadamente grandes, y espinas pleurales de buen desarrollo, orientadas hacia atrás (Figura 19. 12 G). La disposición de estas últimas podría haber facilitado la natación, aunque estos taxa habrían mantenido cierta relación con el fondo marino, adoptando un hábito **necto-bentónico**.

Finalmente, la paleoecología de algunos grupos resulta particularmente difícil de establecer. El modo de vida del orden Agnostida ha sido ampliamente discutido en la literatura. Sobre la base de distintos argumentos, se le han asignado hábitos muy diversos (pelágicos, epiplancónicos adheridos a algas, ectoparásitos, epibentónicos, infaunales) (Fortey, 1985). Este grupo alberga formas muy pequeñas, en su mayoría ciegas, con eficiente capacidad de enrollamiento. El grupo está mejor representado en ambientes profundos de plataforma externa y talud, preferentemente en rocas oscuras con alto contenido de carbono orgánico, y suele incluir especies de amplia distribución geográfica. Algunos autores postularon un hábito de vida pelágico para estos organismos, mientras que otros sostienen que habrían desarrollado la capacidad de nadar o flotar, parcialmente enrollados, en ámbitos próximos a un fondo marino rico en nutrientes, en condiciones de escaso oxígeno y baja presión de predación. Por su parte, otros autores sugieren que se habrían limitado a vivir en íntimo contacto con un sustrato de tales características (epibentónicos, ?infaunales). Los agnóstidos suelen ser mucho más diversos en niveles de carbonatos y lutitas oscuras, y esta dependencia de facies puede ser interpretada como evidencia a favor de un hábito bentónico o nectobentónico.

ALIMENTACIÓN

La determinación de los posibles hábitos alimenticios de los trilobites es problemática y, en general, se deduce a partir de la morfología y posible función de ciertas estructuras del exoesqueleto.

Tomando en cuenta la reconstrucción de las partes blandas del sistema alimenticio y de la configuración de la región cefálica (condición y morfología del hipostoma, relación doblez cefálico/hipostoma, diseño y convexidad de la glabella) es posible sugerir que los trilobites se procuraron alimento de diferente forma, ocupando distintos niveles de la pirámide alimenticia (predadores/carroñeros, sedimentívoros o filtradores).

Los **predadores/carroñeros** típicamente poseían coxas con espinas muy fuertes y un hipostoma rígidamente conectado con el doblez cefálico ventral lo que facilitaba la captura y procesamiento del alimento. Las presas (anélidos poliquetos) eran trituradas por el accionar de las coxas y empujadas hacia adelante, a lo largo de un canal ventral, hasta la boca, donde podían ser manipuladas contra el margen posterior del hipostoma. En muchos casos el hipostoma aumentaba su rigidez mediante el desarrollo de procesos alares anteriores muy robustos, o su fusión con el doblez ventral. Asimismo, el margen hipostomal posterior solía estar engrosado o provisto de espinas posteriores prominentes, lo que debió haber facilitado el maceramiento del alimento. Aquellos taxones con glabella muy inflada o muy expandida hacia adelante habrían tenido un estómago particularmente grande, capacitado para recibir presas de gran tamaño. La predación/carroñeo constituye un hábito primitivo que se documenta en los trilobites más antiguos con hipostoma coincidente (olenellinos, redlichinos, corynexóchidos), así como en numerosas formas poscámbricas con hipostoma coincidente o suspendido (líchidos, facópidos, numerosos asáfidos, algunos proétidos).

En contraste, los trilobites **sedimentívoros** poseían un hipostoma desconectado del doblez ventral (condición flotante). En este caso, el campo preglabellar suele tener un buen desarrollo, la glabella no se expande hacia adelante, y el hipostoma es de morfología simple. Estos organismos tomaban partículas delicadas de materia orgánica del sustrato o se alimentaban directamente de montículos algales, posiblemente ayudados por los extremos de las coxas. Dado que carecía de una articulación rígida con el doblez ventral, el hipostoma tenía mayor movilidad. Como resultado de la contracción de músculos dorso-ventrales, la parte posterior del hipostoma podía elevarse considerablemente, actuando como una bomba aspirante que enviaba partículas alimenticias al esófago. Este hábito alimentario fue desarrollado particularmente por el orden Ptychopariida en el Cámbrico-Ordovícico, y por la mayoría de los proétidos.

Finalmente, los trilobites **filtradores** eran formas muy especializadas provistas de un céfalo extremadamente convexo, el cual actuaba como una cámara destinada a filtrar alimento (Figura 19. 12 H). El hipostoma, de condición flotante, se dispone con su margen posterior muy elevado. El sedimento era llevado en suspensión hacia adelante, donde los apéndices cefálicos seleccionaban las partículas de mate-

ria orgánica antes de conducir las a la boca, la cual se ubicaba en los niveles superiores de la cámara. En hárpidos (orden Ptychopariida) y trinucleidos (orden Asaphida) las genas se extienden considerablemente hacia atrás, generando una cámara de grandes dimensiones. Estas familias poseían bordes cefálicos provistos de perforaciones muy particulares, que podrían haber servido para evacuar las corrientes exhalantes (Figura 19. 12 H). El hábito filtrador también se documenta en unos pocos ptychopariidos cámbricos, y probablemente en algunos asáfidos y proétidos.

ADAPTACIONES DEL EXOESQUELETO A DISTINTOS HÁBITATS

Diversos factores ambientales (energía, luz, oxígeno disuelto, predadores, etc.) probablemente fomentaron el desarrollo de determinados tipos morfológicos. En términos generales, los trilobites de ambientes neríticos de alta energía poseen el exoesqueleto relativamente grueso y, en varios casos, una ornamentación conspicua consistente en gránulos, tubérculos y espinas accesorias. Estas últimas, y la capacidad de enrollarse completamente, conferían una protección efectiva ante los numerosos predadores de la plataforma, en especial a partir del Ordovícico. Los gránulos y tubérculos habrían representado una protección extra contra nautiloideos y asteroideos, restándole eficacia al ataque de sus ventosas.

En contraste, los trilobites de aguas profundas solían tener una cutícula más delgada, desprovista de ornamentación fuerte. En estos ambientes la presión de los predadores era limitada o nula, pero resultaba necesario adaptarse a las particulares condiciones fisicoquímicas del medio. Muchos taxones presentan espinas genales o macropleuras torácicas de singular desarrollo, las cuales brindaban un sostén eficiente, evitando que el organismo se hundiera en el fango. Algunos ámbitos de plataforma externa y talud albergaron comunidades atelópticas (*atheloptic assemblages*) de trilobites bentónicos con ojos reducidos o ausentes, adaptados a vivir por debajo del nivel crítico de penetración de la luz. Por su parte, ciertas familias (Olenidae, orden Ptychopariida) son componentes típicos de facies de lutitas negras, depositadas en medios ricos en materia orgánica y muy pobres en oxígeno. Estos trilobites sedimentívoros poseían un exoesqueleto muy delgado, pleuras muy anchas y numerosos segmentos torácicos (Figura 19. 12 I). El escaso oxígeno disuelto en el agua

podía difundirse a través de la cutícula y además, era absorbido por las branquias, las cuales debieron ser grandes y numerosas.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los trilobites habitaron el ambiente marino durante 300 m.a., y su historia a lo largo de tan extenso período es sumamente compleja. A continuación se pondrá énfasis en los hitos más importantes, determinados por rápidos cambios en la composición y abundancia de los diferentes grupos de trilobites debido al surgimiento de distintos clados, o bien a episodios de extinción. Dichos eventos mayores afectaron simultáneamente a otros grupos de organismos y corresponden a las conocidas «Explosión o Radiación Cámbrica», «Radiación Ordovícica», y las extinciones del límite Ordovícico-Silúrico, Devónico Medio y Pérmico Tardío.

La mayor abundancia y diversidad de los trilobites, a nivel de todas las categorías taxonómicas, tuvo lugar durante el Cámbrico y Ordovícico. Rocas del Cámbrico Temprano (Atdabaniano), ubicadas por encima de las que contienen elementos de la Fauna Tommotiana (*small shelly fauna*), incluyen a los primeros registros bien documentados de trilobites. Los Olenellina fueron los primeros en aparecer, seguidos algo más tarde por los Redlichiina y Agnostida, dominantes en el Cámbrico Temprano, junto con los Corynexochida y Ptychopariida (Figura 19. 11); posteriormente, este último taxón se hizo muy abundante en el Cámbrico Tardío.

En líneas generales, los grupos arriba mencionados fueron morfológicamente conservadores y mostraron una variabilidad relativamente escasa. Durante mucho tiempo se consideró sorprendente que, ya en el Atdabaniano, los trilobites aparecieran diferenciados, desde el punto de vista paleogeográfico, en dos grandes reinos: Olenellina (especialmente en Laurentia, Siberia y Báltica) y Redlichiina (Australia, China y Antártida), pero estudios recientes sugieren que los trilobites tuvieron una historia críptica, previa a su aparición en el registro fósil cámbrico. Esta historia oculta se remontaría al Neoproterozoico, debiéndose la diferenciación biogeográfica al resultado de un evento de vicarianza asociado al desmembramiento del supercontinente de Pannotia, hace 600-550 m.a.

Importantes grupos de trilobites dominantes durante el Cámbrico se extinguieron próximo al límite Cámbrico-Ordovícico y las cau-

sas de esta extinción son desconocidas. Algunos autores la atribuyen al descenso del nivel del mar a fines del Cámbrico, mientras que otros la vinculan a la radiación de los cefalópodos, predadores de los trilobites. Sin embargo, el acontecimiento que marca un verdadero hito en la historia evolutiva de los trilobites no es esta extinción, sino la aparición de numerosos grupos [Proetida, Cheirurina, Cyclopygoidea y Trinucleoidea (Asaphida), Phacopina, etc.] en el intervalo Cámbrico Tardío-Ordovícico Temprano. Dichos grupos exhiben una significativa diversidad morfológica y fueron muy exitosos; asombrosamente versátiles, comenzaron a explotar nuevos ambientes, como los arrecifes, o a diversificarse en otros, como el pelágico.

El Ordovícico fue un período particular en el cual se produjeron profundos cambios en los ecosistemas marinos, entre ellos el reemplazo de la **Fauna Evolutiva Cámbrica** (dominada por trilobites y braquiópodos inarticulados) por la **Fauna Evolutiva Paleozoica** (dominada por braquiópodos, pelmatozoos, y briozoos). Hasta hace pocos años se consideraba que la declinación de los trilobites había comenzado en forma contemporánea con la radiación de la Fauna Evolutiva Paleozoica (Radiación Ordovícica) (Sepkoski y Sheehan, 1983). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que los trilobites también fueron activos participantes en la radiación Ordovícica (Adrain *et al.*, 1998). Sobre la base del registro de familias y géneros, Adrain *et al.* (1998) reconocieron dos grandes asociaciones: la **Fauna Ibexiana** y la **Fauna Whiterockiana**. La primera estaba integrada por taxones particularmente abundantes durante esta época (Ibexiano, la más temprana definida para el Ordovícico norteamericano y correspondiente al intervalo Tremadociano-Arenigiano medio de las series británicas). A partir del Ordovícico Medio, esta fauna sufrió una severa reducción, dando lugar a la Fauna Whiterockiana, que experimentó una rápida diversificación durante el Ordovícico Medio, con valores particularmente elevados en el Ordovícico Tardío [Ilaenina (Corynexochida), Trinucleina (Asaphida), Phacopida, etc.].

La extinción del Ordovícico Tardío alto fue una de las más importantes en la historia de la biósfera y afectó profundamente a los trilobites. Ningún representante de la Fauna Ibexiana sobrevivió a este evento, mientras que el 75% de las familias de la Fauna Whiterockiana persistió hasta el Silúrico. Al analizar en detalle las familias de trilobites que se extinguieron en el límite Ordovícico-Silúrico, se advierte que

fueron eliminados principalmente los grupos que habitaban regiones de aguas profundas (olénidos, agnóstidos), los de hábitos de vida pelágica, o bien los que poseían larva pelágica (asafoide o no semejante a adultos), lo que indujo a algunos autores a considerar que los trilobites que poseían este tipo de larva fueron particularmente vulnerables a la extinción.

La composición de la fauna de trilobites permaneció relativamente estable durante el Silúrico y hasta el Devónico Medio (Givetiano), dominando los Phacopina, Cheirurina y Calymenina. Una serie de drásticas extinciones afectaron a los trilobites durante el Devónico Medio y Tardío, relacionadas con cambios en el nivel del mar. La extinción más drástica tuvo lugar a comienzos del Devónico Tardío (Frasniano) cuando, a partir de cambios eustáticos que generaron condiciones deficitarias en oxígeno, desaparecieron 4 órdenes completos (Corynexochida, Lichida, Phacopida, Ptychopariida), sobreviviendo solo 5 familias de Proetida.

Durante el Carbonífero-Pérmico los trilobites sufrieron otra drástica reducción ambiental. Los pocos grupos presentes en estos períodos (orden Proetida) estaban restringidos a ambientes de plataforma somera. La marcada regresión marina a fines del Pérmico destruyó gran parte de estos hábitats y solo 2 géneros subsistieron hasta el Pérmico Tardío alto, antes de la gran extinción permo-triásica.

PALEOBIOGEOGRAFÍA

Desde los albores del estudio de los trilobites se ha observado que algunos grupos son característicos de determinadas regiones geográficas. El gradiente climático, la batimetría, las corrientes marinas, la ecología de las larvas y la distribución de los mares y continentes han influido en la dispersión de los trilobites, dando por resultado, para algunos períodos, un marcado provincialismo. Las áreas de plataforma continental y los mares internos son más sensibles a producir casos de endemismo y, por lo tanto, una guía muy importante para la reconstrucción de las geografías del pasado.

Ya en el Cámbrico Temprano pueden diferenciarse dos reinos: 1) el de los Olenélidos, fundamentalmente en Laurentia (gran parte de lo que hoy es América del Norte) y 2) el reino de los Redlíchidos (especialmente en China y Australia); por su parte, existen algunas regiones con faunas mixtas (Siberia, Escandinavia y norte de África) que, sin embargo, también pre-

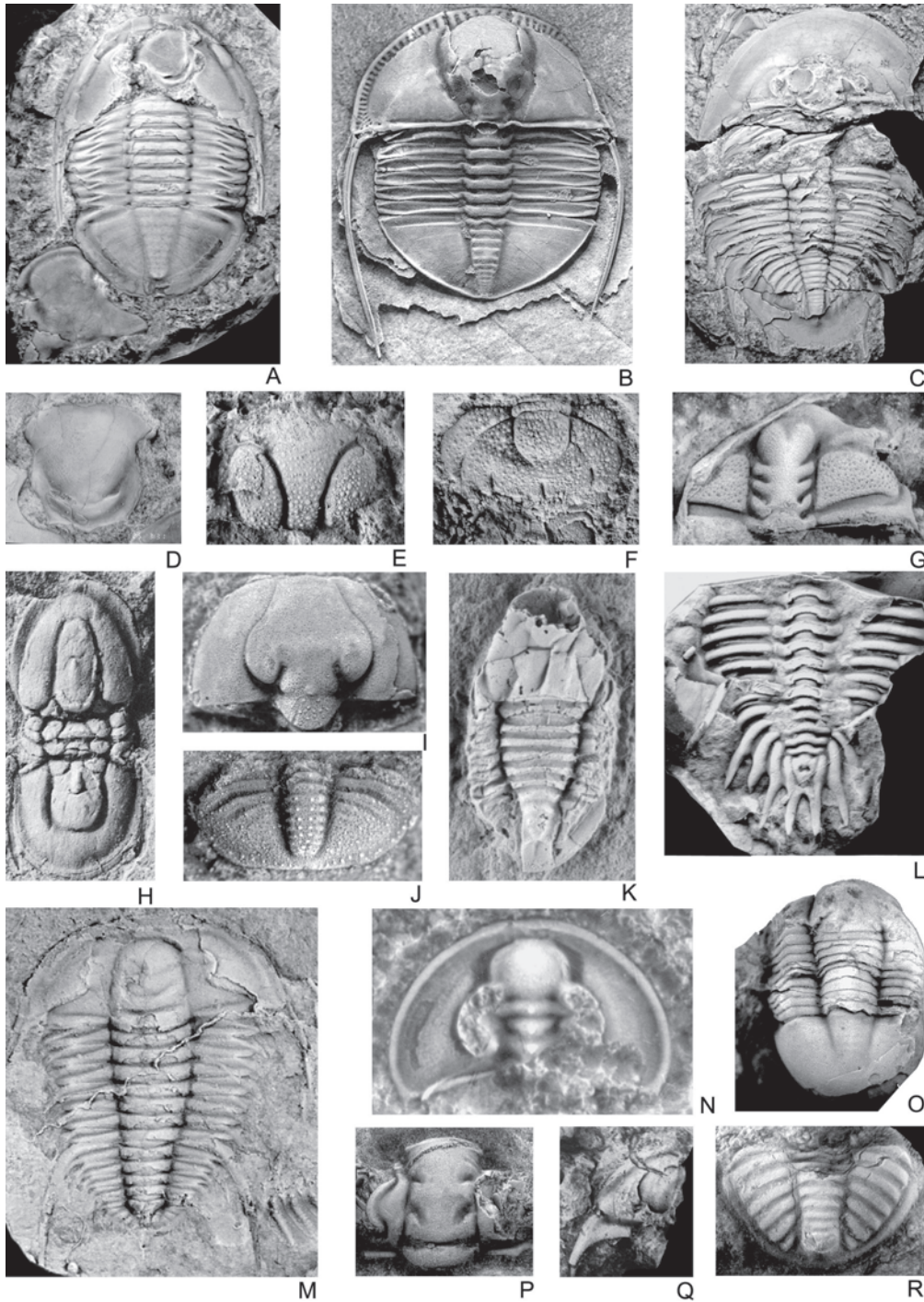


Figura 19.13. Trilobites de América del Sur. A, D. *Merlinia megacantha*, A. ejemplar completo con cranidio desplazado; D. hipostoma, Ordovícico, Sierra de Famatina (orden Asaphida); B. *Incaia deormacheai*, Ordovícico, Precordillera argentina (orden Asaphida); C. *Hungioides intermedia*, Ordovícico, Sierra de Famatina (orden Asaphida); E, F. *Amphilichas guandacolensis*, E. cranidio, F. pigidio, Ordovícico, Precordillera argentina (orden Lichida); G, L. *Pliomeridius* sp. G. cranidio, L. toracopigidio, Ordovícico, Sierra de Famatina (orden Phacopida, suborden Cheirurina); H. *Geragnostus (Geragnostus) nesossi*, Ordovícico, noroeste argentino (orden Agnostida, suborden Agnostina); I, J. *Kweichowilla piojensis*, I. cranidio, J. pigidio, Ordovícico, Precordillera argentina (orden Ptychopariida); K. *Degamella famatinensis*, Ordovícico, Sierra de Famatina (orden Asaphida); M. *Parabolina (Neoparabolina) frequens argentina*, Cámbrico, noroeste argentino (orden Ptychopariida); N. *Arcuolenellus megafrontalis*, Cámbrico, Precordillera argentina (orden Redlichiida, suborden Olenellina); O. *Iliaenus* sp., Ordovícico, Precordillera argentina (orden Corynexochida); P, Q, R. *Annamitella tellecheai*, P. cranidio, Q. librígena, R. pigidio, Ordovícico, Precordillera argentina (orden Corynexochida).

sentan cierto grado de endemismo, con taxones muy característicos. Es interesante señalar que las diferencias biogeográficas entre los dos reinos mencionados se dan a nivel de subórdenes y superfamilias, las cuales son endémicas. Si bien durante el Cámbrico Medio y Tardío las faunas también estaban diferenciadas paleogeográficamente, en este caso el endemismo solo se verifica a nivel de familias y géneros. En Argentina se documenta una variada fauna de trilobites cámbricos en la Precordillera (parte de La Rioja, San Juan y Mendoza), caracterizada por numerosos géneros de agnóstidos, olenélidos, corynexóchidos y ptychopáriidos de afinidades laurénticas. En el Sistema de Famatina (La Rioja) y noroeste de Argentina (Salta y Jujuy) solo se ha documentado una rica fauna de trilobites en la parte más alta del Cámbrico Superior.

Durante el Ordovícico Temprano se produjo una gran dispersión continental, dando por resultado un fuerte provincialismo. Los paleocontinentes de Laurentia y Siberia, que ocupaban una posición ecuatorial, se caracterizaron por la presencia de trilobites de la familia Bathyruridae (Proetida) (Whittington, 1963). El bloque de Báltica (Escandinavia) se encontraba aislado en latitudes medias, lo que dio origen a faunas endémicas de asáfidos. Por su parte, Gondwana era un supercontinente que se extendía desde el polo norte, ubicado en el norte de África, hasta las regiones ecuatoriales de Australia y China. Las áreas tropicales del Gondwana (sur de China, Australia) fueron colonizadas por asáfidos endémicos (*Lycophron*, *Asaphopsis*, *Hungioides*, *Dactylocephalus*), corinexóchidos (*Annamitella*), cheirurinos (*Pliomerina*) y facopinos (*Prosopiscus*), mientras que el Gondwana de altas latitudes (sur y centro de Europa, norte de África) estaba dominado por géneros locales de facopinos y calymeninos (*Ormathops*, *Zeliskella*, *Neseuretus* y *Calymenella*).

En la región andina de Argentina se reconocen tres cuencas ordovícicas: 1) Noroeste argentino (Salta y Jujuy), extendida hasta Bolivia y el sur de Perú; 2) Famatina (La Rioja y parte de Catamarca) y 3) Precordillera (parte de La Rioja, San Juan y Mendoza), en las que se registran todos los órdenes de trilobites ordovícicos. Entre estas cuencas se observa un interesante contraste biogeográfico. Mientras que la del Noroeste documenta una mayor afinidad con las faunas del Gondwana frío, y la presencia de *Neseuretus* como elemento característico, en Famatina encontramos una mezcla de géneros del Gondwana cálido (*Annamitella*, *Hungioides*, *Pliomerina*) y del Gond-

wana frío (*Neseuretus*). A su vez, la Precordillera experimenta un importante cambio biogeográfico a través del Paleozoico Temprano, que se analiza con detalle más abajo (ver Precordillera).

Durante la glaciación hirnantiana, a fines del Ordovícico, el provincialismo a nivel mundial desaparece casi por completo y el género *Mucronaspis* (Phacopina) es un elemento de amplia distribución geográfica. Durante el Silúrico Temprano tampoco se distinguen provincias biogeográficas, pero en el Silúrico Tardío en América del Sur comienza a diferenciarse una fauna particular, de baja diversidad, caracterizada por homalonótidos (*Calymenina*) y la aparición de los primeros trilobites calmónidos (Phacopina). Para el Devónico se reconocen tres provincias: Viejo Mundo, Apalachiana y Malvinocáfrica. La provincia del Viejo Mundo abarca Europa, norte de África, Asia, Australia y el Ártico canadiense, y contiene especies de proétidos, facópidos y scutillaenidos (*Corynexochida*) de amplia distribución. La provincia Apalachiana ocupa el este de América del Norte y se extiende hasta el norte de América del Sur en Colombia y Venezuela. Si bien están representadas las mismas familias que en la provincia del Viejo Mundo, en los Apalaches encontramos un conjunto de géneros propios. Finalmente, la provincia Malvinocáfrica es la más distintiva del Devónico y se caracteriza por la dominancia de los trilobites calmónidos (Phacopina). Durante el Devónico gran parte de América del Sur estaba inundada por un mar epéirico y ocupaba una posición circumpolar; numerosas cuencas se desarrollaron en su geografía (Amazonas, Parnaíba, Paraná, Andes, Precordillera, Malvinas, entre otras), incluyendo además el sur de África y parte de Antártida. Si bien se encuentran representantes de las familias Proetidae, Phacopidae, Dalmanitidae (Phacopina), Homalonotidae (*Calymenina*) y Lichidae entre otros, los trilobites más característicos de la provincia Malvinocáfrica pertenecen a la familia Calmonidae. Este taxón experimentó una de las más espectaculares radiaciones adaptativas que se conocen en el registro fósil. Se han descrito más de 100 especies incluidas en 45 géneros, todos endémicos. En Argentina se describieron numerosas especies de la Precordillera de San Juan y algunas del noroeste argentino.

En el Carbonífero y Pérmico se observan algunos contrastes en la distribución de los géneros de trilobites proétidos. Por ejemplo, *Anisopyge* caracteriza el Pérmico del oeste de América del Norte, mientras que *Pseudophillipsia*

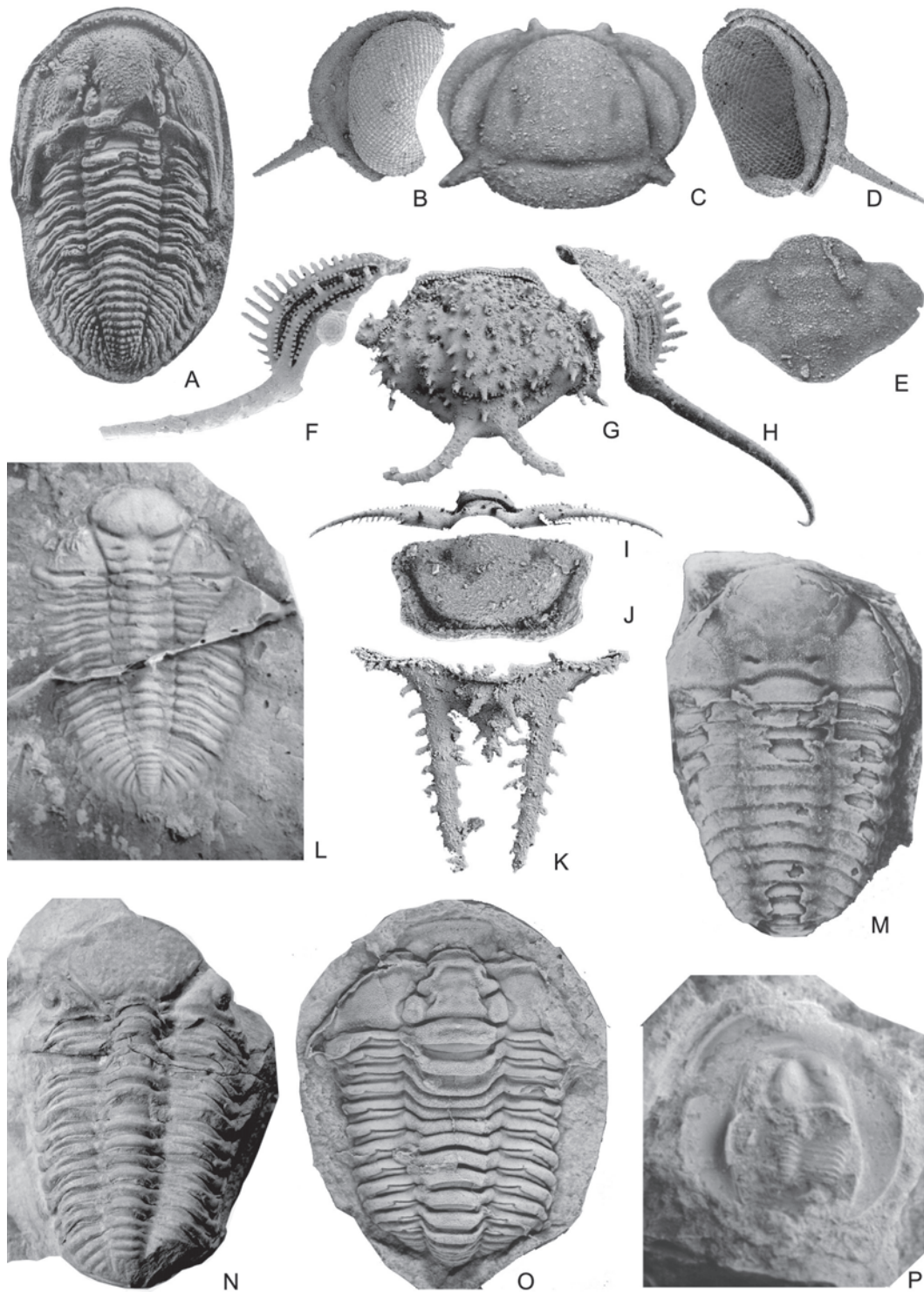


Figura 19.14. Trilobites de América del Sur. A. *Australosutura gardneri*, Carbonífero, cuenca Tepuel-Genoa (orden Proetida); B, C, D, E. *Telephina calandria*, B, D. librigenas, C. cranidio, E. pigidio (orden Proetida); F, G, H, I, J, K. *Ceratocara argentina*, F, H. librigenas, G. cranidio, I. segmento torácico, J. hipostoma, K. pigidio, Ordovícico, Precordillera argentina (orden Lichida); L. *Metacryphaeus* sp., Devónico, Bolivia (orden Phacopida, suborden Phacopina); M. *Tormesiscus gloriae*, Devónico, Precordillera argentina (orden Phacopida, suborden Phacopina); N. *Paciphacops argentinus*, Silúrico, Precordillera argentina (orden Phacopida, suborden Phacopina); O. *Flexicalymene? vaccarii*, Silúrico, noroeste argentino (orden Phacopida, suborden Calymenina); P. *Scotoharpes* sp., Ordovícico, Precordillera argentina (orden Ptychopariida).

es un registro característico del Paleotethys. En Argentina, se conoce el género *Australosutura* de la cuenca Tepuel-Genoa, en el oeste de la provincia del Chubut.

EL CASO PRECORDILLERA

El creciente interés en las reconstrucciones geográficas del Paleozoico aplicando la tectónica de placas ha dado un nuevo impulso al análisis paleobiogeográfico. En América del Sur ha sido clave para el reconocimiento de terrenos exóticos del Paleozoico y su evolución. El ejemplo más sobresaliente lo constituye el estudio basado en los cambios faunísticos documentados en la Precordillera argentina durante el transcurso del Paleozoico Temprano.

En el Cámbrico Inferior de la Precordillera se ha reconocido la presencia de los géneros *Olenellus*, *Fremontella* y *Arcuolenellus*, los cuales son los únicos miembros de la Familia Olenellidae con registros fuera de lo que se reconoce habitualmente como Laurentia (gran parte de América del Norte, Groenlandia, Spitsbergen, norte de Irlanda y noroeste de Escocia). Durante el Cámbrico Medio y Tardío las faunas de la plataforma carbonática de Precordillera mantuvieron la misma identidad biogeográfica con Laurentia, llegando a compartir varias especies con esa región. Esta afinidad se extiende incluso hasta el Ordovícico Temprano, con la presencia en Precordillera de algunos bathyúridos (Proetida: *Peltabellia* y *Uromystrum*), aunque aquí ya se observa una mezcla con ciertos elementos propios del Gondwana cálido (*Annamitella*, *Pliomerina* y *Prosopiscus*). En el Ordovícico Tardío se reconoce un fuerte endemismo en los trilobites de la familia Trinucleidae (Asaphida: *Guandacolithus*, *Hunickenolithus*, *Bancroftolithus*, etc.), con la persistencia de algunos géneros laurénticos (*Ceratocara*) y gondwánicos cálidos (*Pliomerina*). A fines del Ordovícico, durante la glaciación hirnantiana, luego de la profunda crisis que sufren los trilobites en esta época, la Precordillera solo contiene géneros de amplia distribución geográfica (*Mucronaspis* y *Eohomalonotus*).

Esta historia biogeográfica tan particular ha permitido postular a Precordillera como un terreno exótico que se desprendió de Laurentia durante el Cámbrico, alejándose paulatinamente hasta su colisión con el Gondwana en el Ordovícico.

EVOLUCIÓN

La historia evolutiva de los trilobites no está completamente elucidada, ya que aún persisten dudas o falta información sobre aspectos relacionados con los posibles ancestros del grupo, el origen de algunos órdenes y las afinidades de numerosas familias. La Figura 19. 11 resume, de manera simplificada, las relaciones filogenéticas de los principales grupos de trilobites. Sobre dicho esquema, a continuación se señalan algunos aspectos de singular valor evolutivo.

Entre las formas de cuerpo blando que caracterizan a la Fauna de Ediacara, de edad precámbrica tardía, se conocen ejemplares segmentados, trilobulados, que podrían representar artrópodos con exoesqueleto no calcificado, posiblemente emparentados con la línea ancestral de los trilobites. La morfología más primitiva de la clase Trilobita está tipificada por el suborden Olenellina. Entre los caracteres de este plan básico se destacan el caparazón aplanado dorso-ventralmente, aristas oculares y lóbulos palpebrales conspicuos, un hipostoma coincidente, espinas genales bien definidas, numerosos segmentos torácicos desprovistos de fulcros, y un pigidio muy pequeño. Los Redlichiina podrían haber derivado de los olenellinos (Figura 19. 11) por adquisición de suturas dorsales, el desarrollo de mecanismos más eficientes de articulación torácica (fulcros) y un estadio protaspis calcificado.

El orden Agnostida, de tamaño reducido y solo dos o tres segmentos torácicos, pudo haberse originado de trilobites plurisegmentados mediante la retención de caracteres juveniles en el adulto (pedomorfosis). Los eodiscosinos más antiguos comparten varios caracteres con los redlichoideos, por lo que habrían derivado de estos últimos. De manera similar, el orden Corynexochida se habría originado por pedomorfosis en el Cámbrico Temprano, ya que su glabela es muy similar a la exhibida por los estadios protáspidos y meráspidos tempranos de algunos redlichinos.

Igualmente, los Ptychopariida posiblemente evolucionaron de los Redlichiida en el Cámbrico Temprano. Los ptychopariidos revisten especial importancia filogenética, ya que habrían dado origen a grandes grupos (Asaphida, Proetida) que se diversificaron notablemente en el Ordovícico, motivando a nuevas morfologías y explorando novedosos hábitos de vida.

Los Phacopida habrían derivado de un ancestro con hipostoma flotante. Los más primitivos de este orden son los calymeninos,

cuya morfología es similar, en algunos aspectos, a la de los ptychoparioideos.

A lo largo de su historia, y en particular a partir del Ordovícico Medio, los trilobites experimentaron escasos cambios evolutivos de magnitud. Entre las innovaciones mejor docu-

mentadas, se cuentan la aparición de nuevos tipos de ojos, la adopción de mecanismos de enrollamiento y articulación cada vez más sofisticados, la reducción de la placa rostral y el incremento en el tamaño del pigido (de micropigios a isopigios).

BIBLIOGRAFÍA

- Adrain, J.M., Fortey, R.A. y Westrop, S.R. 1998. Post-Cambrian trilobite diversity and evolutionary faunas. *Science* 280: 1922-1925.
- Benedetto J.L. (ed.) 2003. *Ordovician fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba. 665 pp.
- Bergstrom, J. 1973. Organization, life, and systematics of trilobites. *Fossils and Strata* 2: 1-69.
- Briggs D.E.G. y Fortey, R.A. 1989. The early radiation and relationships of the major arthropod groups. *Science* 246: 241-243.
- Bruton, D.R. y Haas, W. 1997. Functional morphology of Phacopinae (Trilobita) and the mechanisms of enrollment. *Palaeontographica Abteilungen A* 245: 1-43.
- Bruton, D.L. y Haas, W. 2003. Making *Phacops* alive. *Special Papers in Palaeontology* 70: 331-347.
- Camacho, H.H. 1979. *Invertebrados fósiles*. Eudeba. 707 pp.
- Chatterton, B.D.E. y Campbell, M. 1993. Enrolling in trilobites: a review and some new characters. *Memoirs of the Australasian Association of Palaeontologists* 15: 103-123.
- Cisné, S. 1975. Anatomy of *Triarthrus* and the relationships of the trilobites. *Fossils and Strata* 4: 45-64.
- Clarkson, E. N. K. 1979. The visual system of trilobites. *Palaeontology* 22 (1): 1-22.
- Clarkson, E.N.K. 1998. *Invertebrate Paleontology and Evolution*. Blackwell Science, Fourth edition. 452 pp.
- Clarkson, E.N.K., Ahlgren, J. y Taylor, C.M. 2003. Structure, ontogeny, and moulting of the olenid trilobite *Ctenopyge (Eoctenopyge) angusta* Westergard, 1922 from the Upper Cambrian of Västergötland, Sweden. *Palaeontology* 46 (1): 1-27.
- Cocks, L.R.M. y Fortey, R.A. 1990. Biogeography of Ordovician and Silurian faunas. En: W. S. McKerrow y C. R. Scotese (eds.), *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. *Geological Society Memoir* 12: 97-104.
- Dalingwater, J.E. 1973. Trilobite cuticle microstructure and composition. *Palaeontology* 16: 827-839.
- Enay, R. 1990. *Palaeontology of Invertebrates*. Springer-Verlag.
- Fordyce, D. y Cronin, T.W. 1989. A comparison of the fossilised compound eyes of the phacopid trilobites with the eyes of modern marine arthropods. *Journal of Crustacean Biology* 9: 554-569.
- Fortey, R.A. 1985. Pelagic trilobites as an example of deducing the life habits of extinct arthropods. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 219-230.
- Fortey, R.A. 1990 a. Ontogeny, hypostome attachment and trilobite classification. *Palaeontology* 33 (3): 529-576.
- Fortey, R.A. 1990 b. Trilobite evolution and systematics. En: *Arthropod paleobiology*. Short Courses in Paleontology 3, A Publication of the Paleontological Society.
- Fortey, R.A. 2001. Trilobite systematics: The last 75 years. *Journal of Paleontology* 75 (6): 1141-1151.
- Fortey, R.A. y Owens, R.M. 1999. Feeding habits in trilobites. *Palaeontology* 42 (3): 429-465.
- Hammann, W. 1985. Life habit and enrollment in Calymenacea (Trilobita) and their significance for classification. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 307-318.
- Harrington, H.J. y Leanza, A.F. 1957. *Ordovician trilobites of Argentina*. Department of Geology, University of Kansas Special Publication 1. pp. 1-276.
- Henningsmoen, G. 1957. The trilobite family Olenidae, with description of Norwegian material and remarks on the Olenid and Tremadocian Series. *Skrifter Utgitt av det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo I Matematisk-Naturvidenskapelig Klasse* 1957 (1): 303 pp.
- Henningsmoen, G. 1975. Moulting in trilobites. *Fossils and Strata* 4: 179-200.
- Henry, J.L. 1985. New information on the coaptative devices in the Ordovician trilobites *Phacoparia* and *Crozonaspis*, and its significance for their classification and phylogeny. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 319-324.
- Ingham, J.K., 1968. British and Swedish Ordovician species of *Cybeloides*. *Scottish Journal of Geology* 4: 300-316.
- Jensen, S. 1990. Predation by Early Cambrian trilobites on infaunal worms – Evidence from the Swedish Mickwitzia Sandstone. *Lethaia* 23: 29-42.
- Kaesler, R.L. (ed.), 1997. *Treatise on invertebrate paleontology, part O, Arthropoda 1*. (revised). Geological Society of America, Boulder, and University of Kansas Press, Lawrence. 530 pp.
- Levi-Setti, R. 1993. *Trilobites: a Photographic Atlas*. Segunda edición, University of Chicago Press, Chicago.
- McNamara K.J. y Rudkin, D. 1984. Techniques of Trilobite exuviation. *Lethaia* 17: 153-173.
- Moore, R.C. (ed.), 1959. *Treatise on invertebrate paleontology, part O, Arthropoda 1*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.
- Müller, K. y Walossek, D. 1987. Morphology, ontogeny, and life habit of *Agnostus pisiformis* from the Upper Cambrian of Sweden. *Fossils and Strata* 19: 1-124.
- Pribyl, A. y Vanek, J. 1980. Ordovician trilobites of Bolivia. *Cesk. Akad. Ved. Roapr.* 90 (2): 1-90.

- Robison, R.A. 1972. Mode of life of agnostid trilobites. *International Geological Congress, Sess. 24*, 7: 33-40.
- Robison, R.A. y Kaesler, R.L. 1987. Phylum Arthropoda. En: Boardman *et al.* (eds.), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications.
- Seilacher, A. 1985. Trilobite paleobiology and substrate relationships. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 231-237.
- Sepkosky, J.J. y Sheehan, P. 1983. Diversification, faunal change, and community replacement during the Ordovician radiations. En: M. J. S. Tevesz y P. L. McCall (eds.), *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*. Plenum Press, New York. pp. 673-717.
- Shergold, J.H. 1988. Review of trilobite biofacies distributions at the Cambrian-Ordovician boundary. *Geological Magazine* 125: 363-380.
- Speyer, S.E. y Chatterton, B.D.E. 1989. Trilobite larvae and larval ecology. *Historical Biology* 3: 27-60.
- Whittington, H.B. 1963. Middle Ordovician trilobites from Lower Head, western Newfoundland. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 129 (1): 1-118.
- Whittington, H.B. 1988. Hypostomes and ventral cephalic sutures in Cambrian trilobites. *Palaeontology* 31 (3): 577-609.
- Whittington, H.B. 1992. *Trilobites. Fossils Illustrated: 2*. Boydell Press, Woodbridge.
- Wills, M.A., Briggs, D.E.G., Fortey, R.A., Wilkinson, M. y Sneath, P.H.A. 1998. An arthropod phylogeny based on fossil and recent taxa. En: G. D. Edgecombe (ed.), *Arthropod fossils and phylogeny*. Columbia University Press, New York. pp. 33-105.
- Wilmot, N.V. 1990. Biomechanics of trilobite exoskeletons. *Palaeontology* 33 (4): 749-768.

Daniel **Roccatagliata**
 Beatriz **Aguirre-Urreta**
 Oscar F. **Gallego**

INTRODUCCIÓN

El subphylum Crustacea contiene una gran diversidad de formas, hecho que se comparece con su larga historia evolutiva (los crustáceos se hallan presentes desde comienzos del Cámbrico). Incluye más de 50000 especies vivientes, ocupando en este aspecto, el cuarto lugar entre los metazoos, detrás de los insectos, moluscos y quelicerados. Su intervalo de tamaño es muy amplio, siendo el gigante del grupo el cangrejo araña japonés *Macrocheira kaempferi* que llega a medir 4 m con sus patas extendidas, mientras que en el otro extremo se ubica *Stygotantulus stocki* (Tantulocarida), un parásito de copépodos cuyo largo corporal es de apenas 94 µm.

Los crustáceos son los únicos artrópodos que tienen dos pares de antenas. Presentan **apéndices birrámeos** (aunque es frecuente que una de las ramas se pierda) y una larva característica denominada *nauplius*, ausente en las formas con desarrollo abreviado.

La gran mayoría es acuática, pero existen unas pocas especies que han conquistado, con mayor o menor éxito, el medio terrestre.

ANATOMÍA

TAGMAS

La morfología de los crustáceos presenta tal diversidad, que es imposible describir una forma típica que caracterice al conjunto.

El céfalon es el tagma más estable y lleva 5 pares de apéndices: las **anténulas** y **antenas**, a las que les siguen las **mandíbulas**, **maxilulas** y **maxilas**. Los Anostraca, Cephalocarida, Mystacocarida y Bathynellacea, entre otros, presentan un céfalon independiente. Sin embargo en la mayor parte de los crustáceos uno o más segmentos del tronco se incorporan al céfalon. Al tagma así diferenciado se lo denomina **cefalotórax** (también se utiliza en algunos casos el término **cefalosoma** para designar a este tagma).

El número de segmentos que componen el tronco difiere de un grupo a otro. Los Notostraca y Remipedia pueden tener más de 30, en tanto que los Ostracoda, y muchos Copepoda, Cirripedia e Isopoda parásitos poseen un tronco indiviso.

En la mayoría de los crustáceos el tronco está diferenciado en una parte anterior (**tórax**) y otra posterior (**abdomen**). El criterio para diferenciar estos dos tagmas es propio de cada grupo. En muchos crustáceos inferiores o «**Entomosttracos**» el tronco presenta una región anterior con apéndices y una posterior ápada, en tales casos, a la primera se la designa tórax y a la segunda abdomen. En Notostraca se toma el segmento genital (el segmento 11) como criterio para distinguir al tórax del abdomen, portando este último algunos segmentos con apéndices y otros ápodos. En Malacostraca todos los segmentos poscefálicos llevan apéndices (excepto en Phyllocarida y los grupos que sufren pérdidas secundarias). No obstante, los apéndices que posee cada región del tronco de los Malacostraca son disímiles: el tórax lleva **toracópodos** y el abdomen (llamado **pleon**), **pleópodos**. Por último, existen dos grupos de «Entomosttracos» (Remipedia y Conchostraca) en los que no puede diferenciarse un tórax y un abdomen, dado que todos los segmentos poscefálicos poseen apéndices más o menos similares.

En algunos grupos (Cirripedia, anfípodos Caprellidea, por ejemplo) el abdomen está muy reducido o ausente. En otros, uno o más segmentos del abdomen pueden estar fusionados; así por ejemplo, en los Anostraca y Copepoda los dos primeros segmentos abdominales se unen para formar el complejo genital (Figuras 20. 2 C y 4 F), mientras que en los anfípodos Hyperiidea los dos últimos segmentos (y a veces, también el **telson**) forman una pieza única. En Isopoda normalmente el último segmento del pleon está fusionado al telson para for-

mar el **pleotelson** (Figura 20. 9 D), pero existe toda una gama de formas que van desde un telson independiente hasta la fusión de los 6 pleonitos y el telson en una placa única. Por último, en los Cladocera (excepto *Leptodora*) y Branchiura el abdomen es indiviso (Figuras 20. 2 H y 4 G).

En el extremo del cuerpo se encuentra el telson, bajo el cual abre el ano. El telson está desprovisto de apéndices y ganglios, pero frecuentemente lleva una **furca** (compuesta de un par de ramas furcales), que puede ser laminar (Anostraca, Leptostraca, Pygocephalomorpha, Figuras 20. 2 C, 6 D y 9 A), unguiforme (Spinicaudata, Cladocera, Figura 20. 2 G y H), multiartejada (Notostraca, Figura 20. 2 E), etc.

CAPARAZÓN

La naturaleza del caparazón de los crustáceos es un tema controvertido, no existiendo una definición satisfactoria. Ciertamente, parece poco probable que todos los caparazones sean homólogos.

Los Phyllocarida (Figura 20. 6 A-D), Conchostraca y Cladocera (Figura 20. 2 F-H), Ostracoda, Ascothoracida y la larva *cypris* de Cirripedia poseen un caparazón bivalvo con músculo aductor, que cubre parcialmente o completamente el cuerpo del organismo. Por su parte, los Notostraca, Thermosbaenacea, Mysidacea y algunas larvas de Malacostraca poseen un caparazón dorsal que se extiende libremente hacia atrás y cubre parte del cuerpo. Los caparazones de todos estos taxones, ya sean bivalvos o simples, se originan a partir de pliegues tegumentarios. En estos caparazones el espacio entre las superficies cuticulares interna y externa puede ser amplio y alojar distintos órganos, por ejemplo: en Notostraca a glándulas maxilares muy desarrolladas, en Ostracoda a los divertículos de las gónadas.

Los Euphausiacea (Figura 20. 8 E) y Decapoda (Figura 20. 10 A-E) presentan un caparazón que está «fusionado» dorsalmente al céfalon y los 8 segmentos torácicos. Si bien el proceso de formación del caparazón de estos grupos no está del todo dilucidado, no hay duda de que éste no se origina, como postuló Calman (1909), a partir de un pliegue tegumentario del margen posterior de la región cefálica, que crece hacia atrás progresivamente y termina fusionándose con los tergitos del tórax. La superficie dorsal del caparazón de estos dos taxones consiste en una única lámina cuticular, hecho que demuestra con claridad que el caparazón no pudo formarse del modo sugerido por Calman.

En Cumacea (Figura 20. 9 F) el caparazón está fusionado dorsalmente al céfalon y los 3-4 primeros **toracómeros**, dejando expuestos los restantes segmentos torácicos. En Tanaidacea (Figura 20. 9 E) el caparazón es aun más corto, cubriendo solo el céfalon y los dos primeros toracómeros. En estos grupos, y en Decapoda, los laterales del caparazón (**branquiostegitos**) se extienden libremente hacia abajo delimitando un par de amplias cámaras respiratorias a cada lado del cuerpo, en donde se alojan las branquias (éstas faltan en Tanaidacea).

Es común que la pared externa de los caparazones, debido a su función protectora, esté fuertemente calcificada (cirripedios Thoracica, muchos Ostracoda y Decapoda). Además, puede ser lisa o presentar costillas, espinas, nódulos, etc., e incluso en conchostracos Spinicaudata mostrar líneas de crecimiento que se van agregando con cada muda. Por el contrario, la pared interna es generalmente mucho más delgada, pudiendo actuar como superficie de intercambio gaseoso en algunos grupos (Mysida, Tanaidacea, cangrejos y anomuros semiterrestres, etc.).

El caparazón también puede funcionar como cámara de cría. En las hembras de Ascothoracida el caparazón está hipertrofiado y los huevos son incubados dentro de cada valva; en cambio los Thermosbaenacea, Conchostraca, Cladocera y muchos Ostracoda incuban sus huevos bajo el caparazón. En la mayoría de los Cladocera la parte dorsal del caparazón de las hembras se separa del resto y sirve de estuche protector (**efipio**) que aloja los huevos de resistencia (generalmente 1 o 2).

APÉNDICES

De acuerdo a su plan de construcción, se pueden distinguir dos tipos de apéndices: el estenopodial y el filopodial.

En un **estenopodio** (ver Figura 18. 5 B) la sección transversal del **endopodito** es circular u oval, los artejos son rígidos, están separados por membranas articulares, y presentan **cóndilos** y musculatura intrínseca. Este tipo de apéndice es primariamente birrámeo; la parte basal del mismo es el **protopodito** (o simpodito), la rama interna el **endopodito** y la externa el **exopodito**. El exopodito se ha perdido en muchos grupos de crustáceos; cuando esto sucede, no siempre es posible establecer con certeza el límite entre el protopodito y el endopodito. El protopodito consta de hasta 3 artejos: un precoxopodito (o precoxa, raramente presente), un coxopodito (coxa) y un

basipodito (base). Los artejos de un apéndice pueden llevar proyecciones internas (**enditas**) o externas (**exitas**). Cuando las proyecciones internas están muy desarrolladas y ocupan por completo el margen del protopodito (o en el caso de existir más de un artejo, ocupan por completo el artejo más proximal del protopodito) se las denomina **gnatobases**. Estas láminas llevan sedas o espinas, y sirven para la trituración y transporte del alimento. El término **epipodito** se aplica a un lóbulo o proceso externo (**exita**) que se origina de la precoxa o coxa. Éste puede presentar paredes delgadas y replegadas, e intervenir en el intercambio gaseoso (branquias), o ser una lámina más o menos firme y provista de fuertes sedas, que se utiliza para la limpieza de la cámara branquial.

En Malacostraca los toracópodos pueden poseer exopoditos; sin embargo, es común que falten o estén muy reducidos. Cuando está presente, el exopodito tiene función natatoria y consta de numerosos artejos semejantes sobre los que se insertan largas sedas plumosas que incrementan la superficie y mejoran la eficiencia propulsora. En cambio, el endopodito por lo general interviene en la locomoción sobre el sustrato. Éste consta de cinco artejos: isquiopodito (isquio), meropodito (mero), carpopodito (carpo), propodito (própodo) y dactilopodito (dácilo); sin embargo, esta segmentación no es siempre nítida ya que son frecuentes las fusiones y subdivisiones secundarias.

Existen también patas birrámeas en las que ambas ramas intervienen en la natación. Éste es el caso de los toracópodos de Copepoda (ver Figura 18. 5 C) y Branchiura (Figura 20. 4 G), así como también de los pleópodos de Euphausiacea (Figura 20. 8 E) y algunos Decapoda. Un caso curioso son los cirros de los cirripedios, donde ambas ramas están compuestas por numerosos artejos e intervienen en la captura del alimento.

Los **filopodios** (ver Figura 18. 5 E) son típicos de Branchiopoda y Leptostraca. Estos apéndices son foliáceos, de cutícula muy delgada y carentes de segmentación (o está muy reducida); la rigidez (turgencia) se logra gracias a la presión de la sangre presente en su interior. El protopodito lleva en su margen interno 5 enditas (gnatobases) y en el extremo distal 1 exopodito natatorio (flagelo), todos ellos con sedas marginales. A su vez, el protopodito porta sobre su margen externo 1-2 preepipoditos (solamente en Anostraca) y 1 epipodito (también llamado bráctea o «bránquia», pese a tener función osmorreguladora y no respiratoria).

En Crustacea podemos distinguir tres grupos de apéndices con funciones particulares: el par de anténulas y de antenas con función sensorial, los 3 pares de apéndices bucales con función masticatoria, y aquéllos del tronco primariamente locomotores.

Las anténulas son consideradas primitivamente unirrámeas, pero pueden tener 2 flagelos, o más raramente 3 (Hoplocarida, Figura 20. 6 E y G). Pueden ser reducidas (Branchiopoda, isópodos Oniscoidea) o muy desarrolladas (copépodos Calanoidea). En Decapoda el primer artejo del pedúnculo lleva un estatocisto (órgano del equilibrio). Las anténulas de los Ascothoracida y Cirripedia se utilizan como órganos de fijación al sustrato; pueden ser prensiles (Ascothoracida) o poseer glándulas cementantes (Cirripedia). Los machos de los copépodos de vida libre presentan una o ambas anténulas modificadas en *claspers* para sujetar a la hembra durante el apareamiento.

Las antenas son primitivamente birrámeas, y serían el primer par de apéndices del tronco que tomó una posición secundariamente preoral. Faltan en la larva *cypris*, y en los adultos de Ascothoracida y Cirripedia. La antena de muchos grupos es unirrámea (falta el exopodito); en otros el exopodito es escamiforme (Stomatopoda, Mysidacea, Euphausiacea, muchos Decapoda y Tanaidacea). En Conchostraca, Cladocera y Ostracoda, además de cumplir funciones sensoriales, la antena es el principal órgano natatorio. Los machos de Anostraca (Figura 20. 2 C) y de algunas especies de Cumacea tienen las antenas modificadas en *claspers*.

Los tres pares siguientes de apéndices son las mandíbulas, las maxílulas y las maxilas. La larva *nauplius*, por lo general, tiene una mandíbula compuesta de un coxopodito (que lleva una endita: el proceso masticador), y un palpo birrámeo formado por el basipodito, el exopodito y el endopodito. La condición birrámea solo persiste en los adultos de Mystacocarida, los copépodos Calanoidea y los Ostracoda. En los restantes crustáceos el exopodito desaparece. En muchos crustáceos persiste un palpo unirrámeo formado por el basipodito y el endopodito. En otros (Remipedia, Cumacea, etc.) el palpo está ausente, y la mandíbula consta solo del coxopodito. Las mandíbulas de Malacostraca presentan un proceso incisivo y otro molar, y entre ambos puede existir un diente móvil o *lacinia mobilis*. Los copépodos parásitos (Siphonostomatoida) e isópodos Epicaridea tienen las mandíbulas transformadas en estiletos.

Contrastando con las mandíbulas que por lo general son macizas, las maxílulas y maxilas son usualmente foliáceas. En Branchiura (grupo parásito de peces) las maxílulas están transformadas en un par de garfios o de ventosas (Figura 20. 4 G). Las maxílulas de Cumacea y Tanaidacea presentan un palpo que se extiende bajo el caparazón y limpia la cavidad branquial. Las maxilas de Cephalocarida son hasta en los menores detalles similares al primer par de apéndices del tronco, lo que estaría poniendo en evidencia el plan de organización primitivo del grupo. Las maxilas de Decapoda poseen un exopodito laminar, el **escafognatito**, que interviene en forma activa bombeando agua de la cámara branquial.

Uno o más toracópodos de muchos crustáceos pierden su función locomotora e intervienen en la alimentación. Estos apéndices, denominados **maxilipedios**, difieren en número en los distintos grupos: 1 par en Remipedia, Mystacocarida, Copepoda, Amphipoda, Isopoda y Tanaidacea, 2 pares en isópodos Gnathiidea y algunas especies de Mysida, 3 pares en Cumacea y Decapoda, y 5 pares en Stomatopoda. Si bien han perdido la función locomotora, retienen su función respiratoria en varios grupos (Syncarida, Cumacea, Tanaidacea y Decapoda). En Amphipoda el par de maxilipedios presenta sus bases fusionadas, adquiriendo una disposición análoga a la del labio de los insectos.

Los apéndices torácicos no transformados en maxilipedios de los Eumalacostraca se denominan **pereiópodos**. Éstos pueden conservar los exopoditos natatorios (Mysidacea y Euphausiacea), o perderlos (Isopoda, Amphipoda y la mayoría de los Decapoda). En la base de dichos apéndices se observan a menudo epipoditos que desempeñan el papel de órganos respiratorios (branquias).

Uno o más pereiópodos de Decapoda, y el primer pereiópodo de Tanaidacea, pueden llevar una pinza o **quela**. La misma está formada por el dactilopodito o «dedo móvil» y una proyección distal del propodito, el «dedo fijo». Las patas que portan quelas se denominan **quelípedos**. Los primeros pereiópodos de Amphipoda, Stomatopoda, muchos Isopoda, etc. llevan distalmente pinzas imperfectas, llamadas **subquelas**. El dactilopodito de éstas se cierra contra el propodito, al igual que en una navaja sevillana la hoja se rebate hacia la empuñadura. Los pereiópodos que llevan subquelas se denominan **gnatópodos**. Según el grado de desarrollo del dedo fijo, existe un abanico de formas intermedias entre las quelas y las subquelas.

Las coxas de uno o más pereiópodos de las hembras de Peracarida llevan expansiones laminares dirigidas hacia la línea media del cuerpo llamadas **oostegitos**, que se yuxtaponen unas con otras y forman en conjunto una cámara de incubación o **marsupio**, donde se desarrollan los embriones.

Los apéndices abdominales o pleópodos sirven primariamente para la natación. En los casos en que esta función persiste, los pleópodos son birrámeos y provistos de largas sedas plumosas. Uno o dos pleópodos en Mysida, Isopoda, Stomatopoda y Eucarida están modificados en apéndices copulatorios (**gonopodios**). En las hembras adultas de los decápodos Pleocyemata (camarones Caridea, cangrejos ermitaños, langostas, cangrejos, etc.) los pleópodos actúan como apéndices ovíferos (portan los huevos hasta el nacimiento de las larvas). Los Stomatopoda presentan branquias tubulares (epipoditos) sobre los pleópodos; en Isopoda el endopodito, o ambas ramas, de 1 o más pares de pleópodos pueden adquirir paredes muy delgadas y actuar como branquias. Además, los isópodos terrestres (Oniscoidea) a veces presentan órganos traqueales rudimentarios (**seudotráqueas**) sobre sus exopoditos.

El último (sexto) par de pleópodos está modificado en **urópodos**. En Stomatopoda, Anaspidacea, Mysidacea, isópodos Flabellifera y la mayoría de los Eucarida los urópodos son aplanados, birrámeos y, junto con el telson (o el **pleotelson**) forman un **abanico caudal**. Los urópodos de los cangrejos ermitaños son asimétricos y están adaptados para sujetarse al habitáculo en el que viven, por lo general la concha de un caracol. En isópodos Valvifera los urópodos actúan como un par de opérculos que cubren a los restantes pleópodos. También pueden ser estiliformes (Cumacea), filiformes (Tanaidacea), digitiformes (algunos isópodos Bopyridae), o incluso estar ausentes (juveniles y adultos de la mayoría de los Branchiura).

Entre las formas parásitas es frecuente la reducción o la pérdida de los apéndices. Los casos extremos se dan en los Rhizocephala y muchos isópodos Cryptoniscoidea, en los cuales la hembra adulta está reducida a un saco sin segmentación ni apéndices.

Los «Entomostracos», los Phyllocarida, muchos Syncarida, etc. presentan un par de ramas furcales sobre el telson. Es de hacer notar que el telson no es un segmento y que por lo tanto, las ramas furcales no son verdaderos apéndices.

ANATOMÍA INTERNA

Algunos aspectos generales se han desarrollado en el Capítulo 18. Para un estudio más completo de este tema se recomienda consultar: Mantel (1983), Harrison y Humes (1992 a, b) y Forest (1994).

ONTOGENIA

Los crustáceos son ovíparos, y rara vez liberan sus puestas directamente al medio; por el contrario, las llevan consigo, ya sea en ovisacos, bajo el caparazón, en marsupios ventrales, adheridos a sus pleópodos, etc.

El desarrollo puede ser directo o incluir el pasaje por uno o más estadios larvales. En el desarrollo directo (también denominado **epimórfico**), el organismo que emerge del huevo es semejante al adulto. Este tipo de desarrollo lo presenta el conchostraco *Cyclestheria hislopi*, los Cladocera (excepto la especie predadora *Leptodora kindtii*), Phyllocarida, Anaspidacea y Peracarida. En Decapoda, al igual que en muchos otros grupos, existe una clara tendencia a que el período de vida larvario se vea acortado en las especies que viven en agua dulce, en latitudes altas o en aguas profundas.

La mayor parte de los crustáceos presenta un desarrollo indirecto (también denominado **anamórfico**), es decir, tiene larvas. Éstas pueden permanecer en el plancton por algunos días, semanas o incluso meses, contribuyendo así a la dispersión de las especies.

La larva básica de los crustáceos es la *nauplius*. Esta larva presenta 3 pares de apéndices: las anténulas, las antenas y las mandíbulas. El cuerpo no es segmentado y en la región frontal lleva un ojo impar, el *ojo nauplius*. El desarrollo se lleva a cabo por la proliferación de nuevos segmentos a partir del borde anterior del telson, en el curso de sucesivas mudas.

Algunos grupos basales, tales como Cephalocarida o Branchiopoda (excepto los *Cyclestherida* y la mayoría de los Cladocera), muestran un desarrollo **anamórfico** gradual. Éstos nacen como larvas *nauplius* o *metanauplius*, y van agregando segmentos y apéndices más o menos en forma regular a medida que mudan y crecen. Sin embargo, por lo general, los crustáceos presentan algunas mudas en las que se producen cambios más profundos que en otras, quedando así el desarrollo larval dividido en fases. La transformación que experimenta el organismo al pasar de una fase a la siguiente se denomina **metamorfosis**. A su vez, cada una de estas fases puede incluir varios estadios, sien-

do escasos los cambios morfológicos que se producen de un estadio al siguiente.

Debido al carácter introductorio de este capítulo nos limitaremos a dar solo algunos ejemplos. En Copepoda de vida libre, la secuencia larval incluye una «fase *nauplius*» en la que las larvas nadan con las antenas, a la que le sigue una «fase copepodito» en la que las larvas ya se asemejan al adulto y nadan con los toracópodos. El número primitivo de estadios larvales sería de 6 *nauplii* y 5 copepoditos. En Cirripedia también encontramos varias *nauplii* (por lo general 6) a las que les sigue una única larva *cypris*. Ésta presenta un caparazón bivalvo, ojos compuestos y 6 pares de toracópodos nadadores. Por consiguiente, el pasaje de la última larva *nauplius* a *cypris* implica un profundo cambio, una metamorfosis.

Para los Malacostraca es posible presentar una clasificación general de sus larvas basada en el tagma involucrado en la propulsión. Se reconocen 3 fases larvales básicas: la «fase *nauplius*» en la que nadan con sus apéndices cefálicos, la «fase zoea» que incluye aquellas formas que emplean uno o más pares de toracópodos en la natación, y la «fase poslarva» en la que utilizan como órgano propulsor uno o más pares de pleópodos. Por lo tanto, se observa que a medida que avanza el desarrollo, el tagma involucrado en la propulsión se desplaza del céfalon hacia la región caudal del organismo. El término «poslarva» es poco adecuado, ya que parece indicar que se trata de la primera fase juvenil, y no de la última fase larval. Por tal motivo, algunos autores prefieren denominar a esta fase «decapodito» o «megalopa». Los camarones Dendrobranchiata, considerados el grupo más ancestral de Decapoda, presentan las tres fases arriba mencionadas. En contraste, en los restantes Decapoda el desarrollo es abreviado: la fase *nauplius* transcurre en el huevo, y la primera larva de vida libre es una zoea, es decir, una larva con caparazón y ojos compuestos que nada con los exopoditos de uno o más pares de toracópodos.

SISTEMÁTICA

La clasificación de los Crustacea dista mucho de ser estable. En las últimas décadas varios nuevos taxones fueron descubiertos, como Remipedia, Tantulocarida, Thylacocephala y Mictacea. En el presente capítulo se sigue la clasificación propuesta por Martin y Davis (2001) para la mayoría de los grupos vivientes, a la que se le han agregado las formas extintas (Cuadro 20. 1). Otros listados taxonómicos pueden

Cuadro 20. 1. Sistemática del Subphylum Crustacea.

Subphylum Crustacea	
Clase Remipedia	Clase Ostracoda
Orden Enantiopoda	Orden Leperditicopida
Orden Nectiopoda	Orden Palaeocopida
Clase Cephalocarida	Orden Podocopida
Orden Brachypoda	Orden Platycopida
Clase Branchiopoda	Clase Malacostraca
Subclase Sarsostraca	Subclase Phyllocarida
Orden Lipostraca	Orden Archaeostraca
Orden Anostraca	Orden Hoplostraca
Subclase Phyllopoda	Orden Hymenosttraca
Orden Kazacharthra	Orden Canadaspidida
Orden Notostraca	Orden Leptostraca
Orden Conchostraca	Subclase Eumalacostraca
Suborden Laevicaudata	Orden Waterstonellidea
Suborden Spinicaudata	Orden Belotelsonidea
Suborden Cyclotherida	Orden "Eocaridacea"
Orden Cladocera	Superorden Hoplocarida
Clase Maxillopoda	Orden Aeschronectida
Orden Skaracarida	Orden Palaeostomatopoda
Orden Orstenocarida	Orden Stomatopoda
Subclase Thecostraca	Superorden Syncarida
Infraclase Facetotecta	Orden Palaeocaridacea
Infraclase Ascothoracida	Orden Anaspidacea
Infraclase Cirripedia	Orden Bathynellacea
Superorden Thoracica	Superorden Peracarida
Orden Pedunculata	Orden Spelaeogriphacea
Orden Sessilia	Orden Thermosbaenacea
Superorden Acrothoracica	Orden Pygocephalomorpha
Superorden Rhizocephala	Orden Lophogastrida
Subclase Tantulocarida	Orden Mysida
Subclase Mystacocarida	Orden Mictacea
Subclase Copepoda	Orden Amphipoda
Orden Calanoida	Orden Isopoda
Orden Cyclopoida	Orden Tanaidacea
Orden Gelyelloida	Orden Cumacea
Orden Harpacticoida	Superorden Eucarida
Orden Misophrioida	Orden Euphausiacea
Orden Monstrilloida	Orden Amphionidacea
Orden Mormonilloida	Orden Decapoda
Orden Platycopioida	
Orden Poecilostomatoida	Taxones extintos con afinidades filogenéticas inciertas
Orden Siphonostomatoida	Orden Phosphatocopida
Subclase Branchiura	Orden Bradoriida
Subclase Pentastomida	Clase Thylacocephala

consultarse en Moore y McCormick, 1969; Schram, 1982, 1986; Bowmann y Abele, 1982 y Lange y Schram, 1999.

SUBPHYLUM CRUSTACEA

CLASE REMIPEDIA

Cuerpo alargado, vermiforme. Con un escudo dorsal que cubre el céfalon y el primer segmento del tórax. Anténulas y antenas birrámeas. Mandíbulas sin palpo, maxilulas, maxilas y maxilpedios unirrámeos y especia-

lizados para agarrar y sostener a las presas. Tronco con apéndices en forma de remos (de aquí el nombre del grupo).

Orden Enantiopoda

Con ojos compuestos (?) sésiles. Rama dorsal de las anténulas llevando numerosos anillos cortos. Cada segmento del tronco con 2 pares de apéndices unirrámeos. Segmento anal con 2 pares de ramas caudales. Se conocen 2 especies fósiles, ambas del Carbonífero de América del Norte: *Tesnusocaris goldichi* (Figura 20. 1 A y B) y *Cryptocaris hootchi*.

Orden Nectiopoda

Sin ojos. Rama dorsal de las anténulas con artejos largos (menos de 20). Tronco con hasta 32 segmentos, cada uno con 1 par de apéndices birrámeos. Segmento anal con 1 par de ramas caudales. Hermafroditas simultáneos (son

machos y hembras al mismo tiempo). Inyectan sustancias tóxicas y/o histolíticas con sus maxilas. Habitan en cuevas costeras que poseen una conexión con el mar. Se conocen 9 especies del Caribe, 1 de las islas Canarias y 1 de Australia. Holoceno (Figura 20. 1 C).

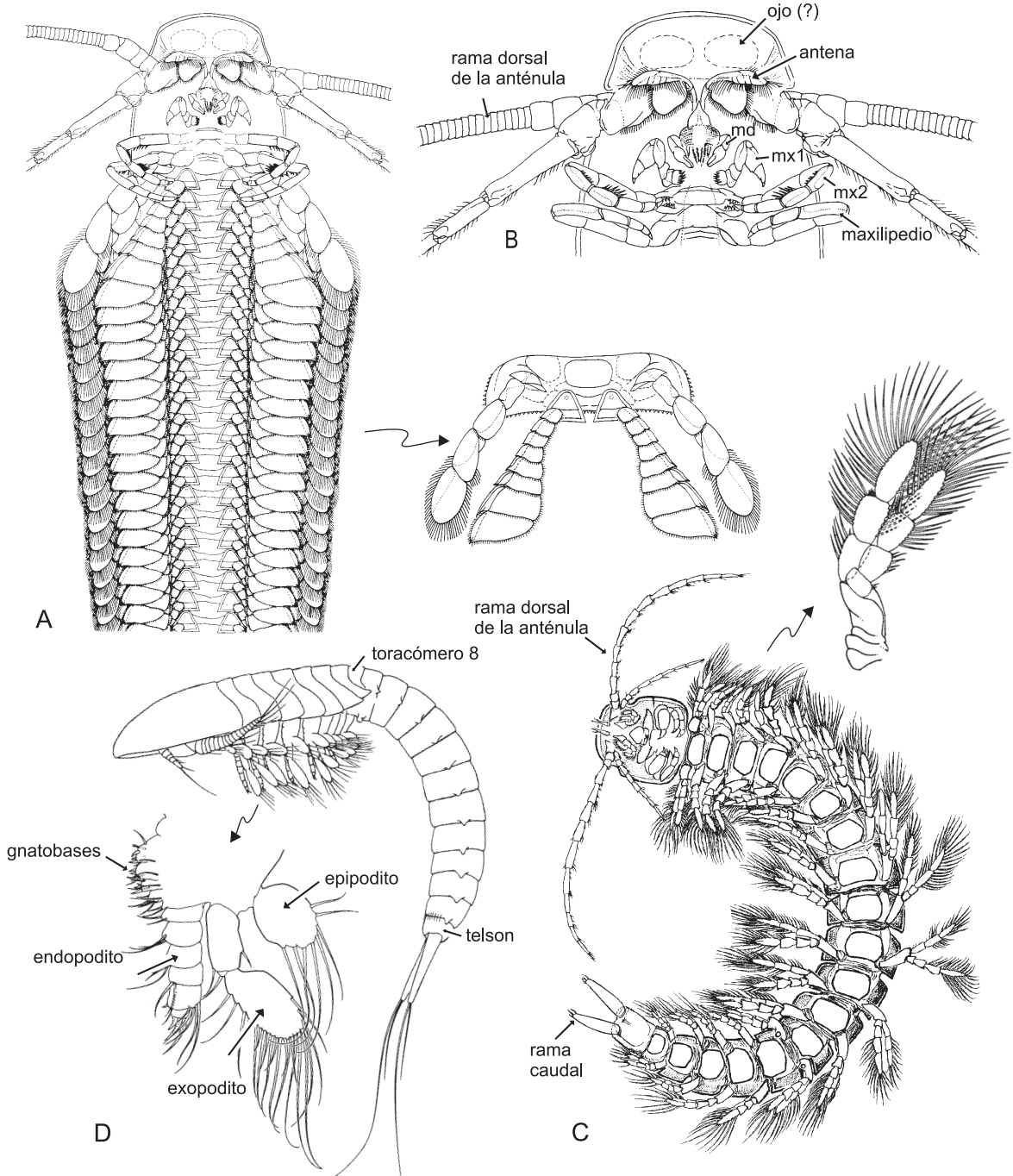


Figura 20. 1. Clase Remipedia (A-C) y Clase Cephalocarida (D). A, B. reconstrucción de *Tesnusocaris goldichi* (Orden Enantiopoda); C. *Speleonectes ondinae* (Orden Nectiopoda); D. *Hutchinsoniella macracantha* (Orden Brachypoda). md = mandíbula; mx₁ = maxilula; mx₂ = maxila (A, B. modificadas de Emerson y Schram, 1991; C. modificada de Cals, 1996 y Emerson y Schram, 1991; D. modificada de Hessler y Newman, 1975 y Sanders, 1957).

CLASE CEPHALOCARIDA

Orden Brachypoda

Formas marinas de unos pocos milímetros de longitud. Con 19 segmentos poscefálicos, de los cuales los 8 primeros constituyen el tórax, y los restantes 11 el abdomen. El telson lleva 1 furca caudal. El céfalon posee 5 pares de apéndices (anténulas, antenas, mandíbulas, maxilulas y maxilas), y está cubierto por un escudo dorsal. Las maxilas y los 7 primeros apéndices torácicos son similares. Todos ellos constan de 1 protopodito provisto de gnatobases, 1 endopodito ambulatorio y 2 ramas foliáceas (un exopodito y un epipodito). El octavo apéndice torácico difiere de los anteriores, y en algunos grupos puede faltar. El primer segmento abdominal lleva 1 par de apéndices reducidos (con los que sujetan un huevo durante la incubación), los restantes segmentos son ápodos. Son hermafroditas funcionales. Bentónicos, habitan desde la zona intermareal hasta los 1500 m de profundidad, preferentemente en fondos fangosos. Desde que Sanders, en 1955, describió el primer cefalocárido, *Hutchinsoniella macracantha* (Figura 20. 1 D), el número de especies conocidas ha ido aumentando. En la actualidad este orden incluye 10 especies repartidas en 4 géneros. Holoceno.

CLASE BRANCHIOPODA

Crustáceos con un caparazón univalvo o bivalvo, o sin caparazón. Ojos compuestos raramente ausentes. Maxilulas y maxilas por lo general reducidas o ausentes. Mandíbulas sin palpo o con un palpo vestigial. Apéndices del tronco por lo general foliáceos (filopodios), que intervienen en la locomoción, respiración y alimentación (movilizando el alimento hacia la boca a través de un surco medio ventral). Nacen como larva *nauplius* o *metanauplius*, excepto *Cyclestheria hislopi* (Cyclestherida) y la mayoría de los Cladocera, que presentan desarrollo directo. Se han descrito alrededor de 900 especies vivientes.

Rehbachella kinnekullensis (Figura 20. 2 A) del Cámbrico Superior de Suecia (fauna de Orsten), sería el branquiópodo más antiguo conocido. Esta especie era marina y presentaba un caparazón. Walossek (1993) y Walossek y Müller (1998) consideran que *R. kinnekullensis* es una especie emparentada con los Anostraca, pero Olesen (1999) considera a *Rehbachella* como grupo hermano de los restantes Branchiopoda.

SUBCLASE SRSOSTRACA

Sin caparazón. Con o sin ojos compuestos, cuando están presentes son pedunculados.

Orden Lipostraca

Crustáceos pequeños (hasta 3 mm de longitud). Cuerpo alargado, con un tronco de 18 segmentos y un telson con 2 pares de ramas furcales. No presentan caparazón ni ojos. Anténulas unirrámeas, de tres artejos. Antenas birrámeas y natatorias. Maxilulas del macho prensiles (*claspers*). Maxilas reducidas a 1 par de diminutas papilas en ambos sexos. Primeros 3 pares de apéndices del tronco típicamente filopodiales, los siguientes 8 pares con un protopodito rectangular y dos ramas natatorias. Las hembras llevan un ovisaco por detrás del último par de apéndices natatorios. Conocidos solo como fósiles en el Devónico Inferior de Rhynie Chert (Escocia), donde fue hallada la única especie descrita de este orden: *Lepidocaris rhyniensis* (Figura 20. 2 B).

Orden Anostraca

La mayoría mide de 1 a 3 cm, pero algunas especies pueden alcanzar los 10 cm de longitud. No presentan caparazón. Cuerpo alargado. Tórax con 11 segmentos (17 o 19 en Polyartemiidae), cada uno con un par de filopodios. Abdomen con 8 segmentos ápodos, los dos primeros fusionados y portando un ovisaco en las hembras y 1 par de penes en los machos. Telson con 1 par de ramas furcales no segmentadas. Ojos compuestos pedunculados, anténulas cortas no segmentadas, antenas grandes y prensiles (*claspers*) en los machos y reducidas en las hembras. Habitan en cuerpos de agua dulce, por lo general temporarios. Algunas especies viven en grandes lagos permanentes, pobres en depredadores, del Ártico y la Antártida. En el caso particular del género *Artemia*, se encuentran en cuerpos de salinidades variables que pueden llegar a la saturación. No se los halla en aguas corrientes, ni tampoco en el mar. Cámbrico Tardío (?), Devónico Temprano-Holoceno (Figura 20. 2 C).

SUBCLASE PHYLLOPODA

Con caparazón dorsal o bivalvo. Ojos internalizados, que pueden o no comunicar con el exterior a través de un poro.

Orden Kazacharthra

Cuerpo parcialmente cubierto por un escudo

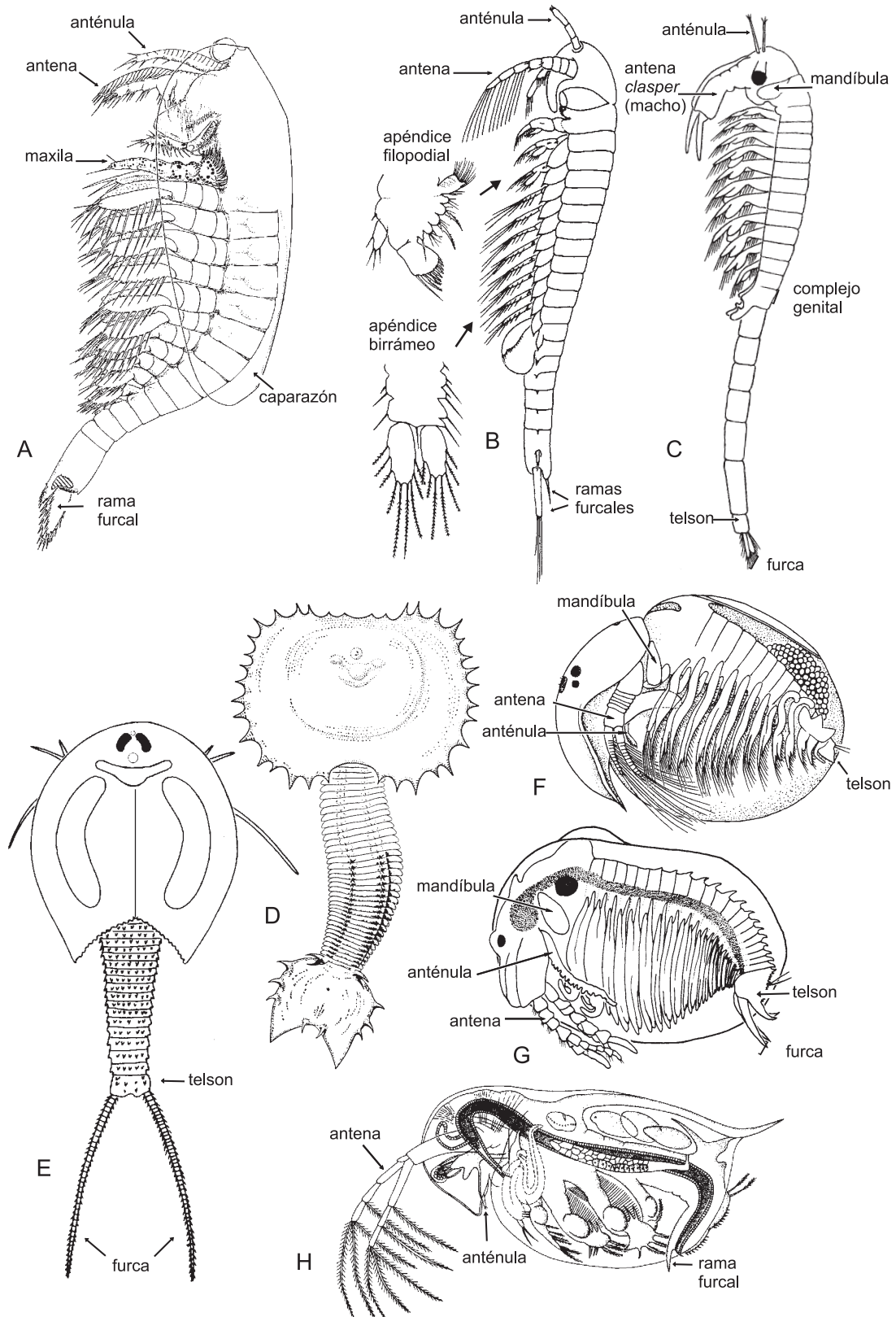


Figura 20. Clase Branchiopoda. A. *Rehbachella kinnekullensis*; B. *Lepidocaris rhyniensis*; C. *Branchinecta* sp. (Orden Anostraca); D. *Panacanthocaris ketmenica* (Orden Kazacharthra); E. *Triops* sp. (Orden Notostraca); F. *Lynceus* sp. (Suborden Laevicaudata); G. *Leptestheria* sp. (Suborden Spinicaudata); H. *Daphnia* sp. (Orden Cladocera) (A. modificada de Walossek, 1993; B. según Scourfield, modificada de Schram, 1986; C. según Linder, modificada de Tasch, 1969; D. tomada de Novojilov, 1957; E. modificada de Pennak, 1989; F. según Sars, tomada de Olesen, 1998; G. según Sars, tomada de Olesen, 1998; H. según Matthes, tomada de Ruppert y Barnes, 1996).

cefálico de contorno variado, con o sin espinas marginales, y un tubérculo ocular sobre la superficie dorsal. Tórax aparentemente con 11 pares de apéndices. Abdomen compuesto por 32-40 segmentos, llevando hileras longitudinales de espinas sobre las superficies dorsal y ventral. Telson grande y aplanado, oval o más o menos redondeado, con o sin furca caudal. Anténulas con hasta 15 artejos. Antenas birrámeas, bien desarrolladas. Se conocen 7 géneros provenientes del Triásico Medio a Tardío de Kazakhstán, Turkeistán, Mongolia y China (Figuras 20. 2 D y 3 E).

Orden Notostraca

Se distinguen por su gran tamaño (usualmente entre 3-5 cm, aunque pueden alcanzar hasta 10 cm). El tronco, parcialmente cubierto por un caparazón dorsal, está compuesto por 25-44 anillos corporales, de los cuales los últimos 4-14 carecen de apéndices. Telson con ramas furcales muy largas, multisegmentadas. Ojos compuestos sésiles. Anténulas y antenas unirrámeas, las primeras cortas, las segundas vestigiales o ausentes. Maxílulas robustas, masticatorias; maxilas reducidas o ausentes. El tronco posee 35-72 pares de apéndices filopodiales, de los cuales 24-60 se encuentran por detrás del segmento genital (segmento 11). En la región posgenital, cada anillo puede llevar hasta 6 pares de apéndices. En las hembras el onceavo par de filopodios está modificado para almacenar los huevos. Este orden incluye solo 2 géneros: *Triops* (Figura 20. 2 E) y *Lepidurus*. Conocidos vulgarmente como camarones renacuajos o *tadpole shrimps*, habitan en cuerpos temporarios (la mayoría de las especies) o permanentes, de aguas dulces o ligeramente salinas, y pobres en depredadores. Carbonífero Tardío-Holoceno.

Orden Conchostraca

Miden hasta 45 mm de longitud. El caparazón es bivalvo y cubre por completo el cuerpo. Poseen apéndices en todos los segmentos del tronco. Ojos compuestos sésiles. Anténulas unirrámeas, antenas birrámeas natatorias. Machos con el primer par (o los dos primeros pares) de apéndices del tronco modificados en *claspers*. Exclusivamente de agua dulce, viven principalmente en cuerpos de agua temporarios. Incluye a Laevicaudata, Spinicaudata y un tercer suborden (Cyclestherida) no aceptado por todos los autores.

Los miembros del suborden Laevicaudata (Figura 20. 2 F) presentan un caparazón más o menos globoso, desprovisto de líneas de crecimiento y umbones. Las valvas están unidas

por una charnela dorsal situada en un surco. La cabeza es grande, está articulada al tronco, y puede extenderse fuera del caparazón. El tronco lleva 10-12 pares de apéndices. El primer par de apéndices está modificado en *claspers* en los machos. El telson carece de garras caudales. Triásico Temprano-Holoceno.

Los miembros del suborden Spinicaudata (Figuras 20. 2 G y 3 A-D) presentan usualmente un caparazón comprimido, provisto de dos abultamientos dorsales, denominados umbones por analogía con los moluscos. La superficie de cada valva está surcada con líneas de crecimiento, que se van formando a lo largo de la vida del animal debido a que el caparazón no se pierde con las mudas. Las valvas están unidas por un simple pliegue dorsal (no hay charnela). La cabeza es pequeña y no puede ser proyectada fuera del caparazón. El tronco lleva hasta 32 pares de apéndices. En los machos los dos primeros pares de filopodios (solo el primer par en Cyclestherida) están modificados en *claspers*. El telson posee un par de garras caudales (carácter que da el nombre al suborden). Incluye a la gran mayoría de los conchostracos fósiles y vivientes. Devónico Temprano-Holoceno.

Algunos autores colocan a la familia Cyclestheriidae en el suborden Spinicaudata y otros prefieren incluirla en un suborden nuevo (Cyclestherida) (Martin y Davis, 2001; Shen *et al.*, 2006). La familia Cyclestheriidae contiene un género fósil (*Cyclestherioides*) y otro actual (*Cyclestheria*). Este último incluye una única especie, *Cyclestheria hislopi*, de distribución pantropical (Shen y Dai, 1987 describen una segunda especie actual, *Paracyclestheria sinensis* de China, pero ésta, según Olesen *et al.*, 1997, aparenta estar basada en estadios juveniles de *C. hislopi*). *C. hislopi*, al igual que la mayoría de los Cladocera, posee desarrollo directo, reproducción partenogenética y hembras con epipio, características que sugieren que los Cladocera podrían haber derivado de una especie emparentada con *C. hislopi*.

Los conchostracos fósiles están bien representados en la región gondwánica, desde el Pérmico hasta el Cretácico (Cuadro 20. 2).

Orden Cladocera

Son de pequeña talla (generalmente menos de 2 mm, el gigante del grupo alcanza los 18 mm). La mayoría es herbívora-detritívora (solo unas pocas especies agrupadas en los subórdenes Onychopoda y Haplopoda son depredadoras). Presentan un caparazón bivalvo (sin charnela) que cubre al tronco y sus apéndices (subórdenes Ctenopoda y Anomopoda), o que está

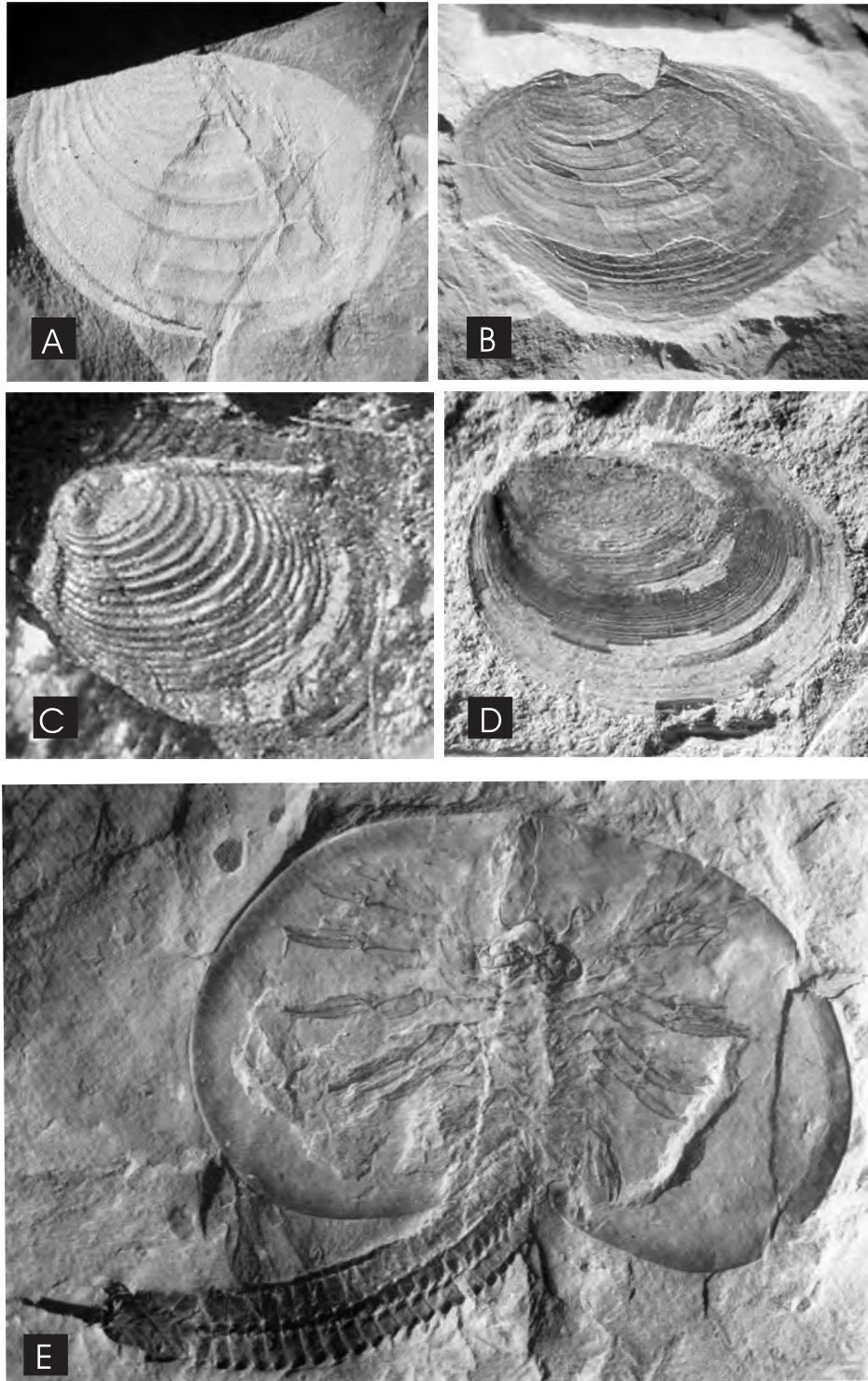


Figura 20. 3. Clase Branchiopoda. A-D. Orden Conchostraca. Suborden Spinicaudata. A. *Triasoglypta santamariensis*, valva izquierda. Triásico Medio-Superior, Brasil (x 5); B. *Euestheria forbesi*, valva derecha. Triásico Medio-Superior, Argentina (x 4); C. *Challaolimnadiopsis mendozaensis*, valva derecha. Triásico Medio-Superior, Argentina (x 4); D. *Eosolimnadiopsis* sp., valva derecha. Jurásico Medio-Superior, Argentina (x 7); E. Orden Kazacharthra: *Almatium gusevi*, vista ventral. Triásico Medio-Superior, China (x 4) (A-B. tomadas de Gallego, 1999 a, b; C. tomada de Shen *et al.*, 2001; D. inédita; E. tomada de Chen *et al.*, 1996).

Cuadro 20. 2. Conchostracos gondwánicos sudamericanos

Los registros más abundantes y antiguos de los conchostracos fósiles sudamericanos se hallan en Argentina, Brasil, Chile y Uruguay.

La fauna pérmica de la cuenca de Paraná (Brasil) es una de las más estudiadas y está caracterizada por la presencia de los géneros *Gabonestheria* y *Cornia* (Lioestheriidae). Estos dos géneros también se hallan en las secuencias permo-triásicas de África e India, y *Cornia*, además, en el Pérmico-Triásico de Australia y en el Carbonífero (?) -Pérmico de Chile.

Estheriina (Euestheriidae), *Palaeolimnadia* (Palaeolimnadiidae) y *Cyclestherioides* (Cyclestheriidae) tienen sus registros más antiguos en el Carbonífero (?) -Pérmico de Chile y en el Pérmico del Brasil. *Palaeolimnadia* y *Cyclestherioides* también se hallan presentes en el Pérmico Superior de Australia. Desde estos centros de origen (América del Sur y Australia) los últimos llegaron a África e India en el Triásico y a Antártida en el Jurásico, continuando con registros jurásicos y cretácicos en América del Sur. El género *Asmusia* (Asmusiidae) se encuentra en el Devónico Inferior y Pérmico Superior del hemisferio norte, en el Carbonífero (?) -Pérmico de Chile, en el Pérmico Superior del Brasil y en el Cretácico Inferior de África.

Las especies de la familia Leaiidae son abundantes y muy diversificadas en Australia, pero están escasamente representadas en el Pérmico de Argentina y Brasil. En estos últimos países solo se registran dos especies de *Leaia* (género típicamente paleozoico), una especie de *Monoleiophus* y otra de *Paranaleaia*.

Las faunas triásicas sudamericanas comprenden principalmente a las familias Euestheriidae, Loxomegalyptidae y Eosestheriidae, mientras que las faunas triásicas de Sudáfrica y Australia están caracterizadas por las familias Palaeolimnadiidae y Fushunograptidae (Gallego, 2001). La ausencia en el Triásico argentino de estas dos últimas familias podría deberse a la extinción finipérmica, o a la presencia de barreras biogeográficas que impidieron el intercambio faunístico (Tasch, 1987).

Palaeolimnadiopsis (Palaeolimnadiopsidae) y otros géneros afines poseen un amplio registro desde el Pérmico hasta el Cretácico en América del Sur, existiendo especies jurásico-cretácicas en común entre las cuencas del nordeste del Brasil y de África central. Estas cuencas comparten también 2 géneros de la familia Afrograptidae: *Camerunograptus* (= *Graptostheriella*) y *Congestheriella* (este último se halla además en Argentina y Venezuela). Otros géneros jurásico-cretácicos sudamericanos, tales como *Migransia* (Fushunograptidae), *Pseudestherites* (Antronestheriidae) y *Dendrostracus* (Polygraptidae) muestran relaciones con especies de África, Asia y Europa (Gallego, 2002; Gallego *et al.*, 2003).

reducido a la cámara ovígera dorsal (subórdenes Onychopoda y Haplopoda). Céfalos siempre expuesto. Ojos compuestos sésiles. Anténulas unirrámeas, generalmente cortas, antenas grandes y birrámeas, nadadoras. Maxí-lulas y maxilas vestigiales o ausentes. Tronco con 4-6 pares de apéndices, de tipo filopodial (Ctenopoda, Anomopoda) o estenopodial (Onychopoda, Haplopoda). Telson por lo general con una furca en forma de uña. Desarrollo directo, salvo en *Leptodora kindtii* (Haplopoda) que nace como larva *metanauplius*. Conocidos vulgarmente como pulgas de agua, habitan diversos ambientes acuáticos continentales, desde grandes lagos y sistemas fluviales hasta pequeños charcos. Existen además varias especies marinas. Cretácico (?), Paleoceno (?), Oligoceno-Holoceno (Figura 20. 2 H).

En sedimentos holocenos de la provincia de Buenos Aires (Argentina) se hallaron restos de *Daphnia spinulata*, especie que es común en los ambientes actuales de esta región (Ringuelet, 1951).

CLASE MAXILLOPODA

La clase Maxillopoda fue establecida por Dahl en 1956 para englobar una serie de crustáceos extraordinariamente diversos, que se distinguen por tener un céfalos de 5 segmentos, un

tórax de 7 y un abdomen de 4 segmentos, siendo las reducciones en los dos últimos tagmas frecuentes. Cámbrico-Holoceno.

Orden Skaracarida

Crustáceos marinos, pequeños, con 6 pares de apéndices (todos bien desarrollados). El céfalos posee un escudo dorsal, un labro grande, 5 pares de apéndices, y un órgano frontal tubular y móvil. No presenta ojos. El tronco tiene 11 segmentos, el primero lleva los maxilipedios, y los restantes son ápodos. El telson es largo y cónico, con 1 par de ramas furcales segmentadas. Las anténulas son unirrámeas y cortas. Las antenas y mandíbulas presentan exopoditos con numerosos artejos anulares, llevando cada anillo una seda rígida. Las maxí-lulas, maxilas y maxilipedios poseen exopoditos en forma de paleta. Probablemente eran nectobentónicos y filtradores. Dos especies conocidas: *Skara anulata* (Figura 20. 4 A) y *S. minuta*, ambas del Cámbrico Superior de Suecia (fauna de Orsten) (Müller y Walossek, 1985).

Orden Orstenocarida

Este orden está basado en su único representante, *Bredocaris admirabilis* (Figura 20. 4 B) del Cámbrico Superior de Suecia (fauna de Orsten). Esta especie era pequeña (el adulto medía 0,85 mm), marina y habitaba la interfase agua-sedimento. Sus principales características son:

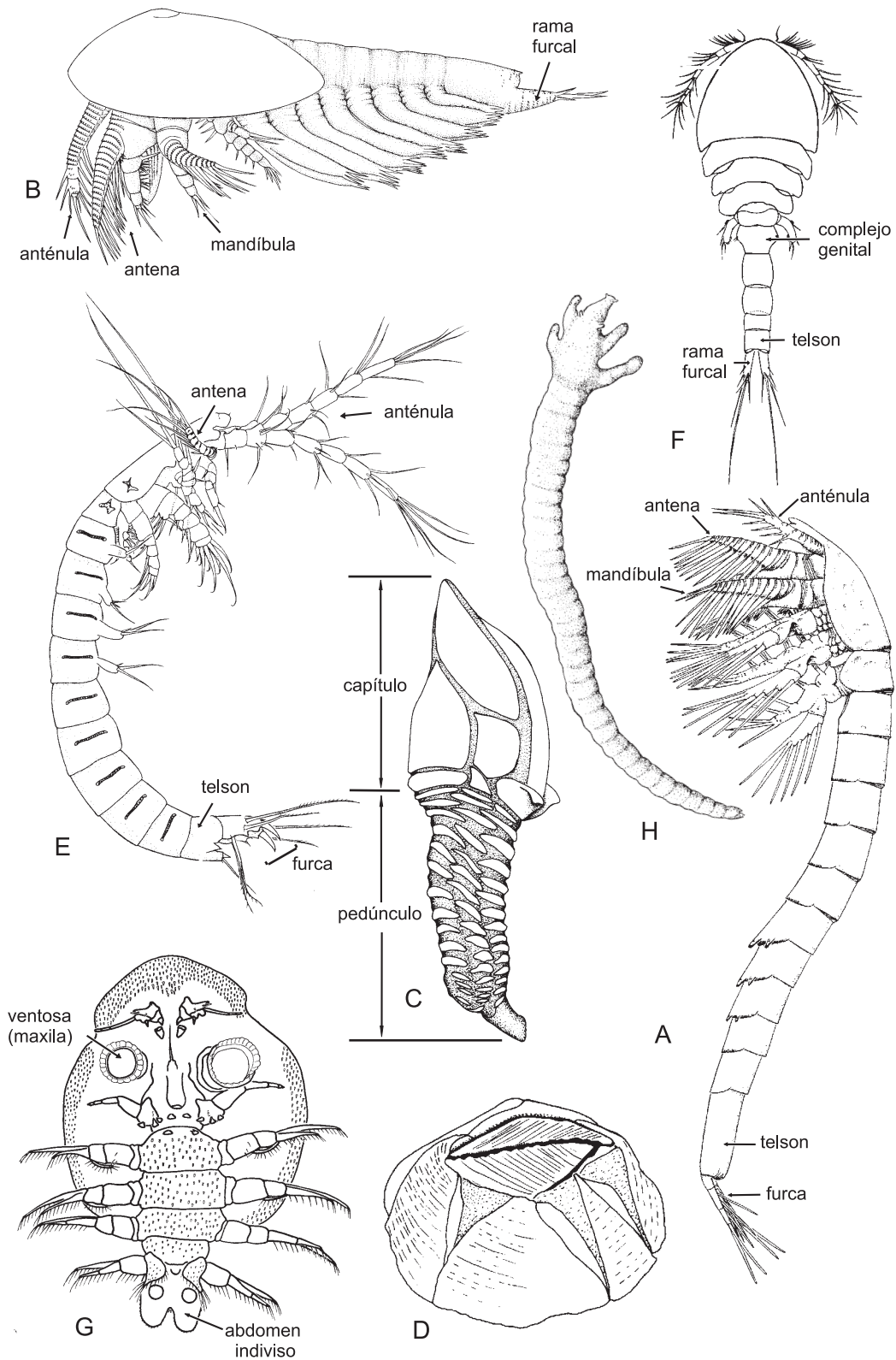


Figura 20. 4. Clase Maxillopoda. A. reconstrucción de *Skara anulata* (Orden Skaracarida); B. reconstrucción de *Bredocaris admirabilis* (Orden Orstenocarida); C. *Arcoscalpellum* sp. (Orden Pedunculata); D. *Balanus improvisus* (Orden Sessilia); E. *Derocheilocaris remanei* (Subclase Mystacocarida); F. *Hemicyclops* sp. (Subclase Copepoda, Orden Cyclopoida); G. *Argulus* sp. (Subclase Branchiura); H. *Cephalobaena tetrapoda* (Subclase Pentastomida) (A. modificada de Müller y Walossek, 1985; B. modificada de Müller y Walossek, 1988; C. modificada de Young, 1992; D. tomada de Young, 1994; E. modificada de Olesen, 2000; F. modificada de Ramírez y Escofet, 1973; G. modificada de Ringuelet, 1943; H. según Heymons, tomada de Cuenot, 1949).

margen posterior del escudo cefálico escotado; aparentemente con ojos compuestos; labro grande; anténulas unirrámeas; antenas y mandíbulas semejantes, llevando exopoditos con numerosos artejos anulares; maxílulas con un exopodito rudimentario; tórax con 7 pares de apéndices; las maxilas y toracópodos similares, todos con exopoditos en forma de paleta; abdomen no segmentado que lleva 1 par de ramas furcales indivisas, no articuladas al cuerpo. La secuencia larval incluye 5 estadios *metanauplius* (Müller y Walossek, 1988).

SUBCLASE THECOSTRACA

Incluye a los Ascothoracida, Cirripedia y a los Facetotecta (grupo enigmático para el que no se conoce la fase adulta). Estos tres taxones poseen una larva con características únicas: la larva *cypris*. Ésta tiene un caparazón bivalvo, ojos compuestos, un tórax con 6 pares de apéndices nadadores, y carece de antenas. Cámbrico-Holoceno.

INFRACLASE ASCOTHORACIDA

Ecto o endoparásitos de equinodermos y antozoos. Con caparazón o manto primariamente bivalvo que cubre parte o todo el cuerpo. En las hembras adultas las valvas pueden fusionarse adquiriendo el caparazón aspecto de saco. Anténulas subqueladas. Piezas bucales estiliformes y rodeadas por el labro. Hasta 6 pares de apéndices torácicos, primitivamente birrámeos, frecuentemente unirrámeos o ausentes. Abdomen con 4 o menos segmentos. Telson con ramas furcales laminares. Dioicos, aunque existen algunas formas hermafroditas. Tamaño generalmente pequeño (1-8 mm), pero las especies parásitas de Asteroidea pueden alcanzar 162 mm. Existen unas 125 especies distribuidas en 2 órdenes. Holoceno.

INFRACLASE CIRRIPEDIA

Incluye a dos grupos de vida libre (Thoracica y Acrothoracica) y a un grupo parásito (Rhizocephala).

SUPERORDEN THORACICA

Formas de vida libre, por lo general cubiertas con placas calcáreas. El tórax lleva 6 pares de cirros; el abdomen es vestigial. La mayoría

es hermafrodita con fecundación cruzada (existen formas dioicas en los géneros *Scalpellum* e *Ibla*). Incluye a los órdenes Pedunculata y Sessilia.

Los Pedunculata (Figuras 20. 4 C y 5 A), conocidos vulgarmente como percebes, presentan un pedúnculo muscular y flexible con el que se adhieren al sustrato, y un capítulo que contiene el resto del cuerpo. El pedúnculo representa la región preoral del organismo y lleva las glándulas cementantes. Incluye a los Lepadidae que viven sobre objetos flotantes, y a los Scalpellidae que habitan sobre los fondos marinos.

Los Sessilia (Figuras 20. 4 D y 5 B y C) carecen de pedúnculo, e incluyen a los Balanomorpha (formas simétricas, conocidas vulgarmente como «dientes de perro») y a los Verrucomorpha (formas asimétricas). La superficie de adhesión, llamada base, puede ser membranosa o calcárea. Ésta es la región preoral del organismo, y la que lleva las glándulas cementantes. Una muralla de placas calcáreas rodea por completo al animal, y el orificio opuesto a la base está cubierto por 1 o 2 pares de placas móviles, que forman el opérculo. Muchas especies viven en la franja intermareal, soportando prolongados períodos de sequía e insolación.

Gracias a la posesión de placas calcáreas, los cirripedios presentan un amplio registro fósil. Se conoce el cirripedio pedunculado, *Cyprilepas holmi*, del Silúrico de Estonia. Sin embargo, el origen de los cirripedios puede remontarse aún más atrás, si se confirma que *Priscansermarinus barnetti* del Cámbrico Medio de Burgess Shale (Canadá) pertenece a este grupo.

En referencia a los Sessilia, se cree que éstos derivan de un Scalpellidae ancestral por acortamiento del pedúnculo y desarrollo de una muralla a partir de algunas de sus placas laterales. Los Sessilia comienzan su amplia radiación en el Cretácico.

A pesar de que los cirripedios fósiles son comunes en el Terciario de Patagonia y Tierra del Fuego, solo se han descrito unas pocas especies. Los pedunculados *Scalpellum juliense* (Ortmann, 1902), *Scalpellum palaeopatagonicum* (Feruglio, 1936-1937) y *Euscalpellum crassissimum* (Withers, 1951) (Figura 20. 5 A), el balanomorfo *Chirona* (*Chirona*) *varians* originalmente incluido en el género *Balanus* (Sowerby en Darwin, 1846), y el verrucomorfo *Verruca rocana* (Steinmann en Wilckens, 1921) son algunas de las especies descritas para esta región. De los depósitos marinos holocenos de la provincia de Buenos Aires se conoce *Cetopirus complanatus* (Coronulidae), una especie que en la actualidad vive adherida a ejemplares de la ballena

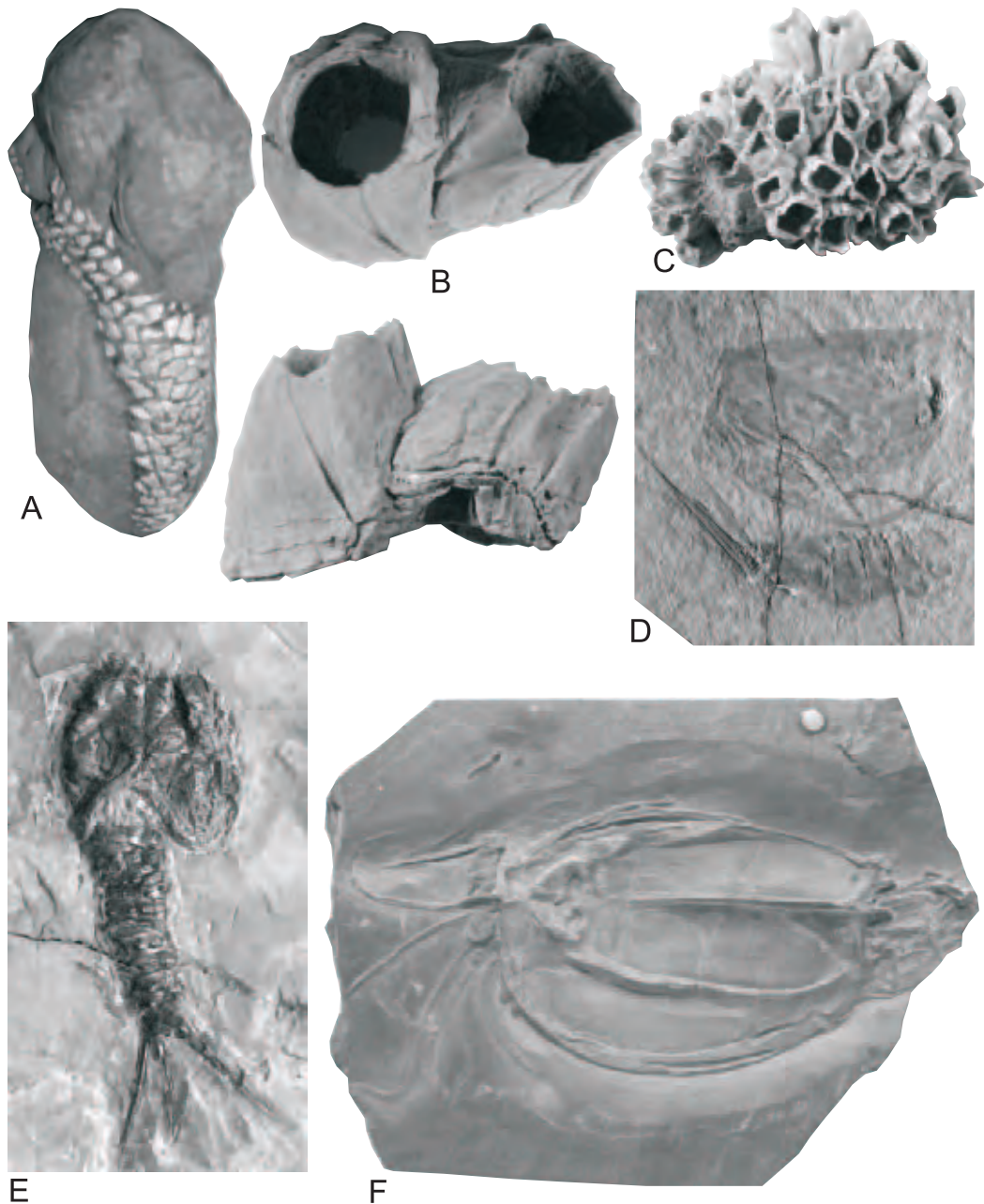


Figura 20.5. Clase Maxillopoda (A-C) y Clase Malacostraca (D-F). A. Orden Pedunculata: *Euscalpellum crassissimum*, molde de yeso In. 34883, x 0,65; B-C. Orden Sessilia: B. *Balanus* sp. CPBA 14360, x 0.75, C. *Balanus* sp. CPBA s/n, x 0.75; D-F. Orden Archaeostraca: D. *Ceratiocaris* sp. In. 24160, x 0.75, E. *Echinocaris socialis* l. 4918, x 1,10, F. *Nahecaris stuertzi* In. 22506, x 0.75 (A, D-F. ©The Natural History Museum London; B, C. Área de Paleontología, Universidad de Buenos Aires).

franca austral en aguas subantárticas (Pastorino y Griffin, 1996).

SUPERORDEN ACROTHORACICA

Organismos de vida libre que excavan pequeñas cavidades sobre corales, conchas de gastrópodos y otros sustratos calcáreos, en los que

viven. El primer par de cirros está próximo a las piezas bucales (maxilipedios o cirros bucales) y separado de los restantes cirros. El abdomen es vestigial, con o sin furcas. Dioicos; hembras acompañadas por machos diminutos. A juzgar por ciertos orificios hallados en conchillas fósiles, los cirripedios Acrothoracica habrían existido ya en el Pérmico, y quizá también en el Devónico Tardío y Carbonífero.

SUPERORDEN RHIZOCEPHALA

Los Rhizocephala son parásitos de otros crustáceos (principalmente Decapoda), y sus formas adultas llegan a un grado extremo de modificación. La hembra adulta consta de un sistema radicular (denominado «interna») que invade los órganos del hospedador y absorbe sus nutrientes, y una estructura saculiforme exterior (denominada «externa») donde se sitúan las gonadas. Del macho únicamente persisten algunas espermatogonias que se alojan en los receptáculos seminales de la hembra, y se diferencian en testículos. Feldmann (1998) describe cangrejos macho del Mioceno de Nueva Zelanda que presentaban quelas más pequeñas y el abdomen más ancho que lo normal. Dado que estas alteraciones son típicas de los cangrejos machos infestados por rizocéfalos, Feldmann halla probable que los cangrejos que examinó pudieron haber estado infestados por tales parásitos.

SUBCLASE TANTULOCARIDA

Diminutos ectoparásitos de otros crustáceos (Copepoda, Ostracoda y Peracarida). Su historia de vida es compleja, presentando un ciclo sexual con adultos libres y nadadores, y un ciclo asexual (partenogenético) que tiene lugar sobre el hospedador. Aparentan estar relacionados con los Thecostraca. Holoceno.

SUBCLASE MYSTACOCARIDA

Crustáceos vermiformes, microscópicos, que viven en las aguas intersticiales de la zona intermareal y submareal marina. Un surco transversal separa la región antenular (portadora de las antenas) del resto del céfalon (que lleva las antenas, mandíbulas, maxílulas y maxilas). El tronco consta de 10 segmentos: el primero lleva los maxilipedios, los cuatro siguientes llevan cada uno 1 par de apéndices uniarticulados, y los cinco últimos son ápodos. El telson posee 1 par de pinzas furcales. El borde posterior del céfalon y los 10 segmentos del tronco presentan 1 par de hendiduras laterales de función desconocida. Sexos separados. Incluye esta subclase a 13 especies repartidas en 2 géneros. Holoceno (Figura 20. 4 E).

SUBCLASE COPEPODA

Esta subclase posee alrededor de 12000 espe-

cies, e incluye formas de vida libre, comensales, ecto y endoparásitas. Su intervalo de tamaños se extiende desde los 0,25 mm hasta alrededor de 30 cm. En las formas de vida libre se diferencian claramente un céfalosoma (equivalente al céfalon más 1 o 2 segmentos torácicos), un tórax con 4 o 5 segmentos y un abdomen con hasta 4 segmentos. El céfalosoma lleva un ojo *nauplius* (carecen de ojos compuestos) y 6 pares de apéndices (anténulas, antenas, mandíbulas, maxílulas, maxilas y maxilipedios). Las anténulas son unirrámeas y las antenas uni- o birrámeas. Las mandíbulas tienen usualmente 1 palpo, estando en Siphonostomatoida transformadas en estiletos. El tórax posee 4 o 5 pares de apéndices birrámeos; cada par está unido por una placa intercoxal media que asegura que ambos apéndices batan simultáneamente. El quinto par de apéndices puede estar modificado en *claspers*, reducido o ausente. El abdomen es ápodo (eventualmente puede llevar un sexto par de apéndices vestigiales); el primer segmento lleva los gonoporos, y en la hembra se fusiona al segundo formando el complejo genital. El telson porta una furca caudal. El desarrollo es anamórfico (6 estadios *nauplius* y 5 estadios copepodito). Viven en aguas marinas y continentales, pero también existen algunas formas semiterrestres. Los principales órdenes son: Calanoida (de vida libre, principalmente marinos, planctónicos), Harpacticoida (de vida libre, algunos comensales; marinos y de agua dulce; principalmente bentónicos), Cyclopoida (de vida libre, comensales o parásitos; marinos y de agua dulce; planctónicos o bentónicos) (Figura 20. 4 F), Siphonostomatoida (parásitos de invertebrados, cetáceos y peces) y Poecilostomatoida (comensales y parásitos de invertebrados y peces). Mioceno-Holoceno. El registro fósil de Copepoda es pobre. Palmer (1960) describe Harpacticoida y Cyclopoida del Mioceno de California, y Ringuelet (1951) cita al género *Boeckella* del Holoceno de Argentina. Cressy y Patterson (1973) describen copépodos parásitos hallados sobre las branquias de peces del Cretácico Inferior.

SUBCLASE BRANCHIURA

Ectoparásitos temporarios de peces marinos y de agua dulce. El céfalon y el primer segmento torácico están cubiertos por un amplio escudo dorsal. Con ojos compuestos y ojo *nauplius*. Pueden llevar un aguijón preoral. Las anténulas (ausentes en *Chonopeltis*) y antenas son unirrámeas, prensiles. Las mandíbulas están a nivel del cuerpo o en el extremo de un

cono bucal, y no tienen palpos. Las maxilulas se hallan modificadas en fuertes ganchos quitinosos o ventosas. Maxilas unirrámeas. No hay maxilipedios. Tórax con 4 pares de apéndices birrámeos. Abdomen indiviso y bilobado, usualmente con 1 par de diminutas ramas furcales. Sexos separados; desarrollo anamórfico. La subclase incluye 4 géneros. Holoceno (Figura 20. 4 G).

SUBCLASE PENTASTOMIDA

Son parásitos de vertebrados, y viven en los pulmones o en las cavidades nasofaríngeas. Infestan principalmente a reptiles, pero también se hallan sobre anfibios, aves y mamíferos. Tienen un aspecto vermiforme y pueden llegar a medir 13 cm, siendo las hembras más grandes que los machos. La región cefálica lleva la boca y 4 garras con las que se fijan al hospedador. Éstas pueden estar sobre protuberancias con aspecto de patas, o directamente sobre la superficie del cuerpo. Carecen de aparato respiratorio, circulatorio y excretor. Se conocen alrededor de un centenar de especies. Cámbrico Tardío-Holoceno (Figura 20. 4 H).

Del Cámbrico Superior de Suecia (fauna de Orsten), Walossek y Müller (1994) describen larvas muy parecidas a las de los pentastómidos actuales. Estas larvas estarían adaptadas a vivir en las cámaras branquiales (u otras cavidades similares) de algún cordado marino.

Si bien la posición filogenética de los Pentastomida es controversial, Lavrov *et al.* (2004) aportan nuevos datos moleculares que ratifican la probable afinidad de éstos con los Branchiura.

CLASE OSTRACODA

El cuerpo se halla encerrado en un caparazón bivalvo. Las valvas están unidas por un ligamento, articuladas por una charnela, y se cierran por la contracción de un músculo aductor. Superficie valvar lisa u ornamentada con carenas, lóbulos, espinas, etc. El tronco lleva 1 o 2 pares de apéndices, que pueden faltar. Por lo general, con una furca caudal. Sexos separados. Todos los estadios larvales presentan caparazón bivalvo. Marinos, de agua dulce, raramente terrestres. La mayoría de las especies mide entre 0,5 a 2 mm, aunque *Gigantocypris* alcanza los 32 mm. Ordovícico-Holoceno (ver Capítulo 21).

Los Bradoriida y Phosphatocopida no serían ostrácodos como se habría sugerido previa-

mente, sino que se ubicarían entre las formas de la línea troncal que dio origen a los crustáceos modernos (Hou *et al.*, 1996; Walossek y Müller, 2003).

CLASE MALACOSTRACA

Cuerpo diferenciado en 2 tagmas: tórax (o pereion) con 8 segmentos, y abdomen (o pleon) con 6 (raramente 7) segmentos. Telson en general sin furca. Los orificios genitales de la hembra abren en el 6° segmento del pereion, y los del macho en el 8°. Poseen normalmente ojos compuestos. Raramente nacen como larva *nauplius*. Cámbrico-Holoceno.

SUBCLASE PHYLLOCARIDA

Se incluyen en esta subclase al orden Leptostraca (con alrededor de 40 especies actuales) y otros 4 órdenes extintos. Presentan un caparazón bivalvo y un abdomen con 7 segmentos (uno más que el resto de los Malacostraca).

Orden Archaeostraca

Caparazón con charnela. Telson estiliforme, proyectándose entre las ramas furcales. Se ha reconocido la presencia de *Caryocaris* y *Pumilocaris* en el Ordovícico de Argentina (Racheboeuf *et al.*, 2000). Ordovícico Temprano-Triásico Tardío (Figura 20. 5 D-F).

Orden Hoplostraca

Caparazón sin charnela. Telson estiliforme, ramas furcales pequeñas o ausentes. Devónico Temprano-Carbonífero Tardío (Figura 20. 6 A).

Orden Hymenostroaca

Caparazón sin charnela. Telson con 3 pares de «espinas» caudales. Schram (1986) sugiere que el par medio de «espinas» sería una proyección telsonica hendida distalmente, y cada par de «espinas» laterales una rama furcal bífida. Cámbrico Temprano (?) - Ordovícico Temprano (Figura 20. 6 B).

Orden Canadaspidida

Caparazón con charnela. Sin rostro. Ambas antenas unirrámeas. Sin pleópodos.

La especie mejor conocida es *Canadaspis perfecta* del Cámbrico Medio de la Columbia Británica (Burgess Shale, Canadá) (Figura 20. 6 C). Presentaba las maxilulas, maxilas y los 8 pares de toracópodos similares, con una rama interna multisegmentada y otra externa foliácea. Otras

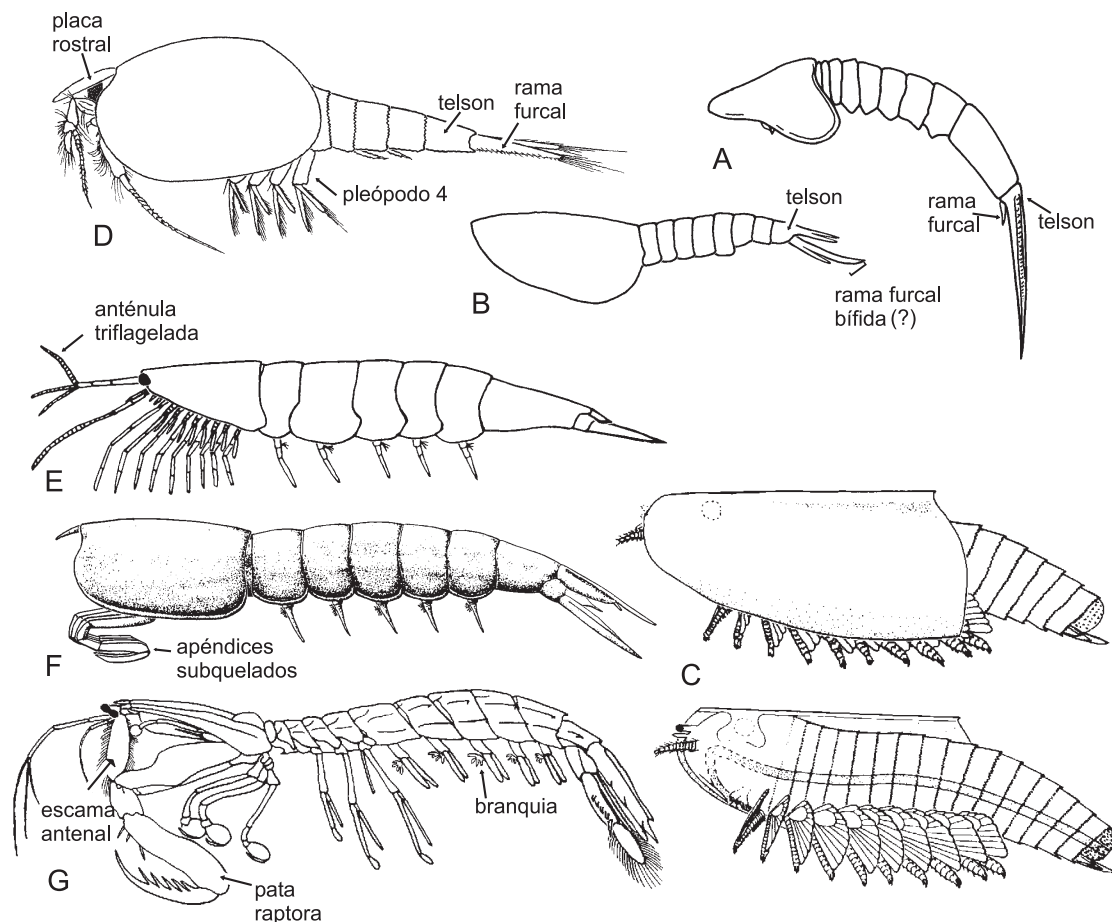


Figura 20. 6. Clase Malacostraca. A-D. Subclase Phyllocarida: A. reconstrucción de *Sairocaris* sp. (Orden Hoplostraca), B. reconstrucción de *Hymenocaris vermicauda* (Orden Hymenostroaca), C. reconstrucción de *Canadaspis perfecta* (Orden Canadaspidida), D. *Nebalia bipes* (Orden Leptostraca); E-G. Subclase Eumalacostraca, Superorden Hoplocarida: E. reconstrucción de *Kallidecthes richardsoni* (Orden Aeschronectida), F. reconstrucción de *Bairdops elegans* (Orden Palaeostomatopoda), G. diagrama general (Orden Stomatopoda) (A. modificada de Rolfe, 1969; B. modificada de Schram, 1986; C. tomada de Delle Cave y Simonetta, 1991; D. según Sars, tomada de Dahl y Wägele, 1996; E. modificada de Schram, 1986; F. modificada de Schram, 1979; G. modificada de Manning, 1969).

2 especies del Cámbrico Medio de Burgess son *Perspicaris dictynna* y *P. recondita*. Hou y Bergström (1997) describen *Canadaspis laevigata* del Cámbrico Inferior de Chengjiang (China).

Orden Leptostraca

Caparazón sin charnela. Con placa rostral móvil. Anténula con rama externa en forma de placa ovoide y rama interna flageliforme. Antenas unirrámeas. Con 8 pares de pereiópodos similares, foliáceos (filopodios), que constan de un epipodito y un exopodito indivisos, y de un endopodito segmentado. Seis pares de pleópodos, los primeros 4 pares son birrámeos, nadadores, y los últimos 2 pares son unirrámeos y pequeños; el pleonito 7 es ápodo. El telson lleva 1 par de ramas furcales, y no se prolonga hacia atrás entre éstas. El desarrollo es de tipo directo. Marinos, habitan entre 1 y

3500 m de profundidad. Incluye unas 40 especies. Pérmico-Holoceno (Figura 20. 6 D).

SUBCLASE EUMALACOSTRACA

Caparazón, cuando presente, nunca bivalvo. Pereiópodos de tipo estenopodial, rara vez todos similares. Anténulas y antenas primitivamente birrámeas. Pleon con 6 segmentos (pudiendo haber reducciones por coalescencia), generalmente todos con apéndices (el último segmento lleva los urópodos). Marinos, estuariales, dulceacuícolas y algunos semiterrestres. Devónico-Holoceno.

Orden Waterstonellidea

Pequeños organismos planctónicos o nectónicos, con caparazón delgado y flexible,

que cubre el tórax pero no está fusionado al mismo. Pedúnculo de las anténulas tan largo como el tórax. Todos los toracópodos similares, birrámeos, con largas sedas distales. Los primeros 5 pleómeros juntos son aproximadamente iguales en largo a la suma del pleómero 6 y el abanico caudal. Pleópodos birrámeos. Una única especie reconocida: *Waterstonella grantonensis* (Figura 20. 8 A). Esta especie era aparentemente gregaria. Carbonífero Temprano (Escocia).

Orden Belotelsonidea

El caparazón cubre el tórax pero no está fusionado al mismo. Todos los toracópodos simi-

lares, unirrámeos. Esternitos torácicos anchos, pleópodos birrámeos, urópodos anchos, telson con lóbulos furcales. Solo 1 género reconocido: *Belotelson*. Carbonífero (Figura 20. 8 B).

Orden «Eocaridacea»

Brooks (1962) erige el orden Eocaridacea para acomodar varias especies paleozoicas con aspecto caridoide. Más recientemente, muchas de estas especies fueron transferidas a otros taxones. Actualmente este orden incluye unas pocas formas mal conocidas (*Eocaris*, *Devonocaris*, *Anthracophausia* y *Essoidia*).

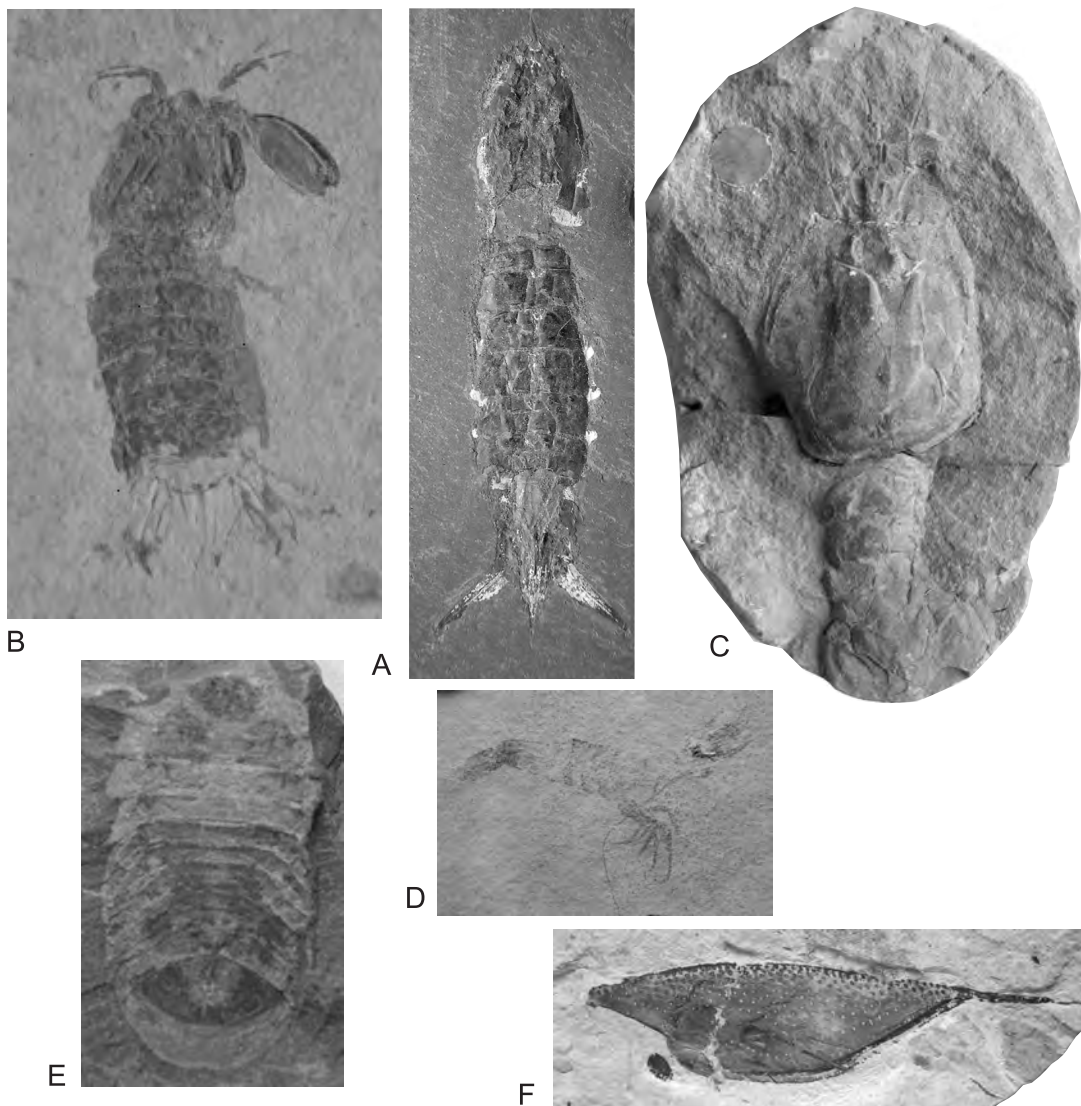


Figura 20. 7. Clase Malacostraca. Subclase Eumalacostraca (A-E): A. Orden Palaeostomatopoda: *Perimecturus* sp. In. 35331 (x 0,95), B. Orden Stomatopoda: *Sculda syriaca* s/n (x 1,9); C. Orden Pygocephalomorpha: *Pygocephalus cooperi* l. 13948 (x 2,85); D. ¿Orden Mysida?: *Elder* sp. l. 44906 (x 1,9); E. Orden Isopoda: *Archaeoniscus* sp. l. 3039 (x 2,85); F. Clase Thylacocephala: *Protozoa hilgendorfi* J. 469-1 (x 0,95) (A-F. ©The Natural History Museum London).

SUPERORDEN HOPLOCARIDA

Este superorden incluye 2 órdenes estrictamente fósiles (*Aeschronectida* y *Palaeostomatopoda*) y un tercero (*Stomatopoda*) con varias formas fósiles y unas 400 especies actuales. Los Hoplocarida se caracterizan por poseer anténulas triflageladas, toracópodos con un protopodito de 3 artejos (precoxa, coxa y base) y un endopodito de 4 artejos (5 artejos en los restantes Eumalacostraca), abdomen robusto y pleópodos con penachos branquiales. Marinos. Carbonífero Temprano-Holoceno.

Orden Aeschronectida

El caparazón cubría por completo el tórax. Los toracópodos eran similares e inermes (sin subquelas); constaban de 1 endopodito de 4 artejos con sedas marginales, y 1 exopodito de un único artejo, laminar. Telson corto, subrectangular. Urópodos extendiéndose más allá del extremo del telson. Carbonífero (Figura 20. 6 E).

La posesión de toracópodos sin subquelas y con sedas, sugiere que estos hoplocáridos paleozoicos se alimentaban por filtración (Schram, 1986).

Orden Palaeostomatopoda

El caparazón cubría por completo el tórax, o dejaba expuestos los últimos segmentos dorsalmente. Los toracópodos 2-5 eran semejantes y subquelados. El telson llevaba con frecuencia una espina media distal, y generalmente (¿siempre?) 1 par de ramas furcales. Devónico Tardío-Carbonífero Temprano (Mississippiano) (Figuras 20. 6 F y 7 A).

La posesión de 4 pares de toracópodos subquelados estaría indicando con bastante certeza que los miembros de este taxón eran predadores (Schram, 1986).

Orden Stomatopoda

Caparazón reducido, dejando expuesto el toracómero 5 en parte y los toracómeros 6-8 por completo. Los dos primeros segmentos (el que lleva los ojos pedunculados y el antenular) están articulados con el resto del céfalon y cubiertos por una placa rostral móvil. Primeros 5 pares de toracópodos subquelados; el segundo par mucho mayor que los restantes (pata raptora). Toracópodos 6-8 birrámeos y delgados. Corazón extendiéndose a través del pereion y pleon. Con larvas planctónicas. Viven en cavidades o grietas de fondos rocosos o coralinos, o en galerías excavadas en fondos blandos. Se hallan principalmente en aguas cálidas y someras. Son predadores. Su visión

es excelente y con sus poderosas patas raptoras pueden atravesar a las presas de cuerpo blando, o romper las conchas de moluscos, caparazones de cangrejos, etc.

Los Stomatopoda incluyen 2 subórdenes: *Archaeostomatopodea* (Mississippiano Medio-Pennsylvaniano Tardío) y *Unipeltata* (Jurásico Tardío-Holoceno). A diferencia de las formas actuales que presentan siempre el segundo par de toracópodos mucho más grande que los toracópodos 3-5, en los *Archaeostomatopodea* el tamaño del segundo par de apéndices es variable: en la familia *Daidalidae* es igual a los toracópodos 3-5 (tal como ocurre en los *Palaeostomatopoda*), en la familia *Gorgonophontidae* es algo más grande que éstos, en tanto que en la familia *Tyrannophontidae* es mucho más grande que los toracópodos 3-5 (tal como ocurre en las formas actuales) (Schram, en prensa) (Figuras 20. 6 G y 7 B).

SUPERORDEN SYNCARIDA

Sin caparazón. Ojos, cuando existen, pedunculados o sésiles. Mandíbulas sin *lacinia mobilis*. Primer toracómero libre o fusionado al céfalon. Toracópodos birrámeos con epipoditos vesiculares. Último segmento del pleon libre o fusionado al telson (pleotelson). Pleópodos, cuando existen, uni o birrámeos. Desarrollo directo o con larvas. La talla varía de 0,5 a 50 mm. Este superorden reúne a unas 200 especies. La mayoría de las formas actuales son dulceacuícolas. Exceptuando algunos *Anaspidacea* que viven en aguas superficiales, el resto de las formas actuales vive en aguas subterráneas. Pérmico-Holoceno.

Orden Palaeocaridacea

Primer toracómero libre (no fusionado al céfalon), pero con frecuencia reducido. Ojos compuestos pedunculados. Toracópodos 1 de menor tamaño que el resto. Toracópodos 8 alineados en paralelo con los toracópodos precedentes, con exopoditos y epipoditos. Pleomero 6 no fusionado al telson. Se cree que habitaban ambientes dulceacuícolas o salobres, tales como deltas, pantanos o albuferas. Carbonífero-Pérmico (Figura 20. 8 C).

Numerosos registros en América del Norte y Europa. En América del Sur: *Clarkecaris brasiliensis* (Brasil, Pérmico) (Schram, 1984).

Orden Anaspidacea

Primer toracómero fusionado al céfalon. Ojos pedunculados, sésiles o ausentes. Toracópodos 1 diferenciados en maxilipedios. Toracópodos

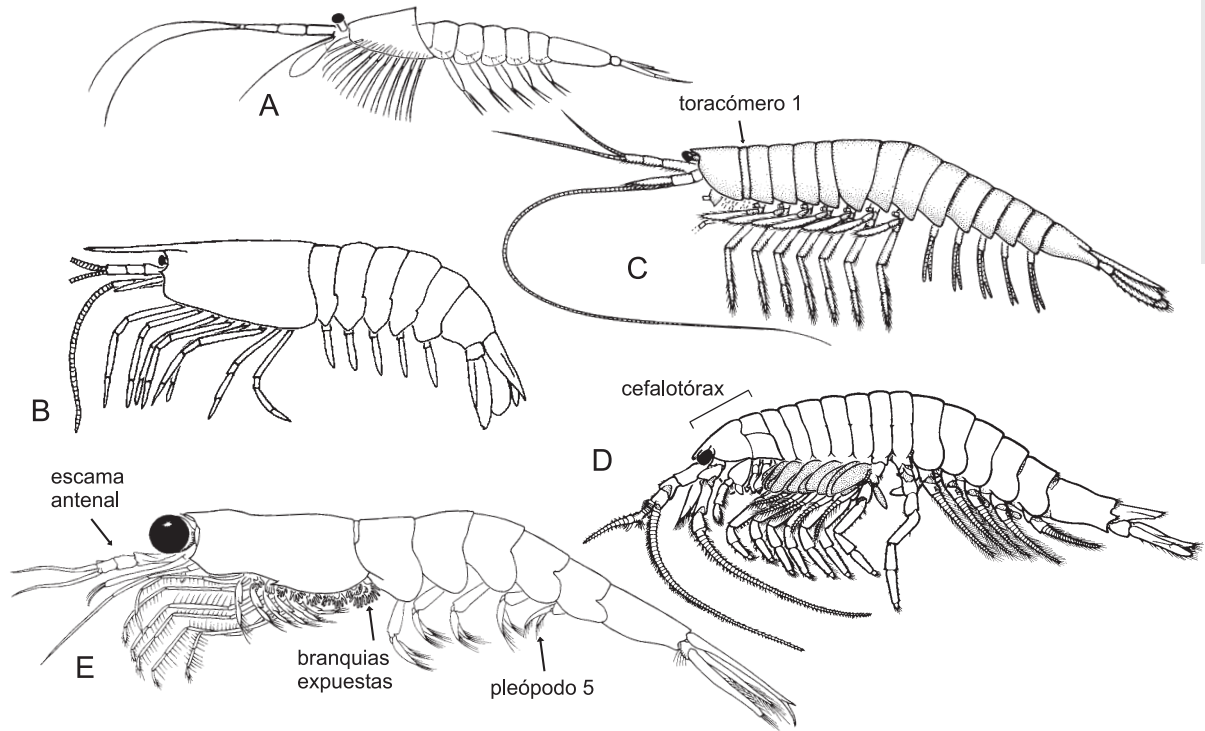


Figura 20. 8. Clase Malacostraca, Subclase Eumalacostraca. A. reconstrucción de *Waterstonella grantonensis* (Orden Waterstonellidea); B. reconstrucción de *Belotelson magister* (Orden Belotelsonidea); C. reconstrucción de *Palaeocaris typus* (Orden Palaeocaridacea); D. *Anaspides tasmaniae* (Orden Anaspidacea); E. diagrama general (Orden Euphausiacea) (A, B. tomadas de Schram, 1986; C. modificada de Schram, 1984; D. modificada de Brooks, 1969; E. modificada de Antezana, 1985).

8 sin exopoditos ni epipoditos. Pleómero 6 no fusionado al telson. Los pleópodos 1 y 2 siempre presentes en el macho, formando el **petasma**. Triásico-Holoceno (Figura 20. 8 D).

Anaspides antiquus (Triásico, Australia) es la única especie fósil hasta ahora conocida (Schram, 1984).

Orden Bathynellacea

Primer toracómero libre (no fusionado al céfalon). Sin ojos ni estatocistos. Toracópodos 1-7 con un endopodito de 3-4 artejos. Toracópodos 1 no diferenciados en maxilipedios. Toracópodos 8 modificados en órgano copulador en los machos, reducidos en las hembras. Con un pleotelson que lleva los urópodos y las ramas furcales. Solo 1 o 2 pares de pleópodos, que pueden faltar. Holoceno.

SUPERORDEN PERACARIDA

Caparazón, cuando presente, nunca está fusionado a todos los toracómeros. Mandíbulas con un diente móvil (*lacinia mobilis*) entre la zona incisiva y molar. Con 1-3 pares de maxilipe-

dios. Los embriones son incubados en una cámara ventral o marsupio (ausente en Thermosbaenacea). Desarrollo directo. Libres o parásitos; marinos, de agua dulce y algunos semiterrestres. Carbonífero-Holoceno.

Orden Spelaeogriphacea

El caparazón está fusionado al primer toracómero y cubre parcialmente al segundo. Con lóbulos oculares móviles pero sin elementos visuales. Anténulas y antenas birrámeas. Toracópodos 1 modificados en maxilipedios. Toracópodos 3-4 con exopoditos biarticulados y setosos, 5-7 (a veces también el 8) con exopoditos simples y glabros. Abdomen con 5 pares de pleópodos birrámeos (el quinto par reducido a un único artejo en *Spelaeogriphus*). Urópodos birrámeos. Telson libre (no fusionado al último segmento abdominal). Pequeños (los más grandes no superan los 8,6 mm de longitud). Las 3 especies actuales conocidas viven en aguas dulces subterráneas. *Acadiocaris novascotica* hallada en sedimentos marinos del Carbonífero canadiense es el registro más temprano que se tiene de este grupo (Schram, 1974). Carbonífero (Mississippiano)-Holoceno.

Orden *Thermosbaenacea*

Caparazón fusionado al primer toracómero, pudiéndose extender hacia atrás hasta el toracómero 6-7; dilatado en una cámara de cría en las hembras ovígeras (no poseen un marsupio ventral). Telson libre o fusionado al último pleonito. Anténulas birrámeas, antenas unirrámeas. Con 1 par de maxilipedios, y 2-6 o 2-8 pares de toracópodos. Con pleópodos en los 2 primeros segmentos abdominales, que poseen un único artejo. Urópodos birrámeos. El tamaño no excede los 5,2 mm. Viven en aguas subterráneas, en un intervalo de salinidades que va desde el agua dulce a la marina. Algunas especies habitan en surgentes termales. Holoceno.

Orden *Pygocephalomorpha*

Formas bentónicas que se caracterizaban por presentar el cefalotórax con una región esternal subtriangular, y un abanico caudal complejo, incluyendo al menos 1 par de furcas laminares asociadas al telson. Carbonífero-Pérmico (Figuras 20. 7 C y 9 A).

Aparentemente Pygocephalomorpha es un grupo próximo a Lophogastrida y Mysida; muchos autores incluyen a estos 3 órdenes bajo la categoría «Mysidacea». Durante el Pérmico Temprano vivieron en la región gondwánica especies de los géneros *Pygaspis* (Brasil: Beurlen, 1931, 1934; Pinto y Adami, 1996), *Notocaris* (Sudáfrica: Broom, 1931; Kensley, 1975), *Liocaris* (Brasil y Uruguay: Beurlen, 1931; Veroslavsky *et al.*, 2006) y *Paulocaris* (Brasil: Clarke, 1920).

Orden *Lophogastrida*

Con branquias sobre los pereiópodos. Ambos sexos con pleópodos bien desarrollados, birrámeos y nadadores. Hembras con 7 pares de oostegitos. Los endopoditos de los urópodos carecen de estatocistos. Este orden incluye unas 40 especies marinas. Carbonífero-Holoceno (Figura 20. 9 B).

Orden *Mysida*

Sin branquias (la superficie interna del caparazón cumple funciones respiratorias). Los pleópodos por lo general, están reducidos en las hembras, y en los machos su desarrollo es variado y a menudo, uno o más pares están modificados en gonopodios. Las hembras poseen 2-3 pares de oostegitos. Con estatocistos sobre los endopoditos de los urópodos. Incluye alrededor de 1000 especies, la mayoría marina, algunas estuariales y unas pocas de agua dulce. Jurásico (?)-Holoceno (Figura 20. 7 D).

Los Lophogastrida y Mysida exhiben las siguientes características en común (muchas de

éstas son también compartidas por Pygocephalomorpha): un caparazón que cubre gran parte del pereion pero está fusionado solo con los primeros segmentos (3 como máximo); ojos pedunculados; anténulas birrámeas; antenas con flagelo y escama; el primer par de toracópodos, a veces también el segundo, modificado en maxilipedios; los pereiópodos presentan exopoditos nadadores; el abdomen lleva un abanico caudal.

Orden *Mictacea*

La taxonomía de este orden está en discusión, por lo que preferimos no presentar una diagnosis del mismo. Bowman *et al.* (1985) incluyen en el orden Mictacea una especie que habita en cuevas submarinas de Bermudas (familia Mictocaridae) y otra de aguas profundas (familia Hirsutiidae). Gutu e Iliffe (1998) reubican a la familia Hirsutiidae en un nuevo orden (Bochusacea), aunque esta propuesta no ha sido ampliamente aceptada. Holoceno.

Orden *Amphipoda*

Sin caparazón. Cuerpo habitualmente comprimido. El primer toracómero fusionado al céfalon (en Caprellidea también el segundo). Telson, por lo general, distinguible. Ojos sésiles (muy grandes en muchas especies del suborden Hyperiiidea). Anténulas generalmente birrámeas; antenas unirrámeas. Tienen 1 par de maxilipedios operculiformes y 7 pares de pereiópodos unirrámeos, con placas coxales libres (no fusionadas al cuerpo). Usualmente los dos primeros pares de pereiópodos están modificados en gnatópodos. Algunos pereiópodos con branquias. El pleon está dividido en dos regiones: la anterior lleva 3 pares de pleópodos nadadores, en tanto que la posterior lleva 2 pares de pleópodos uropodiformes y 1 par de urópodos. El telson está libre o fusionado con el último pleonito. Marinos, estuariales, dulceacuícolas, y algunas especies semiterrestres; de vida libre, salvo Cyamidae (parásitos de cetáceos), ciertos Hyperiiidea que se nutren de sus hospedadores, etc. Comprenden unas 8000 especies. Se han encontrado unos pocos fósiles en la región del Caspio, Alsacia (Francia), y en ámbar báltico. A diferencia de otros Peracarida, los anfípodos no cuentan con fósiles paleozoicos ni mesozoicos. Eoceno-Holoceno (Figura 20. 9 C).

Orden *Isopoda*

Sin caparazón. Cuerpo por lo general deprimido. Primer toracómero fusionado al céfalon (en Gnathiidea también el segundo). Ojos sésiles. Anténulas y antenas unirrámeas. Un

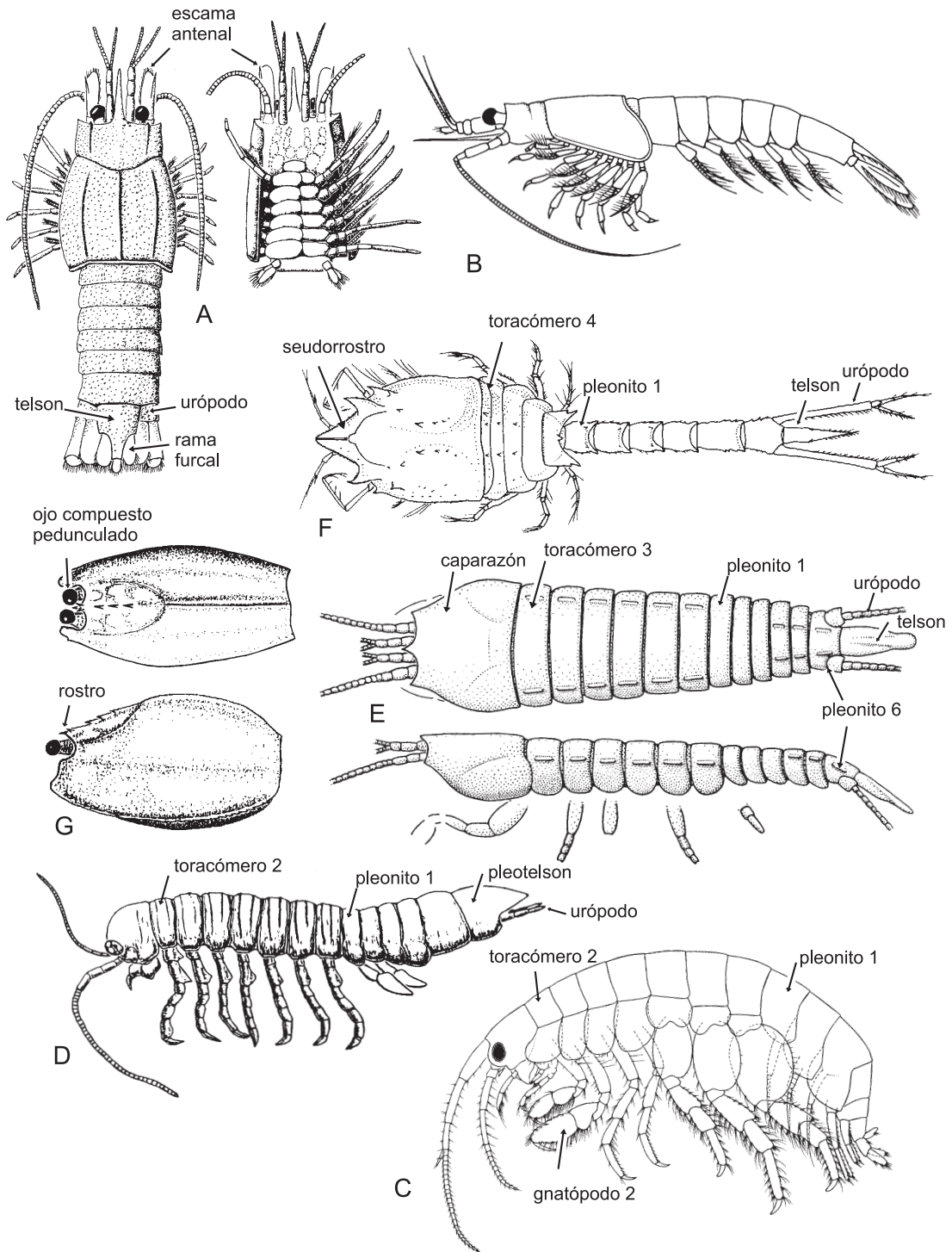


Figura 20. 9. Subclase Eumalacostraca, Superorden Peracarida. A. reconstrucción de *Tealliocaris woodwardi* (Orden Pygocephalomorpha); B. reconstrucción de *Schimperella beneckeii* (Orden Lophogastrida); C. *Elasmopus rapax* (Orden Amphipoda); D. reconstrucción de *Hesslerella shermani* (Orden Isopoda); E. reconstrucción de *Anthracocaris scotica* (Orden Tanaidacea); F. *Diastylis cornuta* (Orden Cumacea); G. reconstrucción del caparazón de *Ophthalmiastylis parvulorostrum* (Orden Cumacea) (A. modificada de Schram, 1979; B, F. tomadas de Hessler, 1969; C. modificada de Lincoln, 1979; D. modificada de Schram, 1974; E. modificada de Schram *et al.*, 1986; G. modificada de Schram *et al.*, 2003).

par de maxilipedios operculiformes (2 pares en Gnathiidea). Pereiópodos unirrámeos, con coxas grandes y aplanadas (**placas coxales**), muchas veces fusionadas al cuerpo. Pleópodos birrámeos que, en las formas acuáticas cumplen funciones natatorias y branquiales (las formas semiterrestres pueden llevar sacos aéreos denominados **seudotráqueas**). Segundo par de pleópodos (a veces también el primero) transformado en gonopodios. Telson fusionado a uno o más pleonitos (Anthuridea con un telson independiente). Su talla varía entre 0,5 mm y 50 cm. Este orden comprende unas 10000 especies. Marinos, estuariales, de agua dulce y semiterrestres (Oniscoidea); de vida libre o parásita (Gnathiidea, Epicaridea, algunas familias de Flabellifera). *Hesslerella shermani* (Palaeophreatoicidae) (Figura 20. 9 D) del Missisippiano de Illinois es el isópodo más antiguo conocido. Carbonífero-Holoceno (Figura 20. 7 E).

Se cree que los isópodos invadieron las aguas dulces durante el Mesozoico, y el medio terrestre durante el Terciario. El hallazgo de decápos del Jurásico y Cretácico con sus cámaras branquiales deformadas, es un claro indicio de la presencia de isópodos bopíridos (Epicaridea) desde entonces.

Orden Tanaidacea

Caparazón fusionado a los dos primeros toracómeros, con una cámara branquial a cada lado. Ojos, cuando presentes, sobre pequeños lóbulos. Anténulas uni- o birrámeas; las antenas pueden llevar escama. Toracópodos 1 transformados en maxilipedios, cada uno con un epipodito que bate dentro de la cámara branquial respectiva. Toracópodos 2 modificados en quelípedos. Tanto los maxilipedios como los quelípedos pueden llevar exopoditos vestigiales. Pereiópodos unirrámeos, ambulatorios. Las hembras con 1-4 pares de oostegitos. Telson fusionado con el último segmento del abdomen en las formas actuales. Marinos, algunos estuariales y unos pocos dulceacuícolas. Este grupo reúne a más de 1500 especies, todas de vida libre. *Anthracocaris scotica* del Carbonífero Temprano de Escocia es el representante más antiguo conocido (Figura 20. 9 E). Esta especie (al igual que los restantes miembros de la familia Anthracocarididae) presentaba el último segmento abdominal libre, es decir, no fusionado al telson. Carbonífero Temprano-Holoceno.

Orden Cumacea

Caparazón fusionado con los tres primeros toracómeros (a veces también con el cuarto y, rara vez, con el quinto y sexto), lleva a cada

lado una cámara branquial. Los laterales del caparazón (lóbulos seudorrostrales) usualmente se prolongan hacia adelante formando un **seudorrostro**. Por lo general presentan un lóbulo ocular impar que lleva unas pocas omatidias. Hay 3 pares de maxilipedios. El primer maxilipedio es corto y robusto, y posee un epipodito con una rama dirigida hacia atrás que lleva los filamentos branquiales, y otra rama dirigida hacia adelante, el sifón respiratorio, que corre por debajo del seudorrostro y se ensancha distalmente en una válvula que regula la salida de la corriente respiratoria. El maxilipedio 3 y pereiópodos 1-4 pueden llevar exopoditos. Los machos pueden tener de 1 a 5 pares de pleópodos. Urópodos birrámeos y estiliformes. Con o sin telson. Marinos, algunos estuariales y unas pocas especies de agua dulce. Incluye alrededor de 1200 especies, todas de vida libre. Schram *et al.* (2003) proponen el suborden Ophthalmcumacea para agrupar varias especies fósiles que no presentaban seudorrostro y que tenían ojos compuestos pares y facetados que se proyectaban del margen anterior del caparazón. Carbonífero-Holoceno (Figura 20. 9 F y G).

SUPERORDEN EUCARIDA

Caparazón fusionado dorsalmente con todos los segmentos del pereion. Ojos pedunculados. Poseen estadios larvales, aunque algunas formas adquirieron un desarrollo directo secundario. Pérmico-Holoceno.

Orden Euphausiacea

Caparazón fusionado a todos los toracómeros dejando expuestas las branquias (no presenta cámara branquial). Sin maxilipedios. Toracópodos birrámeos, los dos últimos pares por lo general reducidos. La mayoría emite luz (presenta fotóforos). Desarrollo a partir de larva *nauplius*. Marinos y planctónicos. *Euphausia superba* es muy común en el océano Antártico, donde sirve de alimento a las ballenas. Carbonífero (?) -Holoceno (Figura 20. 8 E).

Orden Amphionidacea

Caparazón delgado, cubriendo en las hembras casi por completo a los apéndices torácicos. Anténulas y antenas birrámeas. Mandíbulas reducidas. Primer par de toracópodos transformado en maxilipedios; los restantes toracópodos con exopoditos reducidos; el octavo par ausente en las hembras. El primer par de pleópodos de las hembras es muy largo, setoso y se extiende bajo el caparazón;

se ha sugerido que estos pleópodos junto con los márgenes laterales del caparazón forman una cámara ovígera. Incluye una única especie, *Amphionides reynaudii*, pelágica y de amplia distribución, habitando en casi todos los océanos, particularmente en aguas tropicales y subtropicales entre los 35°N y 35°S. Holoceno.

Orden Decapoda

Los decápodos comprenden a los langostinos, camarones, langostas, cangrejos ermitaños, centollas y los verdaderos cangrejos. Se los divide en el suborden Dendrobranchiata (que incluye a los langostinos y camarones Penaeoidea y Sergestoidea), y el suborden

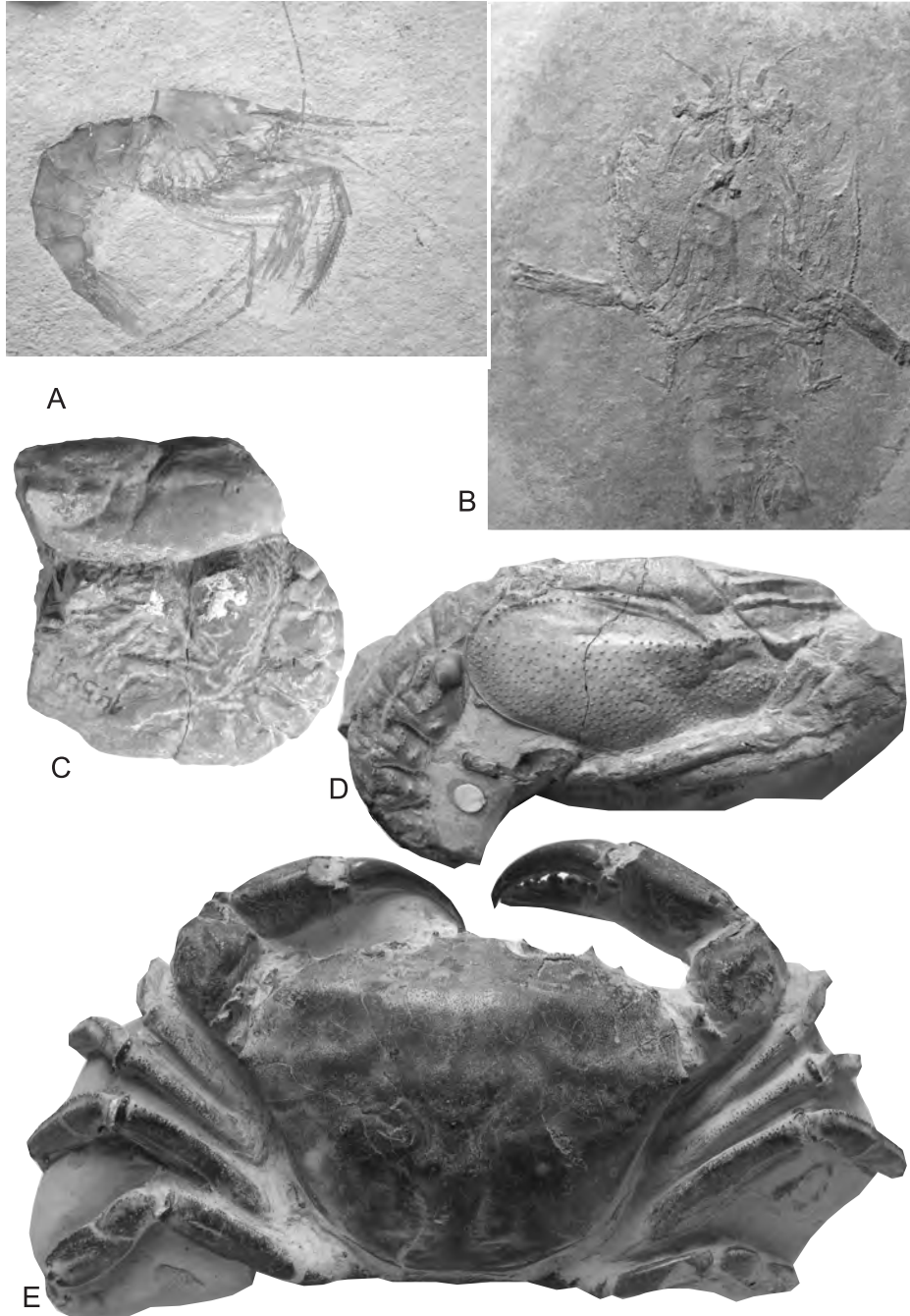


Figura 20. 10. Subclase Eumalacostraca, Superorden Eucarida, Orden Decapoda. A. *Aeger tipularius* In. 28846 (x 1); B. *Eryon* sp. CPBA 1199 (x 0,65); C. *Hoploparia arbei* CPBA 14564 (x 0,85); D. *Meyeria magna* 24602 (x 0,85); E. *Chaceon peruvianus* 28002 (x 0,55) (A, D-E. ©The Natural History Museum London; B-C. Área de Paleontología, Universidad de Buenos Aires).

Pleocyemata que agrupa al resto de los decápodos [Caridea, Stenopodidea (= Euzygida), Astacidea, Thalassinidea, Palinura, Anomura y Brachyura]. Se conocen unas 18000 especies que representan casi un cuarto de las especies de crustáceos descriptas. Los decápodos muestran un enorme intervalo de tamaños, desde unos pocos milímetros hasta el cangrejo araña japonés del género *Macrocheira* que alcanza unos 4 m con sus patas extendidas.

El caparazón cubre las branquias, y el exopodito de la maxila (denominado **escafognatito**) bombea agua afuera de la cámara branquial. Presentan 3 pares de maxilipedios y 5 pares de pereiópodos ambulatorios (de aquí su nombre de decápodos). El primer par de pereiópodos por lo general está quelado (muchas veces también el segundo y tercer par). Poseen sexos separados y fertilización externa o interna.

Este orden muestra un amplio rango de adaptaciones a distintos ambientes. Existen formas nadadoras pelágicas, pero la gran mayoría tiene hábitos bentónicos. Son principalmente marinos, aunque también han invadido los estuarios, el agua dulce y algunos pocos conquistaron parcialmente el medio terrestre. *Palaeopalaemon newberryi* del Devónico Tardío de América del Norte es el decápodo más antiguo que se conoce. Devónico Tardío-Holoceno (Figura 20. 10 A-E).

En el Jurásico de Argentina se registra el palinuro *Glyphea eureka* (Damborenea y Mancaño, 1987), mientras que en Antártida se conocen *Antarcticheles antarcticus* (Aguirre-Urreta et al., 1990) y *Cycleryon* sp. (Quilty, 1988).

En el Cretácico Inferior de Argentina son abundantes las especies de los géneros *Glyphea* y *Meyerella* (Palinura), *Palaeastacus*, *Eryma*, *Enoploclytia* y *Hoploparia* (Astacidea), y *Protocallianassa* (Thalassinidea) (Aguirre-Urreta, 1989).

En el Cretácico Superior de Patagonia abundan *Hoploparia*, *Protocallianassa* y *Callianassa*, mientras que en el Paleógeno la fauna es muy abundante y diversa, estando representada por braquiuros tales como *Proterocarcinus*, *Lobonotus*, *Rocacarcinus*, *Thaumastoplax*, *Costacopluma* y *?Glyphithyreus* (Feldmann et al., 1995; Casadío et al., 2004; Schweitzer, 2005). En el Neógeno se han descripto *Proterocarcinus*, *Chaceon*, *Osachila*, *Rochinia*, *Romaleon*, *Panopeus*, *Ocypode* y *Astenognathus* (Schweitzer y Feldmann, 2000, 2001; Casadío et al., 2005).

En el Cretácico Superior de Antártida se ha reconocido la presencia del cangrejo ermitaño *Paguristes* (Aguirre-Urreta y Olivero, 1992) y también abundan los registros de langostas referidas a *Hoploparia*.

Los fósiles de ambientes dulceacuícolas son relativamente raros, aunque en el Terciario de Patagonia se han descripto ejemplares muy bien preservados de *Lammuastacus longirostris*, una langosta de agua dulce de edad probablemente oligocena (Aguirre-Urreta, 1992).

CLASE THYLACOCEPHALA (= CONCAVICARIDA, CONCHYLIOCARIDA)

Cuerpo totalmente encerrado en un caparazón bivalvo. Ojos bien desarrollados, situados en senos oculares o sobre una protuberancia cefálica globosa. Tronco con 3 pares de patas raptoras seguidas de una serie de apéndices aparentemente laminares. Branquias bien desarrolladas. Se han descripto especies de Europa, América del Norte, Líbano, Madagascar y Australia. Aparentemente presentaban un par de anténulas y otro de antenas, y por ello se ha sugerido que son crustáceos. Silúrico-Cretácico Tardío (Figura 20. 7 F).

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los crustáceos habitan los medios más variados. Siendo predominantemente marinos, también se los halla en aguas dulces, salobres e hipersalinas (*Artemia salina* vive en concentraciones de hasta 340‰), termales (*Thermobathynella* vive a 55°C) y subterráneas. Además, varios grupos de crustáceos se han adaptado a la vida terrestre. En los mares se distribuyen desde el intermareal hasta la zona hadal. En las aguas continentales se han hallado anfípodos y ostrácodos a más de 4000 m sobre el nivel del mar.

Los Branchiopoda son mayoritariamente habitantes de las aguas dulces, y sus antepasados debieron tener hábitos similares, excepto por *Rehbachella kinnekullensis* una especie cámbrica de hábito marino. Conchostraca es el grupo más diversificado y abundante dentro del registro fósil de Branchiopoda y uno de los principales componentes de la biota continental en todo el Fanerozoico (Gray, 1988), en particular durante el Neopaleozoico y Mesozoico. Según Frank (1988), los conchostracos recientes presentan una distribución geográfica bastante particular, desde el extremo endemismo (vulnerables a la extinción) hasta el pandemismo. Unos pocos conchostracos fósiles, tales como *Estheriina astartoides* y *Dendrostracus lagarcitoensis* del Cretácico Inferior sudamericano, parecen estar restringidos a ambientes salobres.

Los Cirripedia son exclusivamente marinos. Los Thoracica y Acrothoracica son de vida libre, y sésiles en su etapa poslarval. Los «dientes de perro» (Thoracica: Balanomorpha) viven adheridos a rocas u otros sustratos duros naturales (valvas de moluscos, caparzones de crustáceos, la epidermis de ballenas, tortugas marinas, etc.) o artificiales (muelles, cascos de barcos, etc.). Los Acrothoracica habitan en pequeñas cavidades que ellos horadan mediante la acción mecánica y química sobre sustratos calcáreos (tales como corales o conchas de moluscos). Los Rhizocephala son parásitos de otros crustáceos, principalmente decápodos. Estos cirripedios están profundamente modificados en su fase adulta, tanto que resultan irreconocibles como crustáceos. Algunos de los efectos de los rizocéfalos sobre sus hospedadores son la castración parasitaria y la feminización de los machos. Feldmann (1998) halla cangrejos machos del Mioceno feminizados, por lo que sospecha que estaban infestados por rizocéfalos.

Los copéodos exhiben una gran diversidad de hábitos y hábitats. En el ambiente acuático se los halla en un amplio intervalo de salinidades, formando parte del bentos o plancton. Incluyen formas de vida libre, comensales y parásitas.

Los Ostracoda son crustáceos micrófagos; marinos, estuariales y dulceacuícolas; principalmente bentónicos aunque existen algunas formas planctónicas. En general, viven a escasa profundidad pero, hay también especies batiales y abisales. La morfología del caparazón está asociada al ambiente en el que habitan: en las formas planctónicas éste es delgado y liso, mientras que en las formas bentónicas marinas es grueso y generalmente ornamentado. Originalmente, los ostrácodos habrían sido exclusivamente marinos, y recién a partir del Paleozoico Tardío comenzaron a invadir el ambiente acuático continental.

Entre los malacostracos, los Leptostraca se distribuyen desde la costa hasta profundidades de más de 6000 m, los Euphausiacea son holopelágicos y constituyen el *krill* o «alimento rojo» de las ballenas, y los Stomatopoda, si bien actualmente son marinos, en el Mesozoico habrían contado con formas no marinas.

Los Peracarida constituyen uno de los grupos más exitosos de Crustacea. Son principalmente marinos, pero también incluyen formas de agua dulce y terrestres. La mayoría es detritívora, pero hay además formas carnívoras, herbívoras y parásitas. La posesión de una cámara de incubación, llamada marsupio, es con toda probabilidad la clave de su éxito evo-

lutivo. Casi todos los órdenes de Peracarida cuentan con un registro fósil que se remonta al Carbonífero. Los Amphipoda son la excepción, siendo el fósil más temprano hasta ahora descubierto del Eoceno.

Los Decapoda son principalmente marinos, pero también se los halla en ríos, lagos y aguas subterráneas, llegando algunos a adquirir hábitos terrestres. Algunas especies son pelágicas y viven exclusivamente en la columna de agua (por ejemplo, los camarones *Lucifer*, *Sergestes*, *Oplophorus*, el cangrejo *Planes marinus*, etc.). Sin embargo, la mayoría de los Decapoda viven sobre el fondo o asociados al mismo.

Los langostinos, camarones, langostas, etc. presentan un abdomen bien desarrollado, musculoso, totalmente expuesto y terminado en un abanico caudal. Estos grupos pueden doblar el abdomen en forma brusca y desplazarse rápidamente hacia atrás (reacción de escape). Por el contrario en las centollas, cangrejos, etc. el abdomen está reducido y parcial o totalmente doblado bajo el cefalotórax.

Se postula que este proceso de acortamiento y flexión del abdomen bajo el cefalotórax (denominado «carcinización») ocurrió independientemente varias veces en la evolución de los Decapoda, alcanzando su máxima expresión en los cangrejos Brachyura. En estos últimos el abdomen no lleva urópodos, y encaja perfectamente en una depresión esternal. Un caso particular es el de los cangrejos ermitaños (Paguroidea), cuyos abdómenes son blandos, carnosos, y por lo general adaptados a la cámara espiral de las conchas de los gastrópodos en las que viven.

Los camarones del fango (Thalassinidea), las langostas de agua dulce (Astacidae y Parastacidae), los cangrejos intermareales, etc. excavan galerías en las que residen. Las galerías de los Thalassinidea son una de las trazas fósiles más comunes en los estratos marinos mesozoicos y cenozoicos. Estas trazas pueden incluir los restos de los organismos que habitaban las galerías (Bishop y Williams, 2005).

Se han hallado icnofósiles atribuibles a la actividad de los Thalassinidea en el Mesozoico de cuenca Neuquina (Mángano y Buatois, 1991) y en estratos cenozoicos patagónicos y rioplatenses (Carmona y Buatois, 2003; Verde, 2006). Se conocen construcciones similares del Ordovícico del norte argentino, pero éstas habrían sido realizadas por otros organismos, no por crustáceos decápodos (Mángano y Buatois, 2003; Carmona et al., 2004).

BIOESTRATIGRAFÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA

Los crustáceos se hallan presentes desde los comienzos del Cámbrico. Sin embargo, éstos no serían Eucrustacea, sino posibles integrantes del tronco ancestral (*stem group*) que dio origen a la gran variedad de crustáceos modernos. Las relaciones filogenéticas de muchos de estos crustáceos cámbricos son difíciles de establecer, pero se conocen formas que pueden asignarse a Branchiopoda, Maxillopoda o Malacostraca.

En el Cámbrico Temprano de Chengjiang (China) más del 80% del total de la fauna está compuesta de delicados caparazones bivalvos de Bradoriida, organismos de entre 1 y 6 mm de largo que vivieron hasta el comienzo del Ordovícico. Un ejemplo es *Kunmingella douvillei*, con ojos pedunculados, antenas unirrámeas, apéndices torácicos y telson largo con furca (Hou y Bergström, 1991, 1997; Hou, 1999). Otras formas presentes son los filocáridos *Isoxys* y *Canadaspis laevigata*.

En el Cámbrico Temprano de Vermont (U.S.A.) se conoce *Protocaris marshi*, mientras que en el Cámbrico Medio de la Columbia Británica (Burgess Shale, Canadá) se hallan *Marrella splendens* y *Canadaspis perfecta* entre los fósiles más conocidos, además de *Branchiocaris* y *Waptia*, todos posibles crustáceos (Briggs *et al.*, 1992).

En el Cámbrico Tardío de Orsten (Suecia) existen numerosas y variadas formas de crustáceos, lo que sugiere que la mayor radiación evolutiva de este grupo ocurrió en dicho período. Representantes de esta fauna son *Rehbachella*, *Lepidocaris*, *Dala*, *Bredocaris*, *Skara*, *Martinsson*, *Cambropachycope*, *Henningsmoenicaris* y *Goticaris*, considerados todos ellos antecesores directos de los crustáceos modernos. *Skara* tiene una morfología similar a la de los copépodos y *Dala* sería una forma basal de los Maxillopoda.

Los Phosphatocopida fueron dominantes en la fauna de Orsten (Suecia), y son considerados un grupo hermano de los Eucrustacea (Maas *et al.*, 2003). Presentaban un caparazón bivalvo y eran posiblemente necto-bentónicos y filtradores.

En el Cámbrico Tardío de Polonia *Cambrocaris baltica* (Walossek y Szaniawski, 1991) es una forma comparable a otras de igual edad de Suecia, y por lo tanto, también estaría asociada con las primeras fases evolutivas del origen de los crustáceos.

En el Ordovícico los ostrácodos adquirieron verdadera importancia estratigráfica, convirtiéndose en frecuentes integrantes de los mares paleozoicos. En este período los Phyllocari-

da están representados por los Archaeostraca, varios de cuyos miembros se hallaron en América del Sur (Perú, Bolivia, Argentina), tal como es el caso del género *Caryocaris*, con un registro fósil que se extiende desde el Ordovícico Inferior (Tremadociano) hasta el Ordovícico Medio (Caradociano). A escala mundial, se conocen especies en el Ordovícico de Europa, Australia, Nueva Zelanda y América del Norte.

El Silúrico Tardío-Devónico se caracterizó por la presencia de artrópodos que hasta entonces habían llevado una existencia exclusivamente marina, pero que ahora inician la invasión de las aguas dulces y salobres, e incluso los ambientes típicamente terrestres. Entre ellos se hallan los conchostracos, el lipostraco *Lepidocaris rhyniensis* y el probable notostraco *Castracollis wilsonae* del Devónico Temprano de Rhynie Chert (Escocia). *L. rhyniensis* era aparentemente un nadador activo que habría vivido, al igual que los Anostraca actuales, en charcos temporarios alimentándose de algas y detritos orgánicos.

Los primeros eumalacostracos aparecen en el Devónico (*Eocaris*, *Devonocaris*, *Palaeopalaemon*), aunque el malacostraco más antiguo podría ser *Hymenocaris dubia* del Cámbrico Inferior, una especie que presentaba un caparazón bivalvo. En el Devónico del Macizo Renano alemán se halló a *Eocaris oervigi*, comúnmente considerada un Eumalacostraca, pero que para Schram (1977) podría ser un Aeschronectida (Hoplocarida). *Devonocaris* está representado por especies en el Devónico Superior de Bélgica y Nueva York, mientras que *Palaeopalaemon* persistió en América del Norte hasta el Mississippiano.

Las faunas de crustáceos de aguas dulces y salobres aparecen en la mitad del período Carbonífero y se hacen comunes al final del mismo. Según Schram (1977) la restricción de los malacostracos superiores a las aguas tropicales de las áreas laurentianas persistió hasta el Pérmico, cuando debido a la formación de la Pangea se difundieron por el resto del mundo. Sin embargo, las asociaciones de los malacostracos del Paleozoico Tardío fueron taxonómicamente diferentes de las del Mesozoico y Cenozoico. La fauna paleozoica estuvo dominada por los Eumalacostraca primitivos, Phyllocarida y Hoplocarida, mientras que en la del Mesozoico prevalecen los Peracarida y Eucarida. Los Pygocephalomorpha existen en Oklahoma y Brasil. En este último país, se hallaron restos fósiles de *Paulocaris* junto a los del sincárido *Clarkecaris brasiliensis*, hecho que pone de manifiesto la permanencia en el Pérmico de la asociación Pygocephalomor-

pha-Syncarida del Carbonífero. No obstante, el hallazgo de los primeros decápodos en el Pérmico Superior de Sicilia y Siberia marcó un cambio faunístico importante. En el Pérmico se extinguieron los Pygocephalomorpha, pero los Syncarida se dispersaron por América del Sur y en el Triásico lo hicieron por Australia, permaneciendo desde entonces en estas regiones.

El Cenozoico habría sido una era favorable para los crustáceos, dado que no se registran extinciones importantes sino que, por el contrario, aparecen taxones tales como los copépodos (a partir del Mioceno) y los anfípodos (a partir del Eoceno), y otros más antiguos como los cirripedios y los ostrácodos alcanzan durante esta era gran abundancia y diversificación. Los decápodos experimentaron una gran radiación en el Terciario, y los primeros isópodos de hábitos terrestres aparecen en este período.

RELACIONES FILOGENÉTICAS

Los crustáceos presentan gran disparidad de planes estructurales y una filogenia interna especialmente complicada.

La clase Branchiopoda fue considerada por mucho tiempo el grupo más primitivo de Crustacea, en virtud de su elevado número de segmentos y la extensa serie de apéndices similares con procesos masticatorios (esto es especialmente aplicable a Notostraca). Debido a que los miembros de esta clase poseen filopodios, se sugirió que éstos eran los apéndices arcaicos de los crustáceos.

En 1955 Sanders descubre un pequeño crustáceo frente a las costas de Massachusetts, *Hutchinsoniella macracantha*, para el que erige la clase Cephalocarida. Este crustáceo presenta una serie de apéndices similares, con procesos masticatorios y tres ramas. Además, la maxila es idéntica al primer apéndice del tronco, lo que pone de manifiesto su condición arcaica. Sanders (1957) sugiere que de un apéndice similar al de los cefalocáridos pudieron haber derivado todos los tipos básicos de apéndices de los crustáceos, y ubica a este taxón en la base del tronco que dio origen a los crustáceos.

En 1981 Yager describe a *Speleonectes lucayensis* de las Bahamas, y crea la clase Remipedia para incluir dicho taxón. Actualmente esta clase posee 9 especies actuales y dos fósiles. Los Remipedia tienen aspecto vermiforme, y llevan un par de apéndices birrámeos, en forma de paleta y sin procesos masticatorios, sobre cada segmento del tronco. El hallazgo de este

grupo reabrió el debate sobre el plan de construcción del crustáceo ancestral. ¿Sus apéndices poscefálicos eran del tipo filopodial e intervenían tanto en la alimentación como en la natación (Cephalocarida), o eran paletas birrámeas exclusivamente natatorias, estando la alimentación a cargo de los apéndices cefálicos (Remipedia)? En los árboles filogenéticos elaborados por Wills (1997) y Schram y Hof (1998), Remipedia se sitúa en la raíz de los mismos, sustentando así la segunda de las hipótesis arriba mencionadas.

Walossek y Müller (1998) proponen un esquema de relaciones filogenéticas de los Branchiopoda, que se reproduce en la Figura 20. 11. Según estos autores, los Branchiopoda se habrían separado de los Maxillopoda durante el Cámbrico Tardío. Dentro de los Branchiopoda distinguen dos linajes: los «Anostraca s.l.» y los Phyllopoda. Los primeros incluyen a *Rehbachella kinnekullensis*, una forma marina del Cámbrico Tardío (Orsten), a *Lepidocaris rhyniensis* del Devónico de Escocia, y a los Anostraca actuales. Otros autores consideran a *Rehbachella* como grupo hermano de los restantes Branchiopoda. *Rehbachella* y Anostraca poseen ojos compuestos pedunculados (aparentemente ausentes en *Lepidocaris*), por otra parte *Lepidocaris* y los Anostraca carecen de caparazón.

Los Phyllopoda poseen ojos internalizados, es decir, invaginados dentro del cuerpo (pueden estar comunicados con el exterior a través de un pequeño poro). Walossek y Müller (1998) reconocen dos linajes dentro de este taxón: Calmanostraca y Diplostraca. Los Calmanostraca presentan hábitos de vida bentónica, e incluyen a los órdenes Kazacharthra (extinto) y Notostraca. Los Diplostraca presentan caparazones bivalvos, y abarcan a los Conchostraca y Cladocera.

Dahl, en 1956, reúne a Mystacocarida, Copepoda, Branchiura, Ascothoracida y Cirripedia en la clase Maxillopoda. Algunos autores también incluyen a Ostracoda en esta clase, y más recientemente han sido agregados los Tantulocarida, Facetotecta, Pentastomida y varios grupos fósiles. Maxillopoda se caracteriza por tener un tronco de hasta 7 segmentos, un abdomen de hasta 4 segmentos, maxílulas y maxilas bien desarrolladas, y por la ausencia de gnatobases en los toracópodos. En base principalmente al escaso número de segmentos poscefálicos (11 como máximo), se ha sugerido que este grupo pudo haber surgido a partir del estadio larvario de un malacostraco que adquirió madurez sexual temprana (**progénesis**).

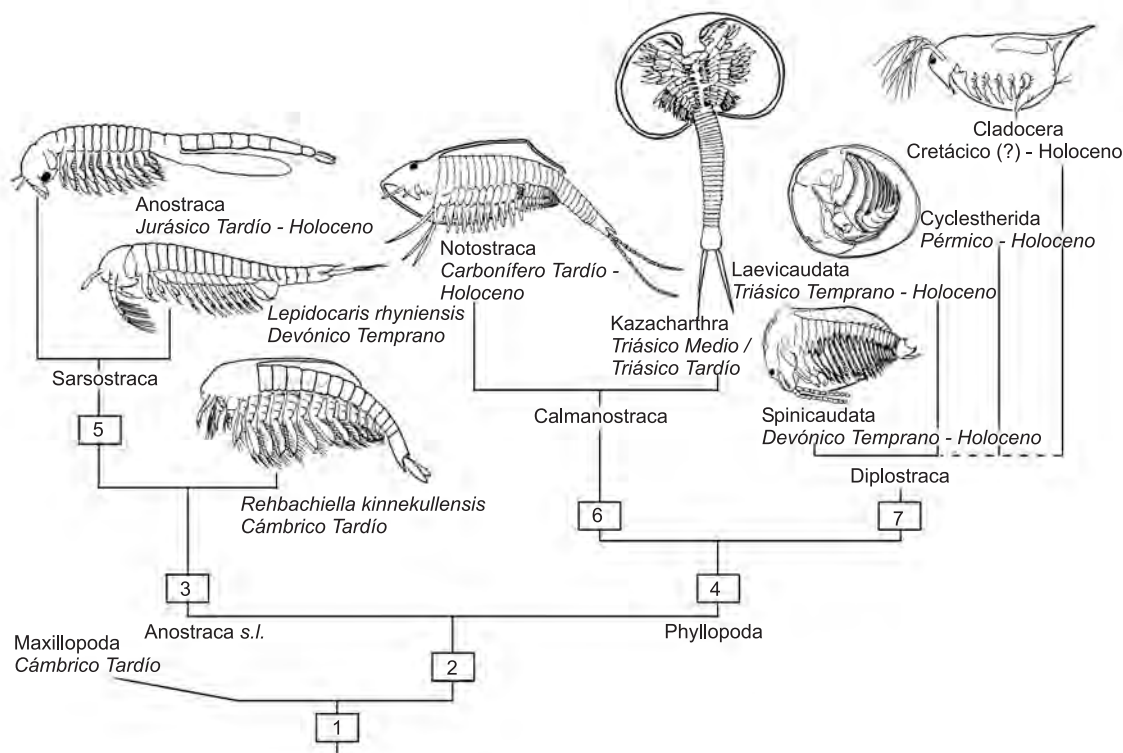


Figura 20. 11. Relaciones filogenéticas dentro de la Clase Branchiopoda. Apomorfías: (1) órgano nucal (osmorregulador); (2) apéndices del tronco filtradores y canal alimentario ventral; (3) ojos compuestos expuestos, proyectándose hacia adelante; (4) ojos compuestos internalizados y ubicados dorsalmente; (5) reducción del caparazón; (6) hábito de vida bentónico, apéndices anteriores adaptados para capturar presas, tronco con numerosos segmentos; (7) caparazón bivalvo (modificada de Walossek y Müller, 1998).

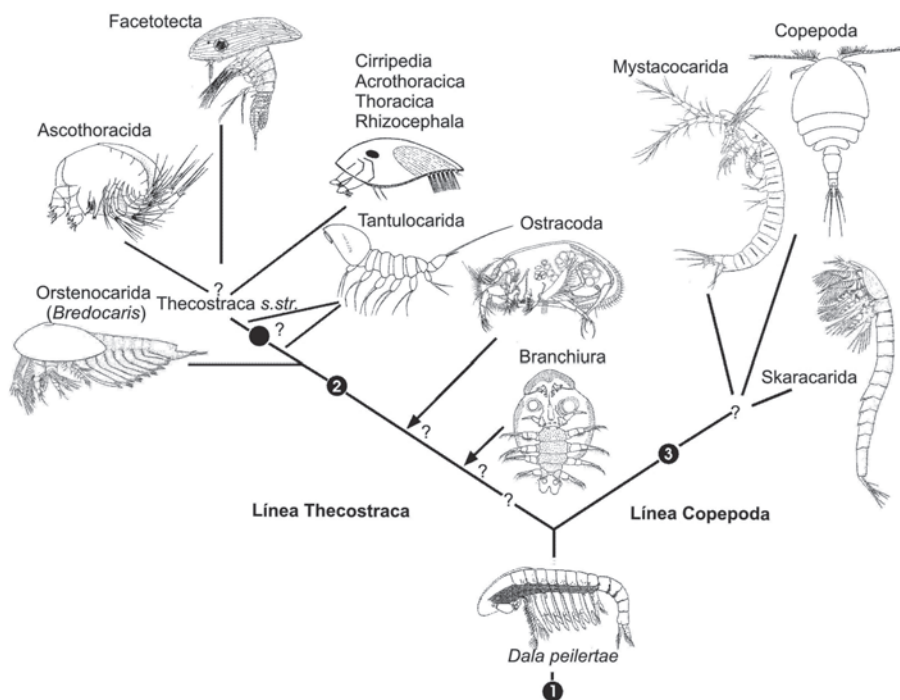


Figura 20. 12. Relaciones filogenéticas dentro de la Clase Maxillopoda. Apomorfías: (1) tagmosis reducida (7 toracómeros + 4 segmentos abdominales); (2) desarrollo con dos fases larvales, apareciendo abruptamente en la segunda fase la segmentación del tronco (tórax y abdomen), los toracópodos y las ramas furcales articuladas; (3) desaparición de los ojos compuestos, reducción de las expansiones laterales del escudo dorsal, y modificación del primer par de toracópodos en maxilipedios (modificada de Walossek y Müller, 1998).

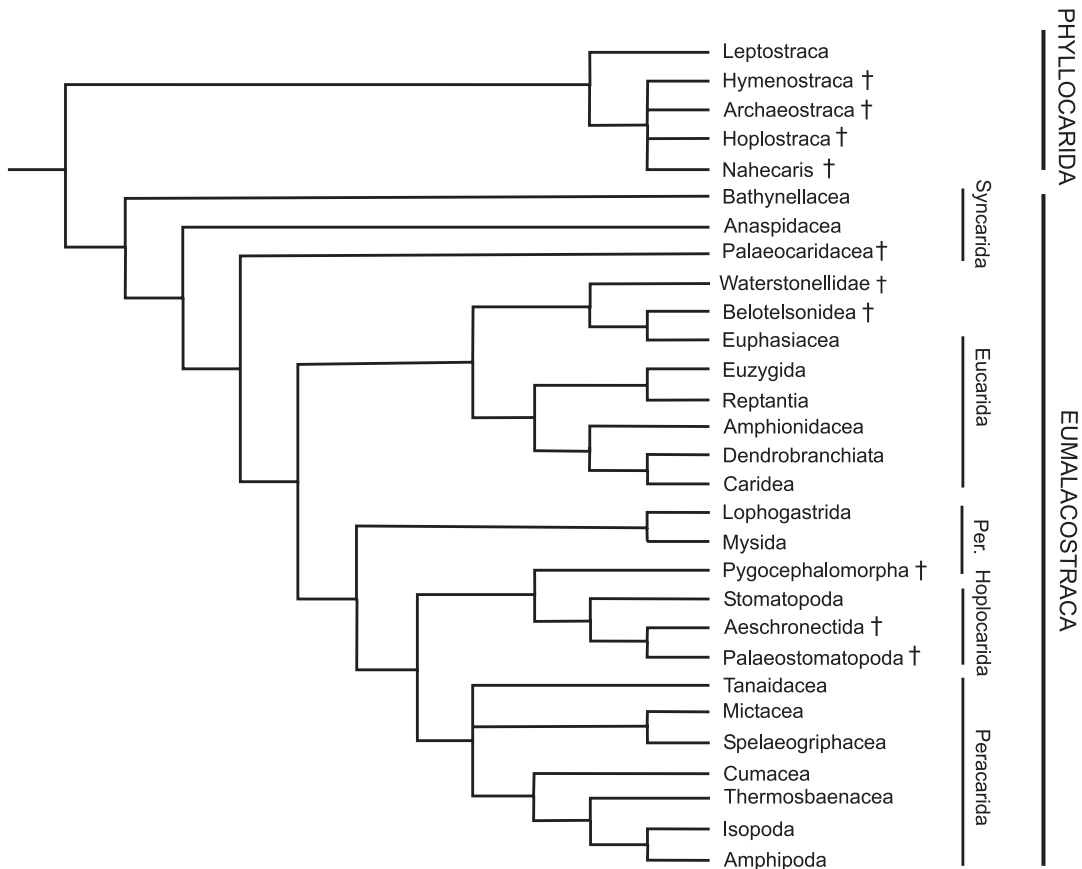


Figura 20. 13. Relaciones filogenéticas dentro de la Clase Malacostraca. Per. = Peracarida (modificada de Schram y Hof, 1998).

La monofilia de Maxillopoda fue cuestionada por varios autores, y las relaciones filogenéticas entre los grupos que integran este taxón son poco claras. Walossek y Müller (1998) proponen una posible filogenia de Maxillopoda (Figura 20. 12). Según estos autores, *Dala peilertae* del Cámbrico Superior de Suecia (fauna de Orsten) sería el grupo ancestral. Los toracómeros de esta especie cumplían una doble función (locomoción y alimentación); en tanto que en el resto de los Maxillopoda la función alimentaria está restringida a los apéndices cefálicos. Luego, también durante los tiempos cámbricos, se escinden las líneas Thecostraca y Copepoda. La primera línea mantiene varias plesiomorfías (la presencia de ojos compuestos y un escudo cefálico bien desarrollado, entre otras), e incluiría a *Bredocaris admirabilis*, Tantulocarida, Thecostraca s. str., y quizá también a Branchiura y Ostracoda. La línea Copepoda presenta varios caracteres derivados (la reducción del escudo dorsal, la desaparición de los ojos compuestos y la modificación del primer par de apéndices torácicos

en maxilipedios, entre otros). Esta rama incluiría a Skaracarida, Mystacocarida y Copepoda.

La particularidad más saliente de los Malacostraca es la tagmatización del cuerpo en un pereon de 8 segmentos y un pleon de 6 (excepcionalmente 7) segmentos. La filogenia de esta clase no está clara, habiéndose publicado en los últimos años varios esquemas filogenéticos (Schram y Hof, 1998; Wills, 1997; Richter y Scholtz, 2001; entre otros). En la Figura 20. 13 se presenta uno de los esquemas filogenéticos propuestos por Schram y Hof (1998).

Los Phyllocarida han sido tradicionalmente clasificados como los más primitivos Malacostraca (ver Calman, 1909). Schram (1986) agrupa a los Phyllocarida, Cephalocarida y Branchiopoda en la clase Phyllopoda. Más recientemente, Spears y Abele (1999) rechazan la hipótesis de la monofilia de Phyllopoda y confirman la posición basal de Phyllocarida entre los Malacostraca.

La filogenia de los Eumalacostraca es también controvertida. Así, por ejemplo, los Hoplocarida aparecen en diversas posiciones: asocia-

dos a los Eucarida (Wills, 1997), entre los Peracarida (Schram y Hof, 1998) (Figura 20. 13), o como grupo hermano de los restantes Eumalacostraca (Richter y Scholtz, 2001). Otro ejemplo lo brindan los órdenes Lophogastrida y Mysida, que algunos autores incluyen con los

demás Peracarida, y otros los consideran emparentados con los Eucarida (ver Spears *et al.*, 2005). Según Schram y Hof (1998) y Wills (1997) Bathynellacea, y no Hoplocarida, sería el grupo hermano de los restantes Eumalacostraca.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre-Urreta, M.B. 1989. The Cretaceous Decapod Crustacea of Argentina and the Antarctic Peninsula. *Palaeontology* 32 (3): 499-552.
- Aguirre-Urreta, M.B. 1992. Tertiary freshwater Crustacea (Decapoda: Parastacidae) from the Ñirihuau Basin, Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 66 (5): 817-825.
- Aguirre-Urreta, M.B. y Olivero, E. 1992. A Cretaceous hermit crab from Antarctica: predatory activities and bryozoan symbiosis. *Antarctic Science* 4: 207-214.
- Aguirre-Urreta, M.B., Buatois, L., Chernoglasov, C. y Medina, F.A. 1990. First Polychelidae (Crustacea: Palinura) from the Jurassic of Antarctica. *Antarctic Science* 2: 158-162.
- Antezana, T. 1985. Euphausiids. En: W. Fischer y J. C. Hureau (eds.), *FAO species identification sheets for fishery purposes. Southern Ocean 1*. pp. 71-87.
- Beurlen, K. 1931. Crustaceenreste aus den Mesosaurierschichten (Unterperm). von Brasilien (São Paulo). *Paläontologische Zeitschrift* 13: 35-50.
- Beurlen, K. 1934. Die Pygaspiden, eine neue Crustaceen-(Entomostraceen)-Gruppe aus den Mesosaurier führenden Iraty-Schichten Brasiliens. *Paläontologische Zeitschrift* 16: 122-138.
- Bishop, G.A. y Williams, A.B. 2005. Taphonomy and preservation of burrowing thalassinidean shrimps. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118: 218-236.
- Bowman, T.E. y Abele, L.G. 1982. Classification of the recent Crustacea. En: L. G. Abele (ed.), *Systematics, the fossil record, and biogeography. The Biology of Crustacea. Vol. 1*. Academic Press. New York. pp. 1-27.
- Bowman, T.E., Garner, S.P., Hessler, R.R., Iliffe, T.M. y Sanders, H.L. 1985. Mictacea, a new order of Crustacea Peracarida. *Journal of Crustacean Biology* 5: 74-78.
- Briggs, D.E.G., Fortey, R.A. y Wills, M.A. 1992. Morphological disparity in the Cambrian. *Science* 256: 1670-1673.
- Brooks, H.K. 1962. Devonian Eumalacostraca. *Arkiv för Zoologi* 2 (15): 307-317.
- Brooks, H.K. 1969. Syncarida. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R, Arthropoda 4(1)*. Geological Society of America and the University of Kansas, Lawrence. pp. 345-359.
- Broom, R. 1931. On the *Pygocephalus*-like crustaceans of South African Dwyka. *Proceedings of the Zoological Society, London* 2: 571-573.
- Calman, W.T. 1909. *A Treatise on Zoology. Part VII. Crustacea*. R. Lankester. London. 346 pp.
- Cals, Ph. 1996. Classe des Rémipèdes. En: J. Forest (ed.), *Traité de Zoologie, Crustacés, Généralités (suite) et Systématique 7 (2)*. Masson et Cie., Paris. pp. 385-397.
- Camacho, H.H. 1966. *Invertebrados Fósiles*. EUDEBA. Buenos Aires. 707 pp.
- Carmona, N.B. y Buatois, L.A. 2003. Estructuras biogénicas de crustáceos en el Mioceno de la cuenca del golfo San Jorge: implicancias paleobiológicas y evolutivas. En: L. A. Buatois y M. G. Mángano (eds.), *Iconología: hacia una convergencia entre Geología y Biología. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 9: 97-108.
- Carmona, N.B., Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2004. The trace fossil record of burrowing decapod crustaceans: evaluating evolutionary radiations and behavioural convergence. *Fossils and Strata* 51: 141-153.
- Casadío, S., Feldmann, R.M., Parras, A. y Schweitzer, C.E. 2005. Miocene fossil Decapoda (Crustacea: Brachyura) from Patagonia, Argentina, and their paleoecological setting. *Annals of Carnegie Museum* 74: 151-188.
- Casadío, S., de Angeli, A., Feldmann, R.M., Garassino, A., Hetler, J.L., Parras, A. y Schweitzer, C.E. 2004. New decapod crustaceans (Thalassinidea, Brachyura) from the late Oligocene of Patagonia, Argentina. *Annals of Carnegie Museum* 73: 25-47.
- Chen, P.J., McKenzie, K.G. y Zhou, H.Z. 1996. A further research into Late Triassic Kazacharthra fauna from Xinjiang Uygur Autonomous Region, NW China. *Acta Palaeontologica Sinica* 35: 272-302.
- Clarke, J.M. 1920. Crustacea from the Permian of São Paulo, Brazil. *New York State Museum Bulletin* 219-220: 135-137.
- Clarkson, E.N.K. 2001. *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. Fourth Edition. Blackwell Science. 452 pp.
- Cressy, R. y Patterson, C. 1973. Fossil parasitic copepods from a Lower Cretaceous fish. *Science* 180: 1283-1285.
- Cuenot, L. 1949. Les Pentastomides. En: P. P. Grassé (ed.), *Traité de Zoologie 6*. Masson et Cie., Paris. pp. 61-75.
- Dahl, E. 1956. Some crustacean relationships. En: K. G. Wingstrand (ed.), *Bertil Hanström, zoological papers in honour of his sixty-fifth birthday, November 20, 1956*. Zoological Institute, Lund, Sweden. pp. 138-147.
- Dahl, E. y Wägele, J.-W. 1996. Sous-classe des Phyllocarides (Phyllocarida Packard, 1879). En: J. Forest (ed.), *Traité de Zoologie, Crustacés, Généralités (suite) et Systématique 7 (2)*. Masson et Cie., Paris. pp. 865-896.
- Damborenea, S.E. y Manceñido, M.O. 1987. Primer Glypheidae (Crustacea, Decapoda) de América del Sur en el Toarciano de la provincia de Mendoza, Argentina. *Notas del Museo de La Plata* 21 (Paleontología) 106: 49-65.
- Darwin, C. 1846. *Geological observations on the volcanic island and parts of South America visited during the voyage of H.M.S. Beagle. Smith. Elder & Co., London*. 279 pp.

- Delle Cave, L. y Simonetta, A.M. 1991. Early Palaeozoic arthropods and problems of arthropod phylogeny; with some notes on taxa of doubtful 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. 189-244.
- Emerson, M.J. y Schram, F.R. 1991. Remipedia. Part 2. Paleontology. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 7: 1-52.
- Feldmann, R.M. 1998. Parasitic castration of the crab, *Tumidocarcinus giganteus* Glaessner, from the Miocene of New Zealand; coevolution within the Crustacea. *Journal of Paleontology* 72 (3): 493-498.
- Feldmann, R.M., Casadío, S., Chirino-Gálvez, L. y Aguirre-Urreta, M. 1995. Fossil decapod crustaceans from the Jagüel and Roca formations (Maastrichtian-Danian) of the Neuquén Basin, Argentina. *Memoirs of the Paleontological Society* 43: 1-22.
- Feruglio, E. 1936-1937. Palaeontographia Patagonica. *Memorie dell'Istituto Geologico della R. Università di Padova* 11-12: 1-384.
- Forest, J. 1994. *Crustacés. Morphologie, Physiologie, Reproduction, Systématique. Traité de Zoologie*. 7(1). Masson et Cie., Paris. 917 pp.
- Forest, J. 1996. *Crustacés. Généralités (suite) et Systématique. Traité de Zoologie*. 7 (2). Masson et Cie., Paris. 1002 pp.
- Forest, J. 1999. *Crustacés Pécararides. Traité de Zoologie*. 7 (3 a). Mémoires de l'Institut Océanographique. Monaco 19. 450 pp.
- Frank, P.W. 1988. Conchostraca. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 62: 399-403.
- Gallego, O.F. 1999 a. [Estudio sistemático de las faunas de conchóstracos triásicos de la República Argentina. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. 210 pp. Inédita].
- Gallego, O.F. 1999 b. *Triasoglypta santamariensis* Gallego nov. comb. (Conchostraca) de la Formación Santa María (Triásico Medio a Superior) Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Universidade Guarulhos, Serie Geociencias* 4: 61-66.
- Gallego, O.F. 2001. Conchostracofauna sudamericana del Paleozoico y Mesozoico: estado actual del conocimiento. Parte I: Argentina y Chile. *Acta Geológica Leopoldensia* 24: 311-328.
- Gallego, O.F. 2002. Los conchóstracos cretácicos de Argentina y Uruguay: relaciones paleobiogeográficas. *VI Simposio sobre o Cretáceo do Brasil y II Simposio sobre el Cretáceo de América del Sur (São Pedro, julio de 2002)*. *Boletim do Resumos*: 175-179.
- Gallego, O.F., Rinaldi, S.A. y Hernández, M. 2003. *El hallazgo del género Congestheriella Kobayashi en el Jurásico de la Argentina y Venezuela y su posible empleo como indicador cronoestratigráfico*. Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Secretaría General de Ciencia y Técnica, Universidad Nacional del Nordeste, Resistencia, 20 al 24 de octubre de 2003. <http://www.unne.edu.ar/Web/cyt/cyt/2003/comunicaciones/06-Biologicas/B-032.pdf>
- Gray, J. 1988. Evolution of the freshwater ecosystem: the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 62: 1-214.
- Gutu, M. e Iliffe, T.M. 1998. Description of a new Hirsutiid (n.g., n.sp.) and reassignment of this family from order Mictacea to the new order, Bochusacea (Crustacea, Peracarida). *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»* 40: 93-120.
- Harrison, F.W. y Humes, A.G. 1992 a. *Crustacea. Microscopic Anatomy of Invertebrates*. 9. Wiley-Liss. New York. 652 pp.
- Harrison, F.W. y Humes, A.G. 1992 b. *Decapod Crustacea. Microscopic Anatomy of Invertebrates*. 10. Wiley-Liss. New York. 459 pp.
- Hessler, R.R. 1969. Peracarida. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R, Arthropoda* 4(1). Geological Society of America and the University of Kansas, Lawrence. pp. 360-398.
- Hessler, R.R. y Newman, W.A. 1975. A trilobitomorphic origin for the Crustacea. *Fossils and Strata* 4: 437-459.
- Hou, X.G. 1999. New rare bivalved arthropods from the Lower Cambrian Chengjiang fauna, Yunnan, China. *Journal of Paleontology*, 73 (1): 102-116.
- Hou, X.G. y Bergström, J. 1991. The arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang fauna, with relationships and evolutionary significance. En: A. M. Simonetta y S. Conway Morris (eds.), *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. Proceedings of an International Symposium held at the University of Camerino*. pp. 179-187.
- Hou, X.G. y Bergström, J. 1997. Arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang Fauna, Southwest China. *Fossil and Strata* 45: 1-116.
- Hou, X.G., Siveter, D.J., Williams, M., Walossek, D. y Bergström, J. 1996. Appendages of the arthropod *Kummingella* from the early Cambrian of China: its bearing on the systematic position of the Bradoriida and the fossil record of the Ostracoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 1131-1145.
- Kaestner, A. 1968. *Invertebrate Zoology*. 3. Wiley-Interscience, New York. 523 pp.
- Kaestner, A. 1993. *Arthropoda (ohne Insecta). Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. 1 (4). Gustav Fischer. Stuttgart. 1279 pp.
- Kensley, B. 1975. Taxonomic status of the pygocephalomorph Crustacea from the Dwyka «White Band» (Permo-Carboniferous) of South Africa. *Annals of the South Africa Museum* 67: 25-33.
- Lange, S. y Schram, F.R. 1999. Evolución y filogenia de los crustáceos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 235-254.
- Lavrov, D.V., Brown, W.M. y Boore, J.L. 2004. Phylogenetic position of the Pentastomida and (pan)crustacean relationships. *Proceedings Royal Society of London B* 271: 537-544.
- Lincoln, R.J. 1979. *British Marine Amphipoda: Gammaridea*. British Museum (Natural History). 658 pp.
- Maas, A., Waloszek, D. y Müller, K.J. 2003. Morphology, ontogeny and phylogeny of the Phosphatocopina (Crustacea) from the Upper Cambrian 'Orsten' of Sweden. *Fossils and Strata* 49: 1-238.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 1991. Discontinuity surfaces in the Lower Cretaceous of the high Andes (Mendoza, Argentina): Trace fossils and environmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 4: 215-229.

- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2003. Trace Fossils. En: J. L. Benedetto (ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*. Universidad Nacional de Córdoba, Secretaría de Ciencia y Tecnología. pp. 507-553.
- Manning, R.B. 1969. *Stomatopod Crustacea of the Western Atlantic. Studies in Tropical Oceanography Nro. 8*. University of Miami Press, Florida. 380 pp.
- Mantel, L.H. 1983. Internal Anatomy and Physiological Regulation. En: D. E. Bliss (ed. gral.), *The Biology of Crustacea*. Vol. 5. Academic Press, Lawrence. 422 pp.
- Martin, J.W. y Davis, G.E. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County. Science Series* 39. 124 pp.
- Moore, R.C. 1961. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q, Arthropoda 3*. Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence. 422 pp.
- Moore, R.C. 1969. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R, Arthropoda 4 (1) and 4 (2)*. Geological Society of America and the University of Kansas, Lawrence. 651 pp.
- Moore, R.C. y McCormick, L. 1969. General features of Crustacea. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Arthropoda 4, R*. The Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence. pp. 57-120.
- Müller, K.J. y Walossek, D. 1985. Skaracarida, a new order of Crustacea from the Upper Cambrian of Västergötland, Sweden. *Fossils and Strata* 17: 1-65.
- Müller, K.J. y Walossek, D. 1988. External morphology and larval development of the Upper Cambrian maxillopod *Bredocaris admirabilis*. *Fossils and Strata* 23: 1-70.
- Novojilov, N. 1957. Un nouvel ordre d'Arthropodes particuliers: Kazacharthra, du Lias des monts Ketmen (Kazakhstan SE, U.R.S.S.). *Bulletin de la Société Géologique de France* 7: 171-185.
- Olesen, J. 1998. A phylogenetic analysis of the Conchostraca and Cladocera (Crustacea, Branchiopoda, Diplostraca). *Zoological Journal of the Linnean Society* 122: 491-536.
- Olesen, J. 1999. Larval and post-larval development of the branchiopod clam shrimp *Cyclestheria hislopi* (Baird, 1859) (Crustacea, Branchiopoda, Conchostraca, Spinicaudata). *Acta Zoologica* 80: 163-184.
- Olesen, J. 2000. External morphology and larval development of *Derocheilocaris remanei* Delamare-Deboutteville & Chappuis, 1951 (Crustacea, Mystacocarida), with a comparison of crustacean segmentation and tagmosis patterns. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter* 53: 1-59.
- Olesen, J., Martin, J.W. y Roessler, E.W. 1997. External morphology of the male of *Cyclestheria hislopi* (Baird, 1859) (Crustacea, Branchiopoda, Spinicaudata), with a comparison of male claspers among the Conchostraca and Cladocera and its bearing on phylogeny of the 'bivalved' Branchiopoda. *Zoologica Scripta* 25 (4): 291-316.
- Ortmann, A.E. 1902. Tertiary Invertebrates. *Reports of the Princeton University to Patagonia 4, Paleontology II*: 45-332.
- Palmer, A.R. 1960. Miocene copepods from the Mojave Desert, California. *Journal of Paleontology* 34 (3): 447-452.
- Pastorino, G. y Griffin, M. 1996. An extant whale barnacle (Cirripedia, Coronulidae) from Holocene deposits of Buenos Aires (Argentina). *Crustaceana* 69 (6): 769-772.
- Pennak, R.W. 1989. *Fresh-water invertebrates of the United States. 3rd. Ed. Protozoa to Mollusca*. John Wiley & Sons, Inc. New York. 628 pp.
- Pinto, I.D. y Adami, K. 1996. Pygocephalomorph Crustacea. New data and interpretations, with emphasis on Brazilian and South African forms. *Pesquisas* 23 (1/2): 41-59.
- Quilty, P.G. 1988. *Cycleryon* Glaessner (Crustacea, Decapoda) from the Jurassic of Ellsworth Land, Antarctica. *Journal of Paleontology* 62 (4): 619-622.
- Racheboeuf, P., Vannier, J. y Ortega, G. 2000. Ordovician phyllocarids (Arthropoda; Crustacea) from Argentina. *Paläontologische Zeitschrift* 74: 317-333.
- Ramírez, F.C. y Escofet, A. 1973. Sobre la presencia de *Hemicyclops subadhaerens* Gooding, 1969 (Copepoda, Clausidiidae) asociado con *Callianassa* sp. (Decapoda, Thalassinidea) del Golfo San Matías (Río Negro, Argentina). *Physis A* 32 (85): 301-310.
- Richter, S. y Scholtz, G. 2001. Phylogenetic analysis of the Malacostraca (Crustacea). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 39: 113-136.
- Ringuelet, R. 1943. Revisión de los argúlidos argentinos (Crustacea, Branchiura), con el catálogo de las especies neotropicales. *Revista del Museo de La Plata (nueva serie)* 3, Zoología: 43-99.
- Ringuelet, R.A. 1951. Cladóceros y copépodos del Piso Platense. *Comunicaciones Científicas, Museo de La Plata I*: 1-2.
- Rolfe, W.D.I. 1969. Phyllocarida. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R, Arthropoda 4(1)*. Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence. pp. 296-331.
- Ruppert, E.E. y Barnes, R.D. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. 6ta. edición. McGraw-Hill Interamericana. 1114 pp.
- Sanders, H.L. 1955. The Cephalocarida, a new subclass of Crustacea from Long Island Sound. *Proceedings of the National Academy of Science* 41: 61-66.
- Sanders, H.L. 1957. The Cephalocarida and crustacean phylogeny. *Systematic Zoology* 6: 112-129.
- Schram, F.R. 1974. Paleozoic Peracarida of North America. *Fieldiana (Geology)* 33: 95-124.
- Schram, F.R. 1977. Paleozoogeography of Late Paleozoic and Triassic Malacostraca. *Systematic Zoology* 26: 367-379.
- Schram, F.R. 1979. British Carboniferous Malacostraca. *Fieldiana (Geology)* 40: 1-129.
- Schram, F.R. 1981. Late Paleozoic Crustaceans communities. *Journal of Paleontology* 55 (1): 126-132.
- Schram, F.R. 1982. The fossil record and the evolution of Crustacea. En: L. G. Abele (ed.), *Systematics, the fossil record, and biogeography, The Biology of Crustacea. Vol. 1*. Academic Press. New York. pp. 93-147.
- Schram, F.R. 1983. *Crustacean phylogeny. Crustacean Issues 1*. A. A. Balkema. Rotterdam. 372 pp.
- Schram, F.R. 1984. Fossil Syncarida. *Transactions of San Diego Society of Natural History* 20: 189-246.
- Schram, F.R. 1986. *Crustacea*. Oxford University Press. 606 pp.

- Schram, F.R. (en prensa). Paleozoic Proto-Mantis shrimps. *Journal of Paleontology*.
- Schram, F.R. y Hof, C.H. 1998. Fossils and the interrelationships of major crustaceans groups. En: G. D. Edgecombe (ed.), *Arthropod fossils and phylogeny*. Columbia University Press, New York. pp. 233-302.
- Schram, F.R., Sieg, J. y Malzahn, E. 1986. Fossil Tanaidacea. *Transactions of San Diego Society of Natural History* 21: 127-144.
- Schram, F.R., Hof, C.H.J., Mapes, R.H. y Snowdon, P. 2003. Paleozoic cumaceans (Crustacea, Malacostraca, Peracarida) from North America. *Contributions to Zoology* 72: 1-16.
- Schweitzer, C.E. 2005. The genus *Xanthilites* Bell, 1858 and a new Xanthoid family (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Xanthoidea): new hypotheses on the origin of the Xanthoidea Macleay, 1838. *Journal of Paleontology* 79 (2): 277-295.
- Schweitzer, C.E. y Feldmann, R.M. 2000. New fossil portunids from Washington, USA, and Argentina, and a re-evaluation of generic and family relationships within the Portunoidea Rafinesque, 1815 (Decapoda: Brachyura). *Journal of Paleontology* 74 (4): 636-653.
- Schweitzer, C.E. y Feldmann, R.M. 2001. Differentiation of the fossil Hexapodidae Miers, 1886 (Decapoda, Brachyura) from similar forms. *Journal of Paleontology* 75 (2): 330-345.
- Shen, C.J. y Dai, A.Y. 1987. A new and rare species of Conchostraca from Yunnan Province China (Crustacea: Conchostraca). *Acta Zootaxonomica Sinica* 12: 353-356.
- Shen, Y.B., Gallego, O.F. y Zavattieri, A.M. 2001. A new conchostracan genus from the Triassic Potrerillos Formation, Argentina. *Acta Geologica Leopoldensia* 24: 227-236.
- Shen, Y.B., Gallego, O.F., Buchheim, H.P. y Biaggi, R.E. 2006. Eocene conchostracans from the Laney Member of the Green River formation, Wyoming, USA. *Journal of Paleontology* 80 (3): 447-454.
- Spears, T. y Abele, L.G. 1999. The phylogenetic relationships of crustaceans with foliaceous limbs: an 18S rDNA study of Branchiopoda, Cephalocarida, and Phyllocarida. *Journal of Crustacean Biology* 19: 825-843.
- Spears, T., DeBry, R.W., Abele, L.G. y Chodyla, K. 2005. Peracarid monophyly and interordinal phylogeny inferred from nuclear small-subunit ribosomal DNA sequences (Crustacea: Malacostraca: Peracarida). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118: 117-157.
- Tasch, P. 1969. Branchiopoda. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Arthropoda 4, R*. The Geological Society of America and The University of Kansas, Lawrence. pp. 128-191.
- Tasch, P. 1987. Fossil Conchostraca of the southern hemisphere and continental drift: paleontology, biostratigraphy and dispersal. *Geological Society of America, Memoir* 165: 1-290.
- Verde, M. 2006. *Cuencas sedimentarias de Uruguay. Geología, paleontología y recursos naturales. Paleozoico. Capítulo 6*. DI.R.A.C. Montevideo. pp. 125-146.
- Veroslavsky, G., Ubilla, M. y Martínez, S. 2006. *Cuencas sedimentarias de Uruguay. Geología, paleontología y recursos naturales. Paleozoico. Capítulo 7*. DI.R.A.C. Montevideo. pp. 265-275.
- Walossek, D. 1993. The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. *Fossils and Strata* 32: 1-202.
- Walossek, D. y Müller, K.J. 1994. Pentastomid parasites from the Lower Palaeozoic of Sweden. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 85: 1-37.
- Walossek, D. y Müller, K.J. 1998. Early arthropod phylogeny in light of the Cambrian "Orsten" fossils. En: G. D. Edgecombe (ed.), *Arthropod fossils and phylogeny*. Columbia University Press, New York. pp. 185-231.
- Walossek, D. y Müller, K.J. 2003. Morphology, ontogeny and phylogeny of the Phosphatocopina (Crustacea) from the Upper Cambrian «Orsten» of Sweden. *Fossils and Strata* 49: 1-238.
- Walossek, D. y Szaniawski, H. 1991. *Cambrocaris baltica* n. gen. n. sp., a possible stem-lineage crustacean from the Upper Cambrian of Poland. *Lethaia* 24: 363-378.
- Wilckens, O. 1921. Beiträge zur Geologie von Patagonien. Mit einem Beitrag von G. Steinmann. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 1: 1-14.
- Wills, M.A. 1997. A phylogeny of recent and fossil Crustacea derived from morphological characters. En: R. A. Fortey y R.H. Thomas (eds.), *Arthropod Relationships*. The Systematic Association, Special Volume 55. Chapman & Hall. pp. 189-209.
- Withers, T.H. 1951. Cretaceous and Eocene peduncles of the cirripede *Euscalpellum*. *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Geology)* 1: 147-162.
- Yager, J. 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. *Journal of Crustacean Biology* 1: 328-333.
- Young, P.S. 1992. Lepadomorph cirripeds from the Brazilian coast. II – Family Scalpellidae. *Bulletin of Marine Science* 50: 44-55.
- Young, P.S. 1994. Superfamily Balanoidea Leach (Cirripedia, Balanomorph) from the Brazilian coast. *Boletim do Museu Nacional, Rio de Janeiro, Zoologia (nova série)* 356: 1-36.



Cecilia Laprida
Sara Ballent

INTRODUCCIÓN

Los ostrácodos constituyen una clase de crustáceos de hábitos acuáticos y morfológicamente muy conservadores, fácilmente identificables por su pequeña talla y la presencia de un exoesqueleto o **caparazón** bivalvo, de naturaleza quitinoso-calcárea, que cubre completamente las partes blandas. El tamaño de un ostrácodo adulto oscila entre los 0,15 y los 2-3 mm, si bien algunas especies de agua dulce alcanzan los 8 mm; las de *Gigantocypris* miden hasta 32 mm y algunas paleozoicas del género *Leperditia*, llegaron a los 50 mm.

El caparazón está compuesto por carbonato de calcio en forma de calcita con proporciones variables de magnesio, recubierto externamente por una capa de quitina. Lo integran piezas o **valvas** laterales, ubicadas a ambos lados del cuerpo y articuladas dorsalmente mediante una **charnela**. En caso de agresión o perturbación, el individuo se retrae completamente en el caparazón, el cual se cierra mediante la acción de **músculos aductores**.

En la actualidad son organismos frecuentes en todos los medios acuáticos. Se calcula que existen cerca de 33000 especies entre vivientes y fósiles, aunque algunos autores elevan esta cifra a 55000. De ellas, 5000 fueron descriptas viviendo en lagos, lagunas, humedales, charcos temporarios, ambientes subterráneos, marginales, marinos costeros y de mar abierto, hasta los lagos de los altiplanos de todo el mundo.

Los ostrácodos son los artrópodos más abundantes del registro fósil. Dada la calcificación y el pequeño tamaño, las valvas poseen un alto potencial de fosilización, y su hallazgo en las rocas sedimentarias y los sedimentos de grano fino (arenas y limos) es relativamente frecuente. El primer registro fehaciente de ostrácodos fósiles corresponde al Ordovícico, o sea, aproximadamente hace unos 500 m.a. En el Cámbrico Superior existen registros de artrópodos con un caparazón bivalvo de naturaleza fosfática, los **Phosphatocopina** y los **Bradoriida** que han

sido relacionados con los ostrácodos, pero los estudios morfológicos de las partes blandas de ejemplares preservados excepcionalmente, permitirían afirmar que no serían verdaderos ostrácodos (Hou *et al.*, 1996; Siveter *et al.*, 2001). Debido a sus reducidas dimensiones, los ostrácodos son objeto de estudio de la Micropaleontología. Esto implica técnicas especiales de muestreo, preparación y observación. Dentro de esta disciplina, conforman uno de los grupos de mayor importancia, por lo que numerosos investigadores están dedicados a su estudio. Históricamente, la importancia de estos artrópodos se basó en sus aplicaciones bioestratigráficas asociadas a la industria del petróleo pero, en la actualidad, la mayoría de las investigaciones se desarrollan en centros académicos y se hallan más relacionadas con estudios paleoecológicos, paleogeográficos y paleoclimáticos.

ANATOMÍA

PLANO CORPORAL

El cuerpo de los ostrácodos es alargado y comprimido lateralmente. Su pared consta de una capa externa quitinosa y otra interna epidérmica. No hay tagmatización evidente aunque sí un pequeño estrechamiento por detrás de la cabeza que marca el límite entre el céfalo y el tórax (Figura 21. 1). Los apéndices del céfalo y el tórax, constituidos por **podómeros**, son birrámeos (con **endopodito** y **exopodito**) a excepción de la anténula que es unirrámea. El abdomen, completamente reducido y fusionado al tórax, culmina mediante un par de **furcas** no articuladas, de gran importancia sistemática.

SISTEMA DIGESTIVO

Consta de la cavidad bucal flanqueada por un par de mandíbulas, el esófago que desem-

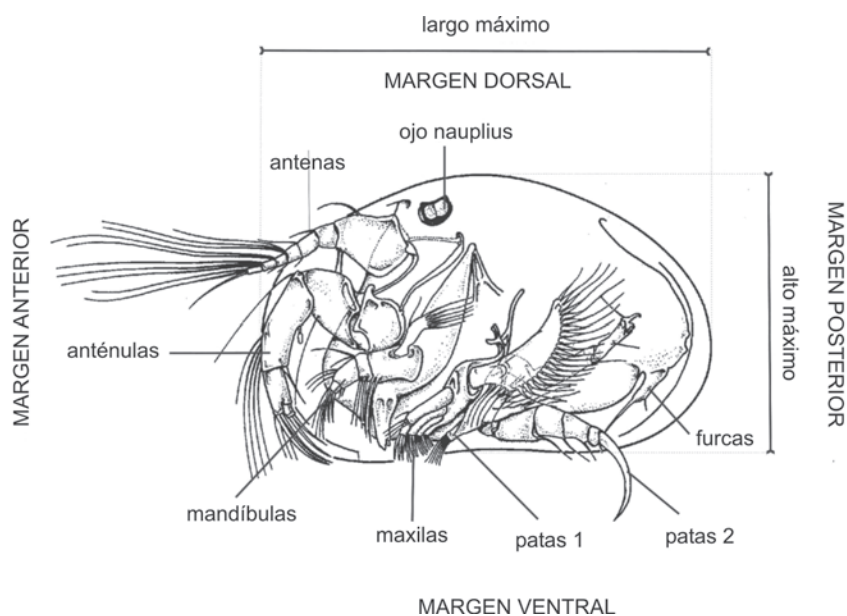


Figura 21. 1. Morfología interna de *Cypridopsis vidua* (Podocopida, Cypridoidea), no marino. Vista lateral interna de ejemplar femenino, valva izquierda removida (modificado de Van Morkhoven, 1959).

boca en un estómago alargado, al que siguen el intestino largo y musculoso y un recto que culmina en el ano. El alimento ingresa a la cavidad bucal luego de haber sido procesado físicamente por mandíbulas y maxilas. La mayor parte del proceso digestivo ocurre en el estómago, que recibe las secreciones de una glándula, el hígado, ubicado en la zona de duplicadura, en estrecha relación con las valvas.

SISTEMAS CIRCULATORIO Y RESPIRATORIO

La mayoría de los ostrácodos carece de un sistema circulatorio definido y tampoco presentan un sistema respiratorio diferenciado. El intercambio gaseoso se efectúa a través de la pared del cuerpo por simple difusión. Los exopoditos de las maxilas han sido interpretados como superficies de intercambio respiratorio. Algunos autores consideran que los tejidos blandos que ocupan el **vestíbulo**, un espacio interior situado cerca del margen de las valvas, participarían del proceso de intercambio gaseoso.

SISTEMA NERVIOSO

El órgano más conspicuo del sistema nervioso es un cerebro de posición subcentral. Adicionalmente existe un anillo circuncefálico y una cadena ventral de pares de ganglios fusionados que recorre longitudinalmente el

cuerpo. Ganglios más pequeños, conectados al sistema central por nervios secundarios, inervan a todos los apéndices cefálicos.

ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

Gran número de ostrácodos carece por completo de ojos, pero la mayoría posee 1 ojo simple de posición mediana, el **ojo nauplius**, situado entre las anténulas, justo por debajo del margen dorsal de las valvas. Además, todo el cuerpo está cubierto por pequeñas sedas cortas sensoriales que cruzan las valvas a través de poros y que son las encargadas de mantener el contacto con el medio exterior, aun cuando el caparazón se halle cerrado. Estas sedas son particularmente abundantes en la región anterior del cuerpo, es decir, en la extremidad cefálica.

APÉNDICES

El rasgo morfológico más prominente, y el que presenta mayor afinidad con el resto de los crustáceos, es la presencia de **apéndices pares articulados** (Figura 21. 1). Los ostrácodos portan apéndices tanto en el céfalo como en el tórax. Con excepción de la anténula, todos son birrámeos, aunque el exopodito puede estar reducido. La cabeza lleva 4 pares de apéndices: antenas I o anténulas (A1), antenas II (A2), mandíbulas (Md) y maxilas (Mx).

Las **anténulas** o primer par de apéndices cefálicos son estructuras largas y acintadas que cumplen funciones sensoriales y motoras, utilizándolas en la natación o en la reptación, dependiendo del hábito de vida. Las **antenas II** constituyen el órgano de locomoción más importante. Son empleadas coordinadamente con las A1 para nadar, o con el primer par de patas torácicas para reptar. Eventualmente, participan en la alimentación. En los machos, la A2 puede actuar como órgano de sujeción de la hembra en el proceso de cópula. Las **mandíbulas** se ubican a ambos lados de la cavidad bucal y tienen funciones exclusivamente masticatorias. El podómero basal del protopodito está muy quitinizado, y suele presentar fuertes crenulaciones que intervienen en la partición mecánica del alimento. El cuarto par de apéndices cefálicos, las **maxilas**, yace por detrás de las mandíbulas. Son apéndices fuertemente modificados: los artejos correspondientes al endopodito forman un palpo de funciones masticatorias, mientras que el exopodito cumple funciones respiratorias. Por ello está expandido como una amplia **placa branquial** con numerosas sedas en el margen posterior, que se extienden lateralmente al cuerpo y están constantemente en movimiento, asegurando la circulación del agua dentro del caparazón.

El tórax lleva 1 a 4 pares de patas, de funciones y morfologías variadas. El abdomen, fusionado al tórax, carece de apéndices y culmina en un par de furcas.

El **primer par de patas torácicas** presenta morfologías muy variadas en los distintos grupos. En algunos actúa como órgano de locomoción.

Otras veces se modifica para cumplir funciones alimenticias (**maxilipedios**) o, en los machos de algunas especies, para participar en la reproducción como órgano de sujeción de la hembra durante la cópula. El **segundo par de patas** es muy variable: puede ser idéntico al primer par y participar activamente en la locomoción, adoptar forma de una placa branquial interviniendo en la respiración, e incluso tener funciones sensoriales asociadas a la reproducción. En algunos grupos el segundo par de patas falta por completo. Del mismo modo, el **tercer par de patas** puede ser morfológicamente idéntico al segundo par, actuando igualmente en la locomoción pero, en otros grupos puede estar altamente modificado y contribuir en la limpieza del interior del caparazón. En algunos casos, al igual que el segundo par de patas, está completamente ausente. Un cuarto par de patas es identificable en un único grupo viviente, la superfamilia Puncioidea.

MÚSCULOS ADUCTORES

En la mitad anterior del cuerpo, existe un paquete de musculatura estriada que lo atraviesa de lado a lado: son los **músculos aductores**. Las fibras musculares son perpendiculares al plano de unión de las valvas y se unen a su cara interna por lo que, cuando se contraen, el caparazón se cierra (Figura 21. 2 A). Al distenderse los músculos, las valvas tienden a abrirse como consecuencia de la contracción de un ligamento elástico dorsal. En el punto de unión entre cada fibra muscular y el capara-

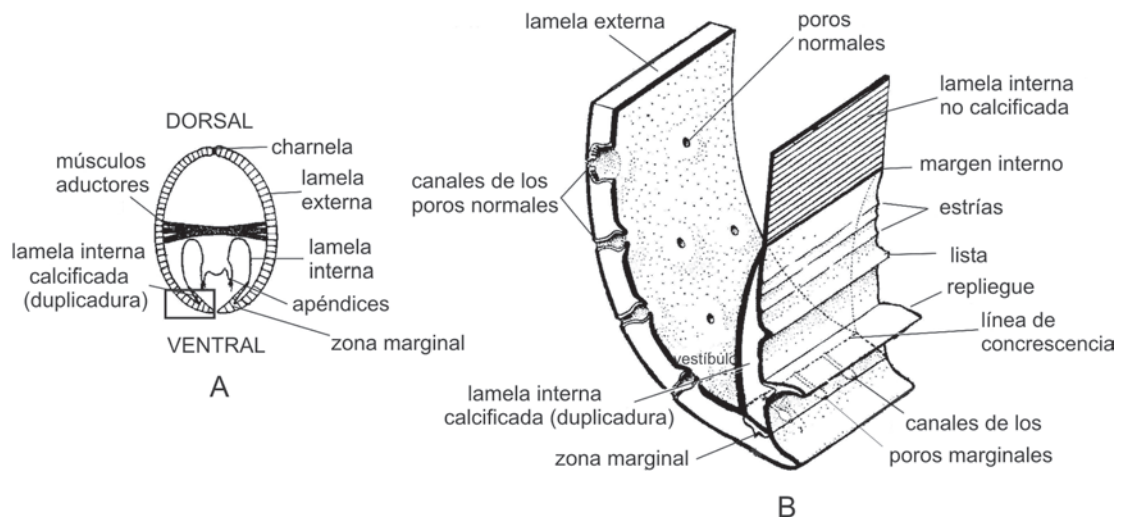


Figura 21. A. esquema del corte transversal de un ostrácodo al nivel de los músculos aductores; B. esquema de detalle de la región periférica anterior de la valva izquierda (modificado de Van Morkhoven, 1959).

zón, existe una pequeña hendidura que se conoce con el nombre de **impresión muscular**. El conjunto de las impresiones musculares del aductor, ubicado en la parte ántero-mediana valvar, presenta un diseño característico que refleja el número y disposición de las fibras musculares, constituyendo un rasgo de gran importancia sistemática y para la orientación de las valvas (Figura 21. 3).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Los ostrácodos poseen sexos separados y fecundación interna. Los órganos reproductores

se hayan duplicados. En las hembras existen dos aberturas vaginales ubicadas por delante de las furcas y por detrás del tercer par de patas torácicas. Los órganos internos incluyen un par de ovarios y oviductos que concentran los huevos fecundados y los dirigen hacia un par de aberturas uterinas, a través de las cuales son eliminados al exterior. Los ovarios pueden observarse en el interior de las valvas, donde suelen dejar débiles impresiones. En los machos existe un complejo órgano copulatorio o pene de naturaleza quitinosa, ubicado entre el tercer par de patas torácicas. El pene es de gran tamaño y ocupa la mitad posterior del caparazón. Está formado por dos mitades idé-

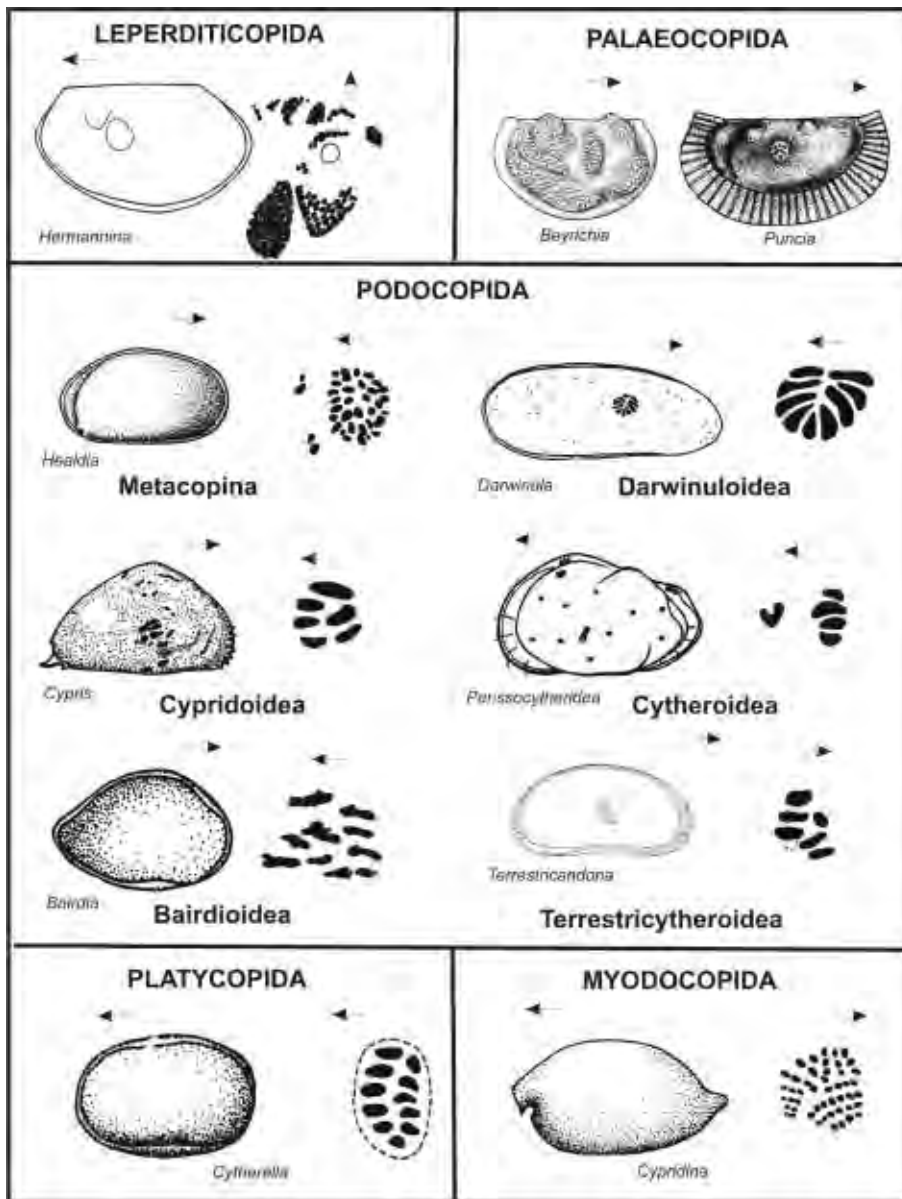


Figura 21. 3. Representantes de los órdenes de Ostracoda. Esquemas del aspecto general de los caparazones indicando su orientación y detalle de las impresiones musculares.

ticas, llamadas **hemipenes**, cuya compleja estructura es altamente diagnóstica. La conexión entre el órgano copulatorio y los testículos es un grupo complejo de espermiductos espiralados. En los Cypridoidea, los ductos eyaculatorios se modifican y forman una estructura muscular, el **órgano de Zenker**, que actúa como una bomba de esperma. En otros grupos (Cytheroidea), la bomba espermática está directamente incorporada a la estructura de los hemipenes.

Existen tres estrategias reproductivas en ostrácodos. La **reproducción bisexual** implica cópula y fertilización de las hembras por parte de los machos de una misma población. La mayor parte de las especies que habitan los ambientes marinos se reproducen exclusivamente de este modo. Esta reproducción tiene lugar también en ambientes continentales, en especial estables, tales como en la zona más profunda de los grandes lagos. La **reproducción partenogenética** (sin la participación de machos) es relativamente frecuente, y existe un grupo (Darwinuloidea) en el cual virtualmente se desconoce la existencia de individuos masculinos. La partenogénesis es una estrategia reproductiva común, aunque no exclusiva, en ambientes no marinos inestables. Un tercer tipo de estrategia es la **reproducción mixta**, en la cual una especie puede tener reproducción tanto bisexual como partenogenética, dependiendo de las condiciones imperantes.

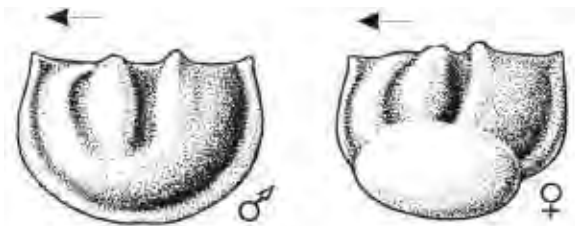


Figura 21. 4. Dimorfismo sexual en Palaeocopida (Beyrichoidea). Esquemas de caparazones masculino y femenino (con crúmina antero-ventral) (modificado de Van Morkhoven, 1959).

Muchos ostrácodos depositan en el medio los huevos fecundados, los que quedan a merced de predadores y expuestos a cambios del ambiente hasta que eclosionan. En otros casos, las hembras retienen los huevos e incluso los primeros estadios larvales. En las formas pospaleozoicas, la retención se produce en la parte posterior del caparazón, por lo que en las hembras dicha región está marcadamente ensanchada. En los extintos Beyrichoidea, las hembras de algunos géneros presentan abultamientos o lóbulos marcados en la parte

ántero-ventral de cada valva, conocidos con el nombre de **crúminas**, que han sido interpretados como cámaras de cría (Figura 21. 4).

Cuando el huevo eclosiona da lugar a una larva nauplius, que ya posee un caparazón bivalvo escasamente calcificado, de menor tamaño que el adulto. Luego sigue un crecimiento discontinuo; el caparazón es eliminado periódicamente y reemplazado por otro mayor, conforme a las nuevas dimensiones del cuerpo. Este proceso se denomina **muda** o **ecdisis**. Se han descrito hasta 8 estadios larvales entre la eclosión y la madurez sexual (Figura 21. 5). Dado que existen 8 caparazones juveniles (estadios A-8 a A-1) por cada individuo que llega a adulto, la presencia de valvas juveniles es relativamente frecuente en sedimentos de grano fino asociados a ambientes de baja energía.

En los medios no marinos, ciertas especies habitan charcas temporarias, sometidas a desecación periódica. Estas formas producen huevos resistentes capaces de soportar largos períodos (hasta años) de sequía, eclosionando solo

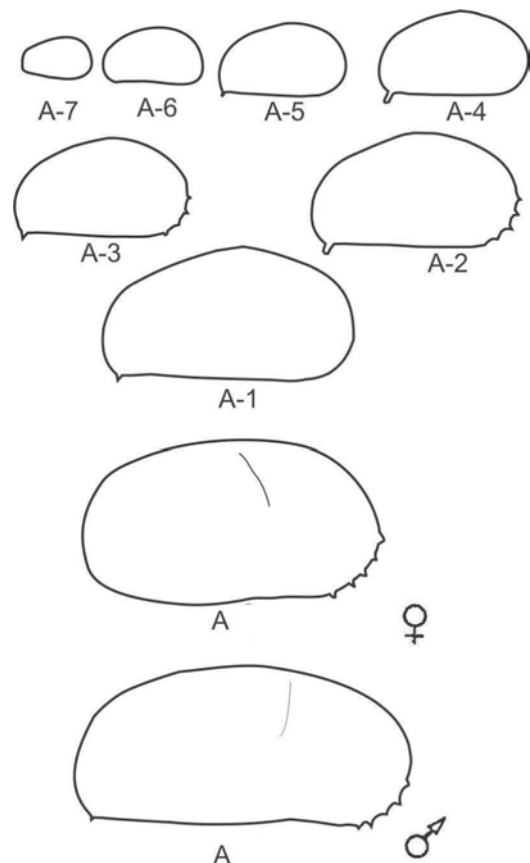


Figura 21. 5. Dimorfismo sexual y ontogenia en *Cyprideis riograndensis* (Podocopida, Cytheroidea), no marino. Cuaternario, cuenca del Salado. El estadio juvenil A-8 permanece retenido en el interior de la hembra.

después de que el ambiente se haya inundado nuevamente y la disponibilidad de agua esté asegurada. La formación de huevos de resistencia favorece la colonización de nuevos hábitats y la dispersión de los ostrácodos no marinos. Pueden ser transportados por el viento o por animales.

La existencia de huevos de resistencia y el cuidado de los estadios larvales en linajes exclusivamente partenogenéticos, representarían las estrategias de dispersión y colonización más significativas en hábitats no marinos. En términos generales, especies con reproducción partenogenética pueden colonizar nuevos cuerpos de agua con mayor facilidad que aquéllas que poseen exclusivamente reproducción bisexual. Sin embargo, la colonización involucra no solo capacidad de dispersión, sino también competencia con otras especies, circunstancia en la que la reproducción bisexual puede ser una ventaja.

CAPARAZÓN

El **caparazón** de los ostrácodos no es simplemente una cápsula protectora segregada externamente, sino que integra la cubierta quitinosa de la epidermis. Las partes blandas se adaptan, en forma y tamaño, al espacio disponible dentro del caparazón. Las llamadas partes duras son aquellas calcáreas segregadas por la epidermis, constituyendo prácticamente lo único que se conserva como fósil. Afortunadamente, el caparazón refleja muchos de los

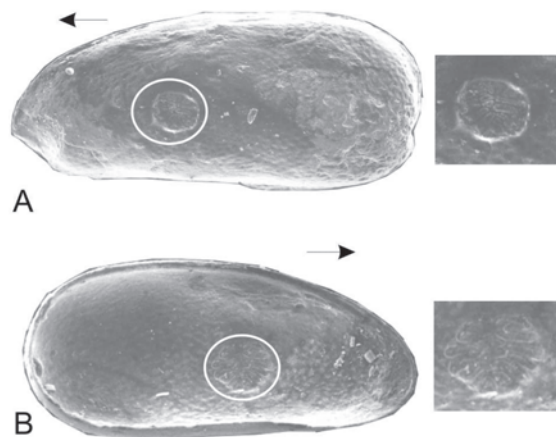


Figura 21. 6. *Penthesilenula* (Podocopida, Darwinuloidea), no marino. A. vista lateral izquierda de molde interno de caparazón, Jurásico, cuenca Neuquina; B. vista interna de valva izquierda, Holoceno, San Juan. En ambos, se observa el detalle de las impresiones musculares del aductor en roseta.

caracteres de la morfología de las partes blandas (Figura 21. 6).

El cuerpo queda incluido entre dos alas o expansiones laterales. Éstas, originadas en un punto cercano a la unión entre el céfalo y el tórax, próximo al área de la inserción muscular aductora, se extienden hacia adelante, abajo y atrás, de modo que lo rodean completamente. Cada ala consiste de 2 **lamelas**: una **externa** y otra **interna** (Figura 21. 2 B). La externa secreta carbonato de calcio en toda su extensión, en tanto que la interna solo se halla calcificada en la región periférica. Esta parte calcificada de la lamela interna también es conocida como **duplicadura**. La línea que marca su límite interno se llama **margen interno**. El desarrollo de la duplicadura es variable, desde muy ancha a difícil de percibir, pudiendo estar total o parcialmente fusionada a la lamela externa; esta zona fusionada se denomina **zona marginal**. El límite más interno de la zona fusionada se conoce como **línea de concrecencia**. El espacio que queda definido entre ambas lamelas es el **vestíbulo** y en él se ubican diversos órganos y tejidos blandos. La amplitud del vestíbulo es variable, dependiendo del grado de fusión entre ambas lamelas. Cuando la fusión es parcial, el vestíbulo se desarrolla entre la línea de concrecencia y el margen interno. En otros casos, cuando ambas lamelas están completamente fusionadas, la línea de concrecencia coincide con el margen interno y el vestíbulo está ausente.

En la duplicadura existen pequeñas crestas, paralelas al margen externo de las valvas, llamadas **estrías**, listas y repliegue, en orden ascendente de elevación, que participan en el cierre del caparazón al actuar como pestañas de encastre.

RASGOS EXTERNOS DE LAS VALVAS

En ciertos géneros puede apreciarse en vista externa, cerca del ángulo ántero-dorsal valvar, un sector algo más traslúcido que coincide con la posición del ojo. Cuando esta estructura sobresale del plano general de la valva se conoce con el nombre de **tubérculo ocular**. Otro tubérculo, pero de mayor tamaño, el **tubérculo subcentral**, situado en la región ántero-mediana y que es claramente observable en algunos géneros, coincide con la inserción, en la cara interior de las valvas, de los músculos aductores.

Existen ciertos rasgos externos, tales como **expansiones alares**, que modifican el contorno del caparazón. Son procesos huecos que suelen desarrollarse en la parte ventral y que, en vista dorsal, le dan un contorno subtriangular.

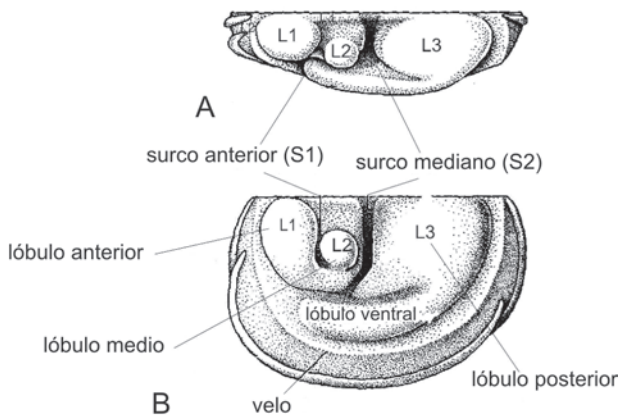


Figura 21. 7. Esquema de morfología externa de un Palaecopida, marino, valva izquierda, amplete. Se observan el borde dorsal recto, ventral ampliamente convexo y superficie externa con lóbulos y surcos. A. vista dorsal; B. vista lateral (modificado de Brasier, 1980).

Ciertos ostrácodos paleozoicos (Beyrichoidea) se caracterizan por la presencia de lóbulos y surcos (Figura 21. 7). Los **lóbulos** son elevaciones marcadas del caparazón que reflejan la anatomía interna. Existen hasta 4 que se designan L_1 , L_2 , L_3 , L_4 desde la parte anterior a la posterior, los que se hallan separados por surcos, depresiones elongadas denominadas S_1 , S_2 , S_3 . El surco S_2 corresponde al área de inserción de los músculos aductores y es el único que está siempre presente. El **velo** es una estructura amplia que se desarrolla a lo largo del margen libre de la valva.

Adicionalmente a la presencia de tubérculos, lóbulos, surcos, expansiones alares o velos, las valvas pueden ser lisas u ornamentadas. La ornamentación consiste de costillas, estrías, surcos, tubérculos, reticulaciones, pequeñas depresiones puntuales llamadas **punctas**, o

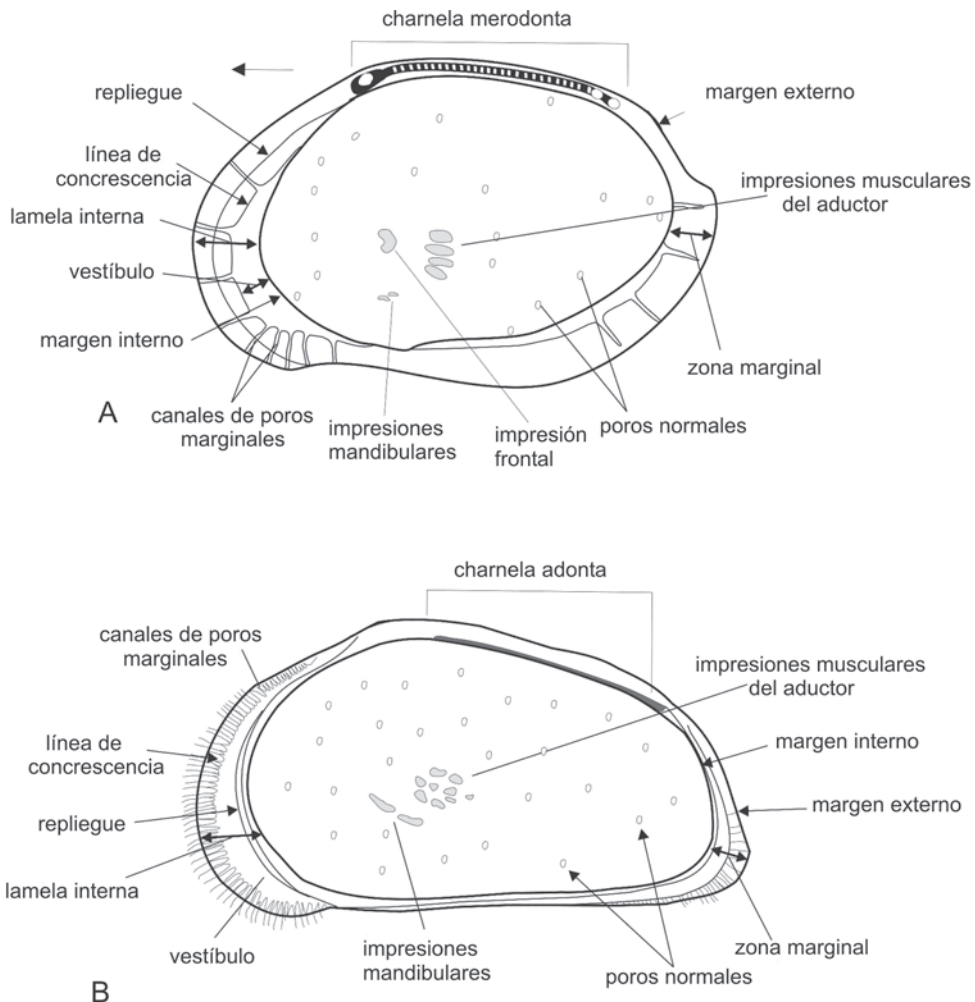


Figura 21. 8. Esquemas de morfología interna en Podocopida. A. valva derecha de *Loxoconcha paranensis* (Cytheroidea) marino. Holoceno, Buenos Aires; B. valva derecha de *Sclerocypris exserta* (Cypridoidea), no marino. Holoceno, Namibia, África (A. modificado de Bertels y Martínez, 1997; B. modificado de Horne *et al.*, 2002).

combinación de ellas. En las valvas de un mismo individuo suele ser idéntica, y es un carácter específico.

RASGOS INTERNOS DE LAS VALVAS

La superficie interna de las valvas también presenta gran cantidad de rasgos que si bien no tan conspicuos como aquéllos de la cara externa, son de gran importancia sistemática. Se trata de una serie de pequeñas marcas observables por transparencia (Figura 21. 8). En el área subcentral, en ubicación levemente anterior, se destacan las **impresiones del músculo aductor**, marcas pequeñas que corresponden a la inserción de las fibras musculares. Cada fibra, al unirse a la cara interna de la valva, deja una pequeña muesca o cicatriz. También existe otro tipo de impresiones asociadas a la inserción de músculos que mueven las mandíbulas (**impresiones mandibulares**) y las antenas (**impresiones musculares dorsales**).

ORIENTACIÓN, FORMA Y DIMENSIONES DE LAS VALVAS

En los ostrácodos se definen una **valva derecha** y otra **valva izquierda**. Cada una presenta 4 márgenes (dorsal, ventral, anterior y posterior), los que coinciden con la ubicación del organismo dentro del caparazón (Figura 21. 1). Las valvas se articulan a lo largo del margen dorsal, el cual es levemente convexo. Allí se ubican un **ligamento interior elástico**, de naturaleza orgánica, que las mantiene abiertas, y la **charnela**, que las articula e impide su desplazamiento relativo. El margen ventral, que suele ser flexuoso y levemente cóncavo en su parte media, es subparalelo al margen dorsal. El margen anterior, generalmente redondeado, corresponde a la ubicación de la cabeza. Cuando el caparazón está abierto, las antenas se proyectan al exterior a través de él. El margen posterior, variablemente redondeado o acuminado, corresponde a la culminación del abdomen.

El **alto** de la valva es la máxima distancia que existe entre el margen dorsal y el margen ventral, medida perpendicularmente al largo; el **largo** es la máxima distancia entre el margen anterior y el posterior, perpendicularmente al alto. Las valvas suelen ser más largas que altas, presentando un contorno subelíptico, reniforme o subrectangular, aunque las formas planctónicas son, en vista lateral, típicamente subcirculares.

Como regla, si una valva, en vista lateral externa, presenta el borde dorsal hacia la parte superior y la región anterior hacia la izquierda, se considera valva izquierda. Si la parte anterior está situada hacia la derecha, es una valva derecha. La correcta ubicación e identificación de las mismas es de enorme importancia para la adecuada descripción y clasificación sistemática.

Los ostrácodos paleozoicos presentan morfología levemente diferente, por lo que una terminología y criterios especiales son usados en la orientación de las valvas. A diferencia de los ostrácodos pospaleozoicos, el borde dorsal suele ser recto y el ventral ampliamente convexo. Las valvas se caracterizan por poseer **ángulos cardinales** bien marcados y pueden distinguirse por la posición de la mayor altura respecto a la longitud de las mismas. Se las denomina **preplete**, **posplete** o **amplete** según que la máxima altura esté por delante, detrás o sea coincidente con la mitad de la longitud, respectivamente. Muchos taxones paleozoicos presentan **lóbulos** y **surcos** marcados. En estos casos, el **surco S**, que indica la posición del músculo aductor, tiene una posición media anterior y su parte inferior está dirigida hacia adelante; el lóbulo más desarrollado indica generalmente la parte posterior del caparazón, mientras que el **velo** es siempre ventral (Figura 21. 7).

En las formas pospaleozoicas fósiles, la parte anterior del caparazón es generalmente redondeada; las impresiones musculares del aductor están situadas en la parte media anterior de la valva, y las impresiones mandibulares (cuando se observan) tienen una posición ántero-ventral; el tubérculo ocular es ántero-dorsal y las espinas destacadas y expansiones alares ventro-laterales están dirigidas hacia atrás; asimismo, en vista dorsal, el caparazón es más comprimido hacia la parte anterior.

En el material fósil, sobre todo en caparazones donde no pueden observarse los rasgos internos, la distinción entre valva derecha e izquierda es a veces difícil, por lo cual se recurre exclusivamente a los rasgos externos.

CANALES DE POROS MARGINALES Y POROS NORMALES

La zona marginal suele estar atravesada por una serie de canales largos a través de los cuales se proyectan hacia el exterior sedas sensitivas. Los mismos, desarrollados en el plano de fusión de ambas lamelas, reciben el nombre de **canales de los poros marginales**. Si las lamelas no están fusionadas, los canales de los poros

marginales son muy cortos y se desarrollan en el margen mismo de las valvas pudiendo ser rectos o curvos, simples o bifurcados, de diámetro constante o ensancharse en algún punto de su recorrido (Figura 21. 8). En el margen anterior, donde la duplicadura generalmente es más ancha, los canales de los poros marginales suelen ser más largos y numerosos, lo que constituye una ayuda adicional para la determinación del margen anterior.

Existe otro tipo de poros que atraviesa la lamela externa: los **poros normales**, que son canales cortos perpendiculares al plano de las valvas. A través de ellos se libera la secreción de ciertas glándulas y se proyectan hacia el exterior sedas sensitivas cortas que el animal posee en la superficie del cuerpo.

CHARNELA

Las valvas están articuladas dorsalmente mediante una **charnela**. Ésta consta de una serie de elementos calcificados diferenciados (ba-

rras y surcos, dientes y fosetas) dispuestos a lo largo del margen dorsal, que actúan como bisagra. Los elementos charnelares de ambas valvas son complementarios: si en la izquierda hay una foseta y una barra, en la misma ubicación de la derecha habrá un diente y un surco. Se reconocen tres tipos básicos de charnela (Figura 21. 9), de acuerdo al número y naturaleza de elementos que la conformen. En la **charnela adonta**, existe un único elemento alargado, una barra o surco, que puede o no estar crenulado. La **charnela merodonta** lleva 3 elementos: anterior (diente o foseta), mediano alargado (barra o surco) y posterior (diente o foseta), los cuales pueden ser lisos o crenulados. En la **charnela anfidonta** se reconocen 4 elementos constitutivos, como consecuencia de la modificación del extremo anterior del elemento mediano. Charnelas más complejas pueden considerarse variantes de esta última.

En algunos grupos (por ejemplo Myodocopida) la articulación se realiza simplemente por un ligamento elástico situado en el margen dorsal de las valvas.

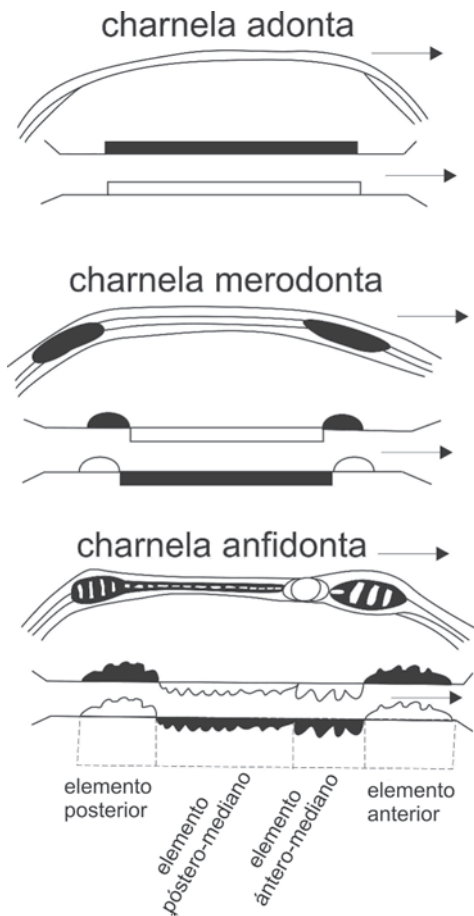


Figura 21. 9. Esquemas en vista lateral y dorsal de diferentes tipos de charnela (modificado de Brasier, 1980).

DIMORFISMO SEXUAL

En muchas especies, los caparazones de machos y hembras son diferentes en forma y tamaño. Estas diferencias, notables ya en los últimos estadios ontogenéticos, se deben al desarrollo de los órganos reproductores en los machos, y a la presencia de cámaras o espacios de cría en las hembras. En algunos ostrácodos paleozoicos, como los Beyrichoidea, este dimor-

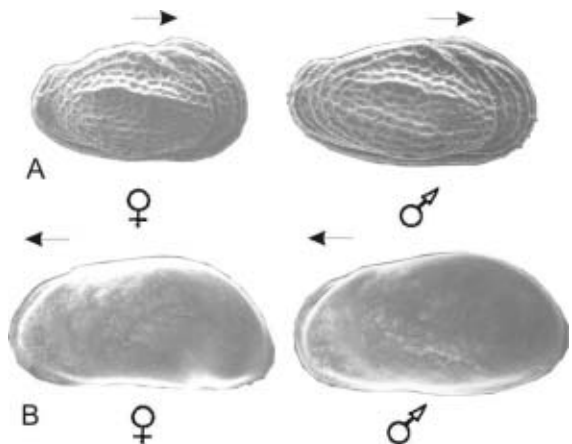


Figura 21. 10. Dimorfismo sexual en Podocopida. A. *Huantraiconella prima* (Cytheroidea), marino, vista externa de valvas derechas. Paleoceno, cuenca Neuquina; B. *Amphicypris argentinensis* (Cypridoidea), no marino, vista externa de valvas izquierdas. Holoceno, Buenos Aires.

fismo sexual es muy notorio debido a la presencia de crúminas en las hembras (Figura 21. 4). En las especies en las que no existen cámaras de cría diferenciadas, los huevos y los primeros estadios larvales son retenidos en la parte posterior del caparazón de las hembras, por lo que dicha zona es más abultada y ancha que en los machos. Ésto es particularmente evidente en vista dorsal. Por su parte, los caparazones machos suelen ser más elongados que los femeninos, como consecuencia del gran tamaño relativo de los hemipenes (Figura 21. 10).

VARIABILIDAD INTERESPECÍFICA E INTRAESPECÍFICA

La mayor parte de las especies de ostrácodos son identificables a partir de los rasgos morfológicos del caparazón. Sin embargo, algunas muestran gran **plasticidad fenotípica**. Este tipo de variabilidad morfológica, asociada a condiciones ambientales, se expresa básicamente como variaciones en la intensidad de la ornamentación, la presencia de tubérculos y el desarrollo de reticulación. Las especies polimórficas suelen ser euritópicas, habitantes de aguas salobres en ambientes de transición, donde las condiciones, en especial la salinidad, suelen ser muy variables.

Existe adicionalmente una variabilidad intraespecífica relacionada con el desarrollo ontogenético. El crecimiento se realiza mediante 8 mudas sucesivas, siendo el noveno estadio el adulto. Cuando el huevo eclosiona, el primer estadio larval ya está provisto de un caparazón subtriangular. Los ejemplares juveniles tempranos, que son de menor tamaño, poseen valvas delgadas, lisas, escasamente calcificadas. Las impresiones musculares son poco evidentes, la charnela es rudimentaria, y la lamela interna no se calcifica o está poco desarrollada. El tamaño y la calcificación de las valvas, así como el grado de la ornamentación, van aumentando a medida que se suceden las mudas. Las valvas de los últimos estadios suelen reflejar los patrones generales de la ornamentación del adulto. Los órganos sexuales no se desarrollan hasta los últimos estadios, por lo cual el dimorfismo sexual no es apreciable sino hasta ese momento (Figura 21. 5).

SISTEMÁTICA

Las partes blandas suelen destruirse como consecuencia de los procesos bioestratinómicos, preservándose casi exclusivamente valvas

y caparazones. Existen casos de preservación de partes blandas, como el de un myodocópido del Silúrico del Reino Unido (Siveter *et al.*, 2003) o de los apéndices fosfatizados de un cypridoideo cretácico del Brasil (Bate, 1972), pero ellos son casos excepcionales. Dado que la sistemática de las formas actuales se basa principalmente en la morfología de las partes blandas, en particular de los apéndices pares, esto representa un inconveniente en la confección de una sistemática natural para fósiles sin representación actual. Sin embargo, las valvas que conforman el caparazón están integradas con las partes blandas del organismo, y muchos de sus rasgos reflejan la morfología de estas últimas. Por ello, el conocimiento de las partes blandas y de su relación con las duras permite interpretar filogenéticamente ciertos rasgos morfológicos que se encuentran en las valvas fósiles.

El primero en utilizar el término Ostracoda fue Latreille (1806) para reunir a un grupo de organismos hoy ubicados en la clase Ostracoda, y que Van Morkhoven (1959) caracterizó por la posesión de un caparazón más o menos calcificado formado por 2 valvas perforadas, articuladas dorsalmente y sin líneas de crecimiento.

Los ostrácodos han sido considerados una subclase de la clase Maxillopoda por la presencia y morfología del ojo *nauplius*, lo que ha sido motivo de crítica por otros autores, basándose en interpretaciones de índole morfológica y molecular. También fueron incluidos en los Entomostraca.

Actualmente, los ostrácodos son considerados una clase del subphylum Crustacea, teniendo en cuenta las características del cuerpo y el caparazón. Adicionalmente, la forma general de este último y la posición y diseño de las im-

Cuadro 21. 1. Sistemática de la Clase Ostracoda

Phylum Arthropoda
Subphylum Crustacea
Clase Ostracoda
Orden Leperditicopida
Orden Palaecopida
Orden Podocopida
Suborden Metacopina
Suborden Podocopina
Superfamilia Darwinuloidea
Superfamilia Cypridoidea
Superfamilia Cytheroidea
Superfamilia Bairdioidea
Superfamilia Terrestricytheroidea
Orden Platycopida
Orden Myodocopida

presiones musculares sirven para subdividirlos en 5 órdenes, que se detallan a continuación (Cuadro 21. 1).

PHYLUM ARTHROPODA

SUBPHYLUM CRUSTACEA

CLASE OSTRACODA

Crustáceos de cuerpo lateralmente comprimido, contenido en un caparazón bivalvo más o menos calcificado y perforado; cabeza indiferenciada, presencia de 4 pares de apéndices cefálicos, 1 a 3 (excepcionalmente 4) pares de apéndices torácicos y 1 par de furcas. Ordovícico-Holoceno.

Orden Leperditicopida

Caparazón grande, grueso y fuertemente calcificado, generalmente liso. Margen dorsal horizontal, largo y recto, con ángulos cardinales bien marcados. Charnela adonta. Tubérculo ocular en posición ántero-dorsal frecuentemente bien desarrollado. Margen ventral convexo. Borde anterior de menor altura que el posterior. Diseño de las impresiones musculares consistente en un complejo compacto de numerosas cicatrices redondeadas (más de 200) ubicadas en la parte media anterior de la valva. Tubérculo subcentral o un surco pueden indicar su ubicación en vista externa. Valvas fuertemente desiguales, la derecha recubriendo a la izquierda. El caparazón liso, margen ventral ampliamente convexo y destacado tubérculo ocular sugieren un modo de vida pelágico. Asimismo su gran tamaño indica una dieta carnívora como los recientes Mydocopida. Exclusivamente marinos. Ordovícico-Devónico (Figura 21. 3).

Orden Palaeocopida

Caparazón grande (entre 0,5 y 50 mm) fuertemente calcificado. Margen dorsal largo y recto, y el ventral ampliamente convexo podía presentar adicionalmente un lóbulo ventral o un velo. Tubérculo ocular prominente y usualmente con un profundo surco vertical (S_2) en posición media-anterior, que corresponde al área de inserción muscular. Impresiones musculares desconocidas. Lisos u ornamentados por lóbulos y surcos. Pronunciado dimorfismo sexual, incluyendo el desarrollo de crúminas en posición ántero-ventral. Lamela interna no calcificada. Charnela, cuando conocida, adonta. Una superfamilia de palaeocópidos, los Beyrichoidea (Figura 21. 4), fueron na-

dadadores, probablemente cerca del fondo, en aguas poco profundas y con hábitos detritívoros o filtradores en su alimentación. Otros fueron reptadores y cavadores en fondos arenosos y fangosos. Exclusivamente marinos. Ordovícico-Pérmico, ?Triásico-Holoceno.

Las formas lisas y robustas, carentes de surcos y lóbulos y con el borde dorsal recto y muy corto en relación al largo total del caparazón, han sido separados en el orden *Leiocopida* (Ordovícico-Pérmico) por Schallreuter (1973). Asimismo, Adamczak (1961) reunió en *Eridostracoda* a formas primitivas del Ordovícico con valvas multilaminadas, es decir, integradas por la superposición de numerosas láminas retenidas después de la muda (aunque esta característica puede no estar presente, según Schallreuter, 1993). Actualmente la posición de estos ostrácodos es controversial; algunos autores los incluyen en los Palaeocopida mientras que otros los consideran branquiópodos marinos extinguidos.

Los Palaeocopida constituyen el grupo dominante entre los ostrácodos paleozoicos y están diversamente representados en el Ordovícico de la Precordillera argentina.

Se incluye en este orden a los vivientes *Puncioidea* (Mioceno-Holoceno, Figura 21. 3) (Horne *et al.*, 2002), una superfamilia de ostrácodos marinos, extremadamente raros con características exclusivas: poseen valvas con el margen dorsal recto y el ventral ampliamente convexo con velo, y las valvas son capaces de extenderse lateralmente (amplia hiancia) de modo que sus márgenes se apoyan horizontalmente sobre el sustrato. Asimismo sus primeros estadios ontogenéticos son univalvos.

Orden Podocopida

Caparazón generalmente inequivalvo, con el borde dorsal variablemente convexo y el ventral ligeramente convexo, cóncavo o recto. Valvas lisas o diversamente ornamentadas. Dimorfismo sexual a veces presente. Charnela de diferentes tipos. Lamela interna calcificada de variable desarrollo; zona marginal con canales de poros marginales. Su separación en categorías sistemáticas menores (subórdenes, superfamilias) se basa en el diseño de las impresiones musculares. Este orden agrupa a la mayoría de los ostrácodos actuales bentónicos, ocupando una amplia gama de hábitats. La morfología de los apéndices, la forma de las valvas, su ornamentación y el tipo de charnela están en relación directa con el hábito de vida. Ordovícico-Holoceno.

El suborden Metacopina (Figura 21. 3), un grupo marino extinguido, posee impresiones mus-

culares en un conjunto circular compacto de aproximadamente 20-25 cicatrices; su hábito filtrador les permitió poblar ambientes marinos con niveles mínimos de oxígeno. Silúrico-Jurásico Temprano (Toarciano).

Dentro del suborden Podocopina, los Darwinuloidea de hábitos caminadores, tienen valvas lisas o débilmente ornamentadas, generalmente charnela adonta e impresiones musculares en una roseta de 9-12 cicatrices. Típicos de agua dulce, aunque se encuentran excepcionalmente en ambientes de mezcla. Carbonífero (?Devónico)-Holoceno (Figuras 21. 3 y 6).

Los Cypridoidea incluyen formas no marinas y unas pocas marinas. A menudo tienen caparazón débilmente calcificado, liso o con una tenue ornamentación, charnela adonta o raramente merodonta y las impresiones musculares forman un grupo de 5-6 cicatrices alargadas e irregulares. Son caminadores o activos nadadores a escasos centímetros del sustrato. En este grupo se incluye el género *Cypridea* (Jurásico Tardío-Cretácico), de utilidad bioestratigráfica, que posee un característico «pico» ántero-ventral. ?Devónico, Triásico-Holoceno (Figura 21. 3).

Los Cytheroidea son los más variables morfológicamente, habitando ambientes marinos y de transición, y más raramente de agua dulce. Poseen un característico diseño de 4-5 impresiones aductorales en una hilera vertical, y por delante de las mismas, impresiones mandibulares y dorsales. La charnela es adonta, merodonta o anfidonta, y la duplicadura y zona marginal están bien desarrolladas, con canales de los poros marginales destacados. Ordovícico-Holoceno (Figura 21. 3).

Los Bairdioidea son exclusivamente marinos, lisos o variablemente ornamentados, con charnela usualmente robusta y simple, y músculos aductores en un grupo de 7-12 impresiones alargadas e irregulares. Ordovícico-Holoceno (Figura 21. 3).

Los Terrestricytheroidea comprenden a los ostrácodos con hábitos semiterrestres. Holoceno (Figura 21. 3).

Los Podocopida están ampliamente representados en Argentina a través de los distintos períodos geológicos.

Orden Platycopida

Caparazón liso o con costillas, fuertemente inequivalvo; valva derecha usualmente mayor que la izquierda. Carecen de ojos y de lamela interna calcificada. Filtradores, con apéndices anteriores adaptados a hábitos cavadores. Dimorfismo sexual marcado. Impresiones mus-

culares con numerosas cicatrices en las formas paleozoicas; menor número, aproximadamente 11, en dos hileras verticales (diseño «en pluma») en las pospaleozoicas (Figura 21. 3). Dos géneros vivientes de platycópidos, *Cytherella* y *Cytherelloidea*, forman asociaciones altamente diversificadas en mares de aguas templado-cálidas cercanas a la costa; asimismo, el grupo se adapta a vivir en ambientes con niveles mínimos de oxígeno debido a su hábito alimentario filtrador. Exclusivamente marinos. Ordovícico-Holoceno.

Orden Myodocopida

Caparazón grande, débilmente calcificado. Charnela adonta o reemplazada por un ligamento elástico. Impresiones musculares variables en número, forma y diseño, y con menor valor taxonómico que en otros grupos de ostrácodos. Antenas birrámeas adaptadas a la natación. Formas paleozoicas, como los entomozoideos, poseen caparazón oblongo, **ornamentación dactilar** (*fingerprint*) y un profundo surco dorsal medio. Los recientes (*Cypridina*) tienen el **rostro** anterior con una incisión ántero-ventral, por donde salen las antenas, llamada **incisión rostral**. Formas planctónicas y pelágicas de mar abierto. Ordovícico-Holoceno (Figura 21. 3).

Los myodocópidos están escasamente representados en el registro fósil dada su débil calcificación, lo que disminuye el potencial de fosilización.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

HÁBITATS Y HÁBITOS

Los ostrácodos habitan todo tipo de ambientes acuáticos, marinos y no marinos (ríos, arroyos, lagos y lagunas). Como casos extremos, podemos mencionar la existencia de ostrácodos en acuíferos confinados y otros que presentan hábitos semiterrestres, pudiendo vivir en los microambientes húmedos que se generan en el humus y entre las hojas del follaje caído en selvas y bosques subtropicales.

Dado que los ostrácodos muestran claras preferencias ambientales, en cada tipo de ambiente va a existir una asociación característica: mientras que los darwinuloideos y cypridoideos dominan los ambientes no marinos, los cytheroideos, platycópidos y myodocópidos lo hacen en los marinos (Figura 21. 11).

Los ostrácodos bentónicos pueden ser tanto infaunales como epifaunales, e incluso compor-

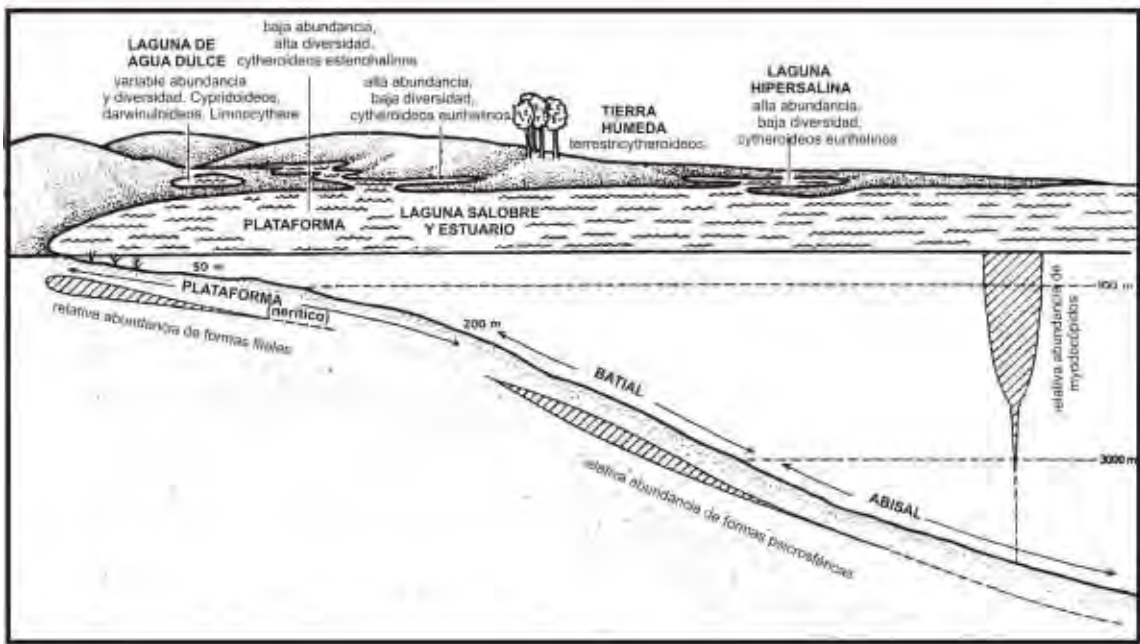


Figura 21. 11. Diagrama de la distribución de ostrácodos vivos en distintos ambientes marinos y no marinos (modificado de Brasier, 1980).

tarse como bentos vagabundo, viviendo parte del tiempo dentro del sustrato, pero nadando cortas distancias por encima de la interfase agua-sedimento. Los infaunales se desplazan utilizando las antenas y las patas para abrirse camino y propulsarse entre los granos del sedimento, que a veces son mayores que el propio caparazón. Las especies epifaunales viven apoyadas sobre la interfase, pudiendo nadar cortas distancias con ayuda de las antenas, o trepando a los objetos con las antenas y las patas. Suelen presentar el margen ventral plano y ensanchado e incluso procesos alares (*Cytheropteron*) que constituyen un soporte adicional en fondos fangosos.

Algunas formas epifaunales son fitales: viven sobre la superficie de algas y plantas acuáticas, de las cuales succionan alimento a través de los apéndices cefálicos altamente modificados. Aquéllos que habitan en ambientes marinos de alta energía cercanos a la costa, suelen poseer valvas fuertemente calcificadas y ornamentadas, y un prominente tubérculo ocular (*Cornucoquimba*). Las formas psicrosféricas viven a profundidades entre 2000 y 3000 m y a temperaturas constantes menores a 4°C, son ciegas, poseen superficie externa comúnmente reticulada, aunque también puede ser lisa o hispida, con el borde dorsal recto, alerones laterales y proceso caudal posterior.

ALIMENTACIÓN

Los ostrácodos son omnívoros oportunistas, consumiendo, en función de la oferta alimenticia, protistas, algas, crustáceos de pequeño tamaño, larvas o materia orgánica disuelta. También se han descrito especies comensales y parásitas. Poseen hábitos filtradores, detritívoros y depositívoros. Otros suelen tomar el alimento a partir de conductas activas de caza o ramoneo en las que participan la mayor parte de los apéndices cefálicos. Los ostrácodos filtradores se alimentan pasivamente de partículas que ingresan al caparazón con las corrientes generadas por el movimiento sincronizado de los apéndices cefálicos.

PARÁMETROS AMBIENTALES

Los parámetros con mayor influencia en la distribución de los ostrácodos son la estabilidad del ambiente, la salinidad, la naturaleza del sustrato, la temperatura y el contenido de oxígeno. Sin embargo, dado que los mismos están interrelacionados, es difícil establecer vinculaciones univalentes entre ellos y los patrones de distribución y riqueza.

Estabilidad. Los ambientes marinos son más estables que los continentales, con la excepción

de algunos lagos profundos de origen tectónico. Su estabilidad, en combinación con otros factores tales como disponibilidad de nutrientes y saturación de oxígeno, crean ambientes propicios para el establecimiento de asociaciones ricas y diversas. En los ambientes marinos marginales suelen darse importantes gradientes. Incluso ambientes temporalmente muy estables, tales como un estuario, con frecuencia son inestables en términos de los parámetros físico-químicos.

Salinidad. Constituye uno de los factores que mayor control ejerce sobre la distribución de los ostrácodos. Es una de las propiedades más estables en el ambiente marino, y allí las asociaciones alcanzan su máxima diversidad. La transición entre las condiciones marinas y no marinas se refleja en una disminución de la diversidad.

Los ambientes marinos marginales mixohalinos (estuarios y lagunas costeras), son habitados por géneros típicos de aguas salobres, como también por géneros de afinidades marinas y no marinas que toleran respectivamente reducción e incrementos notables en la salinidad. En los ambientes salobres, las especies suelen desarrollar poblaciones supernumerarias y las asociaciones son poco diversas.

En ambientes acuáticos continentales, el número de especies vuelve a incrementarse, aunque asociaciones pobres en número de especies y de individuos se verifican en aguas ácidas con escasos nutrientes. En las proximidades del punto de precipitación de la calcita (aproximadamente 1400 mg/l), la diversidad alcanza valores elevados, declinando con el aumento de la salinidad. En lagos y lagunas continentales, la relación entre la evaporación y el aporte de aguas meteóricas determina la permanencia y estabilidad del hábitat, lo que se refleja en la abundancia y diversidad de las asociaciones (Figura 21. 12). El límite superior de tolerancia para los ostrácodos es 300g/l, por lo que, ambientes hipersalinos no son aptos para su desarrollo. Cabe destacar que la composición iónica del agua y no solo la salinidad total, debe ser considerada en los ambientes no marinos como parámetro determinante en la composición taxonómica de las asociaciones.

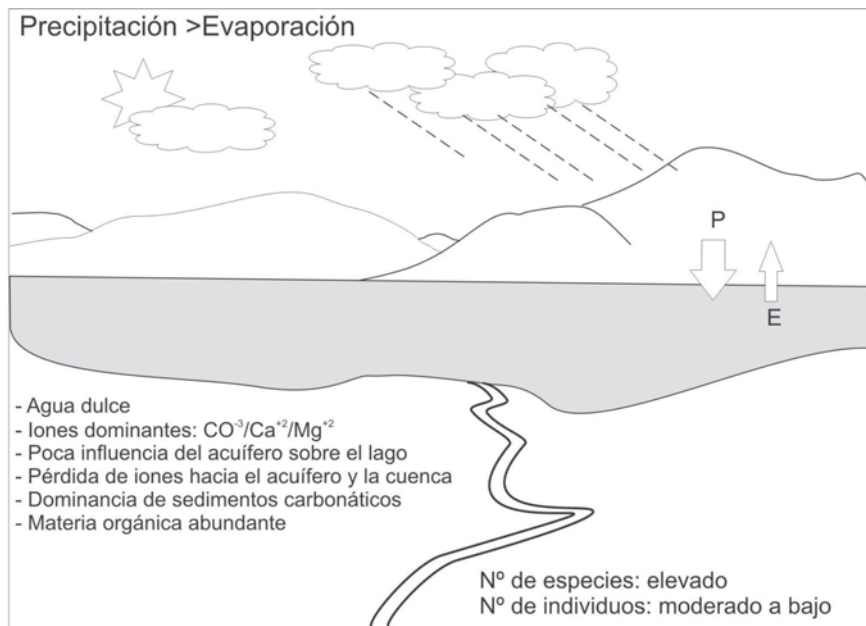
Naturaleza del sustrato. Este parámetro juega un papel primario en la distribución de los ostrácodos bentónicos. Los condicionamientos mayores se relacionan con la energía del medio, la circulación del agua intersticial y la dis-

ponibilidad de materia orgánica. Habitan sedimentos arenosos, limosos y limo arcillosos, pero su abundancia se reduce drásticamente al aumentar la cohesividad del sustrato, lo que implica problemas adicionales de desplazamiento, limitación en la circulación intersticial y la difusión del oxígeno. Los ostrácodos infaunales suelen vivir en los 2-3 cm inmediatamente por debajo de la interfase agua-sedimento. Más profundamente, el establecimiento de ambientes anóxicos y la disminución de nutrientes son factores limitantes para el desarrollo de la meiofauna en su conjunto.

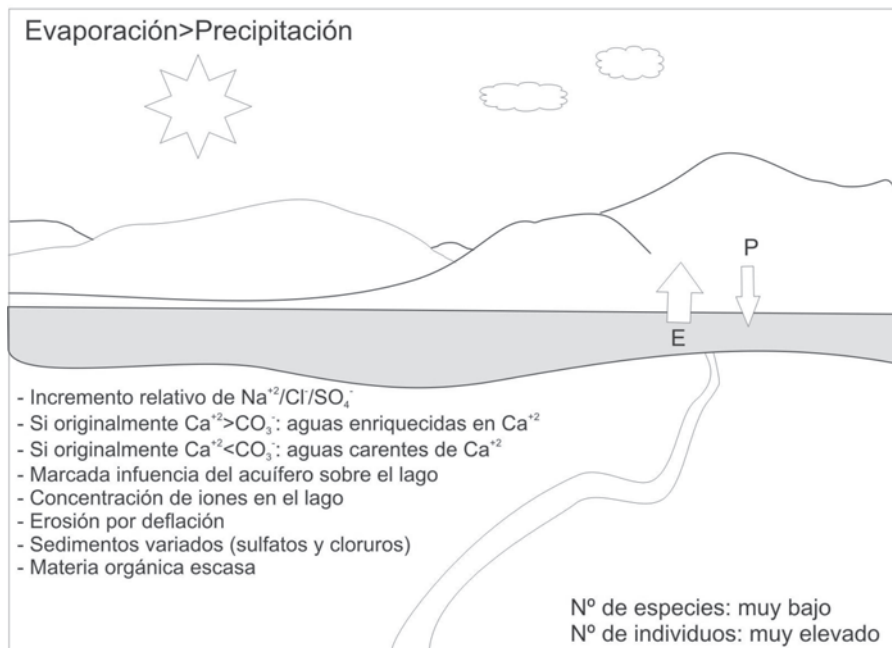
Temperatura. También es un factor importante en términos de distribución, aunque no parece determinar los patrones de riqueza y diversidad. Hay especies euritéricas capaces de vivir en ambientes que presentan una gran amplitud térmica, tales como ambientes no marinos de latitudes medias y altas, o en áreas desérticas. Sin embargo, la mayoría de las especies posee claras preferencias por rangos relativamente estrechos de temperatura. En los ambientes marinos de plataforma, el gradiente latitudinal de la temperatura superficial oceánica es el principal factor que determina la existencia de provincias faunísticas. Este gradiente limita la expansión hacia el ecuador de las especies criofílicas, o sea aquellas con preferencia por las aguas frías, así como también la expansión hacia latitudes polares de las especies termofílicas, aquellas con preferencia por aguas cálidas. Por ello, el provincialismo biogeográfico de ostrácodos en ambientes de plataforma guarda íntima relación con las zonas climáticas, pudiéndose definir asociaciones polares, subpolares, subtropicales y tropicales.

La distribución vertical está determinada por la temperatura pero también por el contenido de *oxígeno*. Las especies psicrosféricas habitan el talud continental y las planicies abisales, en donde la temperatura es menor a 4°C. El establecimiento de la psicrosfera a partir del Eoceno y de la circulación oceánica mundial favoreció su migración entre las distintas cuencas oceánicas, dando origen a las actuales faunas panabisales de distribución mundial.

Oxígeno. La presión parcial del oxígeno constituye un parámetro fundamental en el control de la distribución de los ostrácodos. En ambientes marinos y continentales, el oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento está en equilibrio con el de la columna de agua suprayacente, pero pocos centímetros por debajo de la interfase el oxígeno disuelto descien-



A



B

Figura 21. 12. Diagrama de las diferencias entre lagos bajo dos regímenes climáticos diferentes. A. la precipitación es mayor que la evaporación ($P > E$); B. la evaporación es mayor que la precipitación ($E > P$). En ambos casos, esta relación controla la salinidad del agua del lago, la naturaleza del sedimento y la disponibilidad de nutrientes, y por ende, la composición de la fauna de ostrácodos.

de abruptamente. Como consecuencia de ello, la mayoría de los ostrácodos bentónicos habita en los primeros 2-3 cm del sedimento. Sin embargo, algunos ostrácodos son capaces de sobrevivir con niveles sorprendentemente bajos de oxigenación. En los ostrácodos de hábitos filtrantes, como los *Platycopida*, las placas branquiales están particularmente bien desarrolladas y mantienen una corriente de agua permanente en el interior del caparazón, por lo cual este tipo de hábito alimenticio favorece el intercambio gaseoso y la oxigenación. Como consecuencia de ello, asociaciones poco diversas de *Platycopida* son indicadoras de ambientes disaeróbicos.

UTILIDAD DE LOS OSTRÁCODOS

Las características ecológicas de los ostrácodos han motivado que, con frecuencia, sean utilizados en interpretaciones paleoambientales, paleoclimáticas, paleoceanográficas y aun en problemas vinculados con la contaminación ambiental y la tafonomía.

RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL

Desde el punto de vista de sus aplicaciones en la **interpretación de los ambientes fósiles**, el potencial de los ostrácodos se basa en tres pilares: habitan todo tipo de ambientes acuáticos, abarcan casi todo el Fanerozoico y suelen ser ecológicamente muy sensibles. Como consecuencia, constituyen excelentes fósiles faciales, permitiendo la caracterización de los paleoambientes de depositación y de sus principales parámetros ecológicos a nivel local (paleosalinidad, paleotemperatura, paleobati-metría), el reconocimiento de eventos ecológicos de gran escala y la reconstrucción paleo-geográfica.

En los ambientes lacustres, la **interpretación paleoecológica** de la fauna de ostrácodos continentales tiene importantes **aplicaciones paleoclimáticas**. Los ostrácodos reflejan la salinidad, la composición iónica, el pH y la temperatura del agua entre otras variables climáticamente controladas. La naturaleza química del agua depende del equilibrio entre la precipitación y la evaporación. Un cuerpo de agua en un ambiente donde la evaporación excede a la precipitación, sufrirá un incremento de la salinidad. A medida que la salinidad aumenta, tendrá lugar la precipitación de ciertos minerales, lo que originará variaciones en la composición iónica relativa del agua como re-

sultado de la remoción preferencial de ciertos iones (Figura 21. 12). La calcita precipita en primer lugar, lo que provocará un aumento en la relación Mg/Ca por remoción del Ca. Dado que la composición de los solutos y no solo la salinidad determinan la presencia de ciertos ostrácodos lacustres, el estudio de la naturaleza y evolución de las asociaciones permite caracterizar químicamente las aguas y la evolución de la cuenca. Análisis de la relación Mg/Ca, Sr/Ca o de otros elementos traza, constituyen estudios de rutina en investigaciones paleolimnológicas ya que permiten caracterizar paleohidrológicamente las aguas.

Los ostrácodos son una fuente importante de carbonato autigénico, por lo que su potencial como indicadores paleoambientales se ha visto incrementado a partir del desarrollo de estudios geoquímicos e isotópicos (principalmente $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$). La relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ de las valvas, controlada principalmente por la temperatura del agua y la composición isotópica en la interfase agua-sedimento, puede ser interpretada en términos paleoclimáticos y como variaciones en la relación precipitación/evaporación, mientras que la relación $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ puede ser analizada en términos de paleoproduktividad.

PALEOCEANOGRAFÍA

En el ambiente marino, el reconocimiento de asociaciones de plataforma, batiales y abisales permite la reconstrucción paleobatimétrica y de las variaciones relativas del nivel del mar asociadas a fenómenos eustáticos, tectónicos y sedimentarios.

Las diferentes masas de agua de los océanos están caracterizadas por su temperatura, salinidad y contenido de oxígeno. Siendo los ostrácodos particularmente sensibles a estos parámetros, hay cierta relación entre la distribución de los bentónicos y la de las masas de agua que componen la estructura hidrológica de los océanos.

Los ostrácodos son utilizados también como indicadores de las **condiciones de oxigenación** de los fondos oceánicos. Ya mencionamos la capacidad de los filtradores para sobrevivir en ambientes disaeróbicos, de modo que la dominancia de *Platycopida*, aunque con baja diversidad en una asociación, estaría indicando este tipo de ambientes. Adicionalmente, ciertos ostrácodos de hábitos no filtradores han sido utilizados como indicadores de oxigenación de las aguas intersticiales. Así, según al-

gunos autores, existiría una relación positiva entre el tamaño del vestíbulo en *Krithe*, un género cosmopolita común en las profundidades batiales, y las condiciones de oxigenación de la interfase.

CONTAMINACIÓN AMBIENTAL

Los ostrácodos son utilizados en estudios de **contaminación ambiental**, dado que las especies euritópicas se tornan dominantes a medida que la polución se incrementa. No obstante, cabe aclarar que, al igual que el resto de la meiofauna, no soportan niveles de alta polución, y son incapaces de vivir en medios fuertemente contaminados. Un claro ejemplo lo constituyen las faunas del Mar Aral, que han sufrido un incremento de salinidad de 10‰ a 35‰ en solo 30 años como consecuencia del impacto antropogénico y de las condiciones climáticas que determinan una fuerte evaporación. Bajo estas condiciones, de las 11 especies presentes en 1960 solo *Cyprideis torosa* sobrevive en la actualidad. En Argentina, Kaesler *et al.* (1979) analizaron el efecto de la polución por hidrocarburos sobre la fauna de ostrácodos en el Estrecho de Magallanes.

TAFONOMÍA

También puede destacarse el valor de los ostrácodos en estudios de índole **tafonomía**. La morfología de valvas y caparazones, que facilita su transporte aun por corrientes débiles, y el crecimiento discontinuo, que da lugar a la presencia de juveniles, les otorga un gran potencial para los estudios bioestratinómicos. La presencia de selección por tamaño y el estudio de la relación entre adultos y juveniles permite inferir la presencia de transporte aun cuando no existan otras evidencias que lo indiquen (Browers, 1988; Whatley, 1988). La distinción, algunas veces dificultosa, entre sedimentos pelágicos y turbidíticos puede ser dilucidada en base a la abundancia y preservación de los ostrácodos. Asimismo, se ha sugerido que la longitud de las valvas puede ser usada para estimar el tamaño de grano original en rocas sedimentarias recristalizadas. También se ha demostrado su utilidad en la estimación de velocidad de sedimentación y energía y dirección de las paleocorrientes.

LOS OSTRÁCODOS Y LA PALEOBIOGEOGRAFÍA DE AMÉRICA DEL SUR

La Paleobiogeografía, establecida con independencia de los datos geológicos y geofísicos, ayuda no solamente a la reconstrucción paleogeográfica, sino también a la datación de las etapas de desplazamiento de las masas continentales, al conocimiento de la evolución topográfica de los fondos marinos, de los cambios climáticos y al establecimientos de corrientes oceánicas.

Las microfaunas de ostrácodos ordovícicos de la Precordillera de San Juan evidencian cierto grado de endemismo, al que no son ajenos otros grupos de invertebrados. Sin embargo, la presencia de los géneros *Berdanellina*, *Sacclatia*, *Ningulella* y *Ordovizona* indica afinidad con las regiones boreales de Báltica y Laurentia, mientras que los registros de *Pilla* y *Eodominina* muestran una relación con Australia, afinidad observada también en trilobites y braquiópodos. La ocurrencia de un importante número de taxones pandémicos entre los podocópodos podría estar relacionado con la preferencia de este grupo, durante el Paleozoico Temprano, por las aguas de mayor profundidad de la plataforma y del talud (Siveter, 1984).

En el Mesozoico, las profundidades oceánicas constituyeron una barrera física prácticamente infranqueable para los ostrácodos; el factor tectónico tuvo asimismo una influencia de peso en la distribución del grupo. Acompañando al desmembramiento de Gondwana se produjeron sistemas de fracturas afectando, por un lado, el noreste de América del Sur y el centro-oeste de África y por el otro, los extremos australes de América del Sur (en particular Argentina) y África (en particular Sudáfrica). En el norte la fracturación inicial produjo estructuras tipo graben paralelas a las actuales costas; en el extremo austral, las fracturas mayores son perpendiculares a los márgenes y de rumbo este-oeste. Como consecuencia de ello los continentes migraron a lo largo de la fractura de Malvinas de manera tal que, la comunicación física entre ambas regiones australes continuó hasta tiempos albianos, no existiendo, hasta ese momento, barreras oceánicas entre ambos (Dingle, 1984). Sin embargo, la dorsal de Río Grande-Walvis representó en algunos casos una barrera física efectiva para impedir la migración de los ostrácodos. Así, la distribución de *Procytherura* durante el Jurásico Temprano y Medio (Ballent y Whatley, 2000) con registros boreales y austra-

les, incluidos aquellos de Argentina, indican el carácter cosmopolita del taxón, avalando diversas rutas de migración hacia el sur a través del Tethys y del Corredor Hispánico (vía Protoatlántico, que comunicaba el Tethys occidental y el Pacífico oriental). Este género se volvió eminentemente austral durante el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano con registros en varias localidades gondwánicas, evidenciando una conexión, a través de Sudáfrica, entre el este de África e India y el extremo austral de América del Sur. La presencia de *Procytherura* en el oeste de África (Gabón) en tiempos posalbianos indica una conexión entre el Atlántico sur y norte a partir del Albiano, en dirección sur-norte, señalando también que la dorsal de Río Grande-Walvis, aunque efectiva para faunas de aguas profundas, permitió el pasaje de las de aguas someras.

Las similitudes entre las faunas de ostrácodos del Jurásico Tardío y Cretácico Temprano de varias áreas gondwánicas, tales como el extremo sur de América del Sur, la Plataforma de Malvinas, Sudáfrica, Tanzania, Madagascar, India y el oeste de Australia, refuerzan la teoría de la cercanía de estas masas continentales, ya que los ostrácodos involucrados fueron habitantes de plataformas marinas poco profundas

Durante el Jurásico Tardío y el Cretácico Temprano, en el nordeste del Brasil (cuenca Sergipe/Alagoas) y en África occidental (Gabón), las cuencas petrolíferas contienen asociaciones con taxones no marinos comunes (*Cypridea* y otros cypridoideos), lo que evidencia la contigüidad de ambos continentes (Colin y Dépêche, 1997). En las mismas regiones, las similitudes en base a especies marinas del Cretácico alto estudiadas por Viviers *et al.* (2000) avalan la migración a través del Atlántico sur.

En el Cretácico alto (Campaniano), los registros de las mismas especies de *Majungaella* en las cuencas del oriente brasileño, Patagonia argentina y Antártida (Fauth *et al.*, 2002) apoyan la presencia de vías de comunicación hacia el norte demostrando la existencia del océano Atlántico sur, y hacia el sur, vía el Pasaje de Drake. Por otro lado, *Majungaella* fue un taxón termófilo exclusivamente de distribución austral, de manera que su presencia en el Cretácico terminal del continente antártico indica temperaturas más elevadas que las actuales en esas altas latitudes.

La distribución de las especies del género marino bentónico *Brachyocythere*, característico del Cretácico, constituye otro ejemplo de la utilidad de los ostrácodos en paleogeografía. El re-

gistro de *B. sapucariensis* y formas afines en calizas del Cretácico Superior bajo (Cenomaniano-Turoniano) en el oriente ecuatoriano, noroeste peruano y sudoeste boliviano evidencia una conexión marina desde el norte – a través del actual territorio peruano – por medio de un brazo de mar de poca profundidad y aguas templadas, que permitió la formación de calizas (Rodrigo *et al.*, 1990). La presencia de *Brachyocythere cf. rhomboidalis* en Cuba central y en las cuencas africanas y brasileñas vinculadas al dominio atlántico, está indicando una comunicación marina durante el Cretácico Tardío entre el Caribe y los mares que se desarrollaron a partir de la apertura del Atlántico sur (Díaz-Collell *et al.*, 1998).

Las similitudes de ostrácodos de ambientes marinos neógenos profundos y del psicrosférico *Abyssocythere* en Cuba, Trinidad, norte de Italia y Cárpatos occidentales muestran la presencia de facies profundas en ambas márgenes del Tethys y su comunicación con la región del Caribe hacia fines del Mesozoico.

BIOESTRATIGRAFÍA

El hecho de que los ostrácodos sean organismos en su gran mayoría bentónicos y sensibles a los cambios ambientales, limita en cierta medida el potencial bioestratigráfico de los mismos. Sin embargo, la amplia distribución espacio-temporal que los caracteriza permite su desarrollo en casi todo tipo de facies marinas y continentales, incluso en aquéllas en las que otros tipos de fósiles no se encuentran.

Es así como, en ausencia de organismos planctónicos, los ostrácodos constituyen una buena herramienta bioestratigráfica, útil para establecer esquemas zonales que se han aplicado con éxito en la resolución de problemas paleobiogeográficos, de tectónica de placas y exploración de hidrocarburos, entre otros. Como ejemplo podemos mencionar al cypridoideo *Cypridea*, clásicamente utilizado en la delimitación estratigráfica de las entidades salobres y dulceacuícolas del norte de Europa conocidas bajo los nombres de *Purbeck* (Jurásico Superior) y *Wealden* (Cretácico Inferior) (Anderson, 1985).

Otra aplicación de ostrácodos marinos bentónicos a la estratigrafía es aquella referida a especies del género *Majungaella* a través del Cretácico en las cuencas Neuquina de Argentina y Austral del sur de Argentina y Chile (Figura 21. 13).

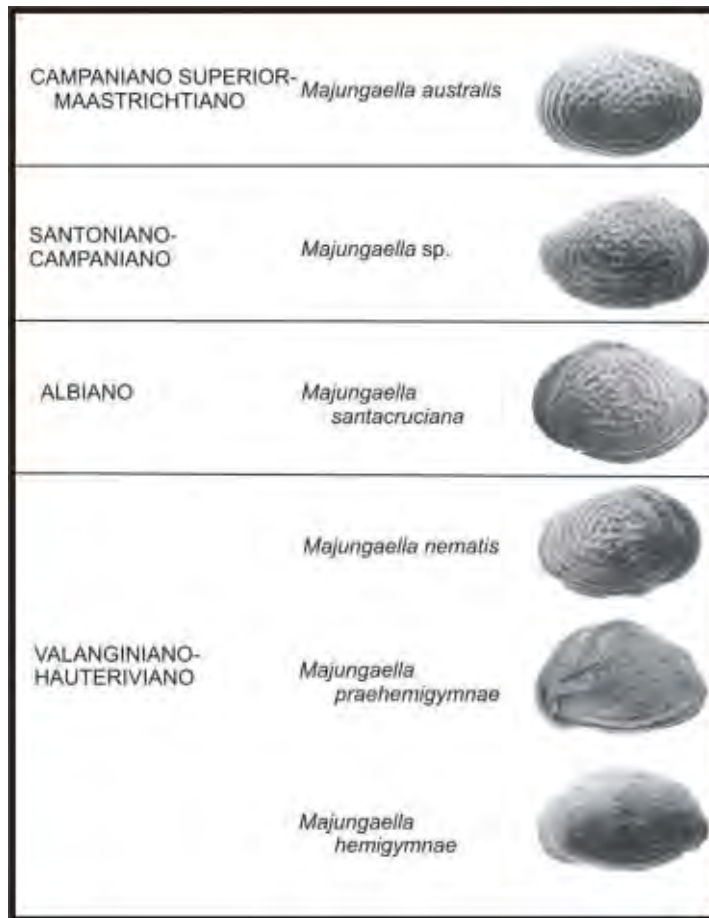


Figura 21. 13. Distribución estratigráfica de *Majungaella* (Podocopida, Cytheroidea), marino. Cretácico, cuenca Neuquina, Argentina y cuenca Austral del sur de Argentina y Chile (modificado de Ballent *et al.*, 1998).

BIOESTRATIGRAFÍA DE LOS OSTRÁCODOS EN LA ARGENTINA Y OTROS PAÍSES DE AMÉRICA DEL SUR

Los primeros registros de ostrácodos para la Argentina corresponden al Ordovícico de la Precordillera de San Juan. Los mismos han sido objeto de estudios taxonómicos por parte de Rossi de García (1975) y Rossi de García y Proserpio (1978), entre otros. Posteriormente, fueron revisados y actualizados (Schallreuter, 1996, Salas 2002 a, 2002 b, 2003) demostrando la gran diversidad del grupo en esos tiempos y aportando a su vez nuevos elementos de juicio en estudios paleogeográficos (Figura 21. 14). Se han descrito especies de Palaeocopida y Podocopida que componen dos asociaciones bien diferenciadas: la inferior se correlaciona bioestratigráficamente con la zona de *Paraglossograptus tentaculatus* (parte superior) de edad llanvirniana temprana, y la superior con la zona de *Nemagraptus gracilis* del Caradociano inferior. Las mismas permiten afinadas corre-

laciones entre secciones estratigráficas de la cuenca precordillerana (Salas, 2002 c). Los estudios sobre ostrácodos del Paleozoico Superior de la cuenca Tepuel-Genoa en Patagonia son escasos, aun cuando es frecuente su mención en trabajos sistemáticos de otros grupos de invertebrados. Se cuenta con el registro pionero de Rossi de García (1972) y más recientemente con el de Díaz Saravia y Jones (1999), pero su estudio es todavía incipiente, siendo un campo de investigación muy interesante con excelentes perspectivas futuras.

Para el Mesozoico (Triásico terminal, Jurásico y Cretácico) de la cuenca Neuquina, las faunas de ostrácodos marinos están compuestas básicamente por cytheroideos y cypridoideos subordinados. En el Jurásico Inferior (Hettangiano) se mencionan faunas de metacopinos. Existe una refinada calibración entre las microfau- nas provenientes de secciones estratigráficas de superficie y niveles de subsuelo con zonas amonitíferas, de otros invertebrados y de foraminíferos bentónicos (Riccardi *et al.*, 1999).



Figura 21. 14. Ostrácodos marinos. En todos los casos se ilustran en vista lateral externa. A-C. Palaeocopida, Ordovícico, Precordillera. A. *Chattertonella corrugata*, valva izquierda, amplete, unisurcada, borde dorsal recto, dos nódulos, superficie corrugada; B. *Cribobolbina* cf. *C. cribata*, valva derecha, amplete, ángulos cardinales bien definidos, velo, superficie con débil reticulación; C. *Cribobolbina cribata*, valva izquierda, levemente preplete, unisurcada, borde dorsal recto, superficie reticulada y con pequeñas papilas. D-F. Platycopida, cuenca Neuquina. D. *Cytherelloidea circumscripita*, Jurásico Inferior, caparazón, vista lateral derecha, costilla paralela a los bordes dorsal, posterior y ventral; E. *Cytherella australoamericana*, Paleoceno, valva derecha, superficie con puntuaciones; F. *Cytherella spirocostata*, Paleoceno, valva derecha, costilla en espiral; G. *Bairdiodea. Bythocypris* sp., Paleoceno, cuenca Neuquina, caparazón, vista lateral izquierda, superficie lisa; H-U. Cytheroidea. H. *Procytherura transversiplicata*, Jurásico Medio, cuenca Neuquina, valva derecha, costilla longitudinal media, reticulado intercostal, tubérculo ocular; I. *Sondagella theloides*, Cretácico Inferior, cuenca Neuquina, caparazón, vista lateral izquierda, costillas longitudinales, pequeñas papilas, tubérculo ocular; J. *Echinocythereis* sp., Holoceno, Atlántico sudoccidental, valva izquierda, superficie con pequeñas espinas; K. *Buntonia rocanortensis*, Paleoceno, cuenca Neuquina, valva izquierda, costillas longitudinales; L. *Trachyleberis weiperti*, Paleoceno, cuenca Neuquina, caparazón, vista lateral izquierda, superficie con tubérculos y tubérculo ocular; M. *Ambostracon bertelsae*, Plioceno, Atlántico sudoccidental, valva izquierda, tubérculo subcentral y ocular; N. *Austroaurila theeli*, Plioceno, Atlántico sudoccidental, valva derecha, superficie con retículo y tubérculo subcentral; O. *Cativella bensoni*, Plioceno, Atlántico sudoccidental, valva derecha, costillas longitudinales, retículo y tubérculo ocular; P-S. Holoceno, cuenca del Salado. P. *Hemicytherura chuiensis*, valva derecha, tubérculo ocular, costilla submarginal ventral marcada, superficie ornamentada por hoyuelos y punctas; Q. *Cytheretta punctata*, valva derecha con costillas longitudinales chatas y anchas, espacios intercostales con reticulación, tubérculo subcentral marcado; R. *Cornucoquimba lutziana*, valva izquierda con tubérculo subcentral, tubérculo ocular y costilla marginal que recorre los extremos anterior y ventral; S. *Oculocytheropteron micropunctatum*, valva derecha, superficie ornamentada por costillas cortas que forman un reticulado subpoligonal, costillas marginales subparalelas a los márgenes ventral y anterior, espacios intercostulares con punctas; T-U. Holoceno, golfo de Vizcaya, Francia. T. *Cytheropteron alatum*, proceso alar subtriangular muy marcado y proceso caudal medial agudo; U. *Krithe* sp., proceso caudal ventral subredondeado.

Las microfaunas marinas del Cretácico Superior y Terciario de Patagonia son numerosas y han sido estudiadas ininterrumpidamente desde 1970, estableciéndose correlaciones con zonas bioestratigráficas de foraminíferos planctónicos y nanofósiles. Estos datos fueron resumidos por Echevarría (1984). Los ostrácodos del límite Cretácico-Terciario se hallan exhaustivamente estudiados (Bertels, 1995), distinguiéndose taxones endémicos tales como *Neoveenia*, *Rocaleberis* y *Wichmannella* y otros que reflejan claras conexiones gondwánicas, como *Togoina*, *Nigeria* y *Afranticythereis*. Delimitan el pasaje Cretácico-Terciario, entre otras, las especies *Togoina cretacea*, *T. seminornata*, *Nigeria punctata*, *Wichmannella cretacea*, *W. magna*, *Rocaleberis araucana* y *Afranticythereis venusta* del Maastrichtiano, y *Togoina argentinensis*, *Wichmannella meridionalis*, *Rocaleberis nascens* y *Afranticythereis schilleri* del Daniano inferior (Figura 21. 14).

Marengo (2000) caracterizó los depósitos terciarios relacionados con la transgresión Entrerriense-Paranense (Mioceno Medio-Tardío) en la cuenca Chacoparanense y noroeste argentino, en base a microfósiles calcáreos, incluidos los ostrácodos.

Es abundante la bibliografía sobre los ostrácodos cuaternarios y recientes de la plataforma continental atlántica del Brasil, Argentina e islas Malvinas (Whatley y Cusminsky, 2002; Whatley et al., 1997, 1998). Los ostrácodos de ambientes transicionales recuperados de depósitos cuaternarios en la costa de la provincia de Buenos Aires han permitido la caracterización paleoecológica de los ambientes asociados a los

últimos eventos transgresivos. Bertels y Martínez (1997) y Bertels-Psotka y Laprida (1998) estudiaron los depósitos relacionados con las transgresiones Querandinense y Platense en el ámbito del estuario de Bahía Blanca y la cuenca del Salado, respectivamente.

A lo largo del borde atlántico brasileño las variadas microfaunas de ostrácodos cretácicos también han demostrado ser elementos útiles para caracterizar las asociaciones bentónicas (Viviers et al., 2000).

Los ostrácodos provenientes de las cuencas intracratónicas del Cretácico y Terciario Inferior del centro-oeste de América del Sur (Bolivia, Ecuador, Perú), también han sido objeto de estudio, en muchos casos estableciéndose correlaciones locales con los foraminíferos planctónicos acompañantes (Durán y Salazar, 1990; Rodrigo et al., 1990, Musacchio, 1990). Respecto a las áreas caribeñas, cuyos ostrácodos del Cretácico Tardío y Neógeno son conocidos desde mediados del siglo pasado merced a los trabajos de Van der Bold, merecen especial atención las recientes investigaciones sobre los ostrácodos de Cuba, los que tienen importantes implicancias paleogeográficas debido a sus afinidades con otras cuencas caribeñas y del nordeste del Brasil y África occidental.

Una mención aparte merecen los ostrácodos no marinos dada la ubicuidad de los mismos. Hasta el momento no hay registros de éstos en el Paleozoico de Argentina, siendo las microfaunas del Paleozoico Superior de la cuenca de Paraná las mejor representadas en territorios del Brasil (Sohn y Rocha Campos, 1990), Para-



Figura 21. 15. Ostrácodos no marinos de la República Argentina. En todos los casos se ilustran en vista lateral externa. A-B. Cretácico Inferior, Patagonia. A. *Cypridea craigi*, valva izquierda, espinas cónicas, papilas y puntuaciones, pico bien desarrollado; B. *Cypridea australis*, valva izquierda, puntuaciones fuertes, subpoligonales y papilas de tamaños variados, pico fuerte y moderadamente agudo; C-E. Paleógeno, cuenca Neuquina. C. *Ilyocypris* sp., superficie reticulada con tubérculos expandidos; D. *Limnocythere* sp., valva izquierda, superficie con reticulado subpoligonal; E. *Cypridopsis (Prionocypris)* sp., caparazón, vista lateral derecha, mayor altura en la parte media; F-H. Oligoceno. F. *Candonaa? mapuche*, caparazón, vista lateral derecha, margen dorsal muy convexo, anterior muy oblicuamente redondeado; G. *Eucandona? patagonica*, caparazón, vista lateral derecha, margen dorso-posterior muy oblicuo; H. *Alicenula?* sp., caparazón elongado, vista lateral derecha, borde charnelar subrecto, ventral sinuoso; I-K. Mioceno, Patagonia. I. *Candonaa?* sp. aff. *C.? mapuche*, caparazón, vista lateral derecha, mayor altura coincidente con la mitad del largo; J. *Cyprinotus australis*, molde interno de caparazón, vista lateral derecha, margen dorsal muy convexo; K. *Limnocythere colloncurensis*, molde interno, vista lateral derecha, margen dorsal recto, superficie reticulada; L-M. Pleistoceno, cuenca del Salado. L. *Cyprideis multidentata*, valva derecha, superficie externa con puntas poco marcadas y denticulación en el margen ántero-ventral; M. *Perissocytheridea krommelbeini*, valva derecha, superficie tuberculada, con tubérculo ocular bien diferenciado e incipiente proceso alar, superficie externa con hoyuelos subcirculares marcados y finas costillas marginales subparalelas al margen anterior; N-Q. Holoceno, provincia de Buenos Aires. N. *Candonopsis brasiliensis*, valva izquierda; O. *Heterocypris* sp., valva izquierda; P. *Chlamydotheca* sp., valva derecha con espina póstero-ventral; Q. *Cytheridella ilosvayi*, valva izquierda con marcado surco ántero-dorsal y superficie con puntas marcadas.

guay (Zabert, 1985) y Uruguay (Díaz Saravia y Herbst, 2001).

Durante el Cretácico, los depósitos continentales, a veces con leve influencia marina, están ampliamente distribuidos en el territorio argentino, ya como cuerpos de agua dulce o salobre desligados de acontecimientos marinos, o como una etapa preliminar o remanente de ingresiones marinas, que se inician o finalizan con depósitos hipohalinos. Se citan ostrácodos en las cuencas del noroeste, del Neuquén y Mendoza y de San Jorge. Especies de *Cypridea*, *Ilyocypris* y cytheroideos junto a algas caráceas han sido utilizadas para caracterizar bioestratigráficamente y correlacionar las cuencas continentales mesozoicas de la Argentina (Musacchio, 1989, 1990) (Figura 21. 15). Especies de cypridoideos son utilizadas en China y Brasil para establecer correlaciones locales entre las extensas cuencas continentales mesozoicas en cada uno de esos países (Pang Qiqing y Whatley, 1990; Dias Brito *et al.*, 2001).

Más escasos son los registros de ostrácodos continentales en el Terciario argentino, si bien faunas del Oligoceno (Bertels-Psotka y Cusminsky, 1999) y del Mioceno (Bertels-Psotka, 2000) fueron descriptas para la región patagónica (Figura 21. 15).

En el Cuaternario, cabe mencionar los trabajos pioneros de Zabert (1981) y Zabert y Herbst (1986) sobre ostrácodos pleistocenos del noreste argentino; mientras que los cuaternarios de ambientes continentales están recibiendo creciente atención, como consecuencia de su aplicabilidad en estudios paleoclimáticos, en particular en las regiones patagónica (Cusminsky y Whatley, 1996; Whatley y Cusminsky, 1999) y pampeana (Laprida *et al.*, 2004) (Figura 21. 15).

EVOLUCIÓN

Las primeras valvas y caparazones calcificados asignables indudablemente a ostrácodos datan del Ordovícico. A partir de ese momento y a lo largo de su historia evolutiva estos artrópodos han sufrido una espectacular radiación y su registro en la columna geológica ha sido constante.

El Ordovícico Temprano se caracteriza por una gran diversidad de ostrácodos probablemente asociada con un período transgresivo, el desarrollo de las plataformas continentales y la consecuente aparición de nichos apropiados. Es así como ya en estos momentos, hace unos 500 m.a., están presentes los grandes leperditicópodos y aparecen los primeros palaeocópodos, que van a dominar hasta el Devónico, además de los primeros podocópodos y myodocópodos pelágicos (entomozoideos). A fines del Paleozoico disminuyen los palaeocópodos y aparecen los primeros ostrácodos no marinos (darwinuloideos y cypridoideos). Hacia el Triásico se extinguen casi por completo los Palaeocopida, y algunos podocópodos sobreviven a la extinción permotriásica. Aparecen entonces nuevos linajes de podocópodos, más precisamente de cytheroideos, constituyéndose en el grupo dominante durante el Mesozoico y todo el Cenozoico. Las asociaciones marinas del Triásico Tardío y Jurásico Temprano son poco diversificadas y están representadas por los extinguidos metacopinos. Las facies lacustres y salobres mesozoicas, ampliamente distribuidas como consecuencia de la regresión triásica, contienen mayormente cypridoideos no marinos, darwinuloideos y cytheroideos no marinos. La preferencia de estos grupos por tales ambientes se mantiene aún en la actualidad. Los

myodocópidos decayeron durante el Mesozoico y Cenozoico, siendo actualmente habitantes pelágicos de mar abierto. Las faunas psicrosféricas de ambientes marinos profun-

dos se han desarrollado a partir del Cretácico Tardío coincidente con una etapa de expansión de fondos oceánicos y la apertura del océano Atlántico.

BIBLIOGRAFÍA

- Adamczak, F. 1961. «Eridostraca»- A new Suborder of ostracods and its phylogenetic significance. *Acta Palaeontologica Polonica* 6: 29-94.
- Anderson, F. W. 1985. Ostracod faunas in the Purbeck and Wealden of England. *Journal of Micropalaeontology* 4: 1-68.
- Ballent, S. C. y Whatley, R. 2000. The distribution of the Mesozoic ostracod genus *Procytherura* Whatley: palaeogeographical implications with special reference to Argentina. *Alcheringa* 24: 229-242.
- Ballent, S.C., Ronchi, D.I. y Whatley, R. 1998. The ostracod genus *Majungaella* Grekoff in Argentina. *Revista Geológica de Chile* 25: 45-55
- Bate, R. 1972. Phosphatized ostracods with appendages from the Lower Cretaceous of Brazil. *Palaeontology* 16: 379-393.
- Bertels, A. 1995. The Cretaceous-Tertiary boundary in Argentina and its ostracodes. En: J. Ríha (ed.), *Ostracoda and Biostratigraphy*, Balkema, Rotterdam, Brookfield. *Proceedings of the Twelfth International Symposium on Ostracoda* (Praga, 1994). pp. 163-170.
- Bertels, A. y Martínez, D. 1997. Ostrácodos holocenos de la desembocadura del Arroyo Napostá Grande, sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 29: 29-69.
- Bertels-Psotka, A. 2000. Ostrácodos (Arthropoda, Crustacea) de hábitat límnic de la Formación Collón-Curá, provincia del Chubut. *Ameghiniana* 37 (1): 39-45.
- Bertels-Psotka, A. y Cusminsky, G.C. 1999. Nuevas especies de ostrácodos de la Formación Ñirihuau (Oligoceno) en su área tipo (alrededores de San Carlos de Bariloche), provincia de Río Negro, República Argentina. *Ameghiniana* 36 (1): 71-81.
- Bertels-Psotka, A. y Laprida, C. 1998. Ostrácodos y paleoambientes holocenos del nordeste de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 35 (2): 151-162.
- Brasier, M. 1980. *Microfossils*. Allen & Unwin, Londres. 194 pp.
- Browsers, E. M. 1988. Palaeobathymetry on the continental shelf based on examples using ostracods from the Gulf of Alaska. En: P. De Dekker y J-P. Peypouquet (eds.), *Ostracoda in the Earth Science*. Elsevier. pp. 55-76.
- Colin, J. P. y Dépêche, F. 1997. Faunes d'ostracodes lacustres des bassins intra-cratoniques d'âge albatien en Afrique de l'Ouest (Cameroun, Tchad) et au Brésil: considérations d'ordre paléoécologique et paléobiogéographique. *Africa Goescience Review* 4: 431-450.
- Cusminsky, G. C. y Whatley, R. 1996. Quaternary non-marine ostracods from lake beds in Northern Patagonia. *Revista Española de Paleontología* 11: 143-154.
- Díaz Brito, D., Musacchio, E. A., de Castro, J. C., Maranhão, M.S., Suárez, J. M. y Rodrigues, R. 2001. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil- concepções basadas en dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. *Revue de Paléobiologie* 20: 245-304.
- Díaz-Collell, M. L., Viviers, M. C. y Sánchez-Arango, J. P. 1998. Estudios taxonómicos y bioestratigráficos de las asociaciones de ostrácodos de formaciones del Cretácico tardío en Cuba central. Reunión conjunta de los proyectos PICG/UNESCO 362 y 381, Correlaciones Mesozoicas en el Atlántico sur, Cretácico Boreal y Tethysiano (La Habana, 1998). *Geología y Minería '98, Memorias* 2: 277-279.
- Díaz Saravia, P. y Herbst, R. 2001. Ostrácodos dulceacuícolas de la Formación Yaguari, Pérmico Superior, R. O. del Uruguay. *Ameghiniana* 38 (2): 213-218.
- Díaz Saravia, P. y Jones, P. J. 1999. New Carboniferous (Namurian) glaciomarine ostracods from Patagonia, Argentina. *Journal of Micropalaeontology* 18: 97-109.
- Dingle, R. V. 1984. Mid-Cretaceous Ostracoda from Southern Africa and the Falkland Plateau. *Annals of the South African Museum* 93: 97-211.
- Durán, G. y Salazar, E. 1990. Estudio bioestratigráfico del Cretácico Superior en el Ecuador. En: W. Volkheimer (ed.), *Bioestratigrafía de los sistemas regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, (Mendoza) 2: 553-567.
- Echevarría, A. E. 1984. B-Ostrácodos. En Capítulo II-7, Los microfósiles. *Relatorio del Noveno Congreso Geológico Argentino* (S. C. de Bariloche, 1984): 502-513.
- Fauth, G., Seelig, J., Luther, A. y Bengtson, P. 2002. Ostracodes do Cretáceo Superior da Bacia de James Ross, Antártica. *Boletim do 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil/2º Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur*: 187-190.
- Horne, D.J., Cohen, A. y Martens, K., 2002. Taxonomy, morphology and biology of quaternary and living Ostracoda. En: J. Holmes y A. R. Chivas (eds.), *The Ostracoda Applications in Quaternary Research*. American Geophysical Union, Washington D.C. Geophysical Monograph 131: 5-36.
- Hou, X., Siveter, D.J., Williams, M., Waloszek, D. y Bergström, J. 1996. Appendages of the Arthropod *Kumingella* from the Early Cambrian of China: its bearing on systematic position of the Bradoriida and the fossil record of Ostracoda. *Philosophical Transactions Royal Society of London B* 351: 1131-1145.
- Kaesler, R. L., Smith S. y Whatley R. C. 1979. Ostracoda and petroleum pollution in the Strait of Magellan. En: N. Krstic (ed.), *Taxonomy, biostratigraphy and distribution on Ostracoda. Proceedings 7º International Symposium on Ostracoda. Serbian Geological Society Belgrade*. pp. 237-247.

- Laprida, C., Gómez, A., Rosemblat, A. y Castañeda, E. 2004. Cambios ambientales en la Laguna de Chascomús mediante el análisis de ostrácodos y datos históricos: estudio preliminar. *22ª Reunión Científica de la Asociación Argentina de Geofísicos y Geodestas* (Buenos Aires, Septiembre 2004). Resúmenes: 82-83.
- Latreille, P. A. 1806. *Genera crustaceorum et insectorum*. Volumen 1. Paris et Argentorati, Amand Koenig, bibliopolarumum. 303 pp.
- Marengo, H. G. 2000. Rasgos micropaleontológicos de los depósitos de la trasgresión Entrerriense-Paranense en la cuenca Chaco-Paranense y Noroeste Argentino. En: F. G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina*. Instituto Superior de Correlación Geológica (INSUGEO), Serie de Correlación Geológica 14. pp. 29-45.
- Moore, R.C. y Pitrat C. W. (eds.). 1961. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q Arthropoda 3. Crustacea. Ostracoda*. Geological Society of America and University of Kansas Press. 442 pp.
- Musacchio, E. A. 1989. Biostratigraphy of the non-marine Cretaceous of Argentina based on calcareous microfossils. En: J. Wiedmann (ed.), *Cretaceous of the Western Tethys. Proceedings of the Third International Cretaceous Symposium* (Tübingen, 1987). pp. 812-850.
- Musacchio, E. A. 1990. Non-marine Cretaceous ostracods from Argentina and their palaeobiogeographical relationships. En: R. Whatley y C. Maybury (eds.), *Ostracoda and Global Events*, British Micropalaeontological Society Publication Series and Chapman & Hall. pp. 557-569.
- Pang Qiqing y Whatley, R. 1990. The biostratigraphical sequence of Mesozoic non-marine ostracod assemblages in northern China. En: R. Whatley y C. Maybury (eds.), *Ostracoda and Global Events*. British Micropalaeontological Society Publication Series and Chapman & Hall. pp. 239-250.
- Riccardi, A.C., Damborenea, S. E., Manceñido, M. O. y Ballent, S. C. 1999. El Jurásico y Cretácico de la Precordillera Principal y la cuenca Neuquina. 3. Biostratigrafía. En: R. Caminos (ed.), *Geología Argentina*. Subsecretaría de Minería de la Nación, Servicio Geológico Minero Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 29. pp. 419-432.
- Rodrigo, L. A., Branisa, L. y Musacchio, E. A. 1990. Las cuencas de los Grupos Puca y Tacurú (Cretácico-Terciario Inferior) de Bolivia. En: W. Volkheimer (ed.), *Biostratigrafía de los sistemas regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, (Mendoza) 2. pp. 569-623.
- Rossi de García, E. 1972. Ostrácodos del Carbonífero del Sistema de Tepuel. *Revista Española de Micropaleontología* 4: 27-29.
- Rossi de García, E. 1975. Cuyanocopina, un nuevo suborden de Ostracoda paleozoico. *Primer Congreso de Paleontología y Biostratigrafía* (Tucumán, 1975), Actas 1: 59-76.
- Rossi de García, E. y Proserpio, C. 1978. Ostrácodos ordovícicos de la Precordillera de San Juan (Hoja 18c, San José de Jáchal). *Ameghiniana* 15 (3-4): 391-405.
- Salas, M. J. 2002 a. Ostrácodos binodicopas del Ordovícico de la Precordillera de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 39 (1): 41-58.
- Salas, M. J. 2002 b. Ostrácodos podocopas del Ordovícico de la Precordillera de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 39 (2): 129-149.
- Salas, M. J. 2002 c. Análisis bioestratigráfico de la fauna de ostrácodos llanvirmanianos y caradocianos de la Precordillera de San Juan, Argentina. En: C. A. Cingolani, N. Cabaleri, E. Linares, M. G. López de Luchi, H. O. Otera y H. O. Panarelo (eds), *Actas 15 Congreso Geológico Argentino* (Calafate, 2002), Artículo breve, tomo 1: 566-571.
- Salas, M. J. 2003. Ostrácodos palaeocopas, leicopas y eridostracas del Ordovícico de la Precordillera de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 40 (3): 345-360.
- Schallreuter, R. E. L. 1973. Die Ostracodengattung *Hyperchilarina* und das *Aparchites*-Problem. *Geologiska Föreningens Stockholm Förhandlingar* 95: 37-49.
- Schallreuter, R. E. L. 1993. Ostrakoden aus ordovizischen Geschieben II. *Geologie und Paläontologie Westfalen* 27 (Beiträge Zur Geschiebekunde Westfalens II). 273 pp.
- Schallreuter, R. E. L. 1996. Ordovizische Ostracoden Argentinien II. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 79. pp. 139-169.
- Siveter, D. 1984. Habitats and mode of life of Silurian ostracodes. *Special Paper of Palaeontology* 32: 71-85.
- Siveter D. J., Williams, M. y Waloszek D. 2001. A phosphatocopid crustacean with appendages from the Lower Cambrian. *Science* 293: 479-481.
- Siveter, D. J., Sutton, M., Briggs, D.E.G. y Siveter, D. J. 2003. An ostracode crustacean with soft parts from the Lower Silurian. *Science* 302: 1747-1751.
- Sohn, I. G. y Rocha Campos, A. G. 1990. Late Palaeozoic (Gondwanan) ostracodes in the Corumbataí Formation, Paraná Basin, Brazil. *Journal of Paleontology* 64 (1): 116-128.
- Van Morkhoven, F.P.F.M. 1959. *The morphology, taxonomy and economic use of post-Paleozoic ostracoda. Part 1: General*. Bataafse Internationale Petroleum Maatschappij N.V. Exploration and Production. Paleontological Section. Shell. La Haya. 204 pp.
- Viviers, M. C., Koutsoukos, E. A. M., da Silva-Telles Jr., A. y Bengtson, P. 2000. Stratigraphy and biogeographic affinities of the late Aptian-Campanian ostracods of the Potiguar and Sergipe basins in northeastern Brazil. *Cretaceous Research* 21: 407-455.
- Whatley R. C. 1988. Population structure in ostracods: some general principles for the recognition of palaeoenvironments. En: P. De Dekker y J-P. Peypouquet (eds.), *Ostracoda in the Earth Science*. Elsevier. pp. 245-256.
- Whatley, R. C. y Cusminsky, G. C. 1999. Lacustrine Ostracoda and late Quaternary palaeoenvironments from the Lake Cari-Laufquen region, Río Negro province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 151: 229-239.
- Whatley, R. C. y Cusminsky, G. 2002. Upper Pliocene Ostracoda from the Burdwood Bank, SW Atlantic. *Revista Española de Micropaleontología* 34: 53-80
- Whatley, R., Moguilevsky, A., Chadwick, J., Toy, N. y Feijó Ramos, M. I. 1998. Ostracoda from the south west Atlantic. Part III. The Argentinian, Uruguayan and southern Brazilian Continental Shelf. *Revista Española de Micropaleontología* 30: 89-116.

- Whatley, R., Moguevsky, A., Toy, N., Chadwick, J. y Feijó Ramos, M. I. 1997. Ostracoda from the south west Atlantic. Part II. The littoral fauna from between Tierra del Fuego and the Río de La Plata. *Revista Española de Micropaleontología* 29: 5-83.
- Zabert, L. L. 1981. Ostrácodos cuaternarios de Taco Pozo (provincia del Chaco, Argentina) con algunas consideraciones paleoecológicas. *FACENA* 4: 77-87.
- Zabert, L. L. 1985. Ostrácodos de agua dulce del Pérmico Superior de Colonia Independencia (Depto Guaira), Paraguay. *Ameghiniana* 22 (1-2): 121-131.
- Zabert, L. L. y Herbst, R. 1986. Ostrácodos pleistocénicos del arroyo Perucho Verna, provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 23 (3-4): 213-224.

| Cristina Scioscia

INTRODUCCIÓN

Los quelicerados son artrópodos terrestres y acuáticos que incluyen actualmente a los cangrejos cacerola o xifosuros, a los arácnidos (escorpiones, arañas y ácaros, entre otros), a las arañas de mar o pycnogónidos, y a grupos totalmente extinguidos como los grandes escorpiones de mar o euryptéridos, algunos de los cuales llegaron a medir más de 2 m de largo.

El registro fósil dejado por las formas marinas indica que los Chelicerata tuvieron su origen en el período Cámbrico o incluso Proterozoico Tardío. Sus representantes vivientes sin embargo, son mayoritariamente terrestres, como todos los arácnidos que, con excepción de algunos ácaros que han devenido secundariamente acuáticos, se han adaptado virtualmente a todos los ambientes y formas de vida imaginables.

Los quelicerados son los únicos artrópodos que carecen de antenas y mandíbulas, lo que quizás constituya la característica más notoria del grupo.

ANATOMÍA

CARACTERES GENERALES DEL CUERPO

El cuerpo de un quelicerado se divide en 2 tagmas: **prosoma** (o cefalotórax) y **opistosoma** (o abdomen). El prosoma lleva 6 pares de apéndices unirrámeos: **quelíceros** (primer par), **pedipalpos** (segundo par) y 4 pares de apéndices o patas locomotoras. El abdomen, en algunos grupos, puede llevar apéndices modificados, no locomotores.

PROSOMA Y OPISTOSOMA

El prosoma está compuesto por el **acron** y 6 somitos posorales que llevan apéndices. El

opistosoma se halla integrado por hasta 12 somitos que pueden tener apéndices laminares, otros muy modificados, vestigios de ellos o carecer totalmente de apéndices; también suele haber una extensión posanal: el **telson** o **aguijón** de escorpiones y el **flagellum** de uropígidios y palpígrados.

Ambos tagmas pueden estar subdivididos según el grupo que se trate.

Usualmente el prosoma se halla cubierto dorsalmente por un exoesqueleto llamado **escudo**, **caparazón** o **carapacho** que esconde la segmentación original, mientras que en el opistosoma, la segmentación es evidente en casi todos los grupos, con excepción de xifosuros, arañas superiores y ácaros.

En el prosoma, además del exoesqueleto ectodérmico con sus apodemas que sirven de puntos de inserción muscular, existe un esqueleto interno mesodérmico, el **endoesternito**, usualmente con forma de lámina horizontal y situado por encima del ganglio subesofágico, donde se insertan los músculos de las patas.

El prosoma está especializado para la ingestión de alimentos y la locomoción, y el opistosoma para la digestión, la respiración y la reproducción. El séptimo segmento posoral (primero abdominal) forma la unión entre el prosoma y el opistosoma y puede estar completamente adosado al prosoma o, en algunos grupos, hallarse reducido a un pedicelo. Los gonoporos se ubican en la región esternal del octavo segmento; a veces, dicho esternito se encuentra desplazado hacia adelante y puede llegar a ubicarse entre las coxas del último par de patas; debido a esto, el séptimo segmento suele quedar ventralmente reducido o se pierde totalmente.

QUELÍCEROS

Constituyen el primer par de apéndices unirrámeos, posorales en el embrión y

preorales en el adulto, formados por dos o tres artejos, dedicados fundamentalmente a la alimentación, usadas en general para desgarrar las presas. Pueden tener forma de quela o pinza, subquela e incluso, estar transformados en estiletos en algunos ácaros (Figura 22. 1).

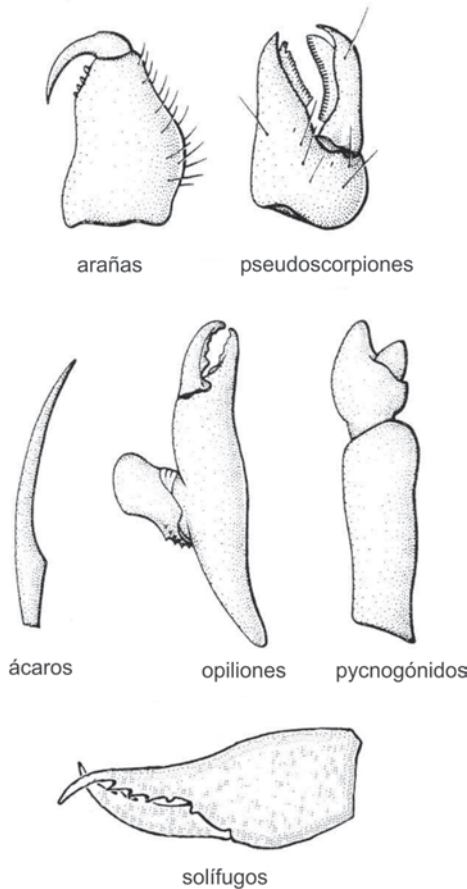


Figura 22. 1. Quelíceros representativos de algunos Chelicerata (modificado de Vachon y Legendre, 1985).

Los quelíceros de xifosuros, euryptéridos, escorpiones, opiliones, palpígrados y algunos ácaros están formados por tres segmentos, los dos últimos constituyen una quela donde el artejo distal es el dedo móvil de la pinza. En arañas, amblipígididos, uropígididos y esquizómidos los quelíceros presentan dos artejos, pero no forman una pinza, son subquelados, y se los denomina quelíceros «en navaja» dado que el artejo basal es fijo y robusto y el distal una especie de colmillo o uña, que rebate sobre el primero con un movimiento similar al que realiza la cuchilla de una navaja. En las arañas sirven también para inyectar el veneno en las presas; por su interior corre el conducto de las

glándulas de veneno, ubicadas en el cefalotórax, que desemboca en un orificio próximo al ápice de la uña del quelíceros. Los ricinúlidos tienen quelíceros compuestos por dos artejos en forma de quela. En solífugos y pseudoescorpiones, los quelíceros también están formados por dos artejos, pero éstos no constituyen quela ni subquela, sino una pinza con los dos artejos de forma y tamaño semejante, con un dedo fijo dorsal y otro móvil ventral. En pseudoescorpiones desembocan glándulas sericígenas cuya seda utilizan para la formación de capullos o nidos, y en solífugos se aloja el órgano copulador de los machos.

PEDIPALPOS

Corresponden al segundo par de apéndices unirrámeos, los que pueden modificarse para realizar distintas funciones. En xifosuros y euryptéridos no presentan particularidades y morfológicamente tienen la misma estructura que una pata caminadora, con enditas coxales transformadas en gnatobases. En escorpiones, pseudoescorpiones y uropígididos, los pedipalpos forman una gran pinza utilizada para la captura e inmovilización de presas y para defensa; en escorpiones y pseudoescorpiones son las estructuras de mayor captación sensorial debido a una gran abundancia de mecanorreceptores (**tricobotrias**) distribuidos en su superficie. En arañas, los pedipalpos retienen gnatobases bien desarrolladas en el segmento basal (**coxa**), llamadas usualmente **láminas maxilares**; adicionalmente, en los machos de arañas, los tarsos de los pedipalpos están modificados para alojar al órgano copulador, para el almacenamiento y la transferencia del esperma. Los opiliones también presentan gnatobases y en ricinúlidos y uropígididos los segmentos proximales de los pedipalpos se fusionan en la línea media formando una placa coxoesternal común.

Quelíceros y pedipalpos están especializados para una enorme variedad de funciones en los distintos grupos, incluyendo alimentación, defensa, percepción sensorial, locomoción y cópula.

APÉNDICES LOCOMOTORES

Todos los adultos poseen 4 pares de apéndices que son patas locomotoras, excepto en los amblipígididos, cuyo primer par es anteniforme y cumple una evidente función sensorial. Las patas están normalmente formadas por siete artejos: coxa, trocánter, fémur, patella, tibia,

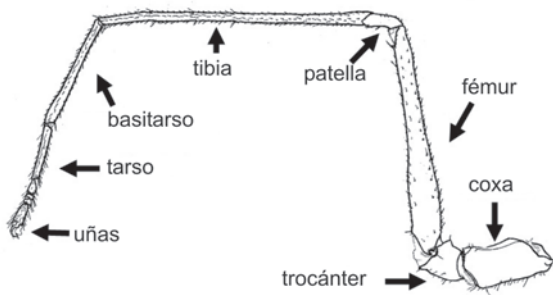


Figura 22. 2. Apéndice ambulatorio generalizado de un quelicerado (modificado de Millot, 1949).

basitarso (también llamado protarso, tarso I o metatarso) y tarso propiamente dicho (tarso II o pretarso) que se prolonga en un postarso con uñas (Figura 22. 2).

Sobre este patrón básico, existen variaciones dentro de los grupos, como las tibias, basitarsos y tarsos multiartejados de la pata I de los amblypígididos, tarsos subdivididos de las patas posteriores de solífugos y ricinúlidos o la reducción de artejos en las patas de algunos ácaros parásitos. En xifosuros, existen gnatobases en los tres primeros pares de apéndices ambulatorios.

APÉNDICES ABDOMINALES

Estos apéndices no son utilizados para la locomoción, con excepción de las patas branquíferas, branquias en libro o **filobranquias** de los xifosuros que, además de su función respiratoria, también se emplean para la natación. Los xifosuros poseen 7 pares de apéndices abdominales: los primeros son los *chilaria* (**quilarios**), ubicados entre las coxas del cuarto par de patas, pero pertenecientes al primer segmento abdominal, formados por un único artejo con pelos y espinas y que funcionan como gnatobases; el opérculo genital integrado por la fusión de los apéndices del segundo segmento y 5 pares de patas branquíferas en los segmentos subsiguientes (Figura 22. 5). Los embriones de los arácnidos presentan primordios de apéndices que luego desaparecen o persisten en los adultos transformados en opérculo genital, pulmones en libro (o **filotráqueas**), peines sensoriales (en escorpiones) o hilanderas (en arañas).

SISTEMA DIGESTIVO

Los quelicerados no poseen mandíbulas para morder o masticar; ingieren el alimento en forma líquida o semilíquida. La mayoría de las

especies predigieren los alimentos mediante la inyección de jugos gástricos sobre la presa y luego, succionan el fluido resultante. La localización de la boca varía en los distintos órdenes. Básicamente el tracto digestivo responde al modelo artropodiano. El intestino anterior o estomodeo a menudo está especializado por sectores; en los xifosuros se curva hacia adelante formando un esófago, un buche y una molleja con crestas internas esclerotizadas que pulverizan las partículas ingeridas. En los arácnidos, partes del estomodeo se transforman en órganos de bombeo que succionan el alimento licuado. En escorpiones esta función se lleva a cabo mediante una faringe muscular y en arañas por un complejo estómago suctor. El intestino medio porta ciegos digestivos pares y es el sitio de la digestión química final y de la absorción. Aparentemente, las enzimas producidas por la pared del intestino medio y secretadas al lumen solo realizan una digestión extracelular proteica preliminar; la degradación final tendría lugar en las células de los ciegos digestivos después de la absorción. El intestino medio puede expandirse y formar una bolsa estercoral, cerca de su unión con el corto recto (o proctodeo), el cual desemboca en el ano en el último segmento abdominal (Figura 22. 19).

SISTEMA RESPIRATORIO

Los órganos de intercambio gaseoso de los xifosuros son únicos entre los quelicerados. La presencia de branquias está obviamente asociada al estilo de vida acuático. La estructura de las branquias en libro provee una amplia superficie para el adecuado intercambio gaseoso; cada branquia presenta cientos de delgadas láminas que se asemejan a las páginas de un libro (filobranquias). Los euryptéridos también portaban 4 pares de apéndices branquíferos en los segmentos III a VI. Los arácnidos realizan el intercambio gaseoso a través de filotráqueas o «pulmones en libro» (escorpiones, uropígididos, esquizómidos, amblypígididos, y algunas arañas), tráqueas tubulares que no difieren mayormente de las de los insectos (pseudoescorpiones, solífugos, opiliones, ricinúlidos, ácaros y algunas arañas) o ambas estructuras al mismo tiempo (la mayoría de las arañas); algunos grupos, por su pequeño tamaño o sus hábitos de vida han perdido las estructuras respiratorias y el intercambio gaseoso es cutáneo (palpígrados y ciertos ácaros).

Cada pulmón se forma a partir de una hendidura (espiráculo o estigma respiratorio), como una invaginación del tegumento (cutícula más

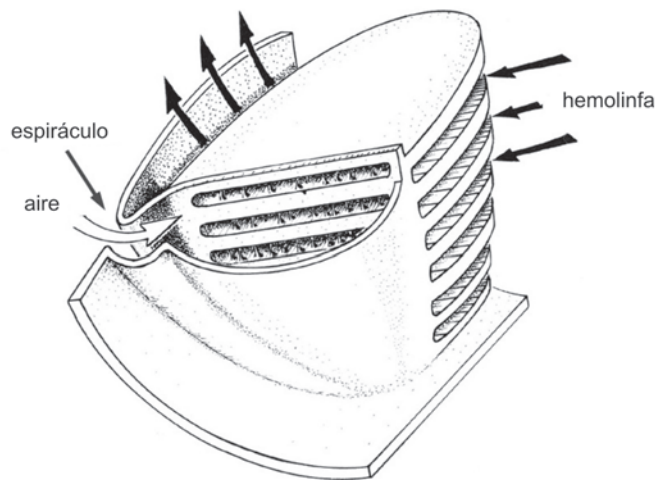


Figura 22. 3. Estructura de un pulmón o filotráquea de arácnido (modificado de Kaestner, en Foelix, 1996).

una delgada hipodermis) que forma un vestíbulo o atrio interno, donde la pared anterior se repliega nuevamente en numerosas invaginaciones secundarias que forman un zigzag de laminillas huecas, delgadas, paralelas, equidistantes y superpuestas que asemejan las hojas de un libro. Por el interior del atrio circula aire, que penetra por entre las laminillas, separadas entre sí por pelos quitinosos rígidos, que a manera de pequeñas columnas dispuestas por toda la superficie externa de las laminillas, evitan que éstas se peguen o colapsen. El atrio, internamente, está en contacto con un gran seno hemolinfático, la sangre circula por el interior de las laminillas y a ese nivel se produce el intercambio gaseoso (Figura 22. 3).

Arañas del infraorden Araneomorphae y esquizómidos presentan un par de pulmones, correspondientes a apéndices del VIII segmento posoral (segundo abdominal); uropígidos, amblypígidos y arañas de los infraórdenes Liphistiomorphae y Mygalomorphae portan dos pares (apéndices del VIII y IX segmento); mientras que los escorpiones presentan cuatro pares de pulmones (segmentos X-XIII), que no son homólogos a los de los grupos precedentes.

La ubicación de los estigmas traqueales varía en los distintos órdenes; en solífugos, un par en el prosoma entre las coxas II y III, dos pares en los esternitos IX y X y un estigma mediano en el esternito XI que puede faltar; en pseudoescorpiones, dos pares (esternitos IX y X); en uropígidos y amblypígidos, dos pares (esternitos VIII y IX); en opiliones y esquizómidos un par (esternito VIII); en ricinúlidos, un único par prosomático por encima de las coxas posteriores; en ácaros los estigmas son todos prosomáticos y su cantidad y ubicación es distinta en cada grupo; en las arañas, la presencia

de tráqueas está asociada al tercer segmento abdominal, pero la cantidad y ubicación de los espiráculos es variada: un par, próximo al surco epigástrico o a las hilanderas; un único espiráculo impar, ventral, mediano o próximo a las hilanderas; o dos pares, uno por delante y otro por detrás del surco epigástrico en el caso de arañas sin pulmones.

SISTEMA CIRCULATORIO

El sistema circulatorio de los quelicerados es abierto; está formado por un corazón dorsal con ostíolos ubicados en un seno pericárdico abdominal que da origen a varios vasos abiertos. La sangre al dejar los vasos entra en el hemocele, donde baña los órganos y las estructuras de intercambio gaseoso antes de regresar al corazón (Figura 22. 19). La complejidad del sistema circulatorio y de las distintas estructuras respiratorias depende fundamentalmente del tamaño corporal; el sistema circulatorio más complejo es el de los xifosuros mientras que los quelicerados muy pequeños como palpígrados y algunos ácaros han perdido muchas o todas sus estructuras circulatorias.

SISTEMA EXCRETOR

Los órganos responsables de la excreción en quelicerados son las glándulas coxales y los túbulos de Malpighi. Los xifosuros tienen dos complejos de 4 glándulas coxales cada uno dispuestos a lo largo de los lados del prosoma y que desembocan en un poro excretor en la base de las coxas del último par de patas locomotoras. Los problemas de excreción y balance

hídrico son más críticos en los quelicerados terrestres. Las glándulas coxales persisten en muchos arácnidos (arañas, escorpiones, palpígrados), se encuentran en el prosoma y abren en poros sobre las coxas de algunas patas. Para los arácnidos son mucho más importantes los túbulos de Malpighi, que surgen de la pared del intestino medio próximos a la bolsa estercoral o al recto (Figura 22. 19), tienen origen endodérmico y no son homólogos de sus equivalentes en insectos y miriápodos, ya que en estos últimos su origen es ectodérmico. Los desechos nitrogenados son volcados al intestino y se eliminan junto con las heces. El principal producto de excreción es la guanina y en mucha menor proporción el ácido úrico.

SISTEMAS NERVIOSO Y SENSORIAL

El sistema nervioso consta de un cerebro compuesto por el protocerebro o acron, derivado del ectodermo de los lóbulos cefálicos, centros ópticos y de asociación, y el primer par de ganglios del soma. Se ha afirmado siempre que el cerebro de un quelicerado, a diferencia de otros artrópodos, está formado por el protocerebro y el tritocerebro, faltando el deutocerebro, y por consiguiente la ausencia de antenas en este grupo; sin embargo, estudios recientes basados principalmente en datos de genes Hox, ponen en duda tal afirmación, por lo que la homología de los quelíceros con las antenas I o II de los crustáceos se ha tornado dudosa. La cadena ganglionar ventral toma la típica forma de escalera de cuerda solo en la etapa embrionaria; más tarde, los ganglios de los segmentos II a VIII, y a veces otros, migran hacia la parte anterior del cuerpo formando una masa subesofágica. Este proceso de cefalización alcanza su máxima concentración en arañas y amblypígidios; en ellos, todos los ganglios abdominales están fusionados a la masa ganglionar subesofágica desde donde salen los nervios a los distintos segmentos, apéndices, músculos y órganos de los sentidos (Figura 22. 19).

En xifosuros, los órganos de los sentidos incluyen mecanorreceptores en forma de espinas y cerdas, propioceptores, quimiorreceptores y fotorreceptores; el prosoma presenta 2 ojos simples en la línea media dorsal, y 2 ojos compuestos laterales. Estos ojos laterales son unidades rabdoméricas compuestas no presentes en los demás quelicerados y que también difieren de los ojos compuestos de otros artrópodos; se hallan formados por 8 a 14 células retinulares agrupadas alrededor de un rabdoma, cada unidad se denomina **omatidio**,

y tiene cristalino y córnea pero, a diferencia de los ojos compuestos de otros artrópodos, los omatidios no están agrupados en forma compacta.

Los arácnidos poseen órganos de los sentidos bien desarrollados, de los cuales depende mucho su comportamiento complejo; básicamente se agrupan en tres categorías: ojos, pelos sensoriales (**sensilas**) y fosetas sensoriales (órganos en **hendidura** o **liriformes**). Gran parte de los «pelos» de una araña o un escorpión son mecanorreceptores. Estas sensilas pueden ser pelos táctiles simples (setas) o tricobotrias, las cuales son mucho más delgadas y sensibles a las vibraciones. Otros receptores de los arácnidos son los órganos en hendidura, que pueden distribuirse sobre la superficie del cuerpo en forma unitaria o en grupos de hendiduras paralelas, en cuyo caso toman el nombre de **órganos liriformes**. Dependiendo de su ubicación y orientación, este tipo de estructuras, asociadas directamente con neuronas sensoriales, pueden funcionar como propioceptores (como en las articulaciones), georreceptores, mecanorreceptores, e inclusive como fotorreceptores. La quimiorrecepción es importante en los arácnidos ya que son capaces de percibir estímulos gustativos y olfatorios, principalmente en el reconocimiento de las parejas específicas y de las presas. Los quimiorreceptores más importantes son posiblemente unos pelos erectos huecos con puntas abiertas que están distribuidos en los pedipalpos, alrededor de las piezas bucales y en las puntas de las patas. Las dendritas de las células neuronales se extienden a lo largo del eje de los pelos huecos hasta las puntas abiertas, donde son estimuladas por las sustancias químicas.

El sentido de la visión tiene diferente importancia en los distintos arácnidos debido a la variedad de hábitats y modos de vida; si bien existen formas ciegas, la mayoría posee algún tipo de fotorreceptor, todos en la forma de ojos simples (directos o indirectos) y similares en estructura. Estos ojos simples están constituidos por una combinación de córnea-cristalino que es una porción engrosada de la cutícula; por debajo del cristalino hay una capa de células epidérmicas (cuerpo vítreo), subyaciendo a ella se encuentra la capa retiniana que contiene las células fotorreceptoras; si éstas se hallan orientadas hacia la fuente luminosa, el ojo se denomina **directo**. En el ojo **indirecto**, la membrana posretinal, denominada **tapetum**, refleja la luz hacia los receptores.

La cantidad y tipo de ojos es variable en los distintos grupos: escorpiones (4 a 10, directos), uropígidios (8, directos e indirectos), amblypí-

gidos (8, en algunas especies reducidos o atrofiados, directos e indirectos), arañas (6 u 8, algunas especies con 4, 2 o ninguno, directos e indirectos), solífugos (4 o 6, directos), pseudoescorpiones (2, 4 o ninguno, indirectos), opiliones (2, directos), ácaros (2, 4, 5 o ninguno, directos), mientras que están reducidos o atrofiados en esquizómidos y faltan por completo en palpígrados y ricinúlidos.

Otros órganos sensoriales son los peines abdominales de escorpiones (pectines), malleoli o raquetas coxales de solífugos, órganos gustativos y órgano tarsal en arañas, y órganos pseudoestigmáticos, ventosas genitales y vesículas de Haller en ácaros.

SISTEMA REPRODUCTOR

Los quelicerados son dioicos, es decir, poseen sexos separados; ovarios o testículos están ubicados en el opistosoma y los ductos desembocan en la cara ventral del octavo segmento abdominal, en algunos casos por debajo de un opérculo genital o por dentro de un surco epigástrico.

En arácnidos, los ductos se unen para desembocar en un único gonoporo impar. Las formas acuáticas tienen fecundación externa, los huevos son fecundados por los machos a medida que la hembra los deposita, pero el pasaje a la vida terrestre obligó a los arácnidos a desarrollar mecanismos de fecundación interna que aseguraran la transferencia espermiática de forma eficaz, acompañada por cortejos sofisticados y métodos peculiares de protección de las crías.

En todos los arácnidos, con excepción de opiliones y algunos ácaros, la transferencia espermiática es indirecta, es decir, los machos no poseen un verdadero órgano intromitente (gonopodio, pene) asociado a la desembocadura del gonoporo; en cambio, en la mayoría de los grupos se han desarrollado espermatóforos, que tras ser depositados sobre un sustrato adecuado, son acoplados a las estructuras genitales de las hembras para el traspaso del esperma. Los machos de arañas (en pedipalpos), solífugos (en quelíceros), ricinúlidos (en patas III) y algunos ácaros (en quelíceros o alguna de sus patas) presentan estructuras especiales para la cópula, donde los machos capturan, almacenan y transportan el esperma hasta el momento del apareamiento. Solamente opiliones y algunos ácaros, poseen una verdadera estructura ectodérmica copulatoria (pene, gonopodio) derivada del atrio genital.

Los xifosuros depositan sus huevos en la arena de las playas. Los arácnidos son mayoritariamente ovíparos; muchos escorpiones y algunos ácaros son vivíparos u ovovivíparos y unas pocas especies de estos dos grupos y de esquizómidos han demostrado capacidad partenogenética. Tienen huevos centrolecíticos, con mucho vitelo. El desarrollo posembriionario en la mayoría de los arácnidos es de tipo directo, es decir, los juveniles y adultos son similares; ricinúlidos y ácaros emergen del huevo con forma de una larva hexápoda que luego de un período de transformación y posterior muda, se convierte en un juvenil con los cuatro pares de patas de los adultos.

Los xifosuros emergen en la forma de una larva llamada «larva trilobite» por su semejanza con esos artrópodos extinguidos; los subsiguientes estadios juveniles van adquiriendo la forma de los xifosuros adultos.

SISTEMÁTICA

La filogenia de los artrópodos ha sido un tema debatido durante más de un siglo y, si bien existe un consenso relativamente grande respecto de la delimitación de los cinco grupos principales de euartrópodos (Chelicerata, Hexapoda, Crustacea, Myriapoda y Trilobita) las relaciones entre ellos motivó profundas discusiones. No obstante, en los últimos tiempos se ha arribado a cierto acuerdo respecto de la monofilia de los euartrópodos y de la relación de grupos hermanos entre Crustacea y Hexapoda (**Pancrustacea**). Por otra parte, todos los estudios cladísticos recientes que incluyeron a taxones fósiles, confirmaron que los trilobites y quelicerados están más estrechamente relacionados entre sí, que lo que cualquiera de ellos lo está con los Pancrustacea; dicho clado, que ha recibido los nombres de **Arachnomorpha** o de **Arachnata** por diferentes autores, incluye a la totalidad de los grupos «trilobitomorfos» y «queliceromorfos» (Cotton y Braddy, 2004). Los límites de uno y otro grupo varían de acuerdo a los distintos análisis cladísticos, los representantes considerados y los caracteres utilizados para cada análisis, lo que ha llevado a que las categorías taxonómicas superiores (subphyla, clases, subclases y, a veces, hasta órdenes) se hayan tornado difusas y difíciles de delimitar y diagnosticar.

En la mayoría de los textos dedicados a la enseñanza de los artrópodos y sus representantes, puede observarse que el «subphylum» Chelicerata está integrado por las «clases» Merostomata, Arachnida y Pycnogonida.

La «clase» Merostomata durante muchos años incluyó a todos los quelicerados acuáticos no pycnogónidos, actuales y extinguidos, divididos en las subclases Xiphosura y Eurypterida, y dentro de Xiphosura, los órdenes Aglaspida (o Aglaspídida), Xiphosurida y Chasmataspida. Actualmente, el concepto «merostomado» se refiere solo a un clado sin categoría taxonómica, que reúne a varios grupos con una serie de características en común.

La monofilia de la clase Arachnida y su *status* taxonómico están apoyados por la mayoría de los análisis y en general no son objeto de discusión, al igual que la delimitación de los órdenes que agrupan a los representantes vivientes. Sin embargo, la posición de los escorpiones, dentro o fuera de Arachnida, es aún controvertida. Con respecto a los grupos de arácnidos con representantes exclusivamente extinguidos, hasta hace poco tiempo, se consideraban 5 órdenes: Anthracomartida, Phalangiotarbida, Haptopoda, Kustarachnida y Trigonotarbita.

Como resultado de recientes análisis integrados, en los que se incorporaron caracteres de los grupos vivientes incluyendo secuencias moleculares, así como grupos extinguidos cuyos fósiles fueron vueltos a analizar e interpretar con criterios modernos, el concepto de los Chelicerata fue redelimitado. Los Aglaspida (Cámbrico-Ordovícico) han sido removidos de los Xiphosura e incluso de los Chelicerata (*sensu stricto*) para pasar a ser un grupo hermano de éstos.

El concepto monofilético actual de los Chelicerata comprende a las siguientes clases: Xiphosura (que quedó prácticamente restringida al orden Xiphosurida), Chasmataspida (separada de Xiphosura, donde se hallaba como un orden), Eurypterida, Arachnida y Pycnogonida. Los géneros exclusivamente fósiles como *Sidneyia*, *Emeraldella*, *Sanctacaris*, *Paleomerus* y *Lemoneites*, que fueran originariamente considerados quelicerados, se agrupan hoy en clados de Arachnata que incluyen a los quelicerados, y algunos están ubicados en el linaje troncal de Chelicerata; sin embargo, ninguno de ellos se considera actualmente un verdadero quelicerado, y han quedado agrupados en un conjunto de organismos llamados genéricamente «queliceromorfos» hasta que futuras evidencias permitan nuevas interpretaciones.

La clase Pycnogonida, que incluye a los Palaeoisopoda, Palaeopantopoda y Pantopoda, se mantiene en los Chelicerata; si bien tiene un registro fósil escaso y sus representantes difieren en muchos aspectos del resto de los quelicerados, nadie ha podido demostrar hasta el

momento que se hallen más estrechamente relacionados con algún otro grupo de artrópodos. Actualmente se aceptan tres sinapomorfías morfológicas entre los pycnogónidos y el resto de los quelicerados, que soportan la asociación (Pycnogonida + Euchelicerata) en los análisis más recientes: ausencia de antenas, primer apéndice quelicerado y división del cuerpo en prosoma y opistosoma sin cabeza definida; mientras que la proboscis, las patas ovígeras, la fuerte reducción del abdomen y los gonoporos en las bases de las patas se consideran autapomorfías de Pycnogonida.

En Arachnida, 3 órdenes extinguidos se consideran actualmente válidos: Trigonotarbita (sinonimizado con Anthracomartida), Haptopoda y Phalangiotarbida. Los fósiles asignados en un principio a Kustarachnida, en realidad son opiliones fósiles que habían sido mal interpretados.

En consecuencia, la clasificación de los Chelicerata adoptada en este capítulo es la siguiente:

Subphylum Chelicerata

Clase Xiphosura

Clase Eurypterida

Clase Chasmataspida

Clase Arachnida

Orden Scorpiones

Orden Uropygi

Orden Schizomida

Orden Amblypygi

Orden Araneae

Orden Palpigradi

Orden Solifugae

Orden Pseudoscorpiones

Orden Opilionida

Orden Ricinulei

Orden Acari

Orden Trigonotarbita

Orden Haptopoda

Orden Phalangiotarbida

Clase Pycnogonida

CLASE XIPHOSURA

Quelicerados marinos con un tamaño variable que llega hasta los 60 cm; prosoma y opistosoma separados por una bisagra. Prosoma formado por un gran caparazón en forma de herradura que cubre dorsalmente los apéndices; ojos simples en la línea media dorsal y ojos compuestos laterales; quelíceros de tres artejos, pedipalpos similares a las patas marchadoras, quelados al igual que los tres primeros pares de patas; las coxas de las patas

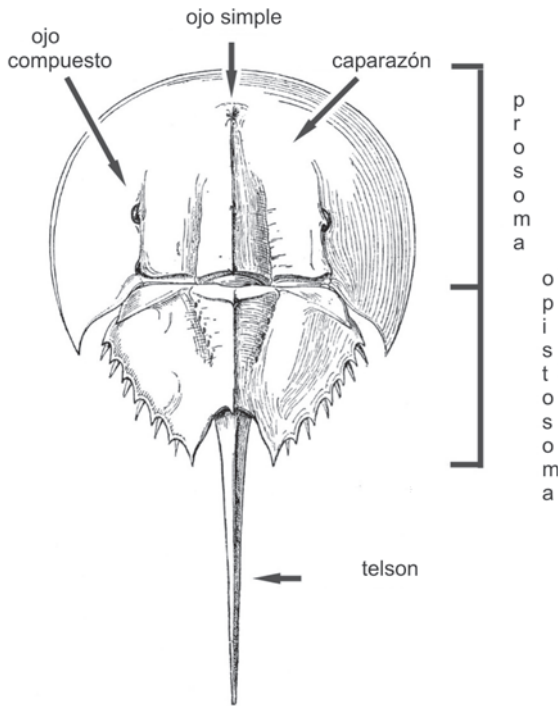


Figura 22. 4. Xiphosura. Vista dorsal de *Limulus polyphemus* (modificado de Shipley, 1909).

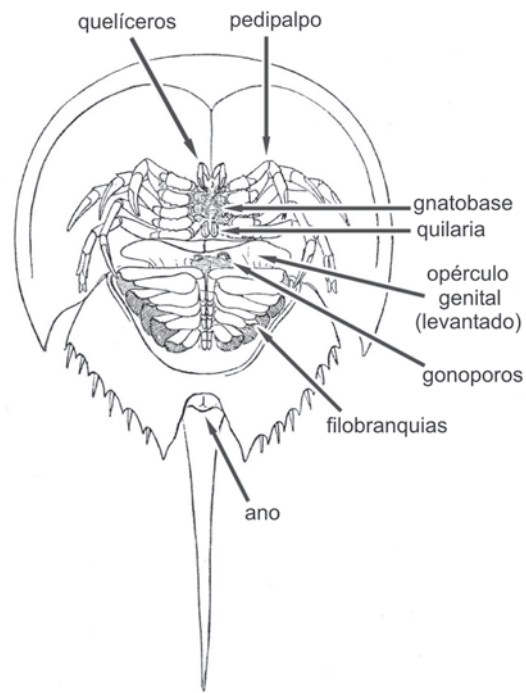


Figura 22. 5. Xiphosura. Vista ventral de *Limulus polyphemus* (modificado de Shipley, 1909).

transformadas en gnatobases; en los machos, quelíceros y primer par de patas transformados en *cláspers* para sujetar a la hembra durante el apareamiento. Opistosoma indiviso con un telson terminal largo y espiniforme; numerosos apéndices abdominales: quilaria (primer par), opérculo genital que cubre los gonoporos (segundo par), y branquias en libro (filobranquias). Larva «trilobite» característica. Cámbrico-Holoceno (Figuras 22. 4 y 5),

Conocidos vulgarmente como cangrejos cacerola, cangrejos bayoneta, cacerolas de las Molucas, cangrejos herradura o límulus. Actualmente están representados por 4 especies en 3 géneros de una única familia: *Limulus polyphemus* (Figuras 22. 4 y 5), género que aparece en el Triásico y habita desde el golfo de Maine hasta el golfo de México en el océano Atlántico; *Tachypleus gigas* y *T. tridentatus* en el sudeste asiático y *Carcinoscorpius rotundicauda* de India en el golfo de Bengala. El registro fósil es extenso, con otras 5 familias. Sus miembros más antiguos se hallarían en el Cámbrico Inferior con *Eolimulus*. Representantes de la clase fueron frecuentes en los ambientes marinos y salobres del Paleozoico y Mesozoico. Géneros fósiles son, entre otros, *Limuloides* (Silúrico), *Euproops* (Carbonífero), *Paleolimulus* (Carbonífero-Pérmico) y *Mesolimulus* (Jurásico-?Cretácico).

CLASE EURYPTERIDA (GIGANTOSTRACA)

Conocidos vulgarmente como escorpiones de mar por su parecido a los actuales escorpiones terrestres, son quelicerados extinguidos, acuáticos, marinos y de agua dulce, con algunas formas que pudieron ser anfibas. Especies de grandes dimensiones, llegaron a medir más de 2 m de largo. Prosoma con caparazón que no cubre dorsalmente los apéndices; ojos simples en la línea media dorsal y ojos compuestos laterales, quelíceros generalmente muy pequeños; el cuarto par de patas terminado generalmente en forma de remo o paleta. Opistosoma dividido en **mesosoma** (o preabdomen) que porta apéndices laminares branquíferos y un apéndice genital, y **metasoma** (o posabdomen) que termina en telson. ?Cámbrico, Ordovícico Temprano-Pérmico (Figuras 22. 6-9).

Existen alrededor de 300 especies descritas en 22 familias; particularmente abundantes en el Silúrico y Devónico, cuando habrían sido importantes depredadores. Entre los géneros más conocidos se encuentran *Eurypterus* (Ordovícico-Carbonífero) (Figura 22. 6), *Pterygotus* (Ordovícico-Devónico) (Figura 22. 7), y *Stylonurus* (Devónico) (Figura 22. 8). En América del Sur se mencionan los géneros *Slimonia*

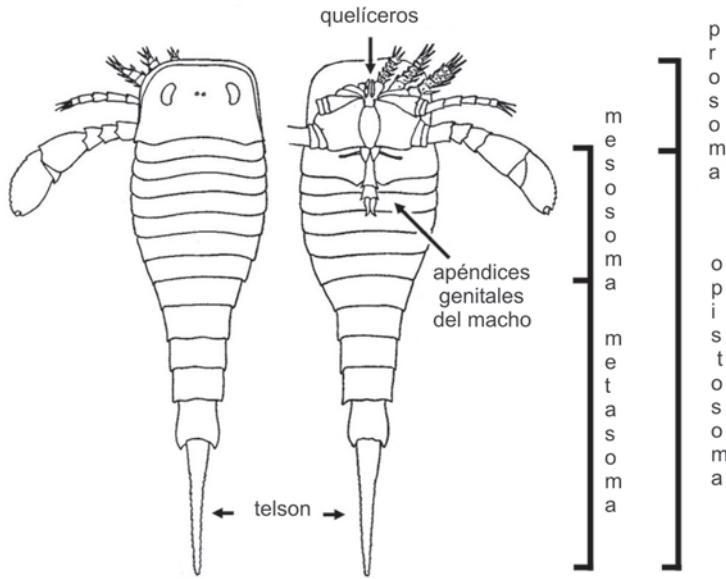


Figura 22.6. Eurypterida. *Eurypterus remipes*, vista dorsal (izquierda) y ventral (derecha). New York, Silúrico (modificado de Clarke y Ruedermann, en Fage, 1949).

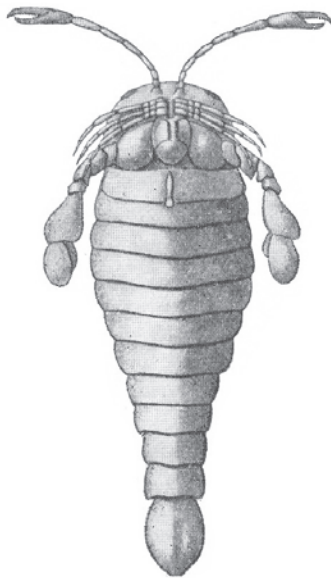


Figura 22.7. Eurypterida. *Pterygotus anglicus*, vista ventral. Devónico, Escocia (según Boule y Piveteau, en Fage, 1949).

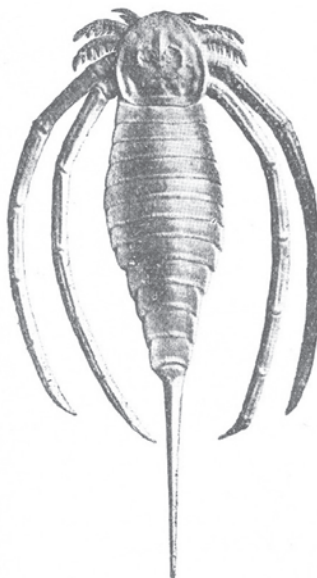


Figura 22.8. Eurypterida. *Stylonurus lacoanus*, vista dorsal. Devónico, U.S.A (según Beecher, en Page, 1949).



Figura 22.9. Eurypterida. *Megarachne servinei*. Carbonífero, Miembro Pallero, Formación Bajo de Véliz, San Luis (Argentina) (de Hünicken, 1980).

(Silúrico Tardío), *Hastimima* (Carbonífero) y *Megarachne* (Carbonífero-Pérmico) (Hünicken, 1980) (Figura 22. 9).

CLASE CHASMATASPIDA

Quelicerados fósiles, primitivos, parecidos a euryptéridos, con los cuales a veces fueron confundidos. Opistosoma de 13 segmentos dividi-

do en pre y posabdomen, este último integrado por nueve segmentos (autapomorfía) y un telson. Aparato respiratorio limitado al preabdomen. Difiere de Eurypterida en la tagmosis del opistosoma y la presencia de espinas genales y, quizás también, de aristas oftálmicas.

Habrían sido marinos, de agua salobre o anfibios. Son conocidos del Ordovícico de U.S.A., y del Devónico de Europa y el Ártico ruso. El



Figura 22. 10. Chasmataspida. *Chasmataspis laurencii*. Ordovícico, Tennessee (U.S.A.) (de Caster y Brooks, 1956).

representante más conocido es *Chasmataspis laurencii*, Ordovícico (Llanvirniano) de Laurentia (Caster y Brooks, 1956) (Figura 22. 10).

CLASE ARACHNIDA

Quelicerados primariamente terrestres, con algunas pocas especies secundariamente acuáticas. Prosoma total o parcialmente cubierto por un caparazón o carapacho, sin ojos compuestos. Opistosoma segmentado o no, dividido o indiviso, sin apéndices o con apéndices modificados en filotráqueas (pulmones), en peines sensoriales o en hilanderas. Digestión externa, intercambio gaseoso por pulmones,

tráqueas o ambos; excreción principalmente mediante túbulos de Malpighi, glándulas coxales presentes en algunos grupos. Gran cantidad de estructuras sensoriales sobre toda la superficie corporal, en la forma de pelos, hendiduras u órganos liriformes. Ojos simples (ocelos) directos (medios), indirectos (laterales) o ausentes. Sistema nervioso ventral concentrado principalmente en el prosoma. Gonoporo impar en el segundo segmento abdominal. Larva hexápoda en ácaros y ricinúlidos.

Las relaciones filogenéticas entre los distintos órdenes no han sido aún resueltas, y la posición de los escorpiones es la más controvertida. Sin embargo, en análisis cladísticos recientes de los grupos vivientes, aparecen tres clados bien definidos, el denominado Tetrapulmonata, que incluye a ((Uropygi + Schizomida) Amblypygi) Araneae), el clado formado por (Pseudoscorpionida + Solifugae), y el de (Ricinulei + Acari) (Figura 22. 40). La posición de opiliones, en general considerados más próximos a ácaros y ricinúlidos, y la de los palpígrados, tal vez más relacionados con los tetrapulmonados, todavía es objeto de discusión. Por su parte, los órdenes exclusivamente fósiles no tienen todavía una asignación firme de parentesco. Silúrico-Holoceno.

Orden Scorpiones (Scorpionida)

Arácnidos cuyo tamaño oscila entre 1,5 cm y 21 cm de largo, con prosoma fusionado y cubierto por un caparazón en forma de escudo. Opistosoma elongado, segmentado y dividido en mesosoma y metasoma de 7 y 5 segmentos respectivamente; telson en forma de aguijón con glándula de veneno asociada. Quelíceros de tres artejos, terminados en pinzas; pedipalpos grandes, quelados, de seis artejos; patas ambulatorias de 7 segmentos, con uñas y gnatobases en los dos primeros pares. Un par de ojos medios y ninguno a 5 pares de ojos laterales. Opérculo genital, peines sensoriales y 4 pares de pulmones en la cara ventral del mesosoma. Fecundación por medio de espermatóforo; ovovíparos, vivíparos; algunas hembras con capacidad partenogenética; las crías viajan sobre el dorso de la madre hasta que realizan una muda y luego comienzan su vida independiente. La mayoría vive en climas cálidos y secos pero también pueden encontrarse en alturas superiores a los 1800 m en los Alpes o próximos a la nieve en el sur de los Andes. Silúrico-Holoceno (Figuras 22. 11-13).

Conocidos también como alacranes, habrían sido unos de los primeros invertebrados de hábitos terrestres; sin embargo, todos los fósiles de escorpiones del Silúrico aparecen en se-

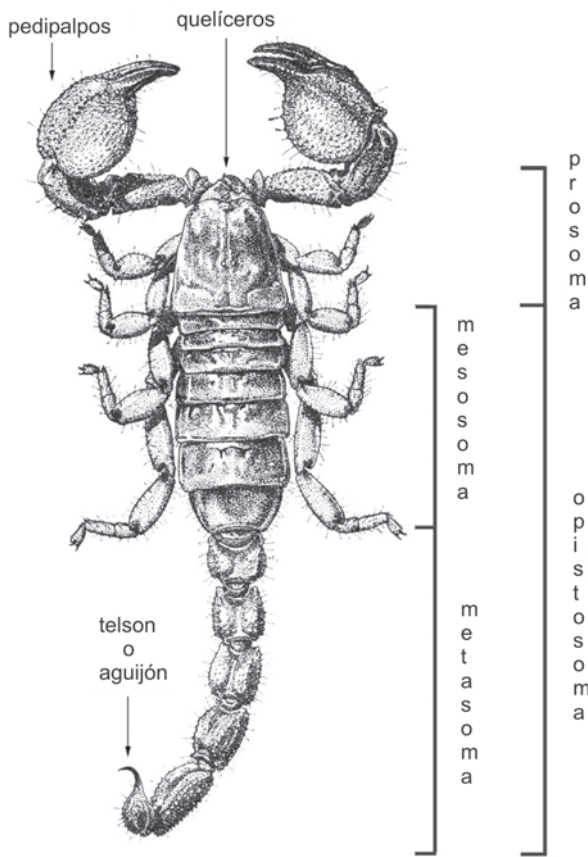


Figura 22. 11. Scorpiones. *Scorpio maurus*, vista dorsal (modificado de Millot, en Millot y Vachon, 1949).

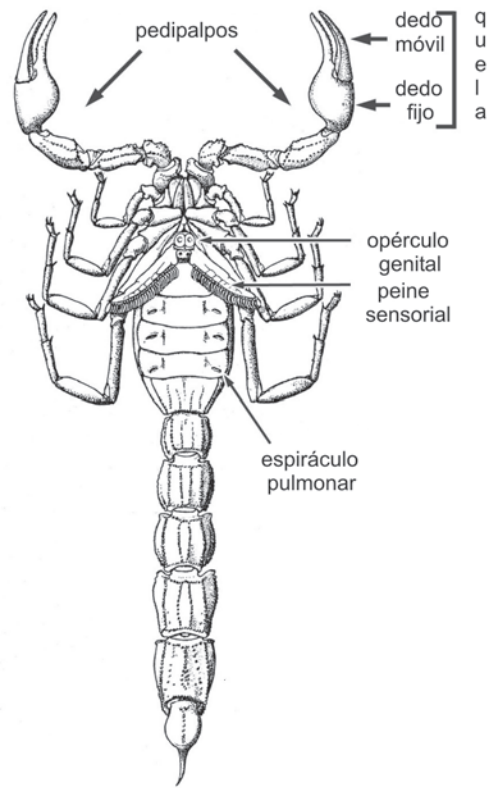


Figura 22. 12. Scorpiones. *Scorpio australis*, vista ventral (modificado de Lankester, en Millot y Vachon, 1949).

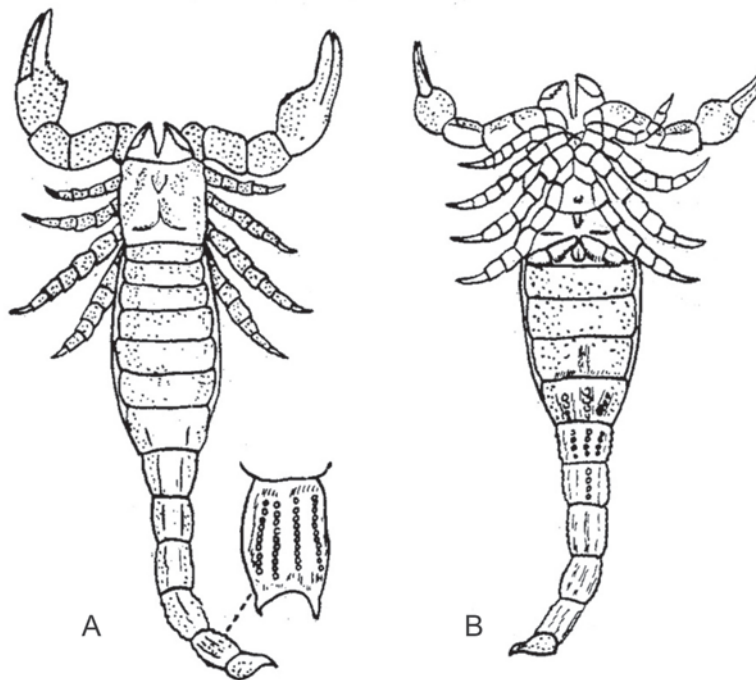


Figura 22. 13. Scorpiones. *Palaeophonus*. A. *P. nuncius*, reconstrucción vista dorsal. Silúrico Superior, Suecia. B. *P. caledonicus*, reconstrucción vista ventral. Silúrico Superior, Escocia (modificado de Pocock, en Waterlot, 1949).

dimentos marinos o marginales, y algunos de sus rasgos sugieren un modo de vida acuático. Existen unas 1250 especies vivientes descritas en 16 familias. Los escorpiones tienen muy buen registro fósil y están entre los arácnidos más antiguos conocidos, con ejemplos que datan del Silúrico. Entre los más antiguos se contaron *Palaeophonus* (Silúrico) (Figura 22. 13) y *Eoscorpium* (Pennsylvaniano), que no difería mucho de las formas actuales. Abundaron en el Carbonífero pero las formas modernas (Scorpionidae) aparecieron en el Mioceno. *Araripescorpius ligabuei*, se describió del Cretácico Inferior del Brasil (Bouret Campos, 1986).

La ubicación sistemática de los escorpiones es tema de discusión entre los especialistas; Shultz (1990) los coloca como grupo hermano del clado (Solifugae + Pseudoscorpionida), otros autores los consideran el orden hermano del resto de los arácnidos, e incluso se ha propuesto que formarían un clado separado, conjuntamente con los euryptéridos.

Orden Uropygi (*Thelyphonida*, *Holopeltidia*)

Arácnidos que pueden alcanzar un tamaño corporal de hasta 8 cm; prosoma elongado, cubierto por un escudo dorsal. Cuerpo aplanado dorsoventralmente. Opistosoma dividido en mesosoma y un corto metasoma de tres anillos con el telson en forma de látigo. Un par de ojos

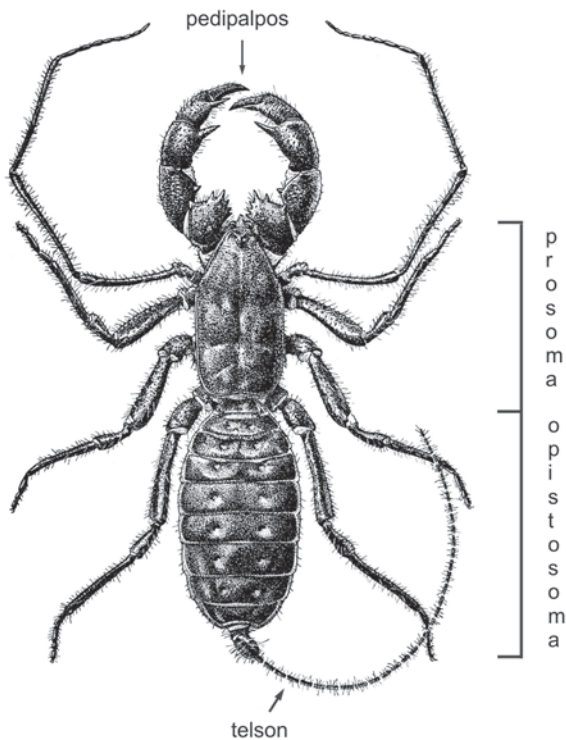


Figura 22. 14. Uropygi. *Mastigoproctus giganteus*, vista dorsal (modificado de Millot, 1949).

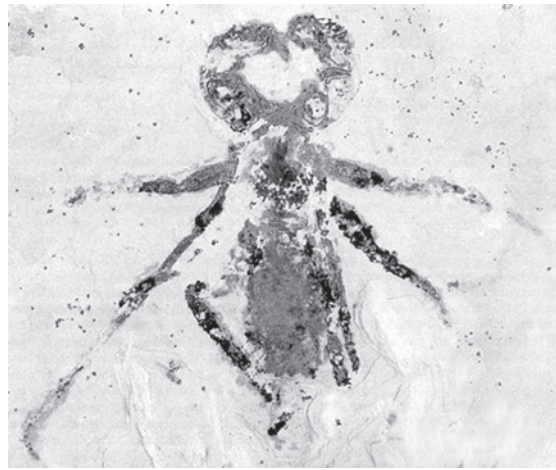


Figura 22. 15. Uropygi. *Mesoproctus rowlandi*. Cretácico, Formación Crato, Brasil (modificado de Dunlop, 1998).

medios y 4 o 5 pares de ojos laterales. Quelíceros de dos artejos subquelados (en navaja). Coxas de los pedipalpos fusionadas ventralmente en la línea media formando una cámara preoral. Esternón tripartito; sin labio. Pedipalpos desarrollados y robustos, con el tarso transformado en garra que forma una pinza raptora junto a una apófisis del basitarso. Tarsos del primer par de patas multiartejados. Dos pares de pulmones. Un par de glándulas defensivas, que elaboran ácido acético, ácido fórmico y otros compuestos, desembocan en el telson. Fecundación por medio de espermatóforo. Carbonífero-Holoceno (Figuras 22. 14 y 15).

Vulgarmente conocidos como uropígidos, vinagrillos, escorpiones de látigo. Se conocen unas 100 especies descritas, tropicales y subtropicales, que habitan en el sudeste asiático y América, y unas pocas especies aparentemente introducidas en África; viven bajo piedras, hojarasca o cuevas. Se mantuvieron muy estables evolutivamente desde el Carbonífero, cuando vivió *Geralinura bohemica*; *Mesoproctus rowlandi*, se describió del Cretácico del Brasil (Dunlop, 1998)

Orden Schizomida (*Schizopeltidia*)

Arácnidos de tamaño no mayor de 1 cm, prosoma dividido, cubierto anteriormente por un pequeño caparazón, el **propeltidium**, y 2 tergitos libres, **mesopeltidium** y **metapeltidium**. Opistosoma segmentado y dividido; mesosoma con un par de pulmones, metasoma con un corto y delgado telson de tres artejos (*flagellum*). Quelíceros en navaja, de dos artejos. Pedipalpos terminados en garras raptoras. Coxas de los pedipalpos fusionadas ventralmente en la línea media formando una cámara

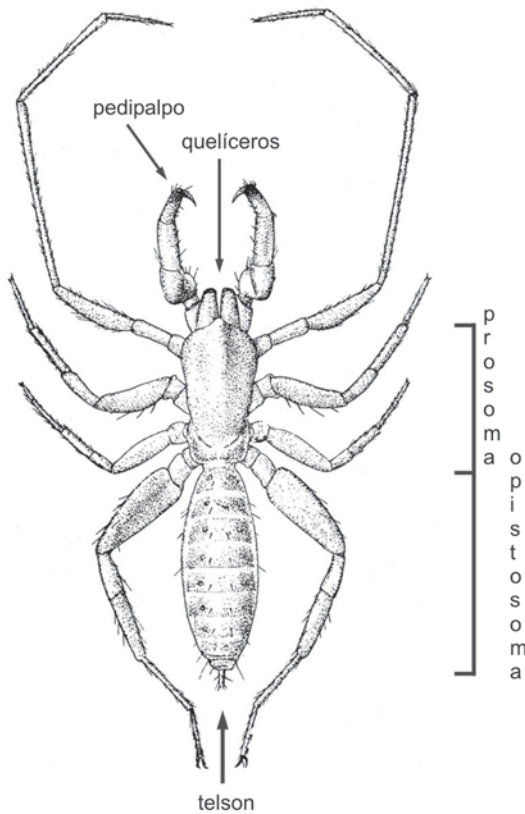


Figura 22. 16. Schizomida. *Schizomus peradeniyensis*, vista dorsal (modificado de Millot, 1949)

preoral. Labio ausente. Primer par de patas sensorial con tarsos multiartejados y sin patella ni uñas. Ojos reducidos o ausentes. Fecundación por medio de espermatóforo. Oligoceno-Holoceno (Figura 22. 16).

Reducido grupo de arácnidos con muy escasa representación fósil, a veces reunidos en un mismo orden con los uropígidos; 4 especies del Terciario de U.S.A. y China, y unas 180 especies actuales que viven bajo piedras u hojarasca en zonas tropicales y subtropicales de Asia, África y América.

Orden Amblypygi (*Phrynychida*)

Arácnidos de tamaño corporal variable (8 a 50 mm) pero con el primer par de patas que puede alcanzar los 25 cm de largo. Cuerpo deprimido dorsoventralmente, con prosoma más ancho que largo, no segmentado, cubierto por un escudo y unido al opistosoma por un pedicelo. Un par de ojos medianos y 3 pares de ojos laterales. Quelíceros en navaja, de dos artejos. Pedipalpos raptores de seis segmentos con fémur y tibia muy desarrollados que terminan en una garra y bordes internos muy espinosos; coxas de los palpos con enditas denominadas **láminas maxilares**. Labio presente. El primer par de apéndices locomotores, con tibias y tarsos multiartejados, transformados en órganos sensoriales extraordinariamente largos. Opistosoma segmentado pero indiviso,

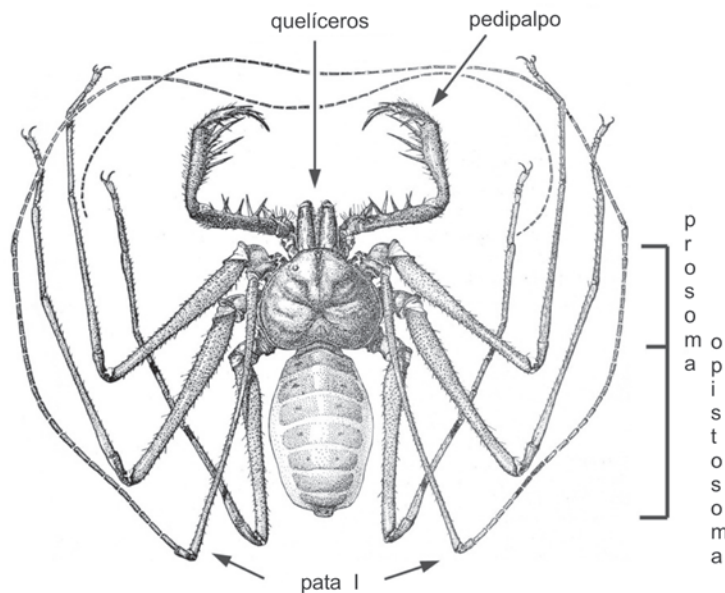


Figura 22. 17. Amblypygi. *Charinus milloti*, vista dorsal (modificado de Millot, 1949).



Figura 22. 18. Amblypygi. *Britopygus weygoldti*. Cretácico, Formación Crato, Brasil (modificado de Dunlop y Martill, 2002).

con 2 pares de pulmones en segundo y tercer segmento abdominal. Telson ausente. Fecundación por medio de espermátforo. Carbonífero-Holoceno (Figuras 22. 17 y 18).

Conocidos vulgarmente como escorpiones de látigo sin cola, o arañas de látigo. Existen más de 120 especies descritas en 17 géneros, distribuidas en zonas cálidas y húmedas de países tropicales de América, África y Asia; viven bajo cortezas, en hojarasca, grietas y algunas especies son cavernícolas. El registro fósil es escaso, 4 especies del Carbonífero de Europa y U.S.A., 2 especies del ámbar del Terciario de

América Central, *Electrophrynus mirus* y *Phrynus resinae* y 1 especie del Cretácico del Brasil, *Britopygus weygoldti* (Figura 22. 18) (Dunlop y Martill, 2002; Harvey, 2003).

Orden Araneae (Araneida)

Arácnidos con prosoma no segmentado cubierto por un escudo y unido al opistosoma por un pedicelo (Figura 22. 19). Generalmente 6 u 8 ojos, aunque puede haber 2, 4 o ninguno. Quelíceros en navaja, biartejados, donde desemboca una glándula de veneno. Pedipalpos de seis segmentos con función sensorial, en los machos se aloja el órgano copulador; coxas de los palpos con enditas denominadas láminas maxilares, no fusionadas entre sí. Patas terminadas en 2 o 3 uñas. Labio y esternón presentes. Opistosoma con evidencias de segmentación dorsal en el suborden Mesothelae (infraorden Liphistiomorphae) que agrupa a arañas primitivas del sudeste asiático (Figura 22. 20), y opistosoma no segmentado en el suborden Opisthothelae (infraórdenes Mygalomorphae y Araneomorphae) que agrupa al resto de las arañas (Figura 22. 21). Glándulas sericígenas en el opistosoma que desembocan en apéndices modificados, las hileras o hilanderas, con las que tejen la seda de las telarañas; las hilanderas están ubicadas en la mitad ventral del abdomen en arañas del suborden Mesothelae, y en la porción terminal del abdomen por debajo del tubérculo anal, en las arañas del

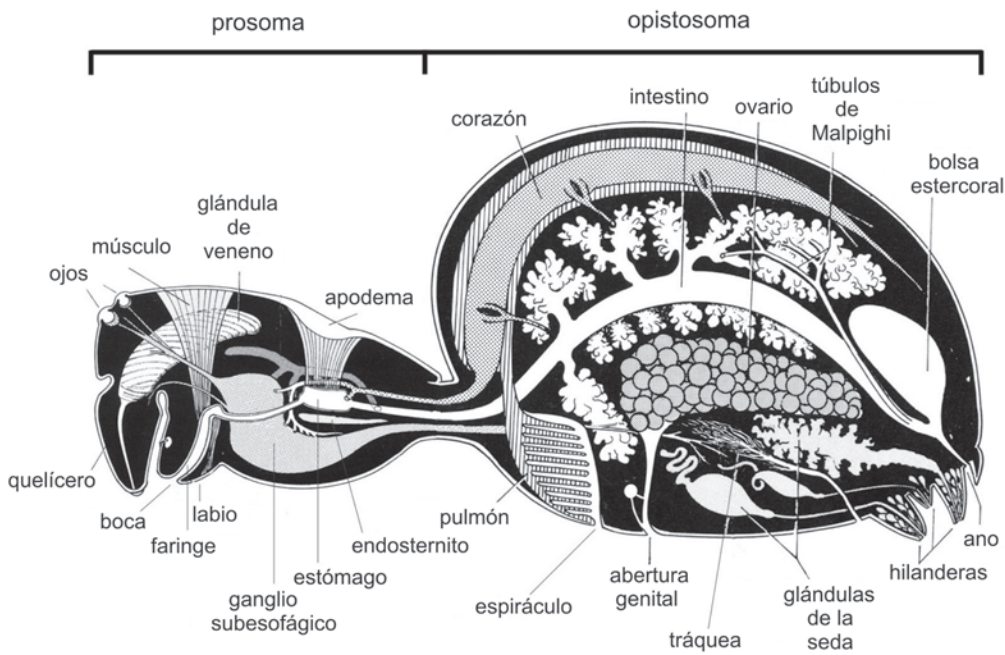


Figura 22. 19. Araneae. Anatomía interna de una araña (Araneomorphae) generalizada (modificado de Foelix, 1996).

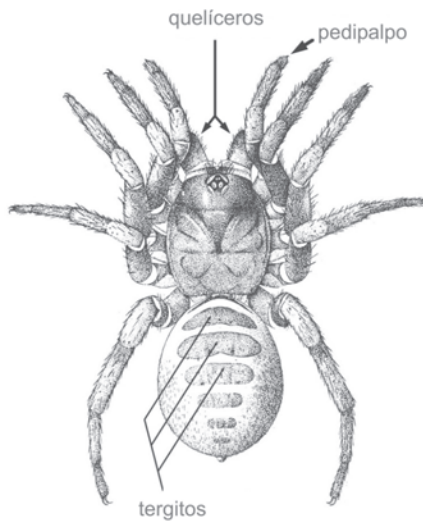


Figura 22. 20. Araneae, Mesothelae, Liphistiomorphae. *Lyphistius malayanus* (modificado de Millot, 1949).

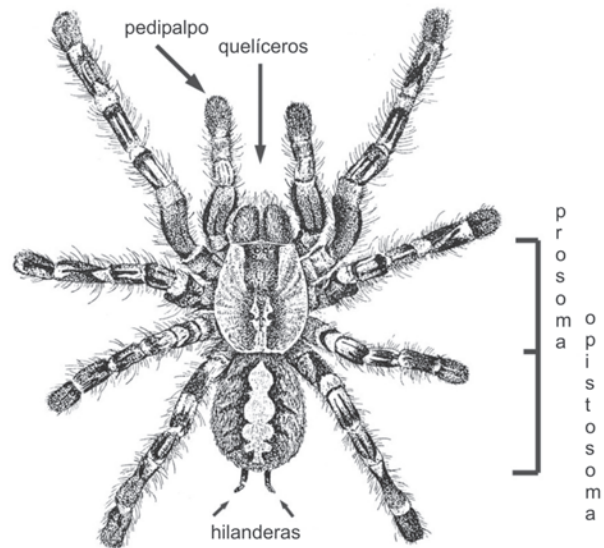


Figura 22. 21. Araneae, Opisthothelae, Mygalomorphae. *Poecilotheria regalis*, vista dorsal (modificado de Pocock, en Millot, 1949).

suborden Opisthothelae. Dos o 4 pulmones en libro (filotráqueas) y tráqueas; algunas especies solo tienen tráqueas. Órgano copulador de los machos ubicado en los tarsos de los pedipalpos. La mayoría de las hembras de Araneomorphae presentan a nivel ventral del segundo segmento abdominal y por delante del surco epigástrico, una placa esclerotizada denominada **epigino** donde se ubican los orificios de los conductos que comunican con las espermatecas y a través de los cuales se produce la cópula (**arañas enteleginas**); en el resto de las arañas la cópula se produce por dentro del surco epigástrico, y el macho coloca el esperma directamente en las espermatecas (**arañas haploginas**). Devónico-Holoceno (Figuras 22. 19-22).

Son las verdaderas arañas, con un tamaño corporal que puede ser menor de 1 mm hasta las grandes tarántulas o «arañas pollito» que llegan a sobrepasar los 25 cm con las patas extendidas; han explotado con éxito prácticamente todos los ambientes terrestres, algunas viven en relación a ambientes de agua dulce y otras incluso en áreas intertidiales. Su distribución en tan amplio rango de hábitats y su abundancia las convierte en importantes predatoras de la fauna de insectos. Orden actualmente representado por casi 40000 especies, descritas en más de 3600 géneros vivientes de 108 familias (Platnick, 2007) y más de un

centenar de géneros fósiles. El número y ubicación de las hilanderas, la forma de inserción de los quelíceros, el tipo de movimiento de su uña, y la cantidad de pulmones, permite la separación de los 3 infraórdenes de arañas. El fósil más antiguo proviene del Devónico, otros del Carbonífero (Figura 22. 22) y del Triásico, y un extenso grupo del Mesozoico Tardío; el registro de arañas del Terciario es rico debido a su frecuente aparición en el ámbar de la República Dominicana y del Báltico. La especie más antigua conocida es *Attercopus fimbriunguis* del Devónico de Gilboa, New York (Shear *et al.*, 1987).



Figura 22. 22. Araneae, Mesothelae. Araña fósil del Carbonífero Superior de Montceaux-Mines, Francia (modificado de Selden, 1996).

Orden Palpigradi (*Microthelyphorida*)

Arácnidos muy pequeños (menores de 3 mm), con prosoma dividido en **proterosoma** cubierto por el propeltidium, seguido por dos segmentos libres y unido al opistosoma por un delgado pedicelo. Opistosoma segmentado y dividido en un **mesosoma** ancho y un **metasoma** corto y angosto que termina en un telson largo y multiarticulado (flagellum). Ojos, pulmones y túbulos de Malpighi ausentes; con glándulas coxales. Quelíceros de tres artejos, quelados. Fecundación por medio de espermatóforo. Jurásico-Holoceno (Figura 22. 23).

Arácnidos de cuerpo blando, llamados vulgarmente microescorpiones de látigo, representados en la actualidad por 2 familias y unas 80 especies descritas; la mayoría distribuidos en el sur de Europa, sur de América del Norte hasta Paraguay y Chile; 1 especie en África y 2 en Asia, que viven en el suelo, cuevas y

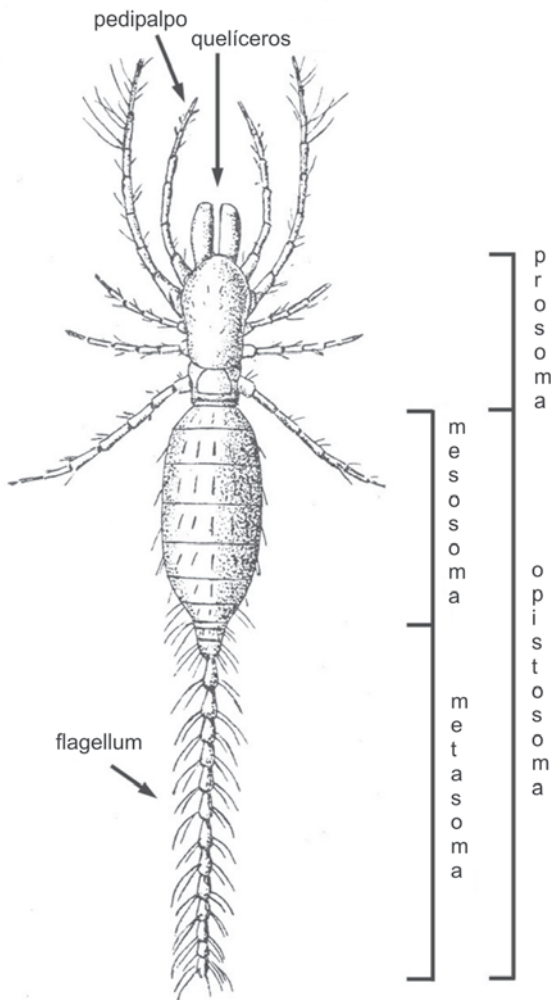


Figura 22. 23. Palpigradi. *Koenenia* sp., vista dorsal (modificado de Hansen, en Millot, 1949).

algunas en arenas litorales. Unas 5 especies fósiles que requieren confirmación taxonómica. Una única especie realmente reconocida, *Paleokoenenia mordax* del Terciario de Arizona (U.S.A) (Rowland y Sissom, 1980).

Orden Solifugae (*Solpugida*)

Arácnidos con un tamaño corporal entre 9-70 mm, caparazón dividido en pro, meso y metapeltidio. Opistosoma indiviso y segmentado. Quelíceros robustos de dos artejos con pinza de dedo fijo dorsal y dedo móvil ventral, dirigidos hacia adelante; en los machos alojan la estructura copuladora. Palpos con órgano adhesivo en los tarsos. Órganos sensoriales denominados **malleoli** o «raquetas coxales» ubicados ventralmente en las coxas de las patas traseras. Un par de ojos medianos y uno o dos pares laterales. Sin pulmones, tres pares de espiráculos traqueales, con complejo sistema traqueal. Transferencia espermática a través del órgano ubicado en los quelíceros de los machos. Carbonífero-Holoceno (Figuras 22. 24 y 25).

Vulgarmente denominados solífugos, escorpiones de sol, escorpiones de viento o arañas camello. Más de 900 especies conocidas en 13 familias, principalmente tropicales y subtropicales, frecuentes en desiertos y zonas áridas de América, Asia y África, viven en cuevas cavadas por ellos mismos o bajo piedras. A pesar de su tamaño, sus poderosos quelíceros les permiten cazar inclusive pequeños vertebrados. Escaso registro fósil, 1 especie del Carbonífero que necesita confirmación taxonómica, otra del Cretácico del Brasil, *Cratosolpuga wunderlichi* (Figura 22. 25) (Selden y Shear, 1996), y 1 especie del ámbar del Oligoceno dominicano, *Happlodontus proterus*.

Orden Pseudoscorpiones (*Pseudoscorpionida*, *Chernetida*, *Chelonethida*)

Arácnidos pequeños, no mayores de 7 mm de largo; prosoma con escudo dorsal, pero claramente segmentado ventralmente; opistosoma indiviso y segmentado, ampliamente unido al prosoma. Quelíceros de 2 artejos con pinza de dedo fijo dorsal y dedo móvil ventral, donde desembocan glándulas sericígenas, cuya seda utilizan para la construcción de nidos y capullos. Pedipalpos robustos, quelados, similares a los de escorpiones, con glándula de veneno asociada. Sin ojos medianos, con 1 o 2 pares de ojos laterales o sin ellos. Dos pares de espiráculos traqueales; sin pulmones. Fecundación por medio de espermatóforo. Devónico-Holoceno (Figura 22. 26).

Vulgarmente conocidos como quernetes, seudoescorpiones o falsos escorpiones, debido a

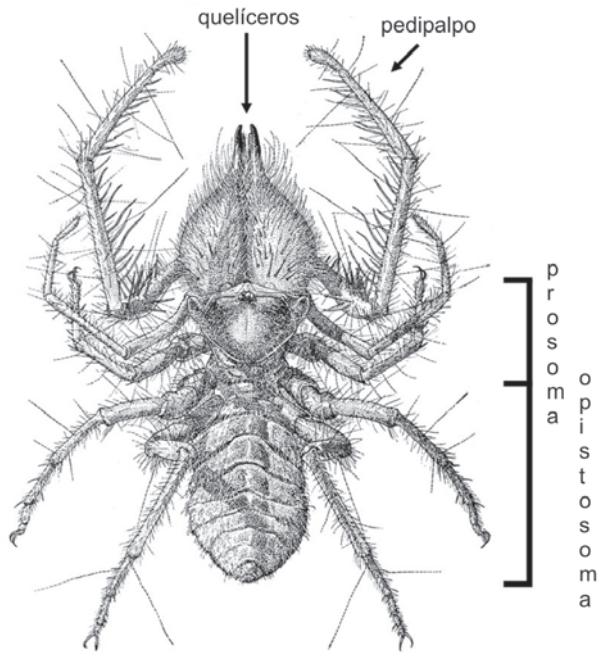


Figura 22. 24. Solifugae. *Galeodes arabs*, vista dorsal (modificado de Millot, en Millot y Vachon, 1949).

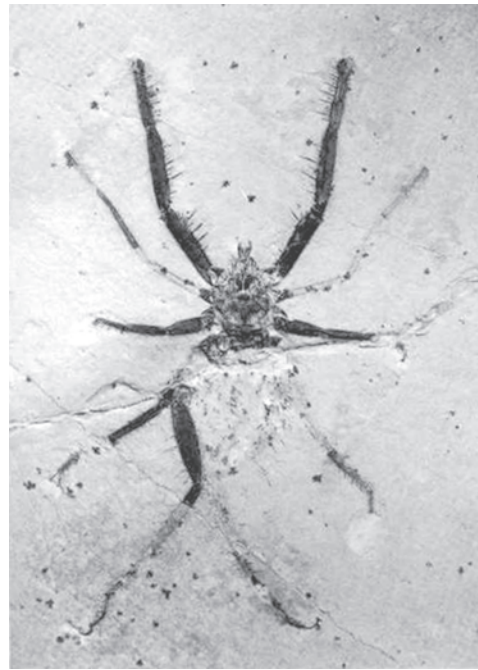


Figura 22. 25. Solifugae. *Cratosolpuga wunderlichi*. Cretácico, Formación Crato, Brasil (modificado de Selden y Shear, 1996).

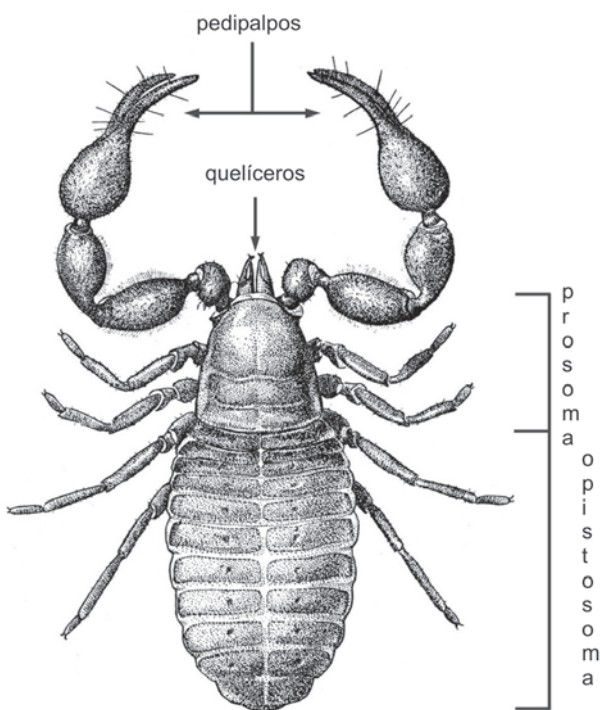


Figura 22. 26. Pseudoscorpiones. *Lasiochernes pilosus*, vista dorsal (modificado de Vachon, 1949).

sus poderosos pedipalpos quelados que los asemejan a los escorpiones, aunque carecen de «cola». Existen más de 3000 especies vivientes descritas en más de 400 géneros de 24 fami-

lias, son cosmopolitas y se los encuentra en una gran cantidad de hábitats, bajo piedras, en hojarasca, en el suelo, bajo cortezas, e incluso en nidos de otros animales; frecuentemente utilizan la técnica de dispersión denominada **foresis** que consiste en «colgarse» de otros animales, especialmente moscas y escarabajos, para ser transportados a grandes distancias. Se conocen 9 géneros fósiles con 37 especies del ámbar del Terciario y algunos del Cretácico, sin embargo el fósil más importante conocido es *Dracochela deprehendor*, del Devónico.

Orden Opilionida (Opiliones, Phalangida)

Arácnidos de variado tamaño, con un cuerpo que no supera los 30 mm pero con patas largas que a veces sobrepasan los 10 cm; el prosoma ampliamente fusionado al opistosoma formando una única pieza. Quelíceros de tres artejos; pedipalpos similares a las patas, tarsos de las patas multiartejados. Un par de ojos en un promontorio ocular u **ocelario**, sin ojos laterales. Glándulas repugnatorias prosomáticas. Un par de espiráculos traqueales; sin pulmones. Machos con pene, lo que permite inseminación directa; hembras con ovipositor; gonoporo desplazado anteriormente, ubicado entre las coxas IV. Carbonífero-Holoceno (Figuras 22. 27-29).

Vulgarmente conocidos como opiliones, papaitos piernas largas, segadores/cosechadores (*harvestmen*). Más de 5000 especies, descritas en unos 1600 géneros de 34 familias, se dis-

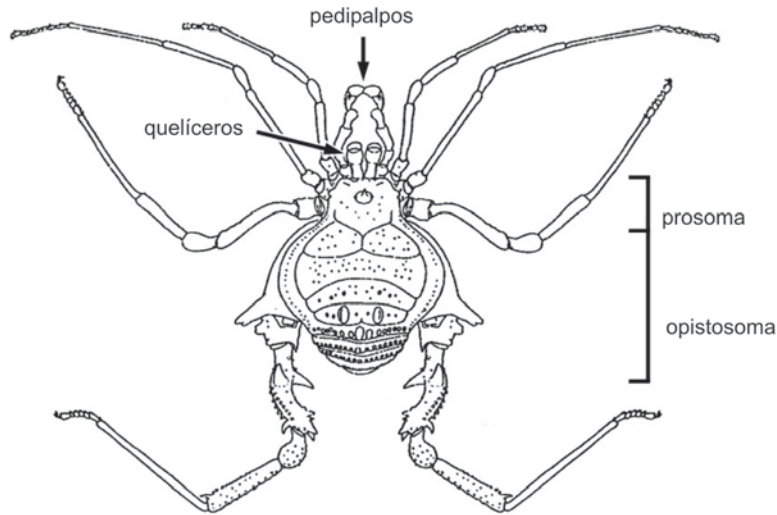


Figura 22. 27. Opilionida. *Pachyloidellus butleri*, vista dorsal (modificado de Acosta y Maury, 1998).

tribuyen en casi todas las regiones geográficas, incluyendo áreas subárticas, pero son mayoritariamente abundantes en los trópicos de América del Sur y el sudeste asiático. Viven en hojarasca, bajo piedras y troncos caídos y algunos en cavernas; constituyen los únicos arácnidos que pueden ingerir pequeñas partículas de alimento sólido, conjuntamente con el líquido externamente predigerido de las presas. Son interesantes desde el punto de vista evolutivo por

mostrar relaciones con otros arácnidos extinguidos. Se han encontrado unos pocos fósiles del Carbonífero y otros del Terciario, algunos incluidos en ámbar, como *Hummelinckiolus silhavyi* de la República Dominicana (Figura 22. 28) (Cockendolpher y Poinar, 1998).

Los pocos ejemplares fósiles que dieron origen al orden Kustarachnida, descritos como *Kustarachne tenuipes*, luego de ser reanalizados con técnicas y criterios más modernos, fueron



Figura 22. 28. Opilionida. *Hummelinckiolus silhavyi*, incluido en ámbar. Eoceno de la República Dominicana. Vista dorsal (modificado de Cockendolpher y Poinar, 1998).

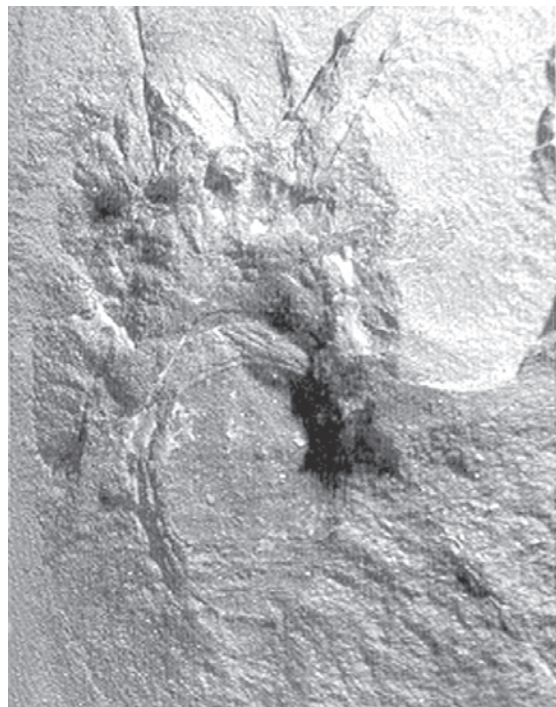


Figura 22. 29. Opilionida. *Kustarachne tenuipes*, vista dorsal. Carbonífero, Mazon Creek, Illinois (U.S.A.) (modificado de Dunlop, 2002).

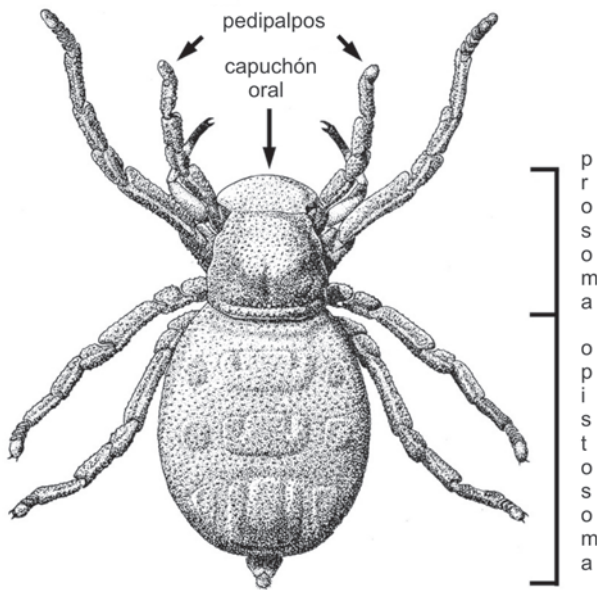


Figura 22. 30. Ricinulei. *Ricinoides feae*, vista dorsal (modificado de Millot, 1949).

confirmados como opiliones (Dunlop, 2002) (Figura 22. 29).

Orden Ricinulei (*Ricinuleida*, *Rhinogastra*)

Arácnidos pequeños, no mayores de 15 mm de longitud, con el prosoma totalmente cubierto por un caparazón, unido ampliamente al opistosoma indiviso y no segmentado. Quelíceros de dos artejos, quelados, cubiertos por un repliegue cefálico con forma de capuchón anterior (*cuculus*) que puede ser elevado en el momento de la captura de presas y alimentación. Las formas actuales sin ojos, mientras que los ejemplares fósiles presentan un par de ojos laterales. Órgano copulador presente en los machos en el tercer par de patas. Primera larva hexápoda. Carbonífero-Holoceno (Figuras 22. 30 y 31).

Arácnidos con muy pocos representantes vivos; unas 60 especies descritas en 3 géneros, uno del oeste africano y dos de los trópicos y subtropicos de América; parecería que el grupo ha permanecido en hábitats cálidos y húmedos como hojarasca y cavernas a lo largo de toda su historia geológica. Dos familias fósiles, con 2 géneros cada una y 16 especies, todas del Carbonífero; uno de los mejor conservados es *Curculioides ansticii* (Figura 22. 31); las especies americanas, como *Amarixys gracilis* provienen en su gran mayoría del Carbonífero de Mazon Creek (U.S.A) (Selden, 1992).

Orden Acari (*Acarida*)

Arácnidos de tamaño variable, desde una fracción de milímetro hasta más de 2 cm, cuer-

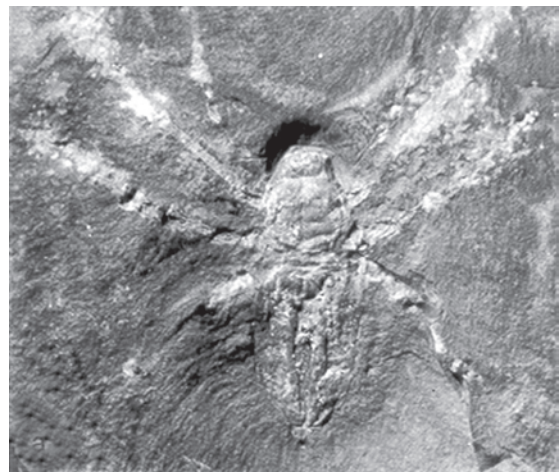


Figura 22. 31. Ricinulei. *Curculioides ansticii*, vista ventral. Carbonífero, Coalbrookdale, Shropshire (Inglaterra) (modificado de Selden, 1992).

po sin segmentación evidente, dividido en un **gnatosoma** (formado por los quelíceros, los pedipalpos y piezas bucales) que articula o se adosa ampliamente a un **propodosoma** o **ideosoma**, o sea, el resto del cuerpo. Existe una gran variedad en el plan corporal de los ácaros, debido posiblemente a especializaciones de sus modos particulares de vida. Los quelíceros son triartejados en forma de pinza o estiliformes, las coxas de los pedipalpos fusionadas se prolongan hacia adelante para formar el piso y los lados de la cámara prebucal, cuyo techo se halla formado por un labro. Las patas pueden

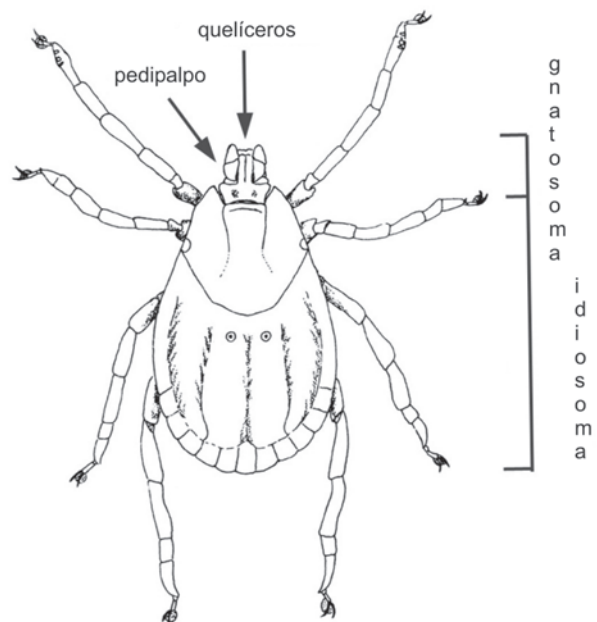


Figura 22. 32. Acari. Vista dorsal de una garrapata, *Dermacentor variabilis* (modificado de Snodgrass, en Rupert y Barnes, 1996).

estar modificadas para cumplir otras funciones distintas a la de caminar. De acuerdo al grupo y al modo de vida, presentan distinto grado de esclerotización y de distribución de placas corporales, así como de pelos sensoriales especializados; algunos son ciegos. Sistema digestivo bien desarrollado, a veces complejo; sistema excretor compuesto por uno a cuatro pares de glándulas coxales, un par de túbulos de Malpighi, o ambos; algunos grupos han desarrollado un sistema excretor propio, asociado al tubo digestivo. Muchas especies sin corazón. Respiración por tráqueas o cutánea; la disposición del sistema respiratorio y de los estigmas traqueales son caracteres diagnósticos para delimitar los grupos. Fecundación por medio de espermatóforo u otras estructuras especiales, pene presente en machos de algunas especies. Primera larva hexápoda y tres estadios juveniles. Devónico-Holoceno (Figura 22. 32).

Entre los Arachnida, los Acari, llamados comúnmente ácaros y garrapatas, constituyen el segundo orden más grande, tanto en variaciones de la estructura como en el hábito, con más de 38000 especies descritas en unos 5400 géneros. Originalmente terrestres, varias familias se adaptaron secundariamente al ambiente de aguas dulces y marino. Representan los únicos arácnidos en contener especies herbívoras y algunas son, total o parcialmente, parásitos sobre vertebrados e invertebrados. Incluyen importantes descomponedores en la cadena alimenticia, otros son de consi-

derable importancia económica ya sea como plagas de cultivos, fuentes de alergias respiratorias o de otra índole, o como vectores de enfermedades.

Los ácaros fósiles son raros, posiblemente por su pequeño tamaño y su cutícula blanda. Su historia evolutiva podría haber comenzado en el Devónico y, tras una segunda radiación adaptativa al final del Mesozoico, se han convertido en uno de los grupos animales con mayor diversidad específica y ecológica, modos de vida, hábitos tróficos y modelos reproductivos. El éxito conseguido se debe, fundamentalmente, a su genuino oportunismo y plasticidad. Sin embargo, el conocimiento que se tiene de estos animales, que actualmente es amplio, sigue siendo insuficiente como para dar una respuesta exacta a los problemas filogenéticos planteados, no solo en cuanto a sus relaciones con otros arácnidos, sino también entre sus grupos taxonómicos superiores. Una de las principales controversias en la sistemática de los ácaros es definir si se trata de un grupo monofilético. Los fósiles mejor conocidos provienen del ámbar báltico eoceno. El registro de ácaros más antiguo es *Protacaruss crani*, del Devónico de Escocia.

Orden Trigonotarbida

Arácnidos fósiles con un tamaño variable entre 2 mm y 5 cm. Cefalotórax y abdomen ampliamente unidos, este último con 11 segmentos. Quelíceros de dos artejos en navaja;

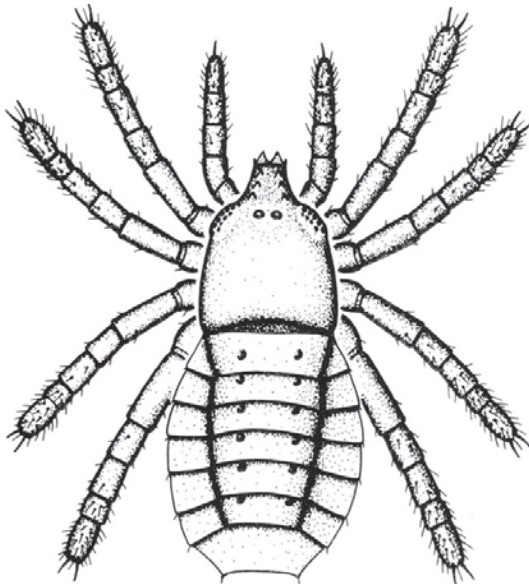


Figura 22.33. Trigonotarbida. *Palaeocharinus rhyimensis*, reconstrucción vista dorsal. Devónico, Escocia (modificado de Dunlop, 1996).

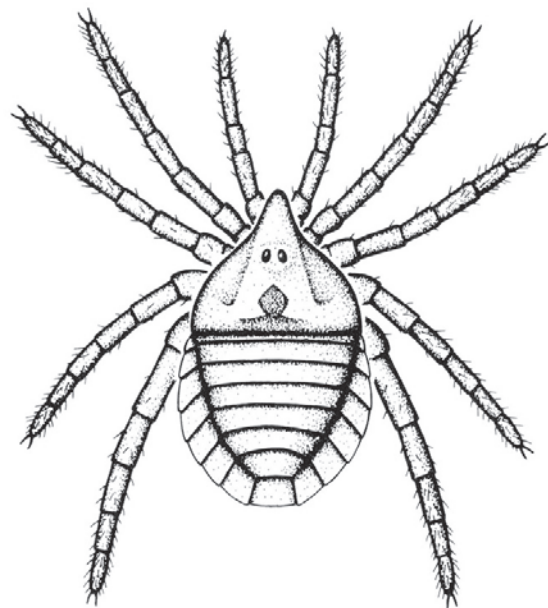


Figura 22.34. Trigonotarbida. *Trigonotarbuss johnsoni*, reconstrucción vista dorsal. Carbonífero, Inglaterra (modificado de Dunlop, 1996).



Figura 22. 35. Trigonotarbida. *Gondwanarachne argentinensis*, vista dorsal. Carbonífero, Miembro Pallero, Formación Bajo de Vélez, San Luis (Argentina) (tomado de Pinto y Hünicken, 1980).



Figura 22. 36. Trigonotarbida. *Gondwanarachne argentinensis*, vista ventral. Carbonífero, Miembro Pallero, Formación Bajo de Vélez, San Luis (Argentina) (tomado de Pinto y Hünicken, 1980).

conformación ocular variada, las primeras formas presentaban ojos laterales multifacetados, mientras que en los últimos hubo una tendencia a perder dichos ojos; un par de ojos medios o sin ellos; esternón completo. Su característica más destacable es el opistosoma con dos suturas dorsales que divide a los tergitos en placas medias y laterales; esternitos enteros. Dos pares de pulmones o filotráqueas en el segundo y tercer segmento abdominal. Silúrico-Pérmico (Figuras 22. 33-36).

Los trigonotárbidos son los arácnidos extinguidos más abundantes y diversos, y los mejor conocidos debido a la excelente preservación de los fósiles del Devónico de Escocia y de Gilboa (U.S.A.). Algunas formas poseen caracteres que recuerdan a opiliones. Existen unas 50 especies descritas en 7 familias. Se los considera entre los primeros grupos de animales terrestres conocidos y el grupo hermano de los restantes arácnidos tetrapulmonados (Shear y Selden, 1986). *Gondwanarachne argentinensis* se halla en el Carbonífero de Argentina (Figuras 22. 35 y 36) (Pinto y Hünicken, 1980).

Orden Haptopoda (Haptopodida)

Arácnidos fósiles conocidos por una única especie de 12 mm de longitud del Carbonífero Superior de Inglaterra, *Plesiosiro madeleyi* (Figura 22. 37). Caparazón entero y carenado, con un par de ojos medios y otro de tubérculos ocu-

lares laterales; pata I elongada, con tarsos divididos en 7 tarsitos, el resto de las patas con tarsos divididos en 5 tarsitos. Abdomen con 11 segmentos, tergitos enteros; segundo esternito con una placa genital amplia,

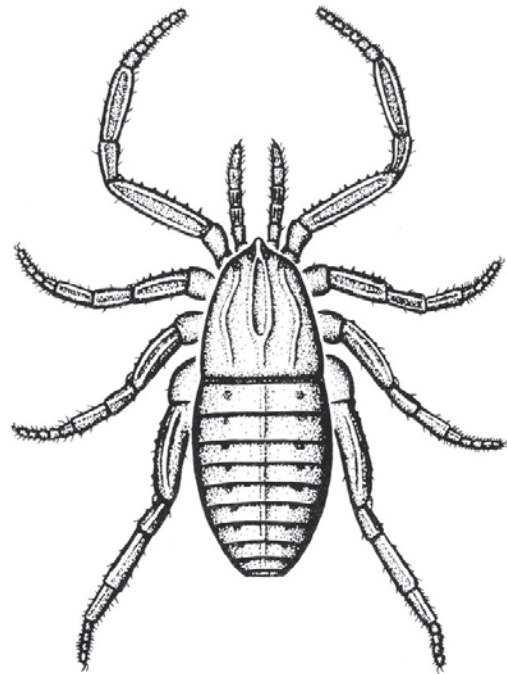


Figura 22. 37. Haptopoda. *Plesiosiro madeleyi*, reconstrucción vista dorsal. Carbonífero, Inglaterra (modificado de Dunlop, 1996).

esternitos III-X bisectados por una línea longitudinal media; 2 pares de pulmones o filotráqueas en el segundo y tercer segmento abdominal. Carbonífero (Figura 22. 37).

La posición sistemática de este orden es difícil de resolver, debido principalmente a los pocos ejemplares disponibles e incompletos; análisis cladísticos recientes lo ubican dentro del clado de los tetrapulmonados (Araneae (*Plesiosiro* (Amblypygi (Uropygi + Schizomida)))), basados en las sinapomorfías de esternón dividido y tarsos multiartejados.

Orden Phalangiotarbida (*Architarbida*)

Arácnidos raros y poco comunes, del Paleozoico. Típicamente de 1-2 cm de longitud, cuerpo oval, prosoma y opistosoma ampliamente unidos. Caparazón semicircular con un tubérculo ocular con 6 ojos; pedipalpos y quelíceros diminutos, la estructura de las partes bucales permanece desconocida; esternón tripartito. Los primeros seis segmentos del opistosoma muy cortos y el resto fusionados; esternitos abdominales subdivididos longitudinalmente; ano aparentemente dorsal cubierto por un opérculo anal circular, parecen haber tenido un par de espiráculos abdominales, lo que sugiere respiración traqueal. Carbonífero Tardío (Figura 22. 38).

Se conocen unas 25 especies. La posición filogenética del orden no ha sido aún resuelta, se

los ha propuesto como grupo hermano de los Opilionida o del clado Micrura (Shultz, 1990).

CLASE PYCNOGONIDA

Conocidos como arañas de mar por su parecido a las arañas terrestres, los pycnogónidos son un grupo enigmático de artrópodos marinos, cuyo tamaño puede variar desde unos pocos milímetros hasta 75 cm con las patas extendidas. Presentan una tagmosis no muy claramente definida, con la región abdominal extremadamente reducida y que contiene solamente a la última porción del tubo digestivo y el ano. El resto del cuerpo, equivalente al prosoma de los otros quelicerados, es muy estrecho y puede dividirse a su vez en dos partes: una región anterior, comúnmente denominada **céfalon**, seguida por una región de tres segmentos fusionados, llamada **tronco**. El céfalon porta un tubérculo ocular (con 4 ojos simples), una proboscis (estructura alimentaria, única entre los quelicerados) y hasta 4 pares de apéndices: quelíferos (equivalentes de los quelíceros), palpos, patas ovígeras (presentes principalmente en machos, que se utilizan para llevar masas de huevos o para la limpieza de otros apéndices) y primer par de patas caminadoras; en ciertas especies, alguno de los tres primeros pares puede faltar. El cuerpo continúa en una región de tres segmentos fusionados que llevan los 3 pares de patas restantes; algunas pocas especies, curiosamente, pueden tener 5 y hasta 6 pares de patas. Las patas caminadoras, típicamente de nueve artejos (3 coxas, 1 fémur, 2 tibias, 1 basitarso, 1 tarso y 1 dácilo o uña), emergen del tronco a partir de expansiones o procesos laterales denominados **pedestales**. Por el interior de las patas se distribuyen prácticamente todos los órganos internos e inclusive los gonoporos se encuentran ubicados en las coxas. Devónico Temprano-Holoceno (Figura 22. 39).

Hasta donde se sabe, el régimen de alimentación estaría regido por la morfología de la proboscis; esta estructura hueca, que puede ser movida hacia arriba y abajo y en menor grado hacia los lados, presenta variadas formas y tamaños según la especie, generalmente con 3 labios anteriores portando dientes, espinas u otras estructuras cuticulares. Unos pocos pycnogónidos se alimentan de algas, pero la mayoría son carnívoros; los adultos ingieren cnidarios, moluscos de cuerpo blando como nudibranquios y otros organismos similares; normalmente utilizan los labios y dientes cuticulares de la proboscis para desgarrar pre-

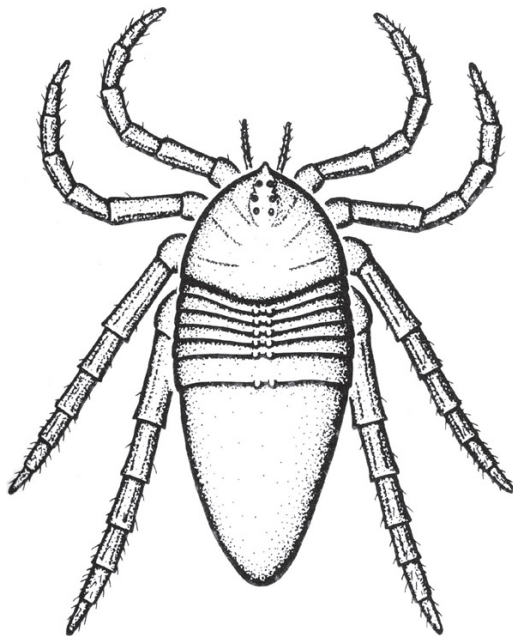


Figura 22. 38. Phalangiotarbida. *Goniotarbus tuberculatus*, reconstrucción vista dorsal. Carbonífero, Inglaterra (modificado de Dunlop, 1996).

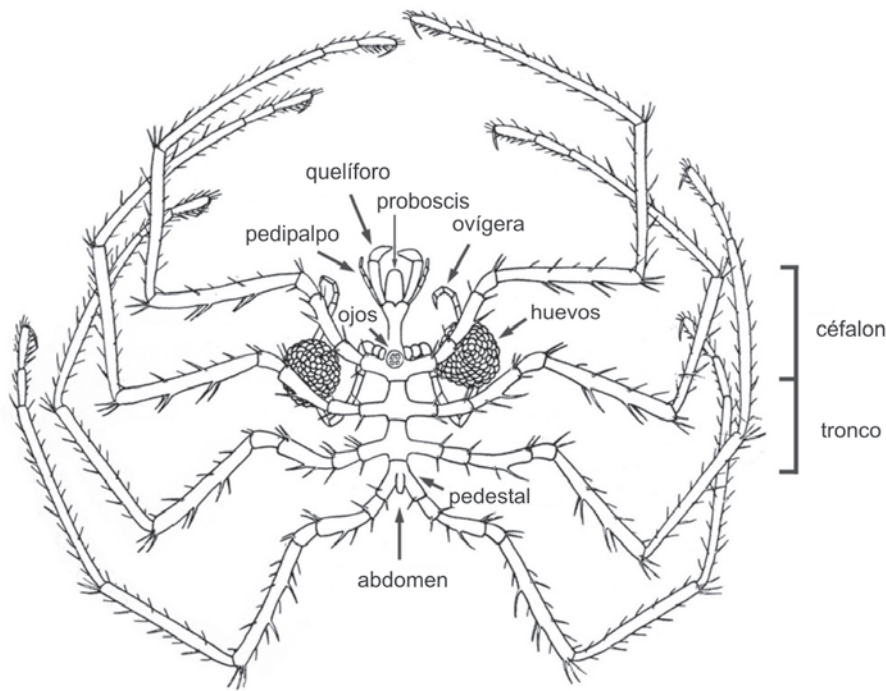


Figura 22. 39. Pycnogonida. *Nymphon rubrum*, vista dorsal (modificado de G.O. Sars, en Fage, 1949).

sas y succionar luego fluidos corporales y fragmentos de tejidos. Algunos utilizan los quelíferos para tomar pequeñas piezas de alimento que luego introducen en la proboscis. La cámara interna de esta última presenta una región de densas cerdas que contribuyen a mezclar el alimento con enzimas digestivas, homogeneizarlo y filtrarlo antes de ser conducido a la verdadera boca, que se encuentra en el fondo de dicha cámara. El tubo digestivo se continúa con un corto esófago que conecta la boca con el intestino, este último se divide en ciegos gástricos que se distribuyen internamente por todas las patas, desembocando en un corto proctodeo ubicado en el diminuto abdomen que porta el ano. La digestión es predominantemente intracelular.

Estos animales no poseen órganos especiales para el intercambio gaseoso o la excreción; estas funciones se realizan por difusión. El sistema circulatorio está representado por un corazón dorsal con ostíolos incurrentes pero sin vasos sanguíneos; la circulación se realiza por diferencias de presión a través de una cámara pericárdica y de los espacios hemocélicos del cuerpo y apéndices.

El sistema nervioso está formado por un cerebro dorsal supraesofágico, con conectivos circunentéricos que se continúan en un cordón ganglionar ventral. Además del tubérculo ocular con los 4 ojos simples, y algunos pelos sensibles al tacto ubicados principalmente en los

palpos, se sabe poco sobre otros órganos sensoriales.

Los pycnogónidos son en su gran mayoría dioicos, aunque se conocen algunos casos de hermafroditas. Los ovarios o los testículos se ubican sobre los ciegos intestinales en el interior de las patas y desembocan en gonoporos ubicados, por lo general, en las segundas coxas de cada pata. La fecundación es externa; a medida que los huevos son depositados por la hembra, el macho los va fertilizando, y al mismo tiempo segrega una sustancia pegajosa (proveniente de glándulas femorales) que aglutina los huevos formando una masa esférica que luego transporta con sus patas ovígeras, hasta el momento de la eclosión. De los huevos emerge una larva típica llamada **protoninfa**, que posee una pequeña proboscis y 3 pares de apéndices, de 3 artejos cada uno, que corresponden a los quelíferos, palpos y ovígeras, y le falta el resto de los segmentos corporales. Tras sucesivas mudas, los juveniles van adquiriendo los segmentos y apéndices restantes.

Existen unas 1150 especies vivientes descritas en aproximadamente 90 géneros de 10 familias. Se distribuyen en todos los océanos desde el Ártico y el Antártico hasta los trópicos; algunos son litorales y otros viven en grandes profundidades, a más de 7000 m. El registro fósil es muy pobre, pero incluye una posible forma larval del Cámbrico Superior, unos po-

cos fósiles del Devónico de Alemania (*Paleopantopus* y *Palaeoisopus*) y un único registro del Jurásico de Francia. *Paleopantopus maucheri* del Devónico Temprano es la especie mejor documentada.

Los nombres Pycnogonida y **Pantopoda** fueron usados indistintamente para denominar a todas las arañas de mar en general; actualmente, Pycnogonida representa al clado (Palaeoisopoda (Palaeopantopoda + Pantopoda)); los dos primeros exclusivamente fósiles, mientras que Pantopoda comprende a un representante fósil del Devónico y a todas las especies vivientes de arañas de mar.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los quelicerados, como los demás artrópodos, se habrían originado en el ambiente marino, donde habitaron con exclusividad durante el Cámbrico, pero luego se fueron adaptando a las aguas salobres y dulces, aunque muchas especies continuaron siendo marinas. Esto fue válido especialmente para los xifosuros y euryptéridos, pues los chasmatáspidos y pycnogónidos nunca dejaron de ser exclusivamente marinos, y los arácnidos siempre llevaron una existencia terrestre y solo secundariamente, algunos grupos se tornaron acuáticos.

Existen evidencias de que los euryptéridos, a partir del Ordovícico, habrían podido llevar una existencia anfibia. Manning y Dunlop (1995) concluyeron que los euryptéridos disponían de un sistema respiratorio dual: uno branquial, homólogo con el de los modernos xifosuros y filotráqueas de los arácnidos, y otro adicional u órgano aéreo accesorio, muy cercano a los «pulmones branquiales» de ciertos cangrejos terrestres. Este último podía permitir el mantenimiento de una capa de agua y así, la humedad necesaria a la estructura durante las excursiones terrestres. Los euryptéridos seguramente pasaban gran parte de su vida desplazándose lentamente sobre el fondo barroso, aunque las características de sus apéndices señalan que también fueron nadadores poco activos. Las formas de mayor tamaño, al menos, probablemente fueron carnívoras y depredadoras.

En el Carbonífero-Pérmico muchos xifosuros eran de aguas dulces, pero en el Mesozoico existieron formas adaptadas a las aguas marinas, salobres y dulces. Actualmente, los limúlidos son exclusivamente marinos, aunque *Limulus* tolera ambientes estuarinos o fluviales. *Limulus polyphemus*, que habita las costas marinas y estuáricas desde Maine hasta Yucatán, es bastante tolerante a las diferencias de salinidad y

temperatura; vive hasta unos 20 m de profundidad nadando en posición invertida o bien, apoyado en el fondo barroso o arenoso donde, con su telson remueve los sedimentos hasta cubrirse casi totalmente con los mismos; de esta manera obtiene su alimento, consistente en gusanos y otros pequeños organismos.

Los escorpiones se contaron entre los primeros invertebrados eminentemente terrestres, aunque los protoescorpiones del Silúrico al Carbonífero fueron animales acuáticos ya que los fósiles hallados tienen branquias desarrolladas como *Waeringoscorpia hefteri*, del Devónico.

Los demás arácnidos son fundamentalmente terrestres y carnívoros. Existen varios órdenes exclusivos de regiones subtropicales y tropicales. Aunque hay géneros con una amplia distribución regional, se conocen pocas especies cosmopolitas.

Las arañas aparecen por primera vez en algunos de los más tempranos ecosistemas terrestres y son uno de los grupos de predadores más diversos y abundantes de la actualidad. Mucho de su éxito se debe a la coevolución de las arañas con sus principales presas, los insectos. El registro fósil de arañas del Terciario es rico y casi todas las familias y géneros descritos para esos depósitos están aún en la actualidad. Esto sugiere que la diversidad de familias de la fauna de arañas del Terciario puede haber sido de un orden de magnitud similar a lo que es actualmente. Sin embargo, el registro fósil de arañas del Mesozoico es disperso. Las arañas no se han preservado bien fuera del ámbar debido a su cuerpo blando y su fragilidad, aunque pueden aparecer fósiles en estratos de ambientes alóctonos diferentes del medio donde vivieron (Penney *et al.*, 2003). La araña más antigua data del Devónico pero la mayor radiación ocurre a lo largo del Mesozoico y Cenozoico. La mayoría de las arañas fósiles más primitivas probablemente fueran habitantes del suelo de los bosques de helechos del Paleozoico, depredadoras de otros artrópodos primitivos como cucarachas y milpiés. La seda debe haberse usado primariamente para protección de los huevos o tapizado de los habitáculos. A medida que las plantas y los insectos se diversificaron, lo mismo ocurrió con el uso de la seda y el desarrollo de telas más elaboradas para la captura de presas tanto en el suelo como en el follaje.

Es probable que los arácnidos vivientes con representación paleontológica, en el pasado hayan tenido hábitos similares a los de los actuales, pero al final del Paleozoico, especialmente durante el Carbonífero, existieron ór-

denes que se extinguieron sin dejar descendientes, y cuyos hábitos permanecen desconocidos.

BIOESTRATIGRAFÍA

Asumiendo que los Pycnogonida son quelicerados, entonces el grupo hermano de los Chelicerata debe encontrarse entre los Euarthropoda, pero no existe consenso sobre cuál es ese taxón. No se conoce un fósil que reúna las características del ancestro hipotético de los quelicerados. Dentro del linaje troncal, en el Cámbrico Temprano, se encuentran *Fuxianhuia* de Chengjiang (China) considerado un probable quelicerado o un euartrópodo primitivo por Chen *et al.*, 1995, *Paleomerus* de Suecia y *Lemoneites*; en el Cámbrico Medio de Burgess Shale (Lutitas Burgess) de la Columbia Británica (Canadá) se encuentra *Sanctacaris*, considerado un quelicerado primitivo por Briggs y Collins (1988), pero desestimado posteriormente por carecer de quelíceros.

El más antiguo e inequívoco fósil de quelicerado es una pequeña larva de Pycnogonida del Cámbrico Tardío del «Orsten» de Suecia (Müller y Walossek, 1986).

El primer euryptérido del Ordovícico Tardío encontrado en depósitos de Gondwana es *Onychopterella augusta*, de Kerbos en Sudáfrica (Brady *et al.*, 1999).

A partir del Silúrico Temprano los euryptéridos estuvieron muy difundidos por el hemisferio norte; aparecen los pycnogónidos y en el ambiente continental se hallan escorpiones.

El Devónico Inferior del hemisferio norte contiene restos de pycnogónidos muy similares a los actuales y en Rhynie (Escocia, Devónico Temprano) hay arañas y ácaros. Otros importantes yacimientos de arácnidos de edad similar son Alken-an-der-Mosel en Alemania y el de Gilboa (Nueva York, U.S.A.) que proporcionó restos muy bien conservados de ácaros y arañas (Selden, 1990). Del Devónico Temprano del Macizo Renano, Alemania, se ha descrito recientemente el phalangiotarbio más antiguo conocido, *Devonotarbus hambachensis* (Poschmann *et al.*, 2005). Al final de este período se registra la extinción de los Chasmataspida, formas similares a los euryptéridos, aparecidas en el Cámbrico.

Los trigonotárvidos aparecen en el Devónico y se extinguen hacia el final del Carbonífero.

Los «merostomados» fueron comunes en el Carbonífero, con xifosuros muy similares al *Limulus* viviente.

Los siguientes registros de arácnidos aparecen en el Carbonífero Superior, en yacimientos

como Coseley en Inglaterra, Nýøany en la República Checa y Mazon Creek en Illinois (U.S.A.) (Selden, 1990), donde también se halló el xifosuro *Euproops danae*, que habría desarrollado una importante actividad subaérea.

Durante el Carbonífero y Pérmico, los euryptéridos, xifosuros y arácnidos fueron bastante comunes en el hemisferio norte, principalmente los arácnidos mostraron gran diversificación pero muchos de ellos, igual que los euryptéridos, se extinguieron al final del Paleozoico.

En el Mesozoico y Cenozoico, los xifosuros mostraron una lenta declinación y en la actualidad solo viven 3 géneros marinos y unas pocas especies, mientras que los quelicerados exitosos son las arañas, las que sin embargo carecen de la diversidad de las asociaciones paleozoicas. Los arácnidos son particularmente raros en el Mesozoico y los registros del Cenozoico corresponden principalmente a formas de aspecto «moderno» incluidas en ámbar.

En la región gondwánica se conocen restos de euryptéridos en Australia, Sudáfrica, Brasil y Argentina. Los más antiguos se hallan en el Ordovícico Medio (Llanvirn) de Bolivia (Toro y Perez, 1978) y de Argentina (Ramos y Blasco, 1975); del Ordovícico Superior de Sudáfrica se describió *Onychopterella augusti*; *Slimonia boliviana*, proviene del Silúrico Superior de Bolivia (Kjellesvig-Waering, 1973), *Adelophthalmus?* sp. del Devónico Inferior de Argentina (Kjellesvig-Waering, 1961) y *Pterygotus bolivianus*, del Devónico Medio boliviano (Kjellesvig-Waering, 1964). En el Pérmico del Brasil se menciona al género *Hastimima* (White, 1908), mientras que del límite Carbonífero-Pérmico de Argentina se ha descrito *Megarachne servinei* (Figura 22. 9) (Hünicken, 1980), inicialmente considerado una araña gigante, pero que en realidad sería un euryptérido similar a formas conocidas en el Carbonífero de Escocia y Sudáfrica (Selden *et al.*, 2005). Del mismo yacimiento de *Megarachne* proviene el trigonotárvido *Gondwanarachne* (Pinto y Hünicken, 1980).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Dunlop (2002) realiza una excelente sinopsis de la evolución de los quelicerados, a partir de una exhaustiva compilación bibliográfica que permite resumir lo siguiente: el grupo hermano de los Chelicerata es incierto; probablemente se halle entre los Arachnata fósiles del Paleozoico Temprano. Si bien se acepta la dicotomía basal (Pycnogonida + Euchelicerata), las relaciones dentro de los Euchelicerata son inestables. En los últimos años se ha discutido la

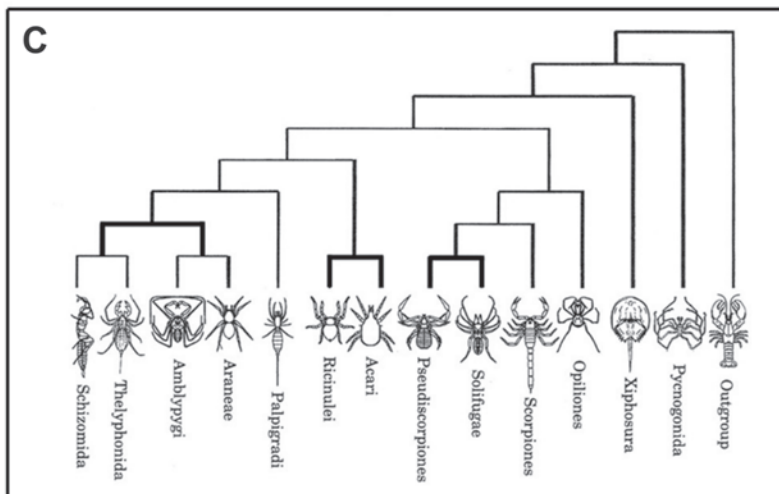
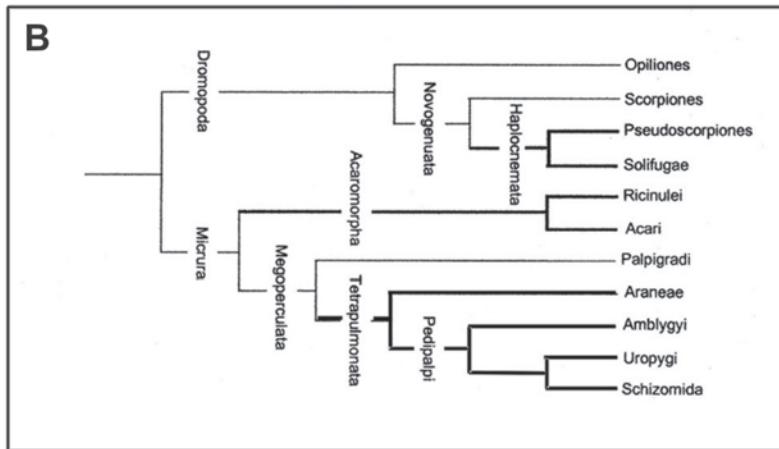
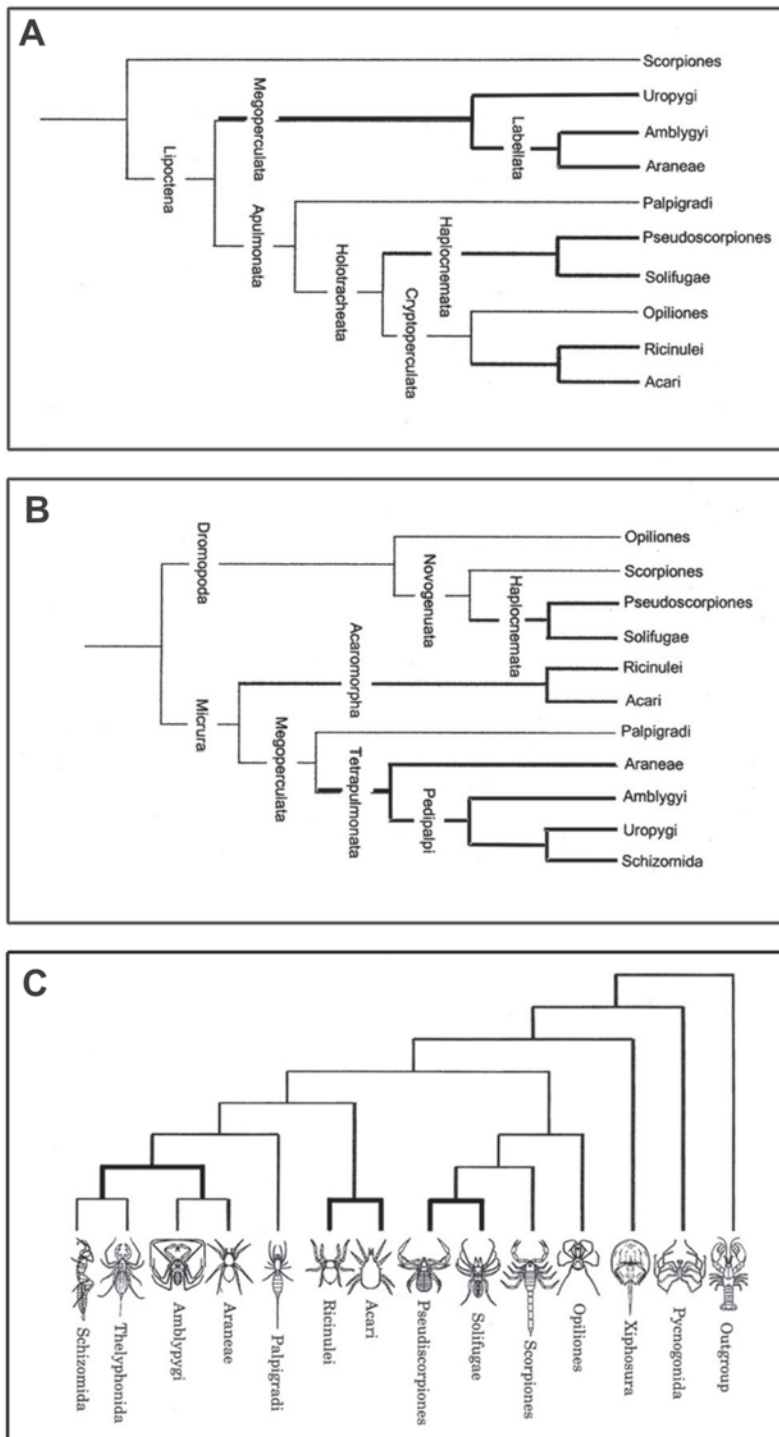


Figura 22. 40. Árboles filogenéticos recientes. A: Weygoldt y Paulus (1979); B: Shultz (1990); C: Wheeler y Hayashi (1998). Las líneas engrosadas remarcen los grupos congruentes, compartidos por los tres cladogramas (A y B. modificados de Harvey, 2002; C. modificado de Wheeler y Hayashi, 1998).

monofilia de los grupos tradicionales Merostomata y Arachnida, siendo la posición de Scorpionida y los fósiles Eurypterida motivo de controversia. Los análisis cladísticos de Weygoldt y Paulus (1979), Shultz (1990), y Wheeler y Hayashi (1998) (Figura 22. 40) han apoyado fuertemente la monofilia de los arácnidos y sostienen los mismos tres siguientes clados: 1) Tetrapulmonata, posiblemente con la forma (Araneae (Amblypygi (Uropygi + Schizomida))); 2) Haplocnemata con la forma (Solifugae + Pseudoscorpiones); y 3) Acaromorpha que agrupa (Acari + Ricinulei), aunque se pone en duda la monofilia de los Acari. Muchos acarólogos actualmente reconocen 3 órdenes de ácaros, agrupados en (Acariformes (Parasitiformes + Opilioacariformes)). La posterior incorporación de los órdenes fósiles (Trigonotarbitida, Phalangiotarbitida y Haptopoda) a la filogenia de los arácnidos podría invalidar algunos de esos clados, como por ejemplo Acaromorpha.

La posición de Opiliones y Palpigradi también es controvertida. Las hipótesis disponibles incluyen un clado **Lipoctena** (= todos los arácnidos no escorpiones), a su vez dividido en arácnidos con pulmones y sin ellos, *versus* un clado **Dromopoda** (= Opiliones (Scorpiones (Solifugae + Pseudoscorpiones))).

Los datos paleontológicos disponibles no permiten conjeturar acerca del verdadero origen de los Chelicerata, cuyos precursores más antiguos se hallarían en el Cámbrico Temprano, con formas que ya exhiben características similares a euryptéridos y xifosuros. Por lo tanto, como con otros artrópodos, sus progenitores se debieron hallar en el Proterozoico Tardío (Ediacárico).

Según Elredge (1974), los Chasmataspida y Eurypterida serían grupos hermanos que compartirían un ancestro común cámbrico o

precámbrico; los escorpiones podrían ser una rama especializada de los euryptéridos y el resto de los arácnidos habrían surgido de los escorpiones. Braddy *et al.* (1999) y Dunlop y Webster (1999) destacan que si bien, según el análisis cladístico, los escorpiones se hallan comprendidos en los Arachnida monofiléticos, algunos caracteres usados en dichos análisis podrían deberse a convergencias, mientras que las similitudes entre las estructuras de los apéndices mostrarían relaciones más estrechas entre escorpiones y euryptéridos, y las sinapomorfías entre sus respectivos sistemas respiratorios apoyarían que los mismos son grupos hermanos.

La evidencia fósil para la transición de la vida acuática a los hábitos totalmente terrestres se conoce solamente en los escorpiones y está generalizadamente aceptado que los otros arácnidos no emergieron de la línea de los escorpiones terrestres. La diversidad de sistemas de órganos entre los grupos de arácnidos sugiere que estas líneas evolutivas divergieron tempranamente en la historia de los quelicerados y cada línea probablemente emergió a la tierra en forma independiente (Selden y Jeram, 1989). Sin embargo no han aparecido los posibles ancestros, ni los intermediarios.

Curiosamente, la mayoría de los órdenes vivientes de arácnidos aparecen en rocas del Carbonífero Superior; los fósiles del Carbonífero y del Mesozoico son estructuralmente tan complejos y avanzados como lo son los del Cenozoico y las formas modernas. Los aproximadamente 300 m.a. que los separan no parecerían haber influido significativamente en sus características morfoestructurales, ni en sus comportamientos y asociaciones ecológicas, los que se mantuvieron casi esencialmente similares a lo largo del tiempo geológico. Este fenómeno aún no ha recibido una explicación satisfactoria.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta, L.E. y Maury, E.A. 1998. Opiliones. En: J. J. Morrone y S. Coscarón (eds.), *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*. La Plata, Argentina. pp. 569-580.
- Anderson, L.I. y Selden, P.A. 1997. Opisthosomal fusion and phylogeny of Palaeozoic Xiphosura. *Lethaia* 30: 19-31.
- André, M. 1949. Ordre des Acariens. En: P. P. Grassé (dir.), *Traité de Zoologie*, v. 6. Masson, Paris. pp. 794-892.
- Bouret Campos, D.R. 1986. Primero registro fósil de Scorpionoidea na Chapada do Araripe (Creáceo Inferior), Brasil. *Anais da Academia brasileira de Ciências* 58 (1): 135-137.
- Boxshall, G.A. 2004. The evolution of the arthropod limbs. *Biological Reviews (Cambridge Philosophical Society)* 79: 253-300.
- Braddy, S.J., Aldridge, R.J. y Theron, J.N. 1995. A new eurypterid from the Late Ordovician Table Mountain Group, South Africa. *Palaeontology* 38 (3): 563-581.
- Braddy, S.J., Aldridge, R.J., Gabbott, S.E. y Theron, J.N. 1999. Lamellate book-gills in a Late Ordovician eurypterid from the Soom Shale, South Africa: support for a eurypterid-scorpion clade. *Lethaia* 32: 72-74.
- Briggs, D.E.G. y Collins, D. 1988. A Middle Cambrian Chelicerata from Mount Stephen, British Columbia. *Palaeontology* 31 (3): 779-798.

- Brusca, R.C. y Brusca G.J. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts. 923 pp.
- Caster, K.E. y Brooks, H.K. 1956. New fossils from the Canadian-Chazyan (Ordovician) hiatus in Tennessee. *Bulletins of American Paleontology* 36: 157-199.
- Chen, J., Edgecombe, G.D., Ramsköld, L. y Zhong, G. 1995. Head segmentation in Early Cambrian *Fuxianhuia*: Implications for Arthropod evolution. *Science* 268: 1339-1343.
- Cokendolpher, J.C. y Poinar, G.O. (Jr.), 1998. A new fossil harvestman from Dominican Republic amber (Opiliones, Samoidae, *Hummelinckiolus*). *The Journal of Arachnology* 26 (1): 9-13.
- Cotton, T.J. y Braddy, S.J. 2004. The phylogeny of arachnomorph arthropods and the origin of the Chelicerata. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 94: 169-193.
- Dawydoff, C. 1949. Developpement embryonnaire des Arachnides. En: P. P. Grassé (dir.), *Traité de Zoologie*, v. 6. Masson, Paris. pp. 97-157.
- Dunlop, J.A. 1996. Systematics of the fossil arachnids. *Proceedings of the XIIIth International Congress of Arachnology*, (Geneva/Suisse, 1995). *Revue Suisse de Zoologie*, vol. hors série I: 173-184.
- Dunlop, J.A. 1998. A fossil whipscorpion from the Lower Cretaceous of Brazil. *The Journal of Arachnology* 26 (3): 291-295.
- Dunlop, J.A. 1999. Pasando revista a la Evolución de los Quelicerados. En: A. Melic, J. J. De Haro, M. Mendez e I. Ribera (eds.), *Evolución y Filogenia de Arthropoda*. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 255-272.
- Dunlop, J.A. 2002. Phylogeny of Chelicerata. En: J. Llorente y J. J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, Vol. III. Las Prensas de Ciencias, UNAM, y Conabio, México, D.F. pp. 117-141.
- Dunlop, J.A. 2004. The enigmatic fossil arachnid *Kustarachne tenuipes* Scudder, 1890 is a harvestman. En: F. Samu y Cs. Szinetár (eds.), *European Arachnology 2002. Proceedings of the 20th European Colloquium of Arachnology* (Szombately, 22-26 July 2002). Plant Protection Institute y Berzsenyi Coolege, Budapest. pp. 17-25.
- Dunlop, J.A. y Martill, D.M. 2002. The first whipspider (Arachnida: Amblypygi) and three new whipscorpions (Arachnida: Thelyphonida) from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 92 (3-4): 325-334.
- Dunlop, J.A. y Selden, P.A. 1997. The early history and phylogeny of the chelicerates. En: R. A. Fortey y R. H. Thomas (eds.), *Arthropod Relationships. Proceedings of the International Symposium on the Relationship of the Major Arthropod Groups*. Systematics Association Special Volumes Series 55. Chapman and Hall, London. pp. 221-235.
- Dunlop, J.A. y Webster, M. 1999. Fossil evidence, terrestrialization and arachnid phylogeny. *Proceedings of the XIV International Congress of Arachnology*. (Chicago/USA, 1998). *The Journal of Arachnology* 27 (1): 86-93.
- Eldredge, N. 1974. Revision of the Synziphosurina (Chelicerate Merostomata), with remarks on merostome phylogeny. *American Museum Novitates* 2543: 1-41.
- Fage, L. 1949. Classe des Mérostomacés. Classe des Pycnogonides. En: P. P. Grassé (dir.), *Traité de Zoologie*, v. 6. Masson, Paris. pp. 219-262 y 906-941.
- Foelix, R. 1996. *Biology of Spiders*. 2nd. Edition. Oxford University Press, New York. 330 pp.
- Harvey, M.S. 2002. The neglected cousins: What do we know about the smaller arachnid orders? *The Journal of Arachnology* 30 (2): 357-372.
- Harvey, M.S. 2003. *Catalogue of the smaller Arachnid Orders of the world*. SCIRO Publishing. 400 pp.
- Hedgpeth, J.W. 1955. Pycnogonida. Palaeoisopus. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part P, Arthropoda 2*. Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence, Kansas. pp. 163-170 y 171-173.
- Hünicken, M.A. 1980. A giant fossil spider (*Megarachne servinei*) from Bajo de Véliz, Upper Carboniferous, Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba, 53 (3-4): 317-341.
- Kaestner, A. 1968. *Invertebrate Zoology*, vol 2. *Arthropod relatives, Chelicerata, Myriapoda*, translated and adapted by H.W.Levi and L.R.Levi. Wiley-Interscience. New York, London, Sydney. 472 pp.
- Kjellesvig-Waering, E.N. 1961. Sobre la presencia de un euriptérico en el Devónico Inferior de la Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 15 (1-2): 109-111.
- Kjellesvig-Waering, E.N. 1964. A synopsis of the Family Pterygotidae Clarke and Ruedemann, 1912 (Eurypterida). *Journal of Paleontology* 38 (2): 331-361.
- Kjellesvig-Waering, E.N. 1973. A new *Slimonia* (Eurypterida) from Bolivia. *Journal of Paleontology* 47 (3): 549-550.
- Kjellesvig-Waering, E.N. 1986. A restudy of the fossil Scorpionida of the world. Organised for publication by A.S. and K.E. Caster. *Palaentographica Americana* No. 55. 287 pp.
- Legendre, R. y Vachon, M. 1985. «Arachnides». *Encyclopaedia Universalis*, 2ème. édition. pp. 467-475 y 807-810.
- Levi, H.W. 1982. Arthropoda: Chelicerata. En: *Synopsis and Classification of Living Organisms*. MacGraw-Hill Book Company, Inc. pp. 71-96.
- Manning, P.L. y Dunlop, J.A. 1995. The respiratory organs of eurypterids. *Palaentology* 38 (2): 287-297.
- Millot, J. 1949. Morphologie générale et anatomie interne [Arachnida]. Ordre des Palpigrades. Ordre des Uropyges. Ordre des Amblypyges. Ordre des Aranéides. Ordre des Ricinuléides. En: P. P. Grassé (dir.), *Traité de Zoologie*, v. 6. Masson, Paris. pp. 263-319; 520-532; 533-562; 562-588; 589-743 y 744-760.
- Millot, J. y Vachon, M. 1949. Ordre des Scorpions. Ordre des Solifuges. En: P. P. Grassé (dir.), *Traité de Zoologie*, v. 6. Masson, Paris. pp. 386-436 y 482-519.
- Müller, K.J. y Walossek, D. 1986. Arthropod larvae from the Upper Cambrian of Sweden. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 77: 157-179.
- Penney, D., Wheeler, C.P. y Selden P.A. 2003. Resistance of spiders to Cretaceous-Tertiary extinction events. *Evolution* 57 (11): 2599-2607.
- Petrunkovitch, A. 1955. Arachnida. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part P, Arthropoda 2*, Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence, Kansas. pp. 42-162.

- Pinto, I.D. y Hünicken, M.A. 1980. *Gondwanarachne*. A new genus of the order Trigonotarbida (Arachnida) from Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 53 (3-4): 307-315.
- Platnick, N.I. 2007. The word spider catalog, version 7.5. American Museum of Natural History, online at <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>
- Poschmann, M., Anderson, L.L. y Dunlop, J.A. 2005. Chelicerata Arthropods, including the oldest Phalangiotarbid arachnid, from the Early Devonian (Siegenian) of the Rhenish Massif, Germany. *Journal of Paleontology* 79 (1): 110-124.
- Ramos, V.A. y Blasco, G. 1975. Sobre la presencia de un eurypterido en la facies Graptolítica de la Formación Yerba Loca, Depto. Jáchal, provincia de San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 30 (3): 287-289.
- Rowland, J.M. y Sissom, W.D. 1980. Report on a fossil palpigrade from the Tertiary of Arizona, and a review of the morphology and systematics of the order (Arachnida, Palpigradida). *The Journal of Arachnology* 8 (1): 69-86.
- Rupert, E.E. y Barnes, R.D. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. Sexta Edición. MacGraw-Hill Interamericana, México. 1114 pp.
- Selden, P.A. 1990. Fossil History of the Arachnids. *The Newsletter of the British arachnological Society* 58: 4-6.
- Selden, P.A. 1992. Revision of the fossil ricinuleids. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 83 (4): 595-634.
- Selden, P.A. 1993. Fossil arachnids-recent advances and future prospects. Proceedings of the XII International Congress of Arachnology (Brisbane/Australia, 1992). *Memoirs of the Queensland Museum* 33 (2): 389-400.
- Selden, P. A. 1996. Fossil mesothele spiders. *Nature* 379: 498-499.
- Selden, P.A. y Jeram, A.J. 1989. Palaeophysiology of terrestrialisation in the Chelicerata. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 80 (3-4): 303-310.
- Selden, P. A. y Shear, W. A. 1996. The first Mesozoic Solifugae (Arachnida), from the Cretaceous of Brazil, and a redescription of the Palaeozoic solifuge. *Palaeontology* 39 (3): 583-604.
- Selden, P.A., Corronca, J.A. y Hünicken, M.A. 2005. The true identity of the supposed giant spider *Megarachne*. *Biology Letters* 1 (1): 44- 48. Publicación en línea, URL: <http://www.journals.royalsoc.ac.uk>. (22/03/05).
- Selden, P.L., Shear, W.A y Bonamo, P.M. 1991. A spider and other arachnids from the Devoniana of New York, and reinterpretations of Devonian Araneae. *Palaeontology* 34 (2): 241-281.
- Shear, W.A. y Selden, P.A. 1986. Phylogenetic relationships of the Trigonotarbida, an extinct order of arachnids. *Actas X Congreso Internacional de Aracnología*. Jaca/España. I: 393-397.
- Shear, W.A., Selden, P.A., Ian Rolfe, W.D. Bonamo, P.A. y Grierson, J.D. 1987. New terrestrial Arachnids from the Devonian of Gilboa, New York (Arachnida, Trigonotarbida). *American Museum Novitates* 2901: 1-74.
- Shiple, A.E. 1909. Introduction to Arachnida and Xiphosura. En: S. F. Harmer y A. E. Shipley (Eds.), *The Cambridge Natural History Vol. IV*. Macmillian y Co. Limited, London. pp. 253-542.
- Shultz, J.W. 1990. Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. *Cladistics* 6: 1-38.
- Størmer, L. 1955. Chelicerata, Merostomata. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part P, Arthropoda 2*. Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence, Kansas. pp. 1-41.
- Tollerton, V.P. (Jr.). 1989. Morphology, taxonomy, and classification of the order Eurypterida Burmeister, 1843. *Journal of Paleontology* 63 (4): 642-657.
- Toro, M.A. y Perez, H.G. 1978. El primer registro de euryptéridos para el Ordovícico de Bolivia. *Servicio Geológico de Bolivia*, Boletín, Serie A 2: 13-19.
- Vachon, M. 1949. Ordre des Pseudoscorpions. En: P. P. Grassé (dir.), *Traité de Zoologie*, v. 6. Masson, Paris. pp. 437-481.
- Waterlot, G. 1949. Les Arachnides Fossiles. En: P. P. Grassé (dir.), *Traité de Zoologie*, v. 6. Masson, Paris. pp. 893-905.
- Weygoldt, P y Paulus, H.F. 1979. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. *Zeitschrift für die Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 17: 85-116, 177-200.
- Wheeler, W.C. y Hayashi, C.Y. 1998. The phylogeny of the extant chelicerate orders. *Cladistics* 14 (2): 173-192.
- White, D. 1908. Report on the fossil flora of the Coal measures of Brazil. En: J. C. White (ed.), *Final Report on the coal measures and associated rocks of South Brazil*. Rio de Janeiro. National Press. pp. 377-607.



| Axel O. Bachmann

INTRODUCCIÓN

Los Hexapoda constituyen una agrupación probablemente artificial (no **monofilética**) de Arthropoda, que incluye tres clases con representantes vivientes: **Collembola**, con un representante fósil del Devónico Inferior de Escocia, y otro en el ámbar del Cretácico Superior de Canadá, y rica en especies actuales; **Protura**, sin representantes fósiles conocidos y relativamente pocas especies actuales, e **Insecta**, solo conocida con seguridad desde el Carbonífero Inferior, y riquísima en especies vivientes. Las dos primeras fueron consideradas hasta hace pocas décadas como órdenes de Insecta, y actualmente algunos investigadores opinan que los **Diplura**, a veces tratados como una clase aparte, deberían seguir siendo incluidos entre ellos. Las tres clases comparten solo pocos caracteres, principalmente la **tagmatización** (agrupación de segmentos corporales en unidades funcionales), que aquí implica una **cabeza**, en la que no se reconocen los segmentos originales, un **tórax** de tres segmentos, y un **abdomen** de 11 segmentos básicos, casi siempre solo 9 reconocibles (12 en los Protura adultos, y solo 6 en los Collembola), con algunas modificaciones en formas especializadas; también comparten la posesión de 3 pares de **patas locomotoras**, articuladas al tórax, y, si existen apéndices abdominales, estos difieren de los torácicos en todas las formas vivientes. Suele considerarse a los **Hexapoda** como una superclase, y **grupo hermano** de los **Myriapoda**, tal vez derivada de formas primitivas de éstos, por reducción de los apéndices locomotores posteriores, y la diferenciación del abdomen. Myriapoda y Hexapoda integran los **Mandibulata**, a su vez **grupo hermano** de los **Chelicerata** (**Arachnida**, **Pantopoda**, **Merosotomata**, etc.).

Los **Hexapoda** constituyen el grupo más numeroso de seres vivos, con estimaciones, más o menos bien fundadas, que alcanzan entre 3000000 y 10000000 de especies vivientes;

hasta ahora solo se conoce algo menos que un millón. Su importancia ecológica es también muy grande, ya que tan alta **diversidad** ha colonizado casi todos los ambientes habitables (y algunos aparentemente inhabitables); no los hay en las masas de agua de alta mar, y solo están muy pobremente representados, con unas pocas especies, sobre su superficie.

Se los halla en todas las latitudes, incluyendo las extremas cerca de los polos, y desde unos pocos centímetros bajo el nivel del mar, en las costas, hasta las mayores altitudes; también desde los desiertos más extremos hasta los lugares más húmedos, incluyendo muchas especies permanentemente acuáticas en aguas continentales, tanto dulces como salobres (de mezcla).

Su inserción en las **cadena tróficas** abarca todas las categorías de **consumidores**, y en esa situación muchos son excelentes **controladores** de plantas y de otros animales, **degradadores** de detritos orgánicos, y alimento de otros artrópodos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Para el hombre representan el grupo más numeroso de **transmisores de enfermedades**, como también de **plagas agrícolas**, y el más numeroso de **auxiliares para la economía**, por ejemplo como polinizadores, o agentes de contralor tanto de malezas como de plagas agrícolas.

La vida relativamente corta de la mayoría, y su gran capacidad de reproducción, les otorgan un enorme **potencial biótico**, que lleva a fluctuaciones muy importantes de sus números, pudiendo algunas especies convertirse en poco tiempo en plagas.

Su **importancia paleontológica** es también alta. Si bien solo se conocen relativamente pocos insectos representados por fósiles enteros (por ejemplo en **ámbar**, pero también algunos en rocas sedimentarias), son muchas las especies descritas solo sobre partes más o menos bien conservadas, principalmente alas.

BIOLOGÍA

CUTÍCULA Y MUDA

Como ya se mencionó en el Capítulo Arthropoda, toda la superficie corporal tiene una cubierta continua de **cutícula**, que se invagina en las aberturas del **canal alimentario**, las de las **tráqueas**, las de los **conductos genitales**, las de las **glándulas**, etc. y recubre parte o toda la extensión de esos conductos (ver Figura 18. 2 A-D).

Los **Apterygota** (insectos primariamente sin alas), como muchos artrópodos no insectos, **mudan** periódicamente durante toda su vida, aun después de alcanzar la capacidad reproductiva, que definiría al estado **adulto** (o **imaginal**); los **Pterygota** (insectos primariamente alados) solo mudan hasta alcanzar el estado adulto. Las fases del proceso de muda, desde la **apólisis** hasta la **ecdisis**, fueron descritas en el Capítulo Arthropoda (ver Figura 18. 3 A, B).

Las características de la **cutícula** de los distintos estados de desarrollo, y del adulto, están reguladas por **neurohormonas**, en los insectos principalmente la **hormona juvenil**.

DESARROLLO Y METAMORFOSIS

El desarrollo es del tipo **protomórfico** en los **Collembola**, lo que probablemente constituye una condición neoténica, y no primaria, debida al arresto del proceso de formación de nuevos **somitos** en el embrión. Es **anamórfico** en los **Protura**, en los que el número de segmentos abdominales aumenta durante su desarrollo embrionario y parte del posembionario: nacen con 9, y en las siguientes tres mudas este número aumenta hasta 12, cantidad que mantienen hasta ser adultos. Todos los **Insecta**, incluyendo los **Diplura**, son **epimórficos**, es decir nacen con el número definitivo de segmentos abdominales, primariamente 11, pero reducidos secundariamente a 10 en los estados de desarrollo de la gran mayoría de los **Insecta** actuales.

Casi todos los insectos presentan una **metamorfosis** más o menos compleja, con una sucesión de **estados**, hasta alcanzar la **fase adulta**, o **estado imaginal**, reproductiva; a veces las **larvas** difieren apreciablemente de los **adultos**, como en los insectos **hemimetábolos** y **holometábolos** (ver más abajo); tal diferencia es muy adaptativa, pues disminuye o elimina la **competencia alimentaria** y **de espacio** entre

juveniles y adultos, favoreciendo el desarrollo de las poblaciones; en algunos insectos aun los sucesivos estadios larvales difieren entre sí, con distintas modalidades de vida, disminuyendo todavía más la **competencia intraespecífica**.

Los modelos de **metamorfosis** que suelen considerarse son varios, algunos con distintas variantes de detalles, por lo que un esquema completo puede llegar a ser muy complejo y confuso. La clasificación siguiente es suficientemente simple, y permite incluir a la mayoría de los casos:

- **Ametabolia**: sin diferencias apreciables, ni morfológicas ni de modalidad de vida, entre los distintos estados juveniles y los adultos, excepto en órganos de reproducción; nunca existen alas ni esbozos de ellas; con mudas periódicas durante toda la vida, aun después de alcanzar el estado reproductivo. Ejemplos entre los actuales: las clases **Collembola** y **Protura**, y los órdenes de **Insecta Apterygota**: **Archaeognatha** y **Zygentoma** (pececitos de plata); entre los extinguidos con seguridad los **Monura**. Se considera a esta modalidad como la más primitiva.

- **Paurometabolia**: con diferencias morfológicas escasas entre las **larvas** y el **adulto**, casi solo referidas al crecimiento progresivo de los esbozos alares (**pterotecas**) y los órganos de la reproducción; sin diferencias importantes de la modalidad de vida. Solo se producen mudas periódicas hasta alcanzar el estado reproductivo, los **adultos** no mudan más. Ejemplos entre los insectos actuales: **Dictyoptera** (cucarachas, mamboretás), **Orthoptera** (saltamontes), **Thysanoptera** (trips), **Hemiptera** (chinchas, cigarras, pulgones), etc.; entre los extinguidos, **Protohemiptera**, **Diaphanoptera**, etc. Las larvas de **Plecoptera** difieren muy poco de los adultos en su morfología, excepto por las alas, pero las larvas son acuáticas y los adultos son aéreos.

- **Hemimetabolia**: con diferencias morfológicas y funcionales importantes, aunque no extremas, entre las **larvas** y el **adulto**, no solo referidas al crecimiento progresivo de los esbozos alares (**pterotecas**) y los **órganos reproductivos**; con diferencias casi siempre muy importantes de sus respectivas modalidades de vida. Solo se producen mudas periódicas hasta alcanzar el estado **adulto**. Ejemplos: **Ephemeroptera** (efímeras) y **Odonata** (alguaciles), en los que las larvas son acuáticas y los adultos aéreos, con adaptaciones muy dife-

rentes, y algunos **Hemiptera**, como las cochinillas, cuyas hembras carecen de alas, y parecen larvas, y los machos son alados, y las moscas blancas, cuyas larvas son inmóviles, aplanadas, con aspecto de cochinillas sin patas, y los adultos son gráciles, alados, con patas, y muy activos.

- **Holometabolía:** con diferencias muy marcadas morfológicas, y casi siempre también funcionales, entre las **larvas** y el **adulto**, diferencias que se ven en todo el animal; en las larvas no existen esbozos alares externos; con una fase intermedia, inmóvil o casi, la **pupa**, en la que se producen los profundos cambios, tanto internos como externos; además casi siempre hay diferencias muy importantes de sus respectivas modalidades de vida. Solo se producen mudas periódicas hasta alcanzar el estado **adulto**, reproductivo. Ejemplos: **Coleoptera** (escarabajos), **Diptera** (moscas, mosquitos), **Lepidoptera** (mariposas), **Hymenoptera** (abejas, hormigas, avispas), etc. Al paso del último estadio larval al de pupa suele llamársele **empupar** o **pupar**, y **prepupa** a la larva en los últimos momentos antes de hacerlo. A la muda que produce un cambio de estado suele designársela con el nombre del nuevo estado: **muda pupal** cuando se pasa del estado larval al pupal, y **muda imaginal** cuando se pasa del estado pupal al de **imago** (adulto).

SISTEMA DIGESTIVO Y ALIMENTACIÓN

La estructura general del canal alimentario se describió en el Capítulo Arthropoda (ver Figura 18. 7). En los Hexapoda este canal suele ser rectilíneo o poco contorneado, y raramente presenta ciegos importantes; la extensión de sus partes, **estomodeo**, **mesenterón** y **proctodeo**, puede ser similar, pero frecuentemente existen diferencias muy marcadas, pudiendo alguna de ellas ser mucho más larga, o mucho más corta que las otras, y cada una de ellas puede estar diferenciada en dos o más sectores morfológicamente y/o funcionalmente diferentes. El epitelio del **mesenterón**, glandular y de absorción, se regenera periódicamente, todo al mismo tiempo o por partes, pudiendo existir fases de reposo funcional; suele estar estructurado, teniendo las **células en regeneración** agrupadas en **nidos**, por lo que no interfieren con la actividad de las células activas; en los Coleoptera esos nidos están en el fondo de profundas evaginaciones, asomando a la cavidad general del cuerpo como dedos de guante (Figura 23. 1). En unos pocos grupos, como los **Planipennia** y la mayoría de los **Hymenoptera**, el **mesenterón** no está conectado con el **proctodeo** en las larvas; los escasos materiales no digeribles acumulados son eliminados como **meconio** al abrirse esa comunicación, poco antes de la **muda pupal**.

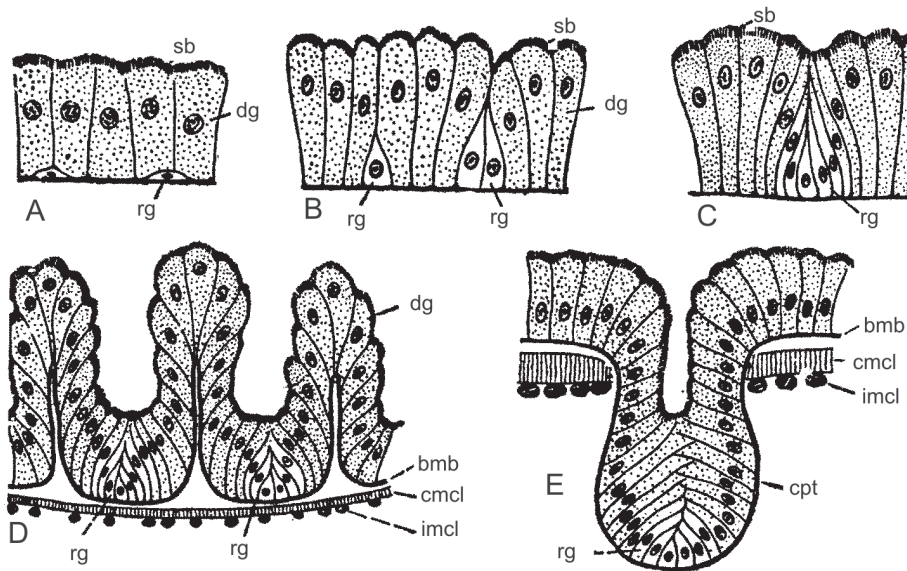


Figura 23. 1. Estructura de la pared del mesenterón. A. Esquema primitivo; B-E. Células regenerativas en nidos (rg). bmb: membrana basal; dg: células digestivas; sb: microvellosidades; cmcl: capa de músculos circulares; lmcl: capa de músculos longitudinales; cpt: cripta (de Snodgrass, 1935).

Una vez ingeridos, los alimentos son a veces almacenados en el **estomodeo**, que en ese caso está dilatado en forma de un espacioso **buche**, donde puede comenzar la digestión con secreciones salivales, o las provenientes del mesenterón. Del estomodeo pasan al mesenterón a través del **proventrículo**, que funciona como un **filtro** o un **ordenador**, de partículas grandes; en algunos insectos tales partículas son eliminadas después por la boca. En el mesenterón se produce, o continúa, la digestión, a veces con ayuda de **simbiontes** (bacterias, generalmente asociadas con protistas flagelados), y la absorción de los productos resultantes. Los materiales no digeribles, junto con los **productos de excreción** de los **túbulos de Malpighi**, se eliminan por el **proctodeo** y el **ano**, muy frecuentemente previa reabsorción de agua y/o de iones en la **ampolla rectal**.

Muchos insectos, por ejemplo la mayoría de los Hemiptera, las larvas de los Planipennia, y las de algunos Coleoptera, como las de la familia Dytiscidae, inyectan con sus apéndices bucales **enzimas digestivas** en sus presas (algunos Hemiptera lo hacen en semillas), y absorben luego los productos finales como un líquido nutritivo, que requiere escasa digestión en el mesenterón. Los Hemiptera en general, y los adultos de Diptera solo ingieren líquidos que obtienen de animales o de vegetales, por lo que sus deyecciones contienen mucha agua.

La diversidad de alimentos de los Hexapoda es enorme, pudiendo variar desde muy ecléctica (**omnivoría**), hasta extremadamente seleccionada (por ejemplo los **hematófagos** obligados, que solo utilizan sangre de un **vertebrado homeoterma**, o los **endoparásitos**, muy específicos, de otros insectos). Casos intermedios son los **xilófagos** generalistas, que se alimentan de maderas muertas, los **predadores** generalistas, que lo hacen de cualquier presa, etc. La inserción de los Hexapoda en las **redes tróficas** puede ser extremadamente compleja.

SISTEMA EXCRETOR

Este sistema está formado principalmente por los **túbulos de Malpighi** (ver Figura 18. 7), libres en la cavidad general, en cantidad muy variada según los grupos (entre 1 y más de 200 pares), y que desembocan en el canal alimentario en el límite entre el **mesenterón** y el **proctodeo**, y descargan los productos a través del ano. En ciertos grupos, como los Hemiptera, algunos túbulos pueden estar diferenciados funcionalmente en dos o más sectores. A veces los extremos de los dos túbulos de un mismo

par están unidos, formando una gran asa; otras veces el extremo distal de uno o más pares de túbulos está recubierto por un repliegue de la **ampolla rectal**, facilitando la regulación iónica. Los túbulos de Malpighi de las larvas de Planipennia son secretores de **seda**, que se extruye por el ano.

En algunos insectos, ciertos **metabolitos** se depositan bajo la **epidermis**, o en el **cuerpo gordo**, donde quedan bloqueados durante el resto de la vida; ciertos metabolitos (por ejemplo la **guanina**, depositada en forma de cristales) otorgan brillo metálico al insecto, ya que reflejan intensamente la luz. Ciertos **metabolitos secundarios**, tóxicos, de plantas, pueden también ser depositados, otorgando toxicidad a los insectos, como en las orugas y adultos de las mariposas «monarca».

SISTEMA CIRCULATORIO

Este sistema, ya descrito en el Capítulo Arthropoda, es muy simple en los Hexapoda, formado solo por el **vaso dorsal**, a veces muy corto, que impulsa la sangre hacia adelante por una **aorta**, irrigando así el cerebro, y que puede alternar impulsos hacia adelante y atrás. Existen insectos en los que funcionan además **corazones auxiliares** en las patas, en la base de las alas, o en otros lugares.

SISTEMAS NERVIOSO CENTRAL Y SENSORIAL

La estructura general del **sistema nervioso central** se describió en el Capítulo Arthropoda; en los Hemiptera el **tritocerebro** no está totalmente integrado al **arquicerebro** (ver Figura 18. 10).

El **complejo retrocerebral** (**cuerpos pedunculados** y **cuerpos alados**) está formado por **neuronas secretoras** que producen las hormonas relacionadas con la muda, especialmente la **hormona juvenil**.

El sistema **sensorial** suele incluir **fotorreceptores** de estructura diversa, pero la mayoría presenta un par de **ojos compuestos**, generalmente con gran cantidad de **omatioides**; faltan en los Collembola, Protura, estos últimos ciegos, y en las larvas de los insectos holometábolos, que tienen grupos de pocos ojos simples, los **stemmata**; muchos insectos, en especial los voladores, poseen además 2 o 3 **ocelos** dorsales. Todos estos órganos fueron descritos en el Capítulo Arthropoda (ver Figura 18. 11).

Cada pelo del tegumento está típicamente conectado a una neurona y funciona como **sensilio mecanorreceptor**; estos pueden hallarse muy modificados y adaptados para estimar temperatura (**termorreceptores**), o grado de humedad (**higorreceptores**), ambos muy relacionados entre sí. Otros permiten percibir sustancias químicas específicas, por ejemplo dióxido de carbono, **feromonas**, etc. (**quimiorreceptores**). Otros son **propioceptores**, que perciben las posiciones relativas de dos o más escleritos, por ejemplo durante la marcha o el vuelo. Finalmente hay pelos que carecen de conexión nerviosa, suponiéndose que no son receptores. La distribución de los pelos, o **quetotaxia**, es muy constante en cada especie, por lo que su estudio aporta bases firmes en la clasificación; tal constancia está en relación con la disposición de las **neuronas** que inervan esos pelos.

SISTEMA TRAQUEAL Y VENTILACIÓN

Como se describió en el Capítulo Arthropoda, la **ventilación** se hace en los Hexapoda casi siempre por **tráqueas** que abren al exterior a través

de **espiráculos**, de los que básicamente hay 2 pares torácicos y 8 pares abdominales; en ciertos grupos, algunos o todos los pares de espiráculos pueden ser no funcionales. Las tráqueas y los espiráculos faltan en muchos Collembola, y en algunas formas extremadamente especializadas de otros grupos, se hallan adaptadas a ambientes acuáticos ricos en oxígeno, gas que obtienen por difusión a través de la pared del cuerpo. Las larvas y pupas de ciertos insectos acuáticos tienen expansiones cuticulares externas recorridas por tráqueas, las **traqueobranquias**, que intercambian gases con el agua (Figura 23. 2). Otras pupas (como las de algunos Diptera y Coleoptera) tienen prolongaciones de las tráqueas, que sobresalen de los espiráculos, con una función similar. Casi siempre el sistema de tráqueas incluye 1 o 2 pares de **troncos traqueales** longitudinales, que emiten ramas hacia el dorso, el vientre y la línea media, proveyendo aire a los diversos órganos. Los **músculos**, especialmente los de vuelo, de intensa actividad metabólica, tienen una riquísima traqueación que se insinúa en profundos repliegues de la **membrana plasmática** de sus fibras (ver Figura 18. 8 C).

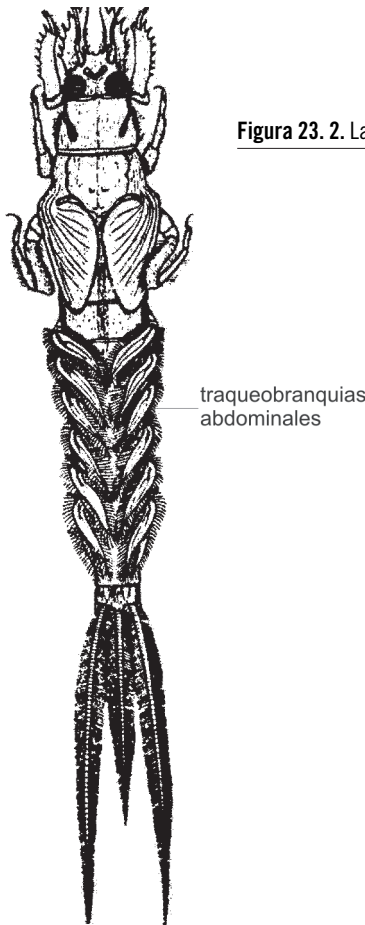


Figura 23. 2. Larva de Ephemeroptera con traqueobranquias abdominales (de Wesenberg-Lund, 1943).

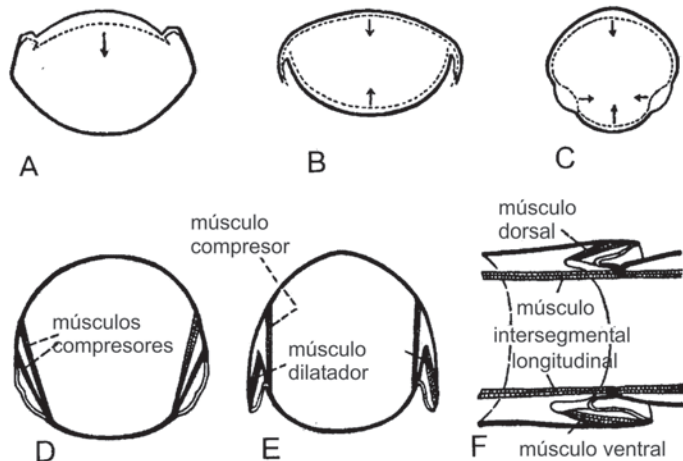


Figura 23. 3. Diagramas de mecanismos ventilatorios. A-C. tres tipos de movimientos ventilatorios abdominales en insectos; D. sección de segmento solo con los músculos compresores; E. sección de segmento con músculos compresor y dilatador; F. sección a lo largo mostrando protractor y contractor (de Snodgrass, 1935).

La **ventilación** es facilitada por movimientos rítmicos de las paredes abdominales, y regulada por el cierre, a veces alternativo, de los sucesivos pares de espiráculos (Figura 23. 3).

SISTEMA REPRODUCTOR Y REPRODUCCIÓN

Como se mencionó en el Capítulo Arthropoda, casi todos los Hexapoda son **dioicos** (de sexos separados), siendo muy raro el **herma-**

froditismo (existencia de **gónadas** de ambos sexos en un mismo individuo, como en algunas cochinillas). Más frecuente es la **partenogénesis**, o desarrollo embrional normal sin intervención de **espermatozoides**, que aparece en varios grupos no relacionados entre sí. La partenogénesis puede ser **obligada** (único modo de reproducción), **alternante** con la bisexual, o solo **facultativa** (dependiente de variables ambientales).

En los Collembola y los Protura las **gónadas** son **saculares**, con **germario** único y lateral,

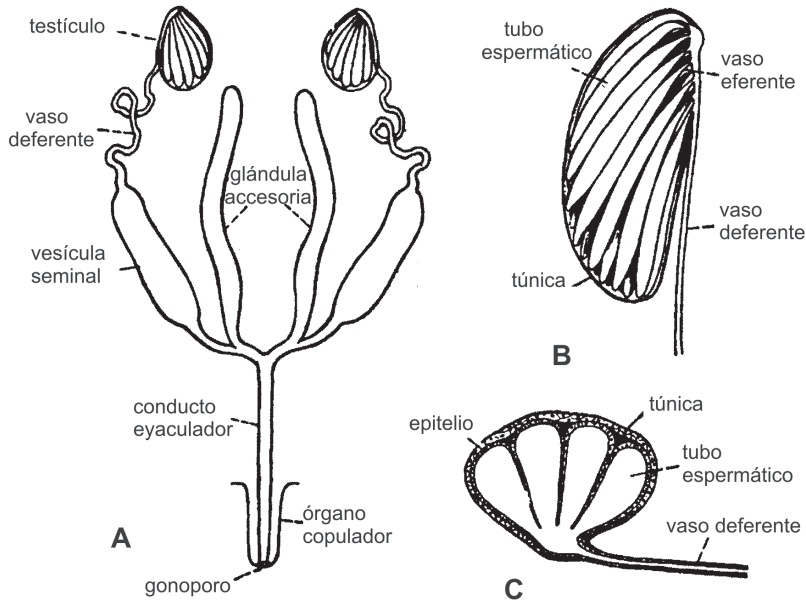


Figura 23. 4. Estructura general (esquemática) de los órganos reproductores masculinos (de Snodgrass, 1935).

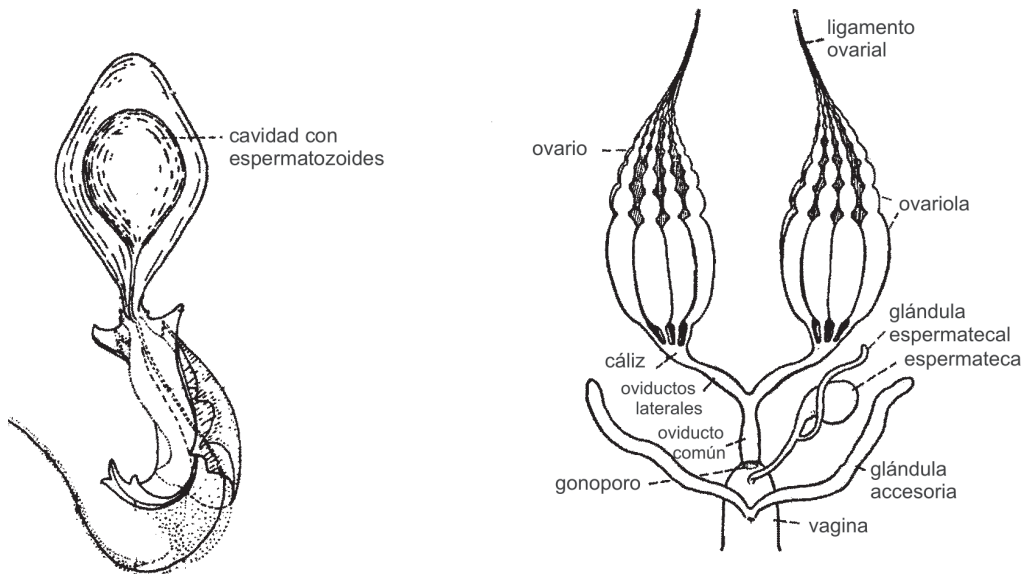


Figura 23. 5. Espermátforo de grillo (de Grassé, 1949).

Figura 23. 6. Estructura general (esquemática) de los órganos reproductores femeninos (de Snodgrass, 1935).

pero en los Insecta (incluyendo los Diplura) están formadas por varios lóbulos alargados, separados las **ovariolas** y los **folículos testiculares**, cada porción con un **germario**. Estas unidades convergen en un **cáliz**, o en un **ducto eferente**, respectivamente. El **gonoporo** es casi siempre impar, ubicado en la línea media ventral, pero primariamente doble en los Ephemeroptera, y secundariamente en los Dermaptera primitivos (Figuras 23. 4 y 6).

Como se dijo en el Capítulo Arthropoda, los machos pueden transferir los **espermatozoides** incluidos en una envoltura, el **espermatóforo** (Figura 23. 5), que colocan sobre el sustrato o sobre las hembras, desde donde ellas los introducen a su vía genital, o bien los machos pueden introducir el **espermatóforo**, o **esperma líquido**, directamente en la vía genital femenina, a veces hasta la **espermateca**; esta última es un receptáculo dependiente del **gonoducto**, y desde ella los espermatozoides son extruidos hasta los **huevos** que están a punto de ser puestos.

El **desove** puede ser **masivo**, muchos huevos en una misma ocasión, o **progresivo**, de a uno o pocos por vez.

En algunas familias de Hemiptera existe **inseminación traumática**: el macho clava su **órgano copulador** en la pared abdominal de la hembra, y descarga el esperma en la cavidad general, desde donde los espermatozoides se desplazan hasta el **ovario**.

Los huevos están protegidos por un **corion**, cubierta más o menos compleja, que presenta uno o pocos **micropilos**, que son pequeñas aberturas por las que penetrarán los espermatozoides. Los embriones a término rasgan, con diversos mecanismos, este corion, para salir de él; en ese momento los insectos **paurometábolos** y **hemimetábolos** están aún envueltos en una **membrana**, equivalente a la **cutícula larval** de los insectos holometábolos, que eliminan poco después (Figura 23. 7).

En algunos insectos, como los Dictyoptera, los coleópteros Hydrophiloidea y otros grupos no relacionados entre sí, los huevos son depositados en una **ooteca** elaborada por la hembra, frecuentemente con seda u otras secreciones. La protección de la descendencia es rara entre los insectos, y la mejor parece ser la selección de un lugar adecuado para el desove, lo que disminuye tanto los riesgos de predación, cuanto el esfuerzo de los recién nacidos para hallar alimento (Figura 23. 8).

El sistema de **determinación sexual** es muy variado, aunque el sistema XX (femenino), X0 (o XY, masculino) es frecuente; los machos de

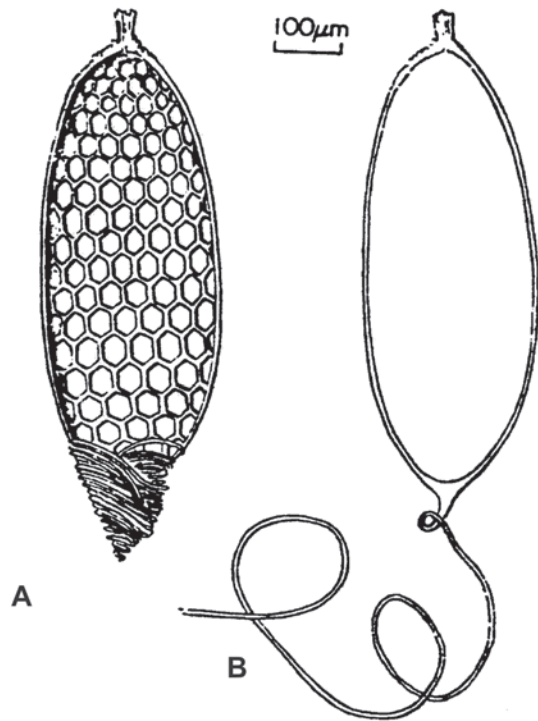


Figura 23. 7. Huevo de un Odonata. A. con filamento enrollado; B. con filamento desenrollado (de Hinton, 1981).

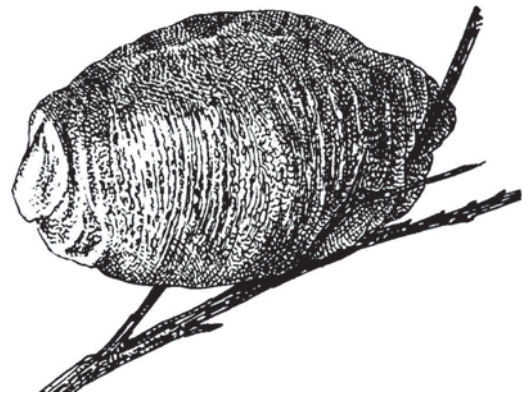


Figura 23. 8. Ooteca de tatadiós (Mántido) (de Grassé, 1949).

los himenópteros superiores son **haploides** (es decir con desarrollo **partenogenético**) y las hembras son **diploides**.

DIAPAUSA

Durante el desarrollo del embrión, de las larvas de diversos estados, y del adulto, pueden intercalarse periodos de **diapausa**, o sea **reposo fisiológico hormonalmente regulado**, especialmente en periodos desfavorables, como

muy fríos, o muy secos, o de fuerte escasez de alimento. La duración de ese estado fisiológico es extremadamente variada, entre pocas semanas y muchos meses, estando su finalización determinada por condiciones ambientales.

HÁBITAT

Prácticamente no existen ambientes donde no vivan Hexapoda; por ejemplo, como se dijo antes, no los hay en las masas de agua marina alejadas de las costas, aunque sí sobre su superficie y, si bien escasos, algunos viven aun en las mayores latitudes y altitudes, en cavernas, a varios metros bajo la superficie en suelos, en desiertos cálidos y fríos, en la profundidad de grandes lagos, y en pequeñas islas en medio de los grandes océanos; la mayor diversidad se da en las zonas intertropicales y en las templadas de los continentes, especialmente en **ecosistemas húmedos**.

Las especies acuáticas pueden ocupar ambientes quietos, sin corriente apreciable (**lénticos**) o corrientosos (**lóticos**), incluyendo ríos de alta velocidad de corriente, o los bordes de los lagos muy batidos por las olas. Si bien muchos insectos acuáticos requieren aguas **bien oxigenadas**, otros están adaptados a ambientes **anóxicos**, como los desagües cloacales. Algunos dependen poco del grado de oxigenación del agua, al tener estructuras, y/o patrones de comportamiento, para tomar aire atmosférico en la superficie. Las especies adaptadas para vivir en agua de **salinidad variable**, en ocasiones de alta concentración, tienen una cutícula impermeable que los aísla del medio; algunos viven en agua de lluvia, prácticamente sin sales, y tienen eficientes órganos de **regulación iónica**.

Según Pennak (1953) menos del 4% de las especies actuales vive en, o sobre el agua durante toda o parte de su vida. Las larvas de todas las especies de Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Megaloptera y Trichoptera viven en el agua, pero estos órdenes son relativamente poco numerosos comparados con Coleoptera (principalmente larvas, pocos con adultos también acuáticos), Lepidoptera, Diptera e Hymenoptera, cuyos adultos son casi siempre terrestres. Coleoptera y Hemiptera son los únicos órdenes en que existen especies con adultos acuáticos, que no presentan modificación importante del sistema traqueal de ventilación respecto de las larvas. Algunos toman aire en la superficie del agua, y lo acumulan en forma de burbuja en la superficie externa, y/o bajo las alas (varios Hemiptera y Coleoptera), o lo

toman del aerénquima de plantas (algunos Diptera y Coleoptera), o del que está disuelto en el agua. Esto permite sumersiones de entre pocos minutos y muchas horas, dependiendo de la disponibilidad de oxígeno en el agua, de la temperatura, y del metabolismo de esos insectos.

Muchas especies terrestres están adaptadas a condiciones ambientales extremas, como temperaturas muy altas o muy bajas, porcentajes muy altos o muy bajos de humedad relativa, o extrema escasez de alimentos. Algunos sobreviven como embriones, larvas o adultos en refugios, con o sin estado de diapausa. En los órdenes Isoptera e Hymenoptera se incluyen especies eusociales, con una compleja organización, que comprende la construcción de nidos, a veces con cultivo de hongos para la alimentación colectiva.

Muchos insectos son de importancia económica para el hombre, produciendo sustancias de consumo como miel, o industrialización como lacas; polenizando plantas en cultivo, ayudando a reducir daño de plagas agrícolas, como muchos parasitoides, o regulando desarrollos bacterianos o fúngicos indeseables. Otros, por su altísimo potencial biótico, se convierten en plagas, por ejemplo en agroecosistemas, motivando un perjuicio económico importante.

ESCLEROTIZACIONES DE LA CUTÍCULA

La estructura de la **cutícula** se describió en detalle en el Capítulo Arthropoda (ver Figura 18. 2 A-D). La **exocutícula** de algunos insectos, como los coleópteros entre otros, es muy gruesa y rígida, y en su madurez a veces quedan intercaladas en ella delgadísimas capas de aire, produciendo reflejos metálicos por interferencia de las ondas de luz. Por ser de origen estructural, y no producido por pigmentos lábiles, ese efecto de brillo persiste aun después de la muerte y la desecación de los ejemplares. Otros insectos tienen cutícula muy **transparente**, y bajo ella se acumulan sustancias coloreadas obtenidas con el alimento vegetal, como **clorofila** (verde) y **carotenos** (amarillos a rojos), colores que desaparecen con la muerte y descomposición de los tejidos subcutáneos.

En el registro fósil participan casi solo las partes rígidas (duras) de los animales; en los artrópodos en general, y en los Hexapoda en particular, los estudios se hacen principalmente sobre los remanentes de partes **esclerotizadas** de la cutícula, más resistentes a la des-

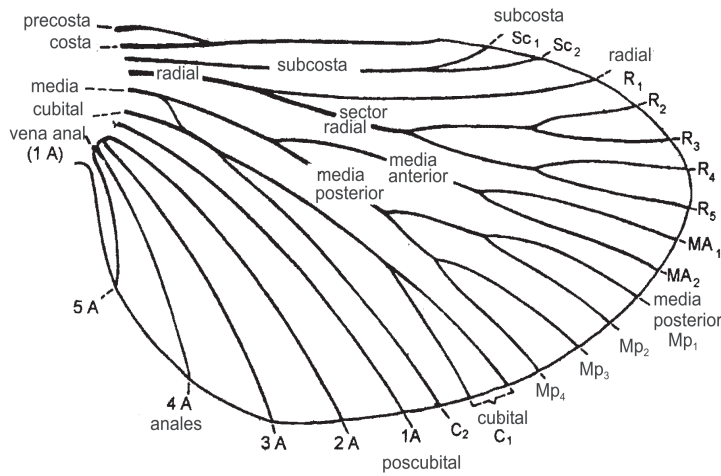


Figura 23. 9. Diagrama de venación arquetípica (de Snodgrass, 1935).

composición y abrasión que otras partes. La morfología comparativa de los **escleritos** también es fundamental en estudios **taxonómicos neontológicos**. Los insectos con partes muy esclerotizadas extensas se conservan mejor, y aparecen más frecuentemente en el registro fósil.

Todas las partes esclerotizadas son de interés, pero la disposición de las **nervaduras alares**, que presenta patrones muy estables, ha merecido mayor atención, habiendo sido mi-

nuciosamente estudiada en todos los niveles taxonómicos, tanto en los insectos extinguidos como en los actuales. El patrón básico de la disposición de las nervaduras alares es el mismo en todos los Pterygota alados, lo que apoya fuertemente la teoría de su **monofilia**, y permite discutir con base firme cuáles fueron las **vías evolutivas** que llevaron a las distintas configuraciones de nervaduras alares observadas (Figura 23. 9).

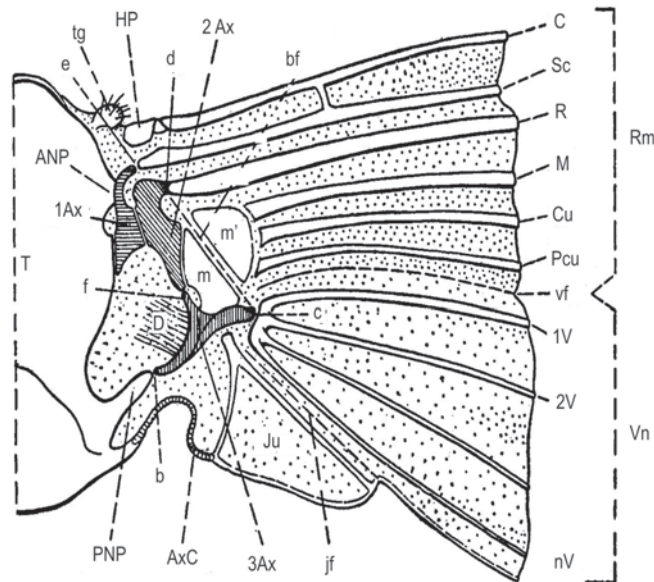


Figura 23. 10. Articulación alar esquemática. T: tergo; ANP: lóbulo notal anterior; 1Ax: axilar 1; D: inserción del músculo flexor del ala; f: articulación anterior de D; tg: tégula; HP: placa humeral; 2Ax: axilar 2; e: ápice del brazo; d: extremo anterior de la vena radial; bf: pliegue basal; m, m': placas medianas; c: ápice; Ju: yugo; PNP: lóbulo notal posterior; AxC: cordón axilar; 3Ax: axilar 3; jf: pliegue yugal; bf: articulaciones mesales; Rm: área remigial; C: costal; Sc: subcostal; R: radial; M: media; Cu: cubital; Pcu: poscubital; vf: pliegue vanal; Vn: área venal; 1V: anal 1; 2V: anal 2; nV: anal n (de Snodgrass, 1935).

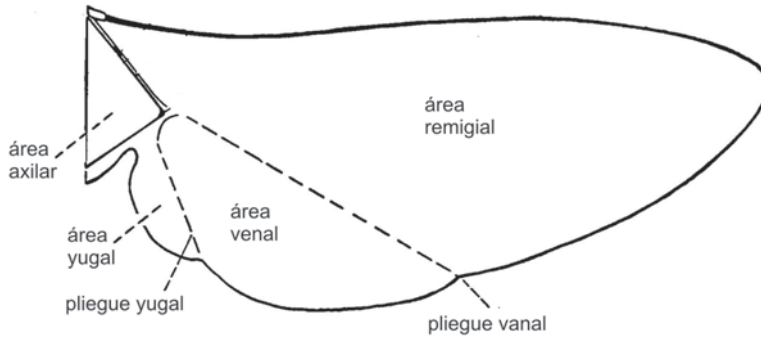


Figura 23. 11. Áreas funcionales de un ala (de Snodgrass, 1935).

Además de las nervaduras, son de interés los **escleritos axilares**, en la base de las alas, que median y dirigen los movimientos de vuelo, y el rebatimiento de las alas hacia atrás en reposo. Las **larvas** de la mayoría de los insectos **paurometábolos** y **hemimetábolos** no tienen configuradas las **áreas articulares** de sus alas, siendo los esbozos alares (**pterotecas**) continuos con los **escleritos dorsales** de los segmentos torácicos correspondientes (Figuras 23. 10 y 11). Se trata de una condición **secundaria**, supuestamente aparecida en la evolución como una adaptación para proteger esos esbozos durante los movimientos en espacios reducidos. El **área articular** solo se estructura en la muda final. Las larvas de **Odonata** (alguaciles) y las de **Orthoptera** (saltamontes, grillos) tienen la articulación alar formada, carácter primitivo compartido con algunos grupos extinguidos, como los **Diaphanopteroida**. Kukalová-Peck (1986) llama **sin metamorfosis** a este último esquema de desarrollo, y **con metamorfosis** al de la condición secundaria, con esbozos alares continuos con el tergo en las larvas, y articulados en los adultos. Si bien las larvas de los **Ephemeroptera** actuales tienen esbozos alares continuos con los tergos torácicos, sus antepasados del Paleozoico los tenían articulados, es decir no presentaban metamorfosis en el sentido de Kukalová-Peck. En los **holometábolos** las larvas tienen minúsculos esbozos **invaginados**, no visibles desde fuera, y esbozos amplios con articulación completa en las **pupas** (Figuras 23. 2 y 12).

En la **taxonomía neontológica** se da fuerte peso a los caracteres de las partes esclerotizadas del **aparato copulador** de los machos, que suele ser altamente específico, y del **ovipositor** de las hembras, pero lamentablemente es muy

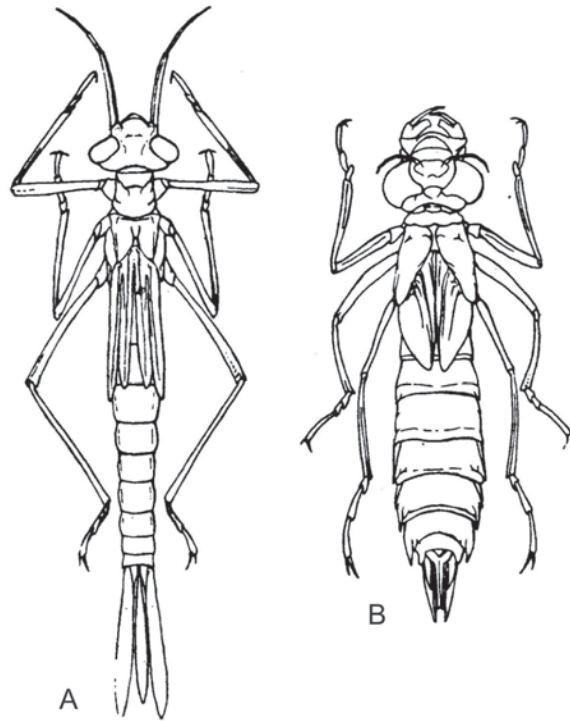


Figura 23. 12. Larvas de Odonata. A. Zygoptera; B. Anisoptera (de Grassé, 1949).

raro hallar fósiles en los que estos órganos se hayan conservado aceptablemente.

Muchos insectos emiten **señales**, por ejemplo en forma de **vibraciones** transmitidas por el aire o por el sustrato, que producen frotando entre sí partes **esclerotizadas** de la cutícula, o golpeándolas o frotándolas contra el sustrato. Esas señales suelen estar destinadas a individuos de la misma especie, por ejemplo los del sexo opuesto, y servir para el reconocimiento,

siendo muy específicas y eficientes para establecer **barreras reproductivas**. Las porciones de cutícula esclerotizada que intervienen en esas actividades, presentan comúnmente **estrías, crestas, tubérculos, púas** (pelos modificados) u otras esculturas, que sirven para una identificación confiable, y que pueden conservarse aceptablemente en los procesos de fosilización. Desde hace algunos años se cuenta con **microscopios electrónicos** para superficies (**de barrido, o scanning electronic microscopes**, abreviados como MEB, o SEM) adecuados para estudiar minúsculos detalles superficiales de la cutícula, y órganos cuticulares muy pequeños. Cuando estas estructuras se conservan en el proceso de fosilización, pueden estudiarse sus detalles.

ALAS Y VUELO

Los Hexapoda son los únicos invertebrados que conquistaron el espacio aéreo mediante vuelo activo; tres grupos de vertebrados lo hicieron en forma independiente: los Pterodactyla, todos extinguidos, las Aves, y los Mammalia Chiroptera (murciélagos).

Las alas de los insectos pueden presentar diversas modalidades para aumentar la eficiencia del desplazamiento en el aire, en especial para aminorar los efectos de la **turbulencia** del aire creada por sus propias alas, y para controlar las **maniobras** de giro, ascenso y descenso.

El origen filogenético de las alas fue discutido por varios autores durante más de un siglo; Kukulová-Peck (1986) postuló que evolucionaron a partir de una **exita** de la **supracoxa** (el segmento más basal) de las patas torácicas ori-

ginales, con lo que remozó una antigua teoría que homologaba las **alas** con las **traqueobranquias** larvales de los Ephemeroptera, del mismo origen.

Las **nervaduras**, que se originan casi siempre rodeando una **tráquea**, son **escleritos** largos y delgados, que refuerzan la **membrana alar**, permitiendo las complejas deformaciones que se requieren para el vuelo (Figura 23. 9).

Si la membrana alar es translúcida y flexible, o poco rígida, suele hablarse de **alas membranosas**, como en los 2 pares de los efemerópteros, himenópteros, etc.; si las alas anteriores son algo rígidas, pero pueden reconocerse claramente las nervaduras, se las llama **tegmina** (singular *tegmen*), como en los dictiópteros (cucarachas), ortópteros (grillos, saltamontes), etc.; si son rígidas, y no se reconocen las nervaduras, se las designa **élitros**, como en los dermápteros (tijeretas) y los coleópteros (escarabajos), y si tienen la parte basal rígida y la distal membranosa, se las denomina **hemiélitros**, como en muchos hemípteros (chinchas).

Algunos insectos presentan sus alas reducidas, inadecuadas para el vuelo (condición **braquíptera**), o no presentan alas en absoluto (condición **áptera**), a veces como adaptación a determinadas condiciones ambientales, o como economía de desarrollo en situaciones estables, que no requieren de una **dispersión activa** en vuelo. De ellos, algunos presentan **pterigopolimorfismo**, es decir existencia de **macrópteros** (con alas totalmente desarrolladas) y **no voladores** (braquípteros y ápteros) en una misma especie, en proporciones ajustadas evolutivamente (Figura 23. 13).

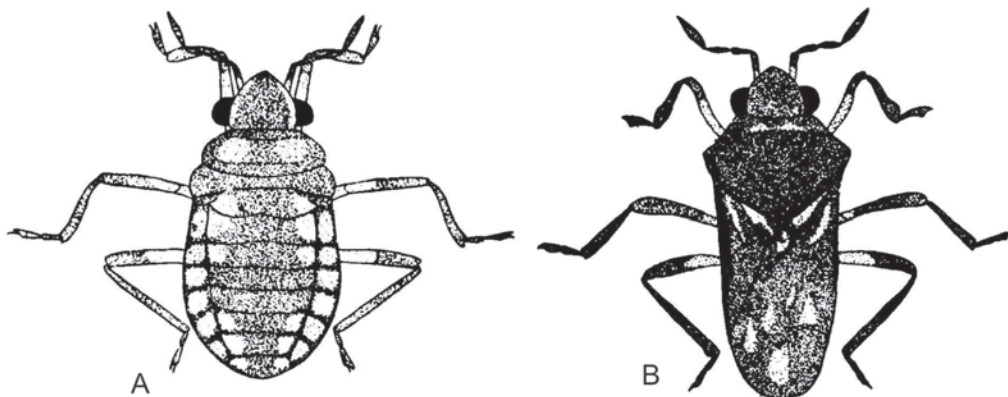


Figura 23. 13. Polimorfismo alar en Hemiptera. A. forma áptera; B. forma macróptera (de Wesenberg-Lund, 1943).

Cuadro 23. 1. Sistemática de la Superclase Hexapoda.

Superclase Hexapoda	
Clase Collembola	Superorden Psocopteroides
Clase Protura	Orden Psocoptera
Clase Insecta	Superorden Thysanopteroides
Orden Diplura	Orden Thysanoptera
Orden Archaeognatha (= Machilida = Microcoryphia)	Superorden Hemipteroides
Orden Zygentoma (= Thysanura)	Orden Phthiraptera
Subclase Pterygota	Orden Hemiptera (= Rhynchota)
Superorden Ephemeropteroides	Superorden Neuropteroides
Orden Ephemeroptera (= Plecoptera)	Orden Megaloptera
Superorden Odonopteroides (= Odonatoptera)	Orden Rhaphidioptera
Orden Odonata	Orden Neuroptera (= Planipennia)
Superorden Plecopteroides (= Pleconeoptera)	Superorden Coleopteroides
Orden Dictyoptera	Orden Coleoptera
Orden Isoptera	Superorden Mecopteroides
Orden Zoraptera	Orden Mecoptera
Superorden Orthopteroides	Orden Trichoptera
Orden Orthoptera (= Saltatoria)	Orden Lepidoptera
Orden Phasmodea (= Cheleutoptera)	Orden Diptera
Orden Notoptera (= Grylloblattodea)	Orden Suctoria (= Siphonaptera = Aphaniptera)
Superorden Dermapteroides	Superorden Hymenopteroides
Orden Dermaptera	Orden Hymenoptera

SISTEMÁTICA

En los Hexapoda suelen incluirse cuatro clases (Collembola, Protura, Diplura e Insecta) o tres, si los Diplura se incluyen entre los Insecta, como se hace en este libro. En Insecta se distinguen dos subclases muy heterogéneas, los **Apterygota**, poco numerosos en la actualidad (tres órdenes), primariamente sin alas, con desarrollo **ametábolo** y con procesos de muda periódica durante toda su vida, y los **Pterygota**, primariamente provistos de alas (aunque a veces con reducción o pérdida secundaria de ellas), con **metamorfosis** más o menos complejas, y que no mudan más una vez alcanzado el estado adulto (**imaginal**), reproductivo; éstos incluyen a todos los demás órdenes, unos 24 vivientes (Cuadro 23. 1) y varios extinguidos.

CLASE COLLEMBOLA

Muy pequeños en su mayoría, cuerpo cubierto de pelos o escamas; cabeza entognata, con mandíbulas, maxilas y labio retraídos en un embudo bucal. Antenas de 4 segmentos, ojos presentes o ausentes, muy simples. Tórax fusionado con el abdomen, éste de solo 6 segmentos. Juveniles y adultos viven sobre materiales

vegetales en descomposición, unos pocos sobre plantas vivas. Devónico-Holoceno (Figura 23. 14).

Se conoce un representante fósil en el Devónico Medio de Escocia, y otros en ámbar cretácico canadiense y Eoceno del Báltico. Actualmente son ricos en especies, hallándose distribuidos por todo el mundo.



Figura 23. 14. Clase Collembola (de Borror y White, 1970).

CLASE PROTURA

Muy pequeños, subcilíndricos, cabeza entognata, sin ojos ni antenas. Protórax pequeño, patas anteriores de moderada longitud, no usadas para la marcha, sino levantadas a modo de antenas; patas medias y posteriores cortas. Abdomen con 12 segmentos en el adulto. Juveniles y adultos en suelo húmedo o en hojarasca. Holoceno. Sin fósiles conocidos (Figura 23. 15).

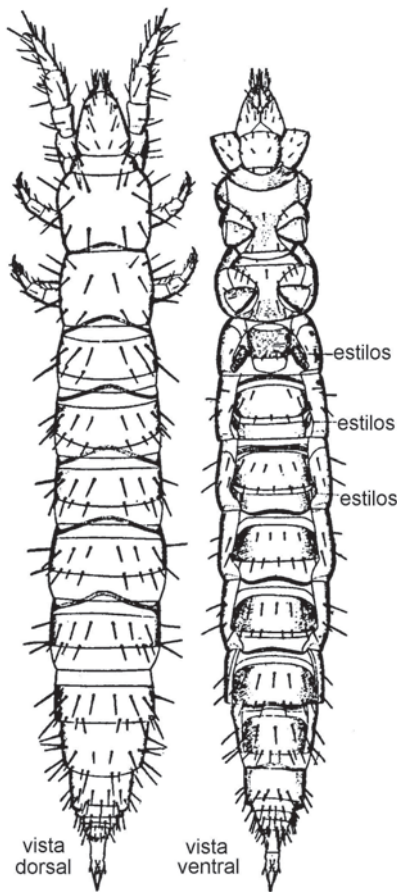


Figura 23. 15. Clase Protura (de Richards y Davies, 1984).

CLASE INSECTA

SUBCLASE APTERYGOTA

Incluyen, entre los actuales, los órdenes Diplura (a veces considerados como una clase separada), Archaeognatha y Zygentoma, y los Monura entre los extinguidos (Carbonífero Tardío-Pérmico Temprano), con desarrollo ametábolo, y que mudaban periódicamente durante toda su vida.

Orden Diplura

Incluyen solo 3 familias vivientes, de organismos pequeños, no pigmentados, ciegos, provistos de un par de cercos, que pueden ser largos y multiarticulados, o cortos, esclerotizados (en una familia en forma de robustas pinzas); viven entre hojarasca o tierra húmeda. Holoceno.

Orden Archaeognatha

(= *Machilida* = *Microcoryphia*)

Insectos de tamaño mediano, alargados, algo comprimidos lateralmente, generalmente cubiertos de escamas. Tienen el último segmento abdominal prolongado en un largo filamento,



Figura 23. 16. Orden Archaeognatha (de Borror y White, 1970).

y un par de largos cercos, lo que les permite efectuar grandes saltos; su carácter distintivo es poseer mandíbulas **monocondíleas**. Parecen alimentarse principalmente de líquenes, y viven sobre corteza de árboles, piedras, etc. Carbonífero Tardío-Holoceno (Figura 23. 16).

Orden Zygentoma (= *Thysanura*)

Insectos conocidos como pececitos de plata, son pequeños a medianos, alargados, deprimidos dorso-ventralmente, y muy frecuentemente cubiertos de escamas blanquecinas; como los Archaeognatha, tienen filamento caudal y largos cercos, pero no suelen saltar. Sus mandíbulas son **dicondíleas**, como las de los Pterygota. Viven entre hojarasca húmeda, y unas pocas especies son domésticas y cosmopolitas. Carbonífero Tardío-Holoceno (Figura 23. 17).

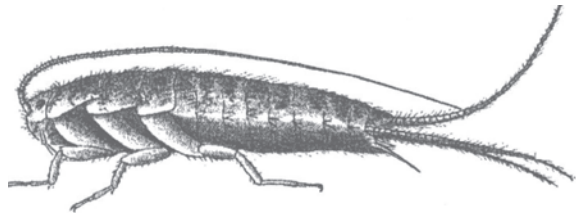


Figura 23. 17. Orden Zygentoma (de Borror y White, 1970).

SUBCLASE PTERYGOTA

Los Pterygota vivientes incluyen por lo menos trece líneas evolutivas, diferenciadas seguramente ya a fines del Paleozoico; mudan solo mientras son larvas, no lo hacen como adultos (**imágenes**) reproductivos. Carbonífero Temprano-Holoceno. Están representados en la actualidad por los superórdenes y órdenes que se mencionan a continuación.

(Las especies de los dos superórdenes siguientes tienen desarrollo hemimetábolo. Fueron incluidos en los **Palaeoptera** por Martynov (1923), por tener los **escleritos axilares** de las alas reducidos y modificados, lo que no les permite rebatirlas hacia atrás, sobre el abdomen, en reposo, condición que se considera ahora derivada. Además la disposición de los escleritos axilares difiere en ambos grupos. Por ello el grupo es considerado artificial y desmembrado).

SUPERORDEN EPHEMEROPTEROIDES

Orden Ephemeroptera (= Plectoptera)

Conocidos como efímeras. Larvas acuáticas, generalmente longevas, hasta varios años, subadultos (**subimagines**) y adultos (**imagines**) aéreos, de vida muy breve, gráciles y ambos activos voladores; la única actividad de los adultos es la reproducción, y carecen de **apéndices bucales**. Son más diversificados en las áreas montañosas de todos los continentes. Carbonífero Tardío-Holoceno, con máxima diferenciación en el Jurásico (Figura 23. 18).



Figura 23. 18. Orden Ephemeroptera (de Borror y White, 1970).

SUPERORDEN ODONATOPTEROIDES (ODONATOPTERA)

Orden Odonata

Conocidos como alcuaciles y libélulas. Larvas acuáticas, predatoras, y adultos (**imagines**) aéreos, éstos con amplias alas, longevas, pudiendo reproducirse varias veces; son activos cazadores diurnos, raramente crepusculares, de insectos en vuelo. Muy bien representados en todo el mundo, pero más diversos en los trópicos. Pérmico-Holoceno (Figura 23. 19).

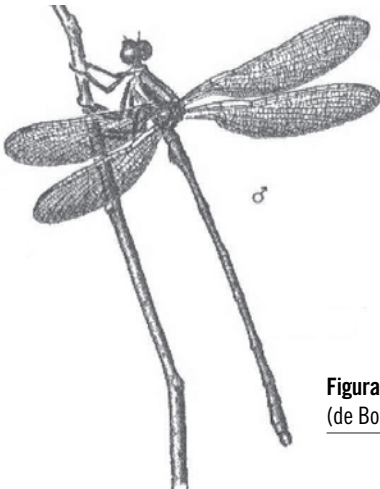


Figura 23. 19. Orden Odonata (de Borror y White, 1970).

SUPERORDEN PLECOPTEROIDES (PLECONEOPTERA)

Orden Plecoptera

Sin nombre vulgar generalizado, grupo muy aislado, con larvas acuáticas en ríos y torrentes, y adultos (**imagines**) aéreos, de amplias alas, que vuelan poco y no se alejan de los lugares de desove; existen unas pocas especies ápteras. Salvo por las alas, las larvas se asemejan a los adultos. Están ricamente representados en las cordilleras de todo el mundo, en especial en la patagónica. Fueron incluidos entre los **Orthopteroides** por Martynov (1923), pero no presentan afinidades claras con ellos. Pérmico-Holoceno.

SUPERORDEN BLATTOPTEROIDES

Orden Dictyoptera

Incluyen a los subórdenes **Blattaria**, las cucarachas, y **Mantodea**, los tatadiós o mamboretás. Generalmente tienen alas grandes, aunque existen especies braquípteras y otras ápteras. Si bien el aspecto y adaptaciones de estos dos subgrupos son muy diferentes, comparten gran cantidad de caracteres, especialmente en las alas, y la construcción de sus **ootecas**. Es un grupo numeroso, de distribución especialmente tropical. Los Mantodea son predadores, los Blattodea pueden ser fitófagos, zoófagos o detritívoros; algunas especies son xilófagas. Unas pocas especies de cucarachas son domésticas. Carbonífero-Holoceno (Figura 23. 20).

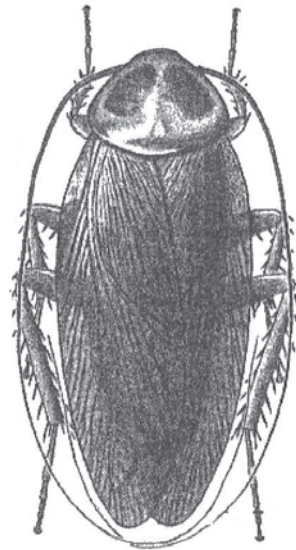


Figura 23. 20. Orden Dictyoptera, Suborden Blattaria (cucaracha) (de Borror y White, 1970).

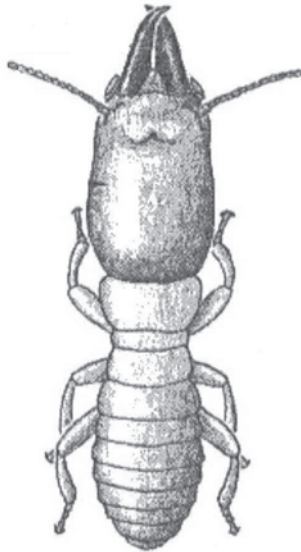


Figura 23. 21. Orden Isoptera (soldado) (de Borror y White, 1970).

Orden Isoptera

Conocidos como termitas, son insectos **eusociales**, que conforman sociedades muy complejas, y viven en nidos construidos de muy diversos modos; **polimórficos**, con **castas** bien diferenciadas, como **obreros** y **soldados**, ambos **ápteros** y blanquecinos; en cada nido solo se reproduce una **pareja real**, longeva; vuelan una única vez para copular, y luego se desprenden de sus alas. Se alimentan principalmente de madera, que digieren con o sin ayuda de simbiosis intestinales. Es un grupo numeroso, predominantemente tropical. Algunas especies pueden destruir construcciones humanas de madera. Cretácico Temprano-Holoceno (Figura 23. 21).

Orden Zoraptera

Pequeños, tienen **dídimorfismo alar** (**macrópteros** y **ápteros**); conforman pequeñas **sociedades** laxas, generalmente en el suelo de bosques tropicales. Grupo poco numeroso a nivel mundial y escasamente estudiado. Terciario-Holoceno.

(Las especies de los siguientes tres superórdenes tienen desarrollo **paumetábolo**; fueron incluidos en los **Polyneoptera** por Martynov (1923), grupo considerado artificial, y por lo tanto desmembrado por Kukalová-Peck [1986]).

SUPERORDEN ORTHOPTEROIDES

Orden Orthoptera (= Saltatoria)

Conocidos como grillos, saltamontes, tucurús, etc. De tamaño generalmente mediano a grande, con robustas patas posteriores **salta-**



Figura 23. 22. Orden Dermaptera (de Borror y White, 1970).

doras, y alas amplias, aunque existen especies **braquípteras** y **ápteras**, raramente con **pterigopolimorfismo**. Son principalmente herbívoros, pero hay especies depredadoras. Algunos son plagas agrícolas. Carbonífero Temprano-Holoceno.

Orden Phasmodea (= Cheleutoptera)

Conocidos como bichos palo, por su semejanza con ramas, a veces con hojas; los hay de gran tamaño, hasta unos 30 cm. Muchos son **ápteros**, y muchas veces de vida solitaria. La partenogénesis facultativa es frecuente. Son fitófagos, y principalmente tropicales. Triásico-Holoceno.

Orden Notoptera (= Grylloblattodea)

De tamaño mediano, 15 a 30 mm, **ápteros**, y las muy pocas especies conocidas viven en el hemisferio norte, entre musgos y hojarasca en alta montaña, en el límite de las nieves. Holoceno.

SUPERORDEN DERMAPTEROIDES

Orden Dermaptera

Conocidos como tijeretas. Alargados, con alas anteriores muy cortas y rígidas (**élitros**), y alas posteriores muy amplias, que en reposo se pliegan de modo muy complejo bajo las anteriores. Cabeza generalmente **prognata**. **Cercos** muy robustos, que actúan como una pinza o tijera (de donde el nombre vulgar), usada para manipular el alimento y a la pareja, y en los combates de rivalidad entre individuos. Muy pocas especies son domésticas. Jurásico-Holoceno (Figura 23. 22).

SUPERORDEN PSOCOPTEROIDES

Orden Psocoptera (= Corrodentia)

Sin nombre vulgar generalizado. Pequeños a muy pequeños, con **polimorfismo** alar, o **ápteros**; los **alados** colocan las alas, en reposo, como un «techo a dos aguas». Muchos son **gregarios**; viven en lugares escondidos, y parecen alimentarse principalmente de líquenes y detritos vegetales. Unas pocas especies atacan productos alimenticios almacenados. Pérmico-Holoceno (Figura 23. 23).

(Los dos superórdenes siguientes también tienen desarrollo **paumetábolo**, aunque algunos con variantes; fueron incluidos en **Paraneoptera** por Martynov (1923), agrupación **monofilética** aceptada actualmente como **Hemineoptera**).



Figura 23. 23. Orden Psocoptera (de Borror y White, 1970).

SUPERORDEN THYSANOPTEROIDES

Orden Thysanoptera

Conocidos como *trips*. Pequeños a muy pequeños, con **polimorfismo** alar; las alas son muy estrechas, y están bordeadas por un fleco de cerdas rígidas, que aumentan la superficie de sustentación en el aire. Tanto la cabeza como los apéndices bucales son asimétricos. Principalmente herbívoros, pican células vegetales sorbiendo su contenido, pero algunos son pre-



Figura 23. 24. Orden Thysanoptera (*trips*) (de Richards y Davies, 1984).

adores. Ciertas especies constituyen plagas de cultivos. Pérmico-Holoceno (Figura 23. 24).

SUPERORDEN HEMIPTEROIDES

Orden Phthiraptera

Conocidos como piojos. Pequeños, **ápteros**, ectoparásitos permanentes de aves o mamíferos. En su mayoría se alimentan de descamaciones de la piel, plumas y pelos, a veces también de sangre (subórdenes **Amblycera** e **Ischnocera**); otros son **hematófagos** obligados sobre diversos mamíferos (suborden **Anoplura**). Suelen ser muy específicos de sus hospedadores. Unas pocas especies viven sobre el hombre y animales domésticos. Terciario-Holoceno.

Orden Hemiptera (= Rhynchota)

Muy diversificados, conocidos como chinches, vinchucas, cigarras, pulgones, cochinitas, etc. Caracterizados por su aparato bucal formado por cuatro largos y delgadísimos **estiletes**, sostenidos por el **labio** como en un estuche, los que se clavan en células o tejidos vegetales (especies **fitófagas**) o animales (especies **zoófagas**) para sorber savia o sangre, o para inyectar sustancias digestivas y sorber luego el producto predigerido. Pocas especies pican al hombre, y transmiten enfermedades; otras especies pueden resultar plagas agrícolas. Pérmico-Holoceno (Figura 23. 25).

(Las especies de los siguientes cuatro superórdenes tienen desarrollo **holometábolo**, y fueron agrupados en **Oligoneoptera** por Martynov (1923), grupo considerado **monofilético**, y aceptado actualmente con el nombre **Endoneoptera**).

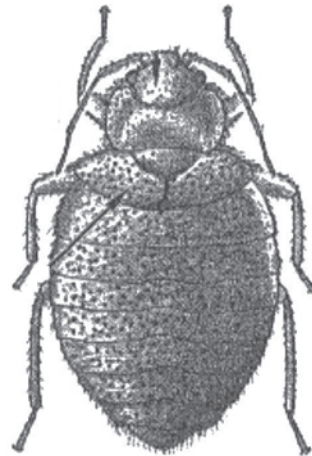


Figura 23. 25. Orden Hemiptera (chinche) (de Borror y White, 1970).

SUPERORDEN NEUROPTEROIDES

Orden Megaloptera

Llamados escorpiones de las piedras en el noroeste argentino. De tamaño grande a muy grande, con alas muy amplias, pero no son buenos voladores; cabeza generalmente **prognata**. Larvas acuáticas, predadoras en ríos de montaña, y adultos aéreos; estos viven poco tiempo y no se alejan de sus lugares de cría; es un grupo poco numeroso. Pérmico-Holoceno.

Orden Raphidioptera

Grupo terrestre, poco numeroso en especies. De tamaño mediano, alargados, **protórax** muy largo, y cabeza **prognata**. Viven en la copa de árboles. Larvas y adultos son predadores. Carbonífero-Holoceno.

Orden Neuroptera (= Planipennia)

Sin nombre vulgar generalizado. Muy diversificados en tamaño y modo de vida (algunos se parecen a los alcuaciles), casi todos terrestres, aunque hay unos pocos con larvas acuáticas. Larvas y adultos predadores; las larvas inyectan líquidos digestivos en sus presas con sus apéndices bucales, y luego sorben el producto previamente digerido. Pérmico-Holoceno (Figura 23. 26).

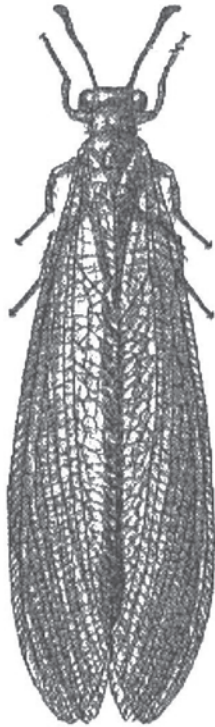


Figura 23. 26. Orden Neuroptera (hormiga león) (de Borror y White, 1970).

SUPERORDEN COLEOPTEROIDES

Orden Coleoptera

Conocidos como escarabajos, cascarudos, gorgojos, etc. Conforman el agrupamiento más numeroso del reino Animal. Caracterizado por su primer par de alas muy esclerotizado (**élitros**), no apto para el vuelo; las alas posteriores pueden existir (formas voladoras), o ser cortas, o aun faltar (formas no voladoras). Su tamaño, modo de vida, y los lugares donde viven, tanto las larvas como los adultos, son extremadamente diversificados, no pudiendo generalizarse sobre estos aspectos. Algunas especies son plagas agrícolas; otras atacan productos almacenados. Pérmico-Holoceno (Figura 23. 27).

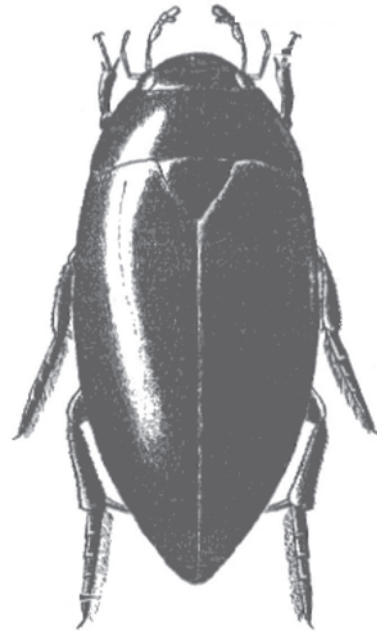


Figura 23. 27. Orden Coleoptera (escarabajo) (de Borror y White, 1970).

Los **Strepsiptera**, insectos pequeños, muy modificados como adaptación al **endoparasitismo** en otros insectos, son considerados a veces un orden propio, con afinidades con Coleoptera y/o con Hymenoptera. Siguiendo a varios autores recientes, se los considera aquí dentro del orden Coleoptera, formando el «suborden» **Entomophaga**.

SUPERORDEN MECOPTEROIDES

Orden Mecoptera

Sin nombre vulgar generalizado. Terrestres, de tamaño mediano, aspecto muy diversificado, con 4 alas membranosas, raramente au-

sentos o infuncionales; su carácter más llamativo es la cabeza extremadamente alargada, con su eje perpendicular al cuerpo. Alimentación variada, pero la mayoría de sus larvas y adultos son predadores. Pérmico-Holoceno.

Orden Trichoptera

Sin nombre vulgar generalizado. Adultos aéreos, parecidos a mariposas, con alas cubiertas de pelos, que suelen volar poco y no alejarse de sus ambientes de cría, y larvas acuáticas detritívoras o fitófagas, que construyen un **capullo de seda** para empupar en él; muchas veces adicionan al capullo elementos extraños, como granos de arena, piedritas, trozos de madera o de hojas, etc.; en algunas especies las larvas lo construyen mucho antes de empupar, y lo portan durante parte de su vida larval, o lo adhieren con seda a soportes firmes (piedras, ramas). Pérmico-Holoceno.

Orden Lepidoptera

Conocidos como mariposas y polillas. Adultos cubiertos de escamas, con alas generalmente amplias, y aparato bucal formando casi siempre una **espiritrompa**, adaptada para libar néctar en flores. Las larvas son las llamadas **orugas**, o **gatas peludas** si tienen largos pelos, casi todas fitófagas, pudiendo comer hojas, brotes, flores, frutos, etc.; unas pocas especies minan tejidos vegetales, incluso leñosos, y otras tienen orugas acuáticas. Las orugas predadoras son excepcionales. Es un orden numeroso. Varias especies constituyen plagas agrícolas. Cretácico-Holoceno (Figura 23. 28).

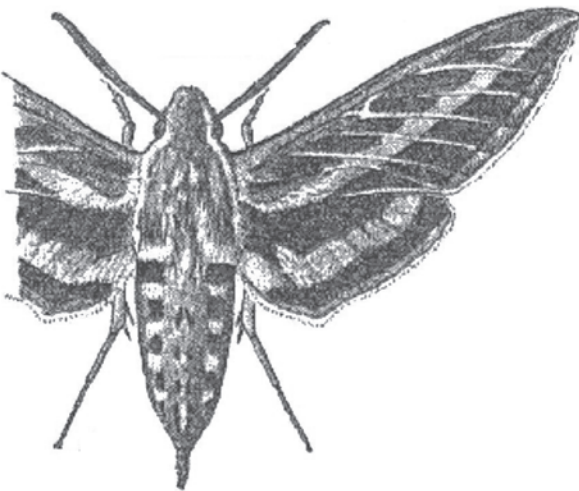


Figura 23. 28. Orden Lepidoptera (mariposa) (de Borror y White, 1970).

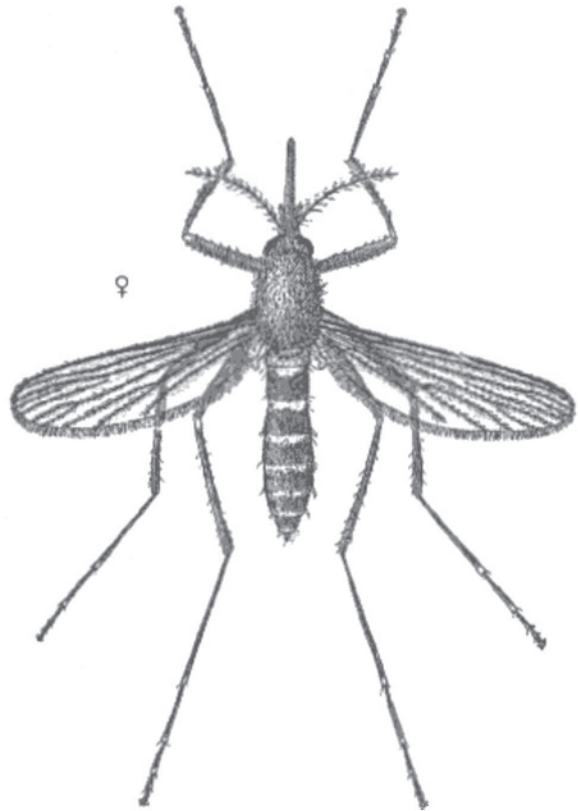


Figura 23. 29. Orden Diptera (mosquito) (de Borror y White, 1970).

Orden Diptera

Conocidos como moscas, mosquitos, tábanos, etc., forman otro de los órdenes muy numerosos. Su característica principal es la de tener solo el primer par de alas funcional, las posteriores están extremadamente modificadas en **balancines**, órganos sensoriales que regulan las maniobras en vuelo. Larvas muy diversificadas, tanto morfológicamente como por sus adaptaciones, y siempre ápodas; muchas son acuáticas. Si bien son más diversos en los trópicos, los hay en todas las latitudes, incluyendo la Antártida. Las especies de varias familias son hematófagas, y pueden transmitir enfermedades al hombre y muchos animales. Otras son plagas en agricultura. Pérmico-Holoceno (Figura 23. 29).

Orden Suctoria (= Siphonaptera = Aphaniptera)

Conocidos como pulgas. Ápteros, ectoparásitos hematófagos no permanentes sobre mamíferos o aves. Larvas **ápodas**, viven en los refugios de los vertebrados homeotermos a los que parasitan los adultos; allí comen detritos y restos de deyecciones. Algunas especies pican al hombre, y unas pocas pueden transmitir enfermedades. Cretácico-Holoceno (Figura 23. 30).

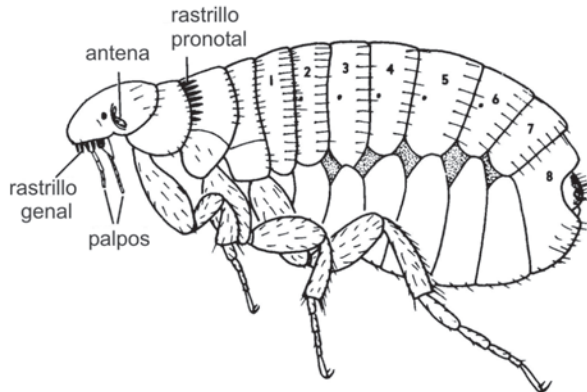


Figura 23. 30. Orden Suctoria (de Borrer y White, 1970).

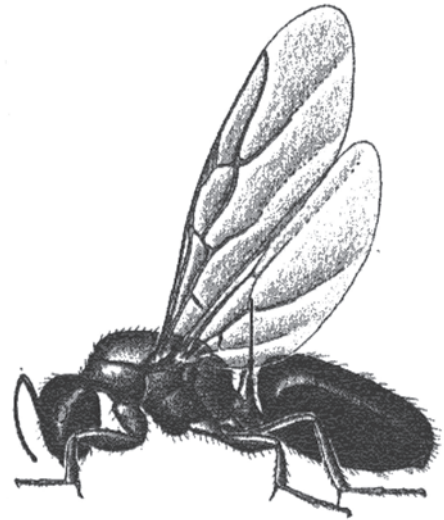


Figura 23. 31. Orden Hymenoptera (reina de hormiga) (de Borrer y White, 1970).

SUPERORDEN HYMENOPTEROIDES

Orden Hymenoptera

Conocidos como abejas, hormigas y avispa. Caracterizados por la integración del primer segmento abdominal (**propodeo**) al tórax en los adultos, y la presencia de un **ovipositor** verdadero en las hembras, transformado en **aguijón** en los grupos más derivados. Las larvas de la mayoría (suborden **Apocrita**) son

ápodos, y su alimento es provisto por la madre, o por obreras en las especies sociales.

Existen muchas especies muy pequeñas, parásitas o parasitoides de otros insectos; otras muchas son polinizadoras más o menos específicas; por ambas modalidades resultan ser auxiliares importantes en agricultura; pocas especies son plagas agrícolas. Cretácico Temprano-Holoceno (Figura 23. 31).

INSECTOS FÓSILES SUDAMERICANOS

Rafael Gioia **Martins-Neto**

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de los insectos fósiles sudamericanos ha experimentado un importante progreso, especialmente durante la última década, habiéndose descrito hasta el presente unas 550 especies, la casi totalidad de ellas procedentes de la Argentina y del Brasil donde se hallan en estratos paleozoicos, mesozoicos y cenozoicos. Seguramente, este número se modificará a la brevedad, debido a los numerosos trabajos que se están llevando a cabo.

Por supuesto hay mucho aún por hacer sobre el tema. El aporte de trabajos sistemáticos, revisiones y descripciones detalladas van a permitir el mejor conocimiento de grupos hasta ahora casi desconocidos. Un gran número de

taxones dados a conocer en el inicio del siglo pasado carece aún de una amplia revisión y de nuevas colecciones. Muchas de las publicaciones pioneras no contaron con el necesario control estratigráfico, las diversas ubicaciones no fueron precisas y el tratamiento sistemático resultó poco adecuado. Es por dicha razón que, por ejemplo, en Jujuy haya 13 especies distintas del género artificial «*Curculionites*» para la misma localidad. Solo nuevas colecciones permitirán una depurada revisión sistemática y disponer de una visión más realista de la verdadera diversidad de los insectos fósiles en América del Sur.

El registro de los insectos del Paleozoico sudamericano está restringido a los períodos Carbonífero y Pérmico. Las localidades

fosilíferas argentinas más conocidas son Arroyo Genoa (Formación Piedra Shotle, Carbonífero Superior) y Betancourt (Formación Nueva Lubecka, Carbonífero), provincia del Chubut, y en el Bajo de Véliz (Formación Bajo de Véliz, Carbonífero Superior), provincia de San Luis. En la cuenca Paraná del Brasil, se hallan las localidades de Taió, Boituva, Teixeira Soares, Mafra, Anitápolis (todas del Carbonífero Superior), Tietê y São Mateus (Pérmico Superior). Los órdenes más representados son Grylloblattida (géneros *Paranarkemina* y *Taiophlebia*, Figura 23. 32 C) y Blattoptera (géneros *Anthracoblattina*, *Archangelskyblatta*, Figura 23. 32 A y *Phylloblatta*), mientras que el resto de las especies pertenece a los órdenes Palaeodictyoptera (género *Xenoptera*, Figura 23. 32 B), Odonoptera, Diaphanoptera, Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera, Neuroptera y Mecoptera. Las especies conocidas fueron reunidas en Würdig *et al.* (2000) y Martins-Neto (2002 b).

Un cambio importante en la composición de la paleoentomofauna sudamericana se produjo durante el pasaje del Paleozoico al Mesozoico con la extinción de muchos grupos, como por ejemplo la totalidad del orden Paleodictyoptera y diversas familias de Paleoptera, Blattoptera y Coleoptera.

Uno de los yacimientos de insectos triásicos más importantes se halla en la Argentina, en las localidades del cerro Cacheuta y la Quebrada del Puente (provincia de Mendoza), Río Gualo y Quebrada de Ischichuca Chica (provincia de La Rioja), en las Formaciones Los Rastros, Potrerillos e Ischichuca. Los blattópteros, hemípteros y coleópteros son los grupos más importantes, pero también existen registros significativos de grylloblattidos, miomópteros y glosselytroideos (Gallego y Martins-Neto, 1999; Martins-Neto y Gallego, 1999 a, 2001; Martins-Neto *et al.*, 2003).

En Brasil solo se conocen 3 especies de la cuenca Paraná (Triásico Superior; Martins-Neto *et al.*, 2003) y en Chile (Gallego *et al.*, 2005), se describieron 2 especies de la Formación Santa Juana (Concepción, Triásico Superior).

Hasta el presente se han descripto unas 67 especies triásicas sudamericanas (Martins-Neto *et al.*, 2003), correspondientes a los órdenes Odonoptera, Plecoptera, Miomoptera, Glosselytroidea (género *Argentinoglosselytrina*, Figura 23. 32 D), Grylloblattida, Orthoptera (género *Notopamphagopsis*, Figura 23. 32 E), Hemiptera (géneros *Argentinocada*, Figura 23. 32 H, *Gallegomorphoptila*, Figura 23. 32 I), Trichoptera, Blattoptera (géneros *Argentino-*

Lariojablatta, *Potrerioblatta*, *Samaroblatta*, *Triassoblatta*), Coleoptera (géneros *Ademosyne*, *Argentinocupes*, Figura 23. 32 F, *Argentiniosyne*, *Cardiosyne*, *Ischichucasynne*).

La única mención de insectos jurásicos sudamericanos corresponde a la de coleópteros de la Formación La Matilde (provincia de Santa Cruz), actualmente en estudio (Martins-Neto y Gallego, 1999 b; Gallego *et al.*, 2002).

En la Argentina se conoce una buena representación de hemípteros heterópodos de la Formación La Cantera (provincia de San Luis, Cretácico Superior; Mazzoni, 1985; Mazzoni y Hünicken, 1987), además de unas pocas especies de ortópteros, hemípteros auchenorrhynchos y coleópteros, todos de la misma localidad, actualmente en estudio (Solenave, com. pers.). En el Cretácico de la Patagonia argentina (provincia del Chubut) se registran odonatos y blattópteros (Martins-Neto, 2002 a).

Se han descripto unas 275 especies para el Cretácico Inferior de la Formación Santana, en Brasil, correspondientes a los órdenes Odonoptera, Ephemeroptera, Blattoptera, Orthoptera (géneros *Araripegryllus*, *Caririgryllus*, *Cearagryllus*, *Cratozeunerella*, *Zessinia*, *Cratolocustopsis*, Figura 23. 32 M), Phasmatoptera, Isoptera (género *Caatingatermes*, Figura 23. 32 L), Dermaptera (género *Lapsoderma*, Figura 23. 32 J), Hemiptera (géneros *Anfitritia*, Figura 23. 32 K, *Hallex*, *Protodelphax*, *Vulcanoia*, *Cratocora*, Figura 23. 32 P, *Cratonerthra*, Figura 23. 32 Q), Neuroptera (géneros *Araripeneura*, *Blittersdorffia*, *Caririneura*, *Cratonemopteryx*, *Cratoneura*, *Pseudonymphes*, *Roesleriana*, Figura 23. 32 N), Raphidioptera (género *Caririraphidia*, Figura 23. 32 O), Megaloptera, Coleoptera (género *Alexcarabus*, Figura 23. 32 R), Hymenoptera, Lepidoptera, Trichoptera, Mecoptera, Diptera (Martins-Neto, 1999, 2000, 2001, 2002 a, b, 2003).

Los registros más importantes de insectos cenozoicos sudamericanos son los del Paleoceno de la Argentina (Formación Maíz Gordo), en la provincia de Jujuy, correspondientes a los órdenes Odonoptera, Blattoptera, Dermaptera, Orthoptera, Hemiptera (Auchenorrhyncha y Heteroptera), Mecoptera, Neuroptera, Hymenoptera, Coleoptera y Diptera (Petrulevicius, 2001). De la Formación Ventana (región occidental de la Provincia de Río Negro) se describieron 3 especies de himenópteros, a los que se atribuye una edad entre Eoceno y Oligoceno (Viana y Haedo-Rossi, 1957; Rossi de García, 1983).

En Brasil, el registro más importante proviene del Oligoceno de la cuenca Taubaté (San Pablo), con una buena representación de lepi-

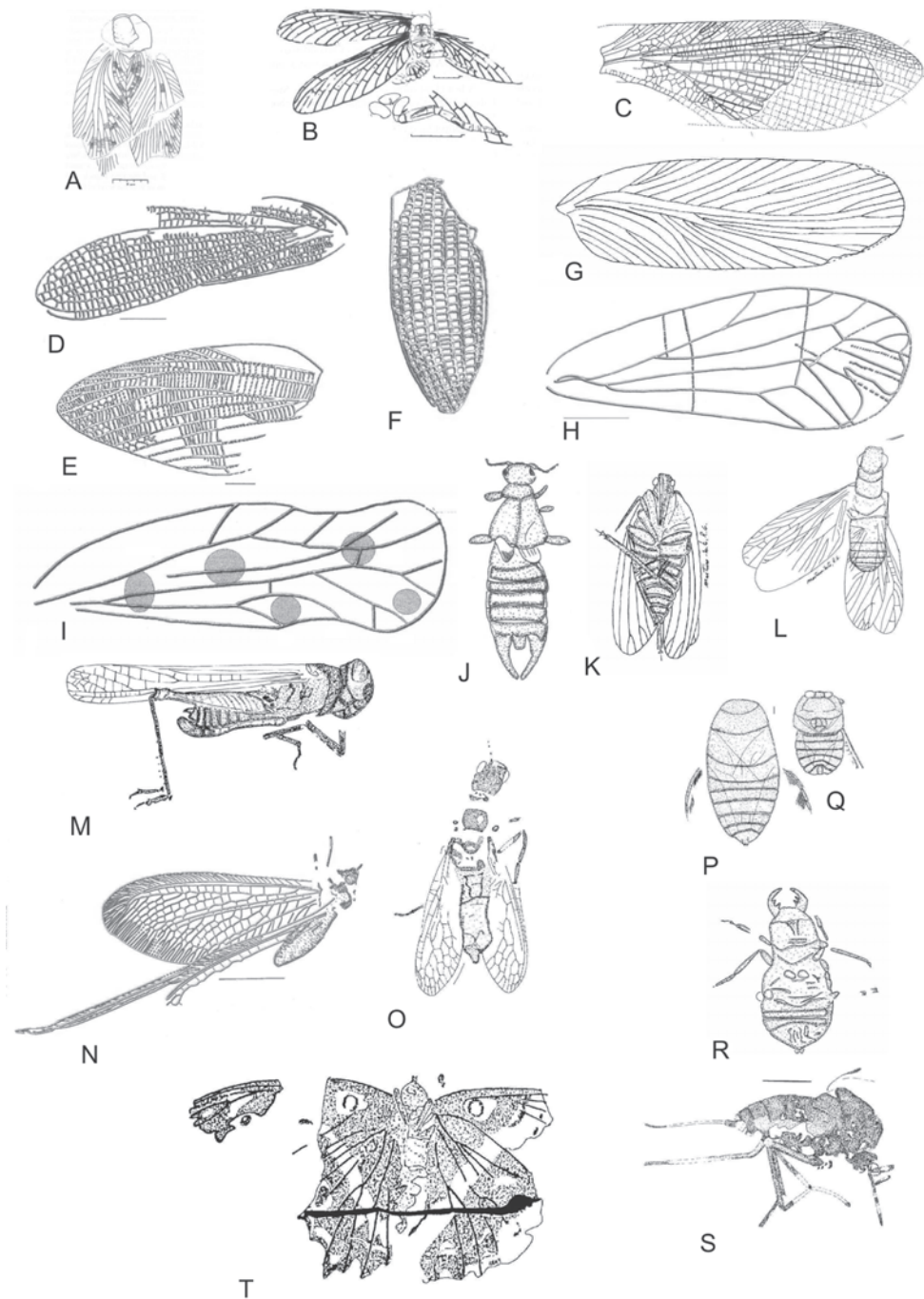


Figura 23.32. A. *Archangelskyblatta vischniakovae*, Blattoptera, Carbonífero Superior, Argentina; B. *Xenoptera riojaensis*, Paleodictyoptera, Carbonífero Superior, Argentina; C. *Taiophlebia niloriclasodae*, Grilloblattida, Carbonífero Superior, Brasil; D. *Argentinoglosselytrina pulchella*, Glosselytrodea, Triásico, Argentina; E. *Notopamphagopsis bolivari*, Orthoptera, Triásico, Argentina; F. *Argentinocupes pulchra*, Coleoptera, Triásico, Argentina; G. *Argentinoblatta herbsti*, Blattoptera, Triásico, Argentina; H. *Argentinocicada magna*, Hemiptera, Triásico, Argentina; I. *Gallegomorphoptila breviptera*, Hemiptera, Triásico, Argentina; J. *Lapsoderma nordestina*, Dermoptera, Cretácico Inferior, Brasil; K. *Anfitritia exhibitia*, Hemiptera, Cretácico Inferior, Brasil; L. *Caatingatermes celulosa*, Isoptera, Cretácico Inferior, Brasil; M. *Cratolocustopsis contumax*, Orthoptera, Cretácico Inferior, Brasil; N. *Roesleriana exotica*, Neuroptera, Cretácico Inferior, Brasil; O. *Caririraphidia sertaneja*, Raphidioptera, Cretácico Inferior, Brasil; P. *Catrocora crassa*, Hemiptera, Cretácico Inferior, Brasil; Q. *Cratonerthra corinthiana*, Hemiptera, Cretácico Inferior, Brasil; R. *Alexcarabus megagnathus*, Coleoptera, Cretácico Inferior, Brasil; S. *Taubatempis trombetilia*, Diptera, Terciario, Brasil; T. *Neorinella garciae*, Lepidoptera, Terciario, Brasil. (A, B. de Würdig *et al.* 1998; C. de Martins-Neto *et al.* 2004; D, E, I. de Martins-Neto *et al.* 2003; F, G. de Martins-Neto *et al.*, 2004; H. de Martins-Neto y Gallego 1999 a; J, K, L, P, Q, R. de Martins-Neto 2002 a; M, S. de Martins-Neto 2003; N, O. de Martins-Neto 2002 b; T. de Martins-Neto *et al.*, 1993).

dópteros, dípteros y hemípteros heterópteros, como también algunos pocos trichópteros y coleópteros (Martins-Neto, 1999, 2001, 2002 a; Petrulievicius y Martins-Neto, 2000). Hay también registros para las cuencas de Fonseca y Aiuruoca (Minas Gerais; Martins-Neto, 2002 b; Martins-Neto y Mendes, 2002) y Piraçununga (San Pablo; Martins-Neto, 2002 b), todas del Oligoceno, y una única especie descrita para la localidad de Mateus Leme (Minas Gerais; Martins-Neto, 2002 b) atribuida con dudas al Pleistoceno.

En total, se han descrito unas 83 especies de insectos terciarios sudamericanos, correspondientes a los órdenes Odonatoptera, Dermaptera, Blattoptera, Isoptera, Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera (géneros *Carabites*, *Curculionites*, *Elaterites*), Trichoptera, Lepidoptera (género *Neorinella*, Figura 23. 32 T), Hymenoptera y Diptera (géneros *Archaeodrapetiopsis*, *Tabanus*, *Taubatempis* Figura 23. 32 S).

PALEOECOLOGÍA

En general, los insectos son valiosos indicadores de las variaciones climáticas y ambientales y, desde un punto de vista actualístico, se podría suponer que los insectos fósiles también fueron excelentes **bioindicadores** paleoclimáticos, paleogeográficos, paleoecológicos y paleoambientales.

Las modificaciones paleogeográficas y paleoclimáticas experimentadas por la Pangea, desde el momento de su integración en el Carbonífero hasta su desintegración, a fines del Triásico o durante el Jurásico, dieron lugar a importantes migraciones faunísticas y florísticas entre áreas ubicadas en posiciones extremas, y esta situación seguramente también afectó a los insectos. Uno de los factores que debió influir en el intercambio entre Gondwana y Laurasia habría sido la existencia de un régimen paleoclimático notoriamente monsonico durante el Triásico de la Pangea, con patrones de circulación de los vientos transecuatoriales (Martins-Neto *et al.*, 2003). Así, el Triásico gondwánico tiene insectos muy representativos que permiten, a través de su distribución, la correlación de depósitos alejados entre sí. Los insectos triásicos de la Argentina (Formaciones Potrerillos, Ischichuca, Los Rastros) serían correlacionables con los de la «Serie de Ipswich» (Australia), estando muy bien definidas las rutas migratorias desde Argentina a través de la Antártida (Martins-Neto *et al.*, 2003).

La paleoentomofauna de la Formación Santana (Cretácico Inferior del noreste del Bra-

sil) contiene evidencias de **estrés ambiental** y **crisis bióticas**, con episodios de mortalidad **en masa** (principalmente entre los Ephemeroptera, Caelifera y Ensifera; Martins-Neto, 2002 a), ocasionados por alteraciones climáticas o episodios de extinción local (Raphidioptera, Elcanidae, Nemopteridae) y global (Locustopsidae).

Presencia de **nanismo ecológico** (principalmente en Elcanidae) y alteraciones en el ciclo de vida (**especiación alocrónica**) fueron detectados principalmente en Ensifera, Caelifera, Raphidioptera y Neuroptera (Martins-Neto 2002, a).

BIOESTRATIGRAFÍA

Los gryllobláltidos narkeminoides se hallan entre los grupos más representativos de insectos del Carbonífero y Pérmico gondwánico, con registros en Argentina y Brasil (como el género *Paranarkemina*), África y sur de Asia (género *Narkemina*), donde son buenos indicadores de la edad de los estratos que los contienen (Carbonífero Tardío, Martins-Neto *et al.*, 2004).

En el pasaje del Pérmico al Triásico muchos grupos de insectos se extinguieron totalmente, entre ellos los paleodictyópteros y los gryllobláltidos narkeminoides.

En el Triásico, los grupos más representativos y excelentes fósiles guías son los hemípteros dysmorphoptiloides (como los géneros *Dysmorphoptila*, *Dysmorphoptiloides* y *Gallegomorphoptila*), coleópteros permosynideos (géneros *Ademosyne*, *Argentinosyne*) y glosselytroideos polycytéllidos (género *Argentinoglosselytrina*), todos ellos hallados en sedimentos gondwánicos de Argentina, Brasil, Chile, África, Australia, y también en los laurasianos de Alemania, Francia, Inglaterra, Rusia, China y Japón, señalando muy bien a la parte inferior del Triásico Superior (Martins-Neto, 2002 a).

La diversidad de los insectos triásicos fue muy baja tanto en Laurasia como en Gondwana y sus fósiles son escasos, por lo que la fauna triásica argentina adquiere una importancia particular, al ser el registro más abundante de América del Sur.

En el Jurásico de Laurasia los insectos estuvieron muy diversificados, hallándose presentes todos los órdenes actuales y, por lo menos el 50% de las familias ahora vivientes. Algunas colecciones recientes del Jurásico de la Argentina constituyen el primer registro jurásico de América del Sur (Martins-Neto y Gallego, 1999 b; Gallego *et al.*, 2002).

Durante el Cretácico se produjo una explosión de la diversidad de los insectos y los re-

gistros sudamericanos abundan, especialmente en la cuenca Araripe del Brasil, con por lo menos 28 órdenes de insectos. Especial interés estratigráfico revisten algunos géneros de efemerópteros hexagenitoideos hallados en depósitos lacustres de América del Sur (*Cratogenites*), África (*Hexameropsis*), Europa (*Hexagenites*), Rusia (*Hexagenites* y *Hexameropsis*) y Asia (*Hexagenites*), por hallarse restringidos al Albiano superior, además de ortópteros locustopsideos (*Locustopsis* en Europa, *Cratolocustopsis* en Brasil, Argentina y África), elcanideos (*Elcana* en Europa, *Cratoelcana* en Brasil e Inglaterra) y gryllideos, como el género *Araripegryllus*, presentes en el Cretácico Inferior del Brasil y de Inglaterra (Martins-Neto, 2002 a). Otros grupos interesantes, los neurópteros y rafidiópteros igualmente están bien representados en América del Sur y tienen una amplia distribución mundial, señalando muy bien el límite Aptiano-Albiano, como por ejemplo el género *Cratoraphidia*, presente en el Aptiano del Brasil y de China (Martins-Neto, 2002 a, b).

El Cretácico también se caracteriza por el surgimiento de los insectos sociales (termitas, avispas, abejas y hormigas) cuyos registros más antiguos se hallan en el Cretácico Inferior sudamericano, como es el caso de los géneros *Caatingatermes*, *Araripetermes* y *Meiatermes* (Isoptera, Cretácico Inferior del Brasil; Martins-Neto, 2002 a) y *Cariridres* (Hymenoptera Formicidae, Cretácico Inferior del Brasil; Brandão *et al.*, 1989).

El pasaje del Cretácico al Paleoceno no fue tan dramático para los insectos como resultó para muchos vertebrados e invertebrados. Familias estratigráficamente importantes en el Cretácico, pertenecientes a los ortópteros locustopsideos y elcanideos, así como de efemerópteros hexagenitoideos, se extinguieron totalmente en dicho tránsito (Martins-Neto, 2002 a). En cambio, los grupos de ortópteros, gryllideos y efemerópteros siphonurideos alcanzaron su mayor diversidad y desarrollo, permaneciendo hasta la actualidad en las faunas tropicales y subtropicales (Martins-Neto 2002, a).

Es interesante observar que los rafidiópteros, abundantes en el Cretácico sudamericano, desaparecen completamente en el Cenozoico, pero continúan siendo abundantes y diversificados en la fauna actual de la Península Ibérica, Oriente Medio, Mediterráneo y oeste de América del Norte (Aspöck, 1986; Martins-Neto, 2002 a).

Otro particular grupo, el de los neurópteros nempterideos también fue muy abundante en el Cretácico sudamericano pero, en el Cenozoico solo es conocido en el Oligoceno de Amé-

rica del Norte y Francia (Martins-Neto, 2002 a); actualmente abunda en Australia, África, India, Oriente Medio, Mediterráneo, Asia y oeste de América del Norte. En América del Sur se lo ha mencionado viviente para Argentina, Chile, Perú, Venezuela y Bolivia, sobre la base de hallazgos efectuados entre los años 1920 y 1950, aunque muchas de las especies citadas no pudieron ser confirmadas posteriormente, por lo que el grupo puede considerarse extinguido en este continente (Martins-Neto, 2002 a).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Los apterigotos fueron tradicionalmente divididos en Entognatha (partes bucales internas) y Ectognatha (partes bucales expuestas) a partir del esquema de Hennig (1981). La entognatia es una característica compartida por Ellipura (Collembola + Protura) y el orden Diplura, mientras que ectognatia está presente en Microcoryphia, Zygentoma y Pterygota. Bach de Roca *et al.* (2000) revisaron las relaciones filogenéticas propuestas por varios autores, concluyendo que Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia y Dicondylia son grupos naturales (monofiléticos) y el taxón Ellipura (Collembola + Protura) no está justificado, por lo que la designación Parainsecta (Collembola + Protura), de Kukalová-Peck (1991), también sería inválida.

Los autores tampoco hallaron apoyo para considerar monofiléticos a los Apteriygota, debiendo dicha designación ser definitivamente abandonada. El orden extinguido Monura, en opinión de Bach de Roca *et al.* (2000) debería ser incluido como suborden de Microcoryphia.

Los Collembola constituyen uno de los grupos más antiguos de hexápodos, con registros desde el Devónico Inferior, en sedimentos de Rhyne Chert, Escocia (Scourfield, 1940; Whalley y Jarzembowski, 1981; Greenslade, 1988). Los fósiles originales fueron descritos como una especie única, *Rhyniella praecursor*, pero Greenslade y Whalley (1986) consideran la existencia de por lo menos 2 especies distintas, asignadas a las familias vivientes Isotomidae y Neanuridae.

El registro de Collembola es notablemente pobre, con 2 especies conocidas en el Devónico Inferior, 1 del Pérmico Superior de África (Riek, 1976) y 8 del ámbar cretácico de Canadá (Christiansen y Pike, 2002).

En el Cenozoico se registran cuatro depósitos de ámbar portadores de especies de colémbolos, todas atribuidas a géneros recientes

(Christiansen y Pike, 2002): ámbar báltico (Eoceno Medio), ámbar de Chiapas, México (Mioceno Inferior), ámbar dominicano (Mioceno Inferior) y el ámbar nipónico en Mizunami (Pleistoceno). Coprolitos atribuibles a los colémbolos, fueron registrados en el Silúrico Superior de América del Norte (Christiansen y Pike, 2002).

Los Diplura consisten en otro grupo de hexápodos con posición sistemática controvertida, pues algunos esquemas filogenéticos los incluyen junto con Collembola y Protura, en los Entognatha (Hennig, 1981) y otros consideran dos clados de entognatos distintos, uno con Diplura y Ellipura (Collembola + Protura) formando una tricotomía no resuelta en relación a los Insecta (Bach de Roca *et al.*, 2000) o ubicando a los Diplura en los Insecta, como grupo hermano de Ectognatha (Kukalova-Peck, 1991).

En los sedimentos del Cretácico Inferior de la Formación Santana (nordeste del Brasil) se conoce una especie atribuida a los Japygoidea, *Ferrojapyx vivax*. El registro más antiguo de ese grupo proviene del Carbonífero Superior de Illinois, *Testajapyx thomasi*.

En sentido restringido (o sea, no considerando a Collembola y Protura como insectos verdaderos), el registro más antiguo de los insectos se halla en el Carbonífero Inferior, cuando ya se los encuentra muy diversificados y por lo menos, con cuatro ramas principales bien establecidas: paleópteros, paleodictyópteros, orthopteroideos y gryllobláttidos.

El avanzado grado de diversificación de los insectos del Carbonífero es un fuerte argumento de que su origen y sus ancestros debieron hallarse por lo menos, en el Devónico y así, suponiendo que el grupo Parainsecta + Insecta + Diplura (= Hexapoda) fuera **monofilético**, su origen tendría que ser anterior a dicho período. No existe consenso de que **Hexapoda** y **Myriapodomorpha** conformen un **grupo hermano** y de que existan ancestros de ellos en los sedimentos del Véndico de América del Norte y China.

Si bien, por un lado tradicionalmente es admitido el origen común de Myriapodomorpha + Hexapoda, por el otro son muy discutidas las relaciones entre Collembola, Protura, Diplura e Insecta, así como la aceptación de que constituyen un grupo monofilético, como se expresara anteriormente. Ballards *et al.* (1992), sugieren que los miriápodos representan un linaje antiguo y basal de artrópodos y que los Hexapoda surgieron como constituyendo un clado relativamente reciente oriundo de un linaje terminal de crustáceos, proba-

blemente Malacostraca.

El avance en el conocimiento de los insectos fósiles, especialmente sudamericanos, motivó la revisión de los grandes grupos, cambios de muchos taxones y propuestas de ensayos filogenéticos. En la paleoentomofauna paleozoica, el cambio mayor tuvo lugar en los grupos considerados orthopteroideos y, designaciones artificiales tales como «Paraplecoptera», «Protorthoptera» y otras, dejaron de tener respaldo científico.

Entre los grupos paleozoicos más representativos se hallan los gryllobláttidos, recientemente revisados (Storozhenko, 1997) una de cuyas ramas, los Narkeminoidea poseen muchos integrantes en América del Sur. También hay gryllobláttidos en el Triásico y Jurásico de Asia pero posteriormente, solo existen registros actuales, ápteros. La ausencia de registros intermedios dificulta la comprensión de la filogenia de este grupo por lo que algunos autores (Rasnitsyn, 2002), consideran a los ejemplares actuales como un grupo aislado (los notópteros). Otra importante revisión filogenética de insectos paleozoicos fue efectuada por Hugnet *et al.* (2002), incluyendo los Protanisoptera.

Uno de los grupos más característicos del Triásico, el de los hemípteros, está bien representado en la Argentina, donde tiene una distribución stratigráfica muy restringida.

Una de sus ramas recientemente propuesta, los gallegomorphoptilíneos (Martins-Neto y Gallego, 2003), se extinguió totalmente al inicio del Triásico Tardío gondwánico, mientras que la de los dysmorphoptilíneos, grupo hermano, sobrevivió hasta el Jurásico Temprano solo en Laurasia, cuando también desaparecieron del registro geológico (Martins-Neto, 2002 a). Sus probables descendientes serían los hemípteros cercopoideos, aparecidos a partir del Jurásico Tardío.

Los progresos sistemáticos efectuados con materiales del Cretácico se relacionan con los hemípteros heterópteros presentes en Argentina y Brasil con nuevas propuestas filogenéticas (Zamboni *et al.*, 2002), con los ortópteros locustopsideos extinguidos al final del período pero, cuyos descendientes directos, los acridídeos, llegan a la actualidad (Martins-Neto, 2003) y con los Neuroptera (Martins-Neto, 2002 a, b).

Con respecto al Cenozoico, se puede mencionar que una Tesis Doctoral (Petrulevicius, 2001) ha brindado importantes avances en el conocimiento de los insectos del Paleoceno, con propuestas filogenéticas sobre grupos poco conocidos en América del Sur, como en el caso de los mecópteros.

BIBLIOGRAFÍA

- Alexander, R.D. 1968. Life cycle origins, speciation, and related phenomena in crickets. *The Quarterly Review of Biology* 43 (1): 1-41.
- Alexander, R.D. y Bigelow, R.S. 1960. Allochronic speciation in field crickets, and a new species, *Acheta veletis*. *Evolution* 14: 334-346.
- Aspöck, H. 1986. The Raphidioptera of the world: A review of present knowledge. En: J. Gepp, H. Aspöck y H. Hölzel (ed.), *Recent Research in Neuropterology*: 15-19.
- Bach de Roca, C., Gaju-Ricart, M. y Compte-Sart, A. 2000. Recientes aportaciones filogenéticas sobre los «Apterygota». *III Artropodiana, Bol. SEA* 26.
- Ballard, J.W.O., Olsen, G.J., Faith, D.P., Odgers, W.A., Rowell, D.M. y Atkinson, P.W. 1992. Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods. *Science* 258: 1345-1348.
- Borror, D.J. y White, R.E. 1970. *A Field Guide to the Insects of America North of Mexico*. Houghton Mifflin Company, Boston. 404 pp.
- Brandão, C.R.F., Martins-Neto, R.G. y Vulcano, M.A. 1989. The Earliest Known Fossil Ant (First Southern Hemisphere Mesozoic Record) (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Psyche* 93 (3/4): 195-208.
- Christiansen, K.A. y Pike, E. 2002. Cretaceous Collembolla (Arthropoda, Hexapoda) from the Upper Cretaceous of Canada. *Cretaceous Research* 23: 165-188.
- Gallego, O.F. y Martins-Neto, R.G. 1999. La entomofauna mesozoica de la Argentina: estado actual del conocimiento. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 58 (1-2): 86-94.
- Gallego, O., Martins-Neto, R.G. y Nielsen, S. 2005. Conchostracans and insects from the Upper Triassic of the Biobío river («Santa Juana Formation») from Chile. *Revista Geológica de Chile* 31 (2): 293-311.
- Gallego, O.F., Rinaldi, S.A y Martins-Neto, R.G. 2002. Nuevos hallazgos de invertebrados en el Jurásico de la Argentina. En: *Jornadas de Paleontología de la Universidad de Corrientes 2002*. Corrientes, UNNE. Resúmenes.
- Grassé, P.-P. 1949. *Traité de Zoologie. Tome IX Insectes*. Masson et Cie. Editeurs. Paris. 1117 pp.
- Greenslade, P.J.M. 1988. Reply to R.A. Crowson: Comments on Insecta of the Rhynie Chert (1985 *Entomol. Gener.* 11(1/2): 097-098). *Entomol. Gener.* 13: 115-117.
- Greenslade, P.J.M. y Whalley P.E.S. 1986. The systematic position of *Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik (Collembola). The earliest known hexapod. En: R. Dallai (ed.), *Proc. 3rd Intern. Sem. Apterygota*. University of Siena, Siena, Italy. pp. 319-323.
- Henning, W. 1981. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. W. Kramer (ed.). Frankfurt. 413 pp.
- Hinton, H.E. 1981. *Biology of insect eggs*. 3 vol. Pergamon Press, Oxford. 1125 pp.
- Hirst, S. y Maulik K. 1926. On some arthropod remains from the Rhynie chert (old red sandstone). *Geological Magazine* 63: 69-71.
- Huguet, A., Nel, A., Martinez-Delclos, X., Bechly, G. y Martins-Neto, R.G. 2002. Preliminary phylogenetic analysis of the Protanisoptera (Insecta: Odonoptera). *Geobios* 35: 537-560.
- Kukalová-Peck, J. 1986. New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Canadian Journal of Zoology* 65: 2327-2345.
- Kukalova-Peck, J. 1991. Fossil History and the Evolution of Hexapod Structures. En: I. D. Naumann, P. B. Carne, J. F. Lawrence, E. S. Nielsen, J. P. Spradbery, R. W. Taylor, J. Whitten y M. J. Littlejohn (Eds.), *The Insects of Australia*. v. 1. Melbourne, University Press. pp. 141-179.
- Martins-Neto, R.G. 1999. La Paleontomofauna Brasileña. Estado actual del conocimiento. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 58 (1-2): 71-85.
- Martins-Neto, R.G. 2000. Remarks on the Neuropterofauna (Insecta, Neuroptera) from the Brazilian Cretaceous with keys for the Identification of the known taxa. *Acta Geologica Hispanica* 35 (1-2): 97-118.
- Martins-Neto, R.G. 2001. Review of some insecta from Mesozoic and Cenozoic Brazilian deposits with descriptions of new taxa. *Acta Geologica Leopoldensia* 24 (52/53): 115-124.
- Martins-Neto, R.G. 2002 a. [*Insetos fósseis como bioindicadores em depósitos sedimentares: um estudo de caso para o mesozóico sul-americano*. Tese de Doutorado. CPGEO, UNISINOS, São Leopoldo, RS. 214 pp.]
- Martins-Neto, R.G. 2002 b. The Santana Formation Paleontomofauna reviewed. Part I - Neuropteroida (Neuroptera and Raphidioptera): systematic and phylogeny, with description of new taxa. *Acta Geologica Leopoldensia* 25 (55): 35-66.
- Martins-Neto, R.G. 2003. Systematic of the Caelifera (Insecta, Orthopteroidea) from Santana Formation, Araripe Basin (Lower Cretaceous, Northeast Brazil), with a review of the Family Locustopsidae Handlirsch. *Acta Zoologica Cracoviensia* 46 (suppl. - Fossil Insects): 205-228.
- Martins-Neto, R.G. y Gallego, O.F. 1999 a. The Triassic Insect Fauna from Argentina. I. Auchenorrhyncha, Miomoptera and Ensifera. *Revista Española de Paleontología* 14 (2): 191-202.
- Martins-Neto, R.G. y Gallego, O.F. 1999 b. A paleontomofauna Jurásica da Argentina. Parte I - Insetos da Formação La Matilde. *XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, 1999, Crato, CE*. Boletim de resumos v. 1: 69.
- Martins-Neto, R.G. y Gallego, O.F. 2001. The Triassic Insect Fauna from Argentina. IV. Glosselytrodea and complements on Auchenorrhyncha. *Acta Geologica Leopoldensia* 24 (52/53): 105-114.
- Martins-Neto, R.G. y Gallego, O.F. 2003. The Family Dymorphoptilidae Evans (Insecta, Auchenorrhyncha) in the Argentinian Triassic, with description of a new genus and new species. *XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2003, Brasilia*. Boletim de Resumos: 114.
- Martins-Neto, R.G. y Mendes, M. 2002. The Fonseca Formation paleontomofauna (Fonseca Basin, Oligocene of Minas Gerais state, Brazil) with description of new taxa. *Acta Geologica Leopoldensia* 25 (55): 27-33.

- Martins-Neto, R.G., Gallego, O.F. y Melchor, R.N. 2003. The Triassic insect fauna from South America (Brazil, Argentina and Chile): a checklist (except Blattoptera and Coleoptera) and descriptions of new taxa. *Acta Zoologica Cracoviensia* 46 (suppl. - Fossil Insects): 229-256.
- Martins-Neto, R.G., Dutra, T.L., Nowatzki, C.H., Silva, S.M. da, Chaves, R.C., Stranz, A., Fallkatter, C., Boardman, D.R., Lima, L. y Neto, N.M. 2004. Novo registro de insetos do Carbonífero Superior (Grylloblattida, Narkeminoidea) na região de Taió, SC, em níveis da Formação Rio do Sul. *Paleo 2004, Porto Alegre, RS, SBP*. Resumo das Comunicações.
- Martynov, A.V. 1923. O dvukh osnovnykh tipakh kryl'ev nasekomykh i ikh znachenii dlya obshchech klassifikatsii nasekomykh [On two basic types of insect wings and their significance for the general classification of insects]. En: K. M. Deryugina, *Trudy Pervogo Vserossijskogo S'ezda Zoologov, Anatomov i Gistologov*, v. 1. pp. 88-89.
- Mazzoni, A.F. 1985. Notonectidae (Hemiptera-Heteroptera) de la Formación La Cantera (Cretácico Inferior), provincia de San Luis, República Argentina. *Boletín Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 56 (3-4): 259-273.
- Mazzoni, A.F. y Hünicken, M.A. 1987. Corixidae (Insecta, Heteroptera) en el Cretácico Inferior de la Sierra del Gigante, San Luis, Argentina. *Congreso Latinoamericano de Paleontología 4, Bolivia* 2: 731-738.
- Pennak, R.W. 1953. *Freshwater Invertebrates of the United States*. Ronald Press Co. New York. 769 pp.
- Petrulevicius, J.F. 2001. [Insectos del Paleógeno del Noroeste de la Argentina. Sistemática, tafonomía y paleosinecología. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata. 229 pp.]
- Petrulevicius, J.F. y Martins-Neto, R.G. 2000. Checklist of South American Cenozoic Insects. *Acta Geologica Hispanica* 35 (1-2): 135-147.
- Rasnitsyn, A.P. 2002. Subclass Scarabaeona Laicharting, 1781. The Winged Insects. En: A. P. Rasnitsyn y D. L. J. Quicke (ed.), *History of insects*. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 517 pp.
- Richards, O.W. y Davies, R.G. 1984. *Tratado de Entomología Imms. Clasificación y Biología*. Omega, Barcelona. 998 pp.
- Riek, E.F. 1976. A new collection of insects from the Upper Triassic of South Africa. *Annals of the Natal Museum, Pietermaritzburg* 22 (3): 791-820.
- Rossi de García, E. 1983. Insectos de la Formación Ventana (Eoceno), Provincia de Neuquén. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 38 (1): 17-23.
- Scourfield, D.J. 1940. The oldest known fossil insect. *Nature* 145: 799-801.
- Snodgrass, R.E. 1935. *Principles of Insect Morphology*. McGraw-Hill Book Company, Inc. 667 pp.
- Storozhenko, S.Yu. 1997. Classification of Order Grylloblattida (Insecta), with description of new taxa. *Far Eastern Entomologist* 42: 1-20.
- Viana, M.J. y Haedo-Rossi, J.A. 1957. Primer hallazgo en el hemisferio sur de Formicidae extinguidos y catálogo mundial de los Formicidae fósiles. Primera parte. *Ameghiniana* 1 (1-2): 108-113.
- Wesenberg-Lund, C. 1943. *Biologie der Süßwasserinsekten*. Gyldendalske Boghandel. Nordisk Forlag y Verlang J. Springer, Berlin. 682 pp.
- Whalley, P. y Jarzembowski, E.A. 1981. A new assessment of *Rhyniella*, the earliest known insect, from the Devonian of Rhynie, Scotland. *Nature* 291: 317.
- Würidig, N.L., Pinto, I.D. y Adami-Rodrigues, K. 1998. South American Paleozoic Faunulae and two new insects. Chronological, Paleogeographical and Systematic Interpretation. *Proceedings of the First Palaeoentomological Conference Moscow 1998*, AMBA, Bratislava. pp. 177-184.
- Zamboni, J.C., Martins-Neto, R.G. y Popov, Yu. 2002. Paranoikidae n. fam., a new family of Nepoidea (Insecta, Heteroptera) from the Santana Formation (Lower Cretaceous, northeastern Brazil. *Simposio sobre o Cretáceo do Brasil, 6 e Simposio sobre el Cretáceo de América del Sur, 2, São Pedro-SP, UNESP, SBG*, Boletín. pp. 71-76.

| Sara G. Parma

INTRODUCCIÓN

El phylum Echinodermata (del griego *echinos* = espinoso; *derma* = piel) constituye uno de los grupos de invertebrados más importantes y mejor caracterizados. Son organismos metazoarios marinos, bentónicos, excepcionalmente pelágicos, que viven en una posición fija o libre, pero nunca colonial.

Los equinodermos son notables por su extenso registro fósil, importancia ecológica, morfología adulta compleja, extraordinarias propiedades biomecánicas y embriones factibles de ser manipulados experimentalmente (Wray, 1999).

Actualmente habitan entre 6500 y 7000 especies de equinodermos, las que con excepción eventual de dos, son agrupadas en 5 clases bien definidas (Figura 24. 1): Crinoidea, con 700 especies, incluye a los llamados lirios de mar, con tallo o pedúnculo y a las comátulas, sin tallo; Asteroidea o estrellas de mar, reúne unas 1800 especies; Holothuroidea o pepinos de mar, con 1200 formas vivientes; Ophiuroidea o estrellas quebradizas o canastos, que suman unas 2000 especies, y Echinoidea o erizos de mar, dólares de arena y corazones de mar, con 900 especies vivientes. La posición filogenética de los Concentricycloidea como una «sexta» clase, descrita por Baker *et al.* (1986) para incluir a las llamadas margaritas de mar, con 2 especies vivientes, está en discusión (Smith, 1988; Pearse y Pearse, 1994; Mooi *et al.*, 1998), pues para muchos zoólogos, las mismas podrían ser asteroideos «anormales».

Los equinodermos fueron mucho más diversos en el pasado que en la actualidad, conociéndose aproximadamente 13000 especies fósiles. Todas las mesozoicas y cenozoicas corresponden claramente a las 5 clases vivientes, pero los depósitos del Paleozoico contienen numerosas formas distintas, que han sido ubicadas en 15 clases adicionales. Las relaciones filogenéticas de estas últimas, y en algunos casos su carácter monofilético, aún permanecen sin dilucidar.

Los primeros representantes indiscutibles de este phylum que aparecen en el registro fósil, se hallan en el Cámbrico Medio, pero en el Proterozoico Tardío del sur de Australia habitó el probable equinodermo *Arkarua* (Gehling, 1987), mientras que *Tribrachidium*, procedente del Ediacárico podría también estar relacionado con este grupo, aunque es discutible.

Algunos equinodermos son utilizados en la alimentación humana, en diversas partes del mundo, entre ellos las holoturias y los erizos de mar.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Los equinodermos se reconocen sobre la base de cuatro caracteres diagnósticos principales, la mayoría de los cuales están presentes o pueden ser inferidos, incluso en los fósiles más antiguos: 1) esqueleto de origen mesodermal compuesto por numerosas **placas u osículos** con estructura en forma de enrejado, el **estereoma**, que es exclusivo del phylum (Figura 24. 2); 2) presencia de un **sistema hidrovascular** (Figura 24. 4), con funciones importantes que incluyen la locomoción, respiración y alimentación; además, la mayoría de las neuronas sensoriales se encuentran al final de los podios, que forman parte del sistema; 3) existencia de un tejido de colágeno mutable, el que compone los ligamentos que conectan los osículos; las propiedades de este tejido conectivo son mutables por un corto período de tiempo, bajo control neuronal, lo cual provee ciertas ventajas mecánicas, que incluyen la habilidad para mantener diversas posturas sin esfuerzo muscular; 4) adultos con simetría radial pentámera. Las larvas de la mayor parte de los equinodermos muestran simetría bilateral, de tal manera que la pentámera que desarrollan durante la metamorfosis posiblemente sea secundaria. Una simetría bilateral terciaria evolucionó en los equinoideos irregulares y en los holoturoideos, pero está sobreimpuesta a la radial

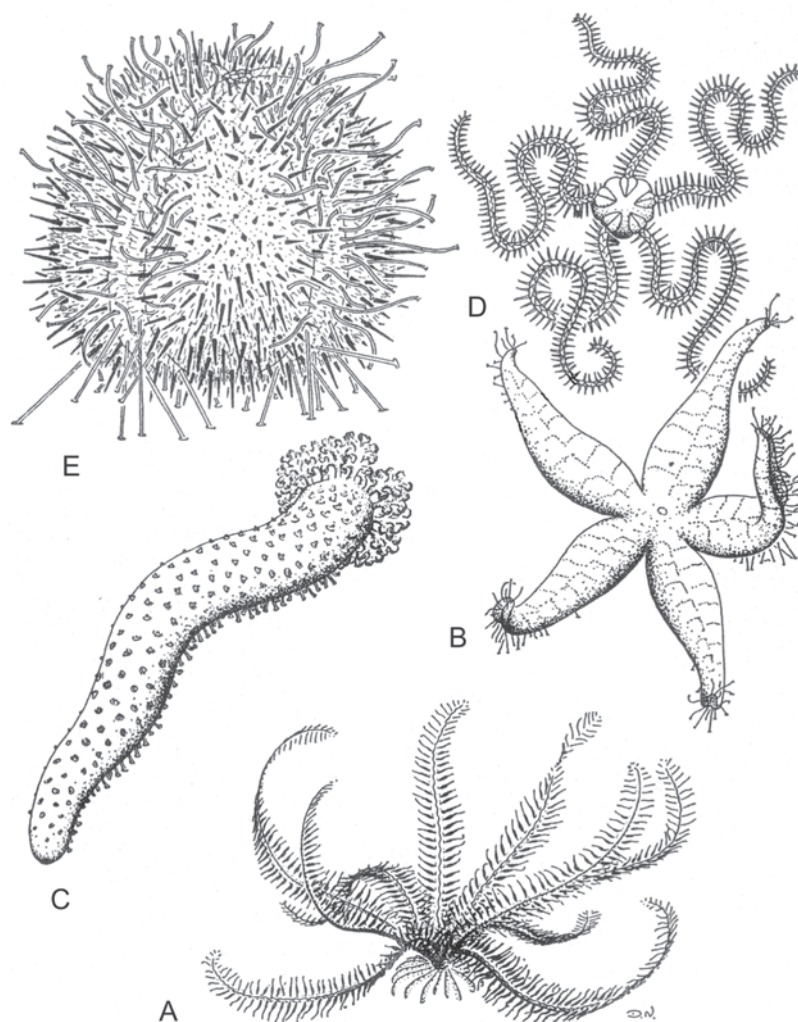


Figura 24. 1. Ejemplos de las cinco clases vivientes de equinodermos. A. *Antedon* (estrella plumosa), Clase Crinoidea; B. *Asterias* (estrella de mar), Clase Asteroidea; C. *Holothuria* (pepino de mar), Clase Holothuroidea; D. *Ophiothrix* (estrella quebradiza), Clase Ophiuroidea; E. *Echinus* (erizo de mar), Clase Echinoidea (modificado de Nichols, 1969).

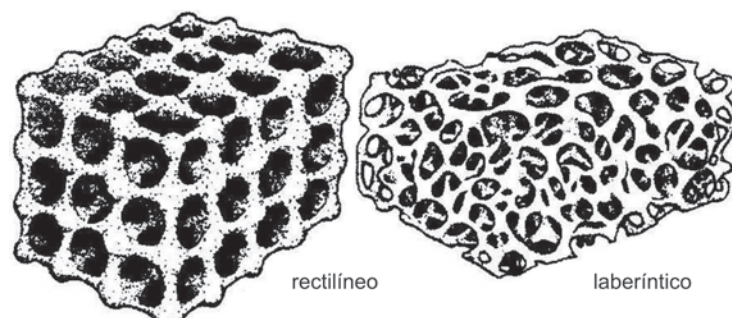


Figura 24. 2. Dos ejemplos de los diferentes arreglos tridimensionales del estereoma en las placas de los equinoideos (modificado de Smith, 1984).

pentámera del esqueleto y la mayoría de los sistemas de órganos.

El origen de la simetría radial pentámera se desconoce y algunas formas del Paleozoico Temprano carecen de ella, si bien se halla presente en *Arkarua*, del Proterozoico Tardío.

ANATOMÍA

El interior del cuerpo de los equinodermos está integrado por **cavidades celómicas**, que contienen **sistemas de órganos**.

El celoma se origina por la invaginación del **arquenterón** o intestino embrionario, un proceso denominado **enterocélico**. En la mayoría de las especies, el celoma está dividido en tres pares de vesículas, las cuales varían en sus características, si bien algunos caracteres son similares y reflejan un origen común dentro del phylum: el **mesocele** da lugar a todo el sistema hidrovacular y uno o ambos **somatocelos** constituyen el revestimiento de las cavidades del cuerpo. Dichas cavidades celómicas se hallan ocupadas por un líquido de composición similar a la del agua de mar y a la presión normal, lo que ayuda a mantener la forma del equinodermo.

SISTEMA DIGESTIVO

Se compone de la boca, por lo general ubicada centralmente, el esófago, el estómago con **glándulas digestivas** (Figura 24. 3), o un intestino largo, y el ano a través del cual es eliminado el material de desecho como pequeñas bolitas fecales. Algunas ofiuras y unas pocas estrellas de mar carecen de ano y el material de desecho es expulsado por la boca.

La longitud del sistema digestivo depende de la alimentación, siendo corto en las estrellas de mar (carnívoras).

Los erizos de mar poseen en la región bucal una estructura calcárea, la **linterna de Aristóteles** que utilizan para raspar las superficies duras en busca de alimentos (Figura 24. 37). La integran 5 placas calcáreas, denominadas **pirámides**, que se disponen radialmente, con cada lado conectado al de la pirámide adyacente por músculos transversales o **interpiramidales**. A lo largo de la línea media de cada pirámide existe una banda media o **guía** cuyo extremo superior **curvado** es el área de formación de nuevos **dientes** o extremos orales de las bandas que se proyectan más allá de las puntas de cada pirámide; por lo tanto, existen 5 **dientes distales**, muy duros y aguza-

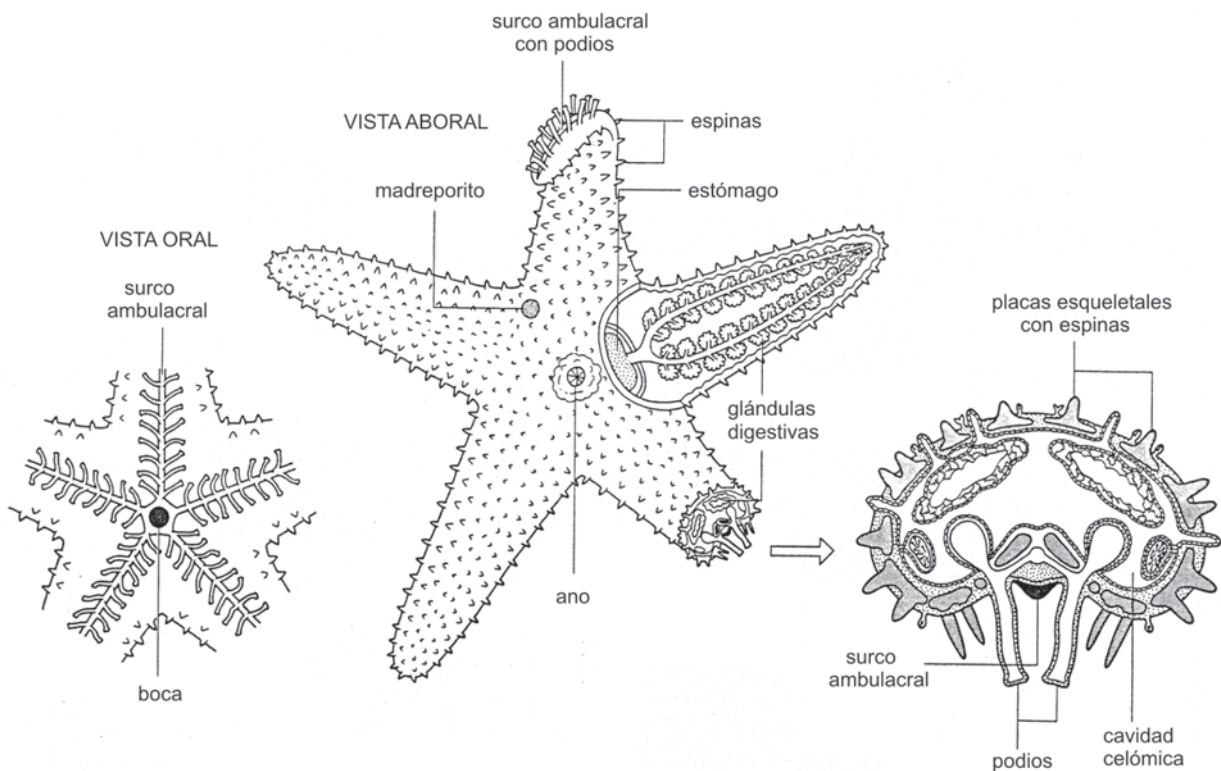


Figura 24. 3. Clase Asteroidea. Morfología generalizada de una estrella de mar (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

dos. También hay otras piezas más pequeñas, en forma de varillas, situadas en la extremidad aboral.

La linterna de Aristóteles es evertida y retraída por músculos especiales, lo que posibilita al animal tirar y desgarrar, además de raspar; otros músculos controlan a los dientes, los que pueden abrirse, cerrarse y moverse en sentido lateral.

SISTEMA HIDROVASCULAR

Se inicia en una abertura simple, el **hidroporo** o múltiple, el **madreporito** (Figura 24. 4), que es una placa atravesada por numerosos poros. El agua penetra por dichas perforaciones, atraviesa el **canal pétreo** endurecido por impregnaciones de sales calcáreas, llega a un **anillo circunoral** que rodea al esófago y desde allí, es distribuida por **canales radiales**, cuyo recorrido coincide con la posición en el esqueleto, de las **zonas ambulacrales** o **ambulacros**. Cada ambulacro alterna con una **zona interambulacral** o **interambulacro** (Figura 24. 6), se extiende sobre el cuerpo o los brazos y está dotado de un **surco ambulacral** y placas con

poros ambulacrales, por los que asoman los **podios** o extensiones de los canales radiales.

Si los canales radiales se extienden a través del esqueleto dejando a los surcos ambulacrales por fuera de las placas, el sistema se denomina **abierto**, como en los Crinozoa y Asteroidea. En el caso de que dichos surcos permanezcan internos y posean ramificaciones o podios que emergen al exterior a través de poros simples o pares de poros, como en los Echinozoa, el sistema se denomina **cerrado**. Numerosas ramas cortas comunican al canal radial con los podios y las **ampollas bulbosas** o **vesículas podiales**, ubicadas en la base de cada podio, ayudando a controlar la presión del agua en esta parte del sistema hidrovacular. De acuerdo con las diferentes partes del cuerpo, los podios están modificados para realizar distintas funciones: alimentación, respiración, movimiento y percepción sensorial. Estas estructuras especializadas son accionadas hidráulicamente, tienen músculos y nervios para el control del movimiento y pueden llevar ventosas o **tentáculos terminales**, dependiendo de su función.

SISTEMA CIRCULATORIO O HEMAL

Derivado del celoma, su función principal parecería ser la distribución de sustancias nutritivas a los tejidos. Consiste de un conjunto de espacios y ramales por donde circula el líquido celómico, y tienen una disposición radial similar a la del sistema hidrovacular. Los equinodermos carecen de un verdadero corazón contráctil y el sistema está integrado por un seno axial, alrededor del esófago, que corre paralelamente al canal pétreo, el que une dos anillos, uno oral y otro aboral, que emiten ramas radiales. En el seno axial se puede encontrar una masa de tejido esponjoso, la **glándula axial**, que actuaría como órgano inmunitario y además tendría función excretora.

SISTEMA NERVIOSO

Es relativamente simple y descentralizado. Los equinodermos carecen de cerebro y la organización de este sistema se caracteriza por la existencia de un plexo subepidérmico, la presencia de nervios radiales y de un anillo circunoral. La red nerviosa responde a los estímulos y controla el movimiento de los apéndices o de todo el animal.

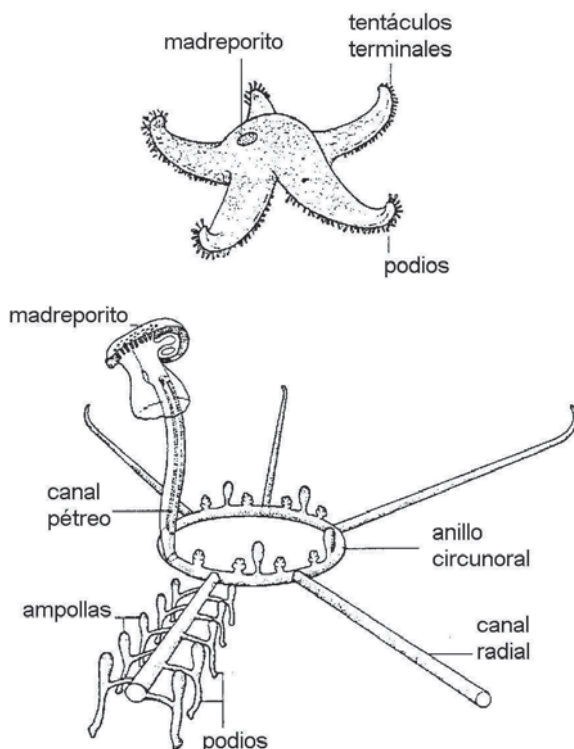


Figura 24. 4. Sistema hidrovascular en una estrella de mar: los podios y las ampollas están dibujadas solo para un brazo (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

SISTEMA RESPIRATORIO

El intercambio gaseoso entre el agua de mar y el fluido celómico tiene lugar mediante estructuras respiratorias muy simples y/o a través de las paredes de los podios. En los asteroideos, las **branquias dérmicas** o **papilas** son proyecciones de la pared corporal y del celoma perivisceral que se extiende entre las placas esqueléticas del disco y de los brazos. La estructura respiratoria en los holoturoideos se desarrolla a partir de la región posterior de su intestino (Figura 24. 27) y está formada por dos tubos principales que se dividen y subdividen constituyendo un sistema ramificado de tubos ciegos que se extiende por el sistema perivisceral.

En los equinoideos regulares, los órganos respiratorios principales son cinco pares de **sacos o branquias**, que se ubican en el peristoma y se proyectan en el agua. En los equinoideos irregulares, los podios constituyen la única área de intercambio gaseoso, ya que no poseen branquias.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Las gónadas son sencillas (Figuras 24. 27 y 35) y abren al exterior a través de uno o más **poros genitales** o **gonoporos** ubicados en las **placas genitales** (Figura 24. 33 B). En los ofiuroideos ellas desembocan en **sacos genitales** especializados (Figura 24. 24) y en los crinoideos son internas y están adheridas a los apéndices.

La mayoría de los equinodermos son de sexos separados y el dimorfismo sexual no es claro. Algunos son hermafroditas pero no existe autofecundación, ya que la madurez de las gónadas no es simultánea en el mismo individuo. Los Asteroidea, Ophiuriodea y Holothuroidea son capaces de multiplicarse asexualmente por escisión del cuerpo original en partes, pero esto puede considerarse como un fenómeno de autotomía.

El método de reproducción más común es el sexual, en el cual los óvulos de la hembra resultan fertilizados por el esperma del macho. Las gametas son eyectadas al agua de mar, produciéndose la fertilización (externa).

La segmentación del huevo origina una blástula ciliada y hueca, que se mueve libremente en el agua y después de pasar por el estadio de gástrula, se transforma en **dipléurula**. Esta última es un pequeño animal de simetría bilateral con tracto digestivo completo y dos bolsas celómicas laterales delimitadas por mesotelio.

En el subsiguiente desarrollo de los miembros de las distintas clases, estas larvas generalizadas se convierten en otras especializadas como la **auricularia** (holoturoideos), **bipinnaria** (estrellas de mar) y **plútea** (equinoideos).

Los equinodermos son deuterostomados, es decir, se caracterizan por presentar un modelo de segmentación en el cual los primeros blastómeros muestran gran labilidad, por la formación de un mesodermo y de un celoma o enteroceles, a partir de la invaginación de la pared del arquenterón, por la persistencia de un blastoporo (lugar donde comienza la gastrulación), con funciones de ano, o por la formación de un nuevo ano inmediatamente junto al blastoporo cerrado y, si el desarrollo es indirecto, por la formación de una larva dipléurula.

El tamaño de las larvas es casi microscópico y su aspecto resulta tan diferente al de los adultos que en un momento, fueron consideradas un grupo de organismos aparte. La metamorfosis tiene lugar durante la permanencia en el bentos.

Las larvas de algunos equinodermos, particularmente Echinoidea, poseen un esqueleto calcificado, pero no se han reconocido larvas fósiles correspondientes al phylum. El esqueleto larval puede constituir el núcleo de algunas placas adultas o ser reabsorbido parcialmente durante la metamorfosis.

El desarrollo larval de los invertebrados marinos tiene lugar mediante tres tipos básicos: planctotrófico, lecitotrófico y por incubación, existiendo además tipos intermedios o combinaciones de los mencionados (Cecca, 2002).

Las especies caracterizadas por un desarrollo larval planctotrófico producen gran cantidad de huevos y las larvas que salen de ellos nadan libremente y se alimentan de pequeños organismos planctónicos o de partículas orgánicas. Estas larvas son capaces de sobrevivir en el plancton por períodos prolongados de tiempo (hasta 6 meses o más) y tienen una gran capacidad de dispersión.

En el desarrollo larval no planctotrófico, las larvas lecitotróficas y las incubadas cuentan con las reservas nutritivas de los huevos donde se desarrollan. Las especies caracterizadas por este tipo de desarrollo tienen un potencial de dispersión mucho menor, ya que las larvas lecitotróficas pueden tener una pequeña existencia planctónica, mientras que las incubadas son retenidas dentro del cuerpo de la madre durante el desarrollo y, eventualmente, emergen como juveniles metamorfoseados.

Un desarrollo larval planctotrófico ha sido inferido del diámetro de los huevos en algunas

ofiuras y estrellas de mar, ya que los Asteroidea carecen de calcificación en los primeros estadios de su desarrollo. Los crinoideos actuales son no planctotróficos, aunque ciertas formas del Paleozoico pudieron haberlo sido (Strathmann, 1978).

El desarrollo planctotrófico y no planctotrófico puede ser inferido en los equinoideos. Mueller (1970) sugirió que el diámetro del poro genital refleja el tamaño del huevo, el cual es más grande en los no planctotróficos.

Las orientaciones de los ejes cristalográficos de las placas del sistema apical permiten deducir el modo de desarrollo larval, pues la calcita esqueletal de las larvas planctotróficas determina la orientación de la calcita en el sistema apical de los equinodermos adultos (Cecca, 2002). La incubación de las larvas está acompañada por una modificación en el esqueleto materno, el **marsupio**, que es una depresión en el adulto utilizada para incubar las crías (Blake y Zinsmeister, 1991).

La estrategia reproductiva tiene correlaciones biogeográficas y macroevolutivas, tales como el rango geográfico, la longevidad en las especies y la supervivencia en eventos de extinción en masa (Jeffery, 1998). Las larvas no planctotróficas son menos susceptibles durante las extinciones en masa, debido a que no dependen del fitoplancton para su nutrición, y un quiebre en la productividad primaria puede tener un efecto muy leve sobre ellas.

ESQUELETO

Las partes duras de los equinodermos corresponden al esqueleto, que protege a las partes blandas y a los apéndices especializados. Se componen de calcita con elevado contenido (4%-16%) de magnesio.

El esqueleto es de origen mesodermal y por lo tanto, resulta un **endoesqueleto**, cubierto por la epidermis, en parte ciliada, que constituye el exterior del animal.

En los equinodermos existen dos diseños esqueletales básicos: uno con forma de caja o saco, denominado **teca**, **cáliz** o **disco**, integrado por **placas** u **osículos**; el otro son espículas microscópicas o **escleritos**, que desarrollan en la pared del cuerpo para darle firmeza (Holothuroida).

Las placas u osículos varían en tamaño desde microscópicas hasta alrededor de 30 mm. Están compuestas de una parte inorgánica con estructura enrejada, denominada **estereoma** (Figura 24. 2) y otra orgánica (tejido mesodermal) o **estroma**. Las placas pueden

entrelazarse firmemente, dando lugar a un esqueleto rígido, como sucede en los equinoideos y crinoideos o bien, hallarse articuladas unas con otras proporcionando un cuerpo flexible, como en los asteroideos y ofiuroides.

Las placas esqueletales están conectadas por músculos, ligamentos (tejido conectivo no elástico) y/o procesos del estereoma. Los músculos se encuentran entre las placas que están suturadas laxamente o en las placas imbricadas y en los apéndices móviles. Los ligamentos suturan estrechamente las placas esqueletales y los apéndices no móviles.

En las formas con esqueletos más rígidos, procesos de calcita cruzan los planos de sutura generando suturas inflexibles.

Los **escleritos** (Figura 24. 5) varían en tamaño desde 0,05 mm hasta 2 mm, y tienen formas diversas.

Los apéndices especializados están adheridos a la parte externa del esqueleto y según sus funciones, se diferencian en **espinas** y **pedicelarios**, útiles para la protección y defensa del organismo, **brazos** y **braquiolas** que sirven para coleccionar el alimento, y **tallos** y **zarcillos** empleados en la fijación al sustrato.

Las **espinas** (Figuras 24. 3, 6, 24, 35 y 36), se encuentran en las placas de muchos equino-

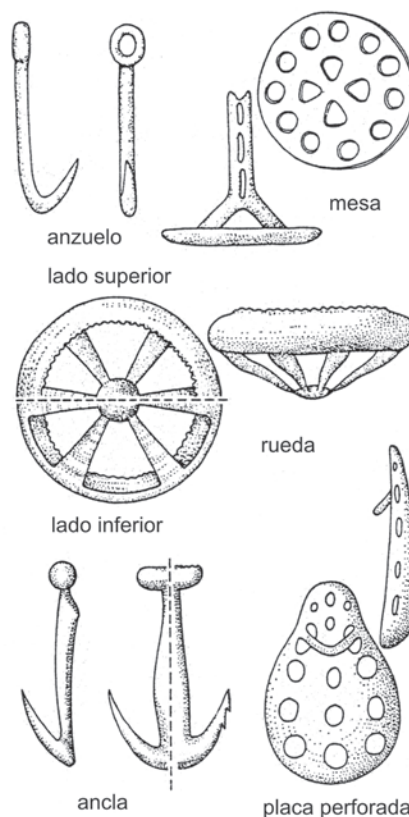


Figura 24. 5. Tipos de escleritos microscópicos en holoturoideos (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

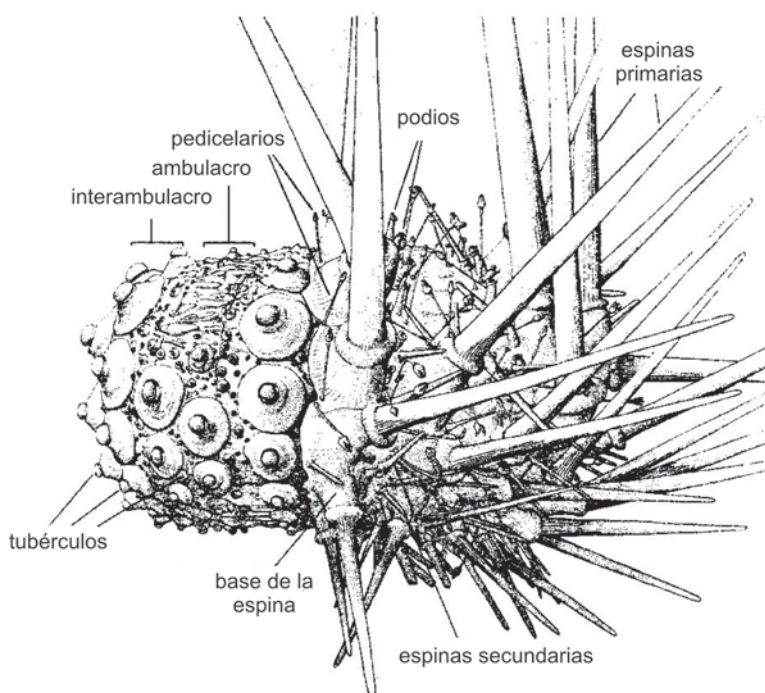


Figura 24.6. Principales caracteres anatómicos de un equinoideo regular en vista lateral. La mitad del cuerpo está dibujada sin espinas y otras estructuras superficiales para observar los caracteres del esqueleto desnudo (modificado de Hendler *et al.*, 1995).

dermos y llegan a tener una longitud cercana a los 150 mm. Pueden ser proyecciones fijas a las placas esqueléticas, o móviles montadas sobre una base globosa. Un anillo de nervios y músculos ubicados en dicha base controla el movimiento de las espinas, las que sirven tanto para la protección como la locomoción.

Los erizos de mar y las estrellas de mar tienen estructuras con forma de pinza, denominadas **pedicelarios** (Figuras 24. 6, 35 y 36) adheridas al esqueleto y formadas por diminutas placas. Las mismas sirven para remover pequeños objetos extraños de la superficie esquelética y en la defensa.

Los **brazos** (Figuras 24. 9, 11, 13, 24, 25 y 26) constituyen las principales extensiones radiales del cuerpo y los sistemas celómicos, así como del esqueleto. Están presentes en número de 5 o múltiplo de 5 y llevan ramas ambulacrales y podios que sirven primariamente, para la alimentación, y a veces para el movimiento. En los lirios de mar, a cada lado del brazo hay una hilera de apéndices articulados o **pínulas** (Figuras 24. 9, 11, 13 y 14).

Las **braquiolas** (Figuras 24. 7, 15, 19, 20, 21 y 22) son apéndices pequeños utilizados para captar el alimento, ubicados en las áreas ambulacrales recumbentes en equinodermos del Paleozoico. Son erectas, delgadas, no ramificadas y llevan un surco ambulacral cubierto por una doble hilera de placas. Carecen de extensiones importantes de la cavidad

celómica y pueden no tener canales ni podios, usando la secreción de mucus y cilios para captar el alimento.

Las superficies del esqueleto donde se insertan los apéndices que llevan los sistemas celómicos se denominan **facetras articulares** (Figura 24. 7).

El **tallo** o **pedúnculo** (Figuras 24. 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 18, 19 y 21) se encuentra en la mayoría de los lirios de mar, actuales y fósiles, así

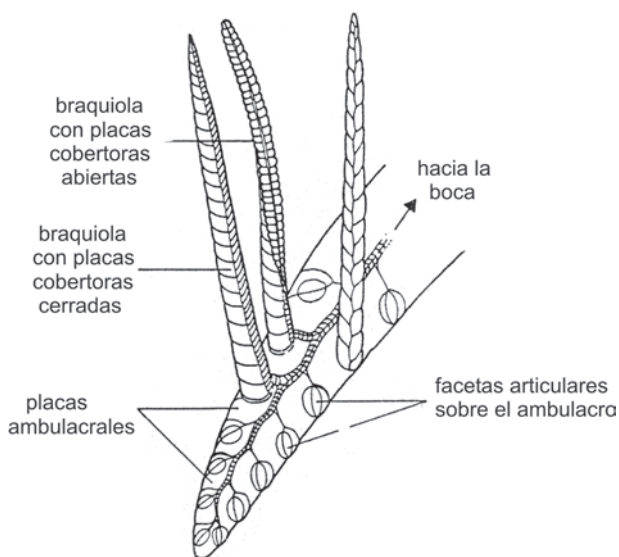


Figura 24.7. Morfología de las braquiolas en un equinodermo fósil (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

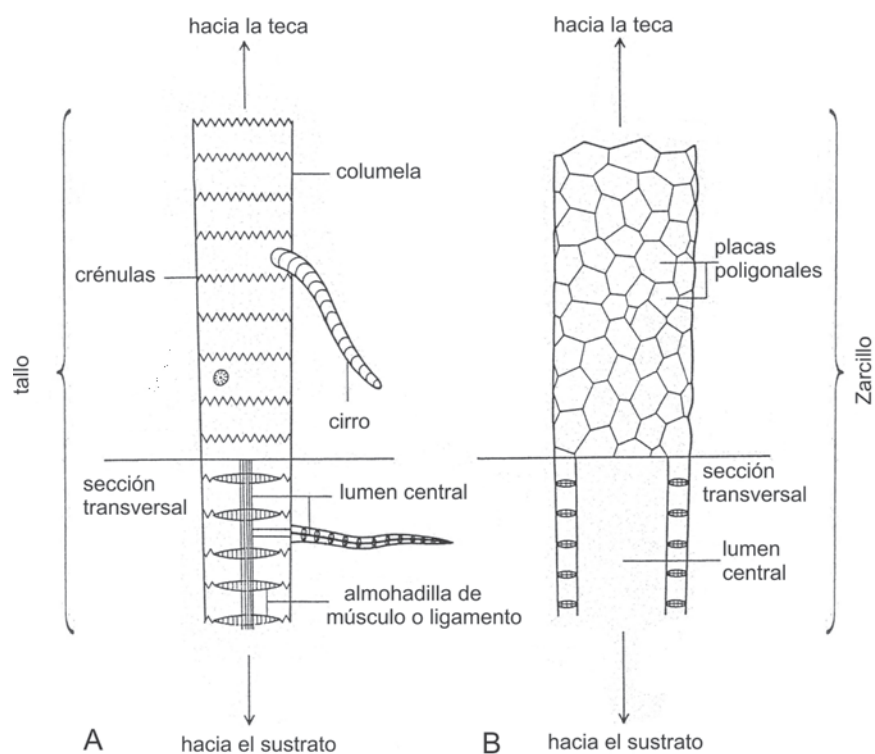


Figura 24. 8. Morfología de un tallo (A) y un zarcillo (B) en equinodermos fijos (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

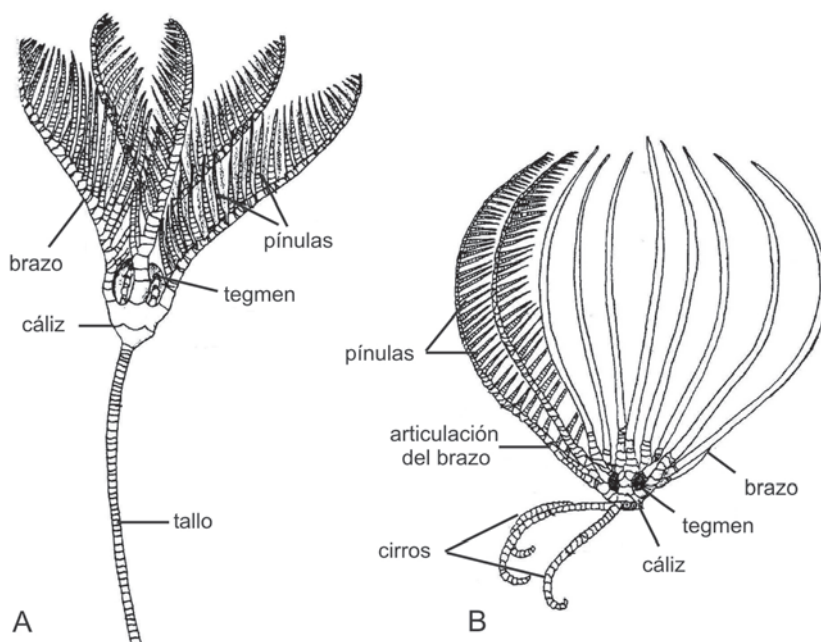


Figura 24. 9. Clase Crinoidea, Subclase Articulata. A. *Ptilocrinus*, lirio de mar con tallo y 5 brazos; B. *Neometra*, estrella plumosa sin tallo y con 30 brazos (no se muestran todos los brazos) (modificado de Barnes, 1992).

como en las clases extinguidas de equinodermos. Este apéndice, largo o corto, que sirve para la fijación al sustrato, está integrado por numerosas placas de formas variadas, denominadas **columnales**, y se extiende desde la base del cáliz hasta el sustrato, al que se cementa o enraiza. Las columnales (Figuras 24. 8, 10 y 12) tienen una abertura central o **lumen**, por donde pasan las ramificaciones de los sistemas celómicos, se hallan unidas por músculos y ligamentos, y trabadas por estrías en zigzag denominadas **crénulas**, que impiden los movimientos relativos entre columnales adyacentes.

Las **placas nodales** son columnales más grandes que las restantes o internodales, y a veces tienen pequeños apéndices compuestos por columnales más pequeñas o **cirros** (Figuras 24. 8, 9 y 12).

El **zarcillo** (Figura 24. 8 B) es un apéndice para la fijación al sustrato más primitivo que el tallo. Está compuesto por numerosas placas poligonales pequeñas que rodean a un lumen central grande. Se lo encuentra en varias clases extinguidas del Cámbrico.

SISTEMÁTICA

La sistemática adoptada en este capítulo sigue la de Sprinkle (Sprinkle y Kier, 1987), basada en la morfología esquelética de los estadios adultos. La misma se reproduce en el Cuadro 24. 1 con el agregado de algunos órdenes representativos de la Clase Echinoidea.

Cuadro 24.1. Sistemática del Phylum Echinodermata

Phylum Echinodermata	
Subphylum Crinozoa	Clase Homoiostelea
Clase Crinoidea	Clase Homostelea
Subclase Inadunata	Clase Ctenocystoidea
Subclase Camerata	Subphylum Echinozoa
Subclase Flexibilata	Clase Holothuroidea
Subclase Articulata	Clase Edrioasteroidea
Clase Paracrinoidea	Clase Ophiocystioidea
Subphylum Blastozoa	Clase Helicoplacoidea
Clase Blastoidea	Clase Cyclocystoidea
Clase Rhombifera	Clase Edrioblastoidea
Clase Diploporita	Clase Echinoidea
Clase Eocrinoidea	Orden Echinocystitoida
Clase Parablastoidea	Orden Palaechinoida
Subphylum Asterozoa	Orden Cidaroida
Clase Asteroidea	Orden Cassiduloida
Clase Ophiuroidea	Orden Spatangoida
Subphylum Homalozoa	Orden Clypeasteroida
Clase Stylophora	

PHYLUM ECHINODERMATA

Invertebrados marinos, en su mayoría de vida libre, con algunos fijos. Simetría radial pronunciada, casi siempre pentámera en el adulto, pero bilateral en la larva. Cuerpo redondeado, cilíndrico, asteriforme; endoesqueleto raramente ausente, formado por placas o piezas aisladas entre sí. Su sistema hidrovacular es único en el reino Animal. Cabeza no diferenciada, superficie del cuerpo generalmente espinosa; sistema digestivo ausente en algunos; sistema nervioso primitivo. Órganos sensoriales poco desarrollados. La mayoría carece de sistema excretor y respiratorio típico. Sistema circulatorio o hemal presente; corazón ausente. Dioicos, excepcionalmente hermafroditas; la larva sufre una gran metamorfosis al pasar al estadio adulto. Cámbrico Temprano-Holoceno.

SUBPHYLUM CRINOZOA

Equinodermos con cáliz globoso, estrechamente suturado. Muchos tienen tecas provistas de varios círculos de placas, mostrando simetría pentámera bien definida. Brazos largos y erectos con pínulas; sistema hidrovacular abierto. Boca centrada sobre la superficie superior del cáliz, ano excéntrico. La mayoría carece de hidroporos, gonoporos y estructuras respiratorias accesorias. Muchos fijos al sustrato por extensiones distales de los

tallos o por cirros, que se ramifican desde la base del cáliz. Cámbrico Medio-Holoceno, aproximadamente 1025 géneros vivientes y fósiles (Figuras 24. 1A, 9-14, 43 B y 45). En el Devónico del Brasil se han descrito placas columnales pertenecientes a los géneros *Exaesioidiscus* y *Laudonomphalus*.

CLASE CRINOIDEA

Crinozoa con cáliz compuesto por una parte inferior o **copa** (Figura 24. 10), globosa o cónica, y otra superior o **tegmen**, membrana plana o con forma de domo que cu-

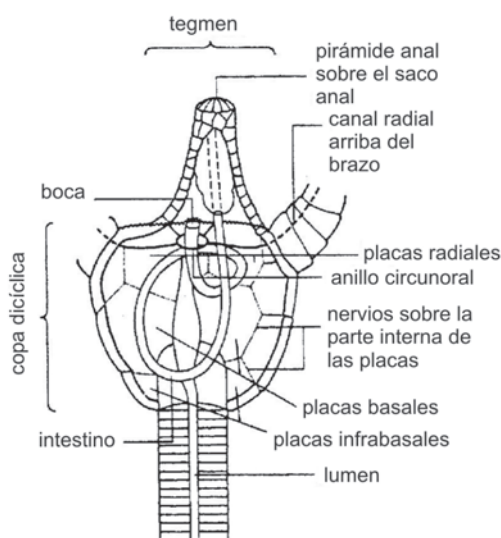


Figura 24. 10. Morfología del esqueleto de un crinoideo fósil y anatomía inferida de las partes blandas (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

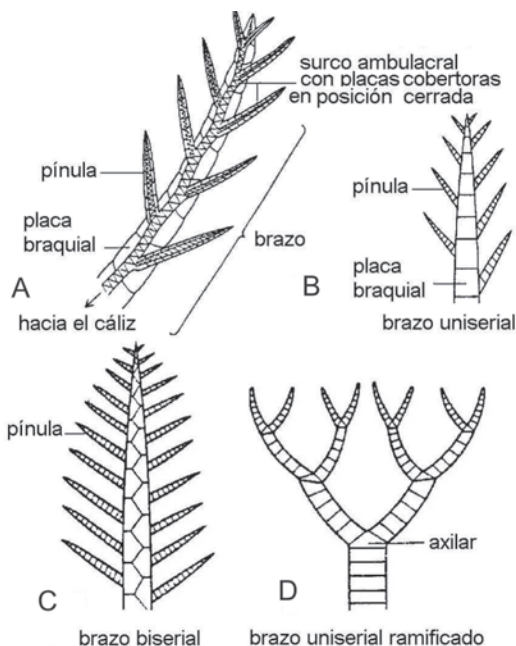


Figura 24. 11. Morfología de los brazos en crinoideos. A. parte de un brazo mostrando las placas braquiales, pínulas y surcos ambulacrales protegidos por placas cobertoras; B-D. ejemplos de ramificación (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

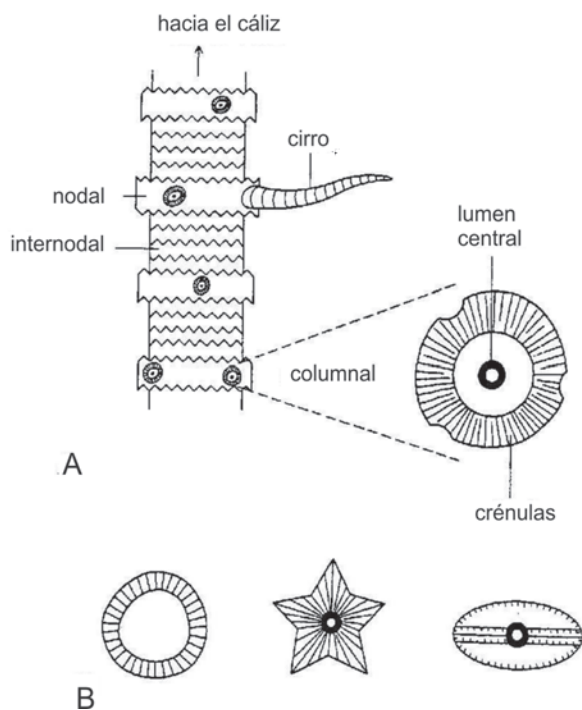


Figura 24. 12. Morfología del tallo en crinoideos. A. segmento de un tallo mostrando las columnales nodales e internodales, cirro saliendo de la placa nodal, lumen central pequeño y crénulas o estrías radiales sobre las caras de las columnales; B. formas de columnales (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

bre a la primera. Copa integrada de placas con simetría pentámera; tegmen con pocas placas o muchas pequeñas. Brazos que se elevan desde el borde superior de la copa, cortos o largos, uniseriales o biseriales, algunos ramificados, y muchos con pínulas uniseriales; sistema hidrovascular abierto, podios y surcos alimenticios. Gónadas externas. Cáliz fijo permanentemente al sustrato mediante un tallo largo o bien, temporalmente por cirros basales, en las formas libres. Cámbrico Medio, Ordovícico Temprano-Holoceno; aproximadamente 1005 géneros (Figuras 24. 1 A, 9-12, 43 B y 45).

Se reconocen dos tipos principales de cáliz: **monocíclicos**, con un solo círculo de placas por debajo de la inserción de los brazos, y **dicíclicos**, con dos círculos de placas. Las placas que llevan las facetas para la inserción de los brazos - **placas radiales** - ocupan el círculo más alto y, por debajo se ubican las **placas basales**, mientras que un tercer círculo (presente en copas dicíclicas) de **placas infrabasales**, se sitúa debajo de las basales.

En algunos crinoideos paleozoicos existen, entre los círculos principales de placas, otras pequeñas, llamadas **placas interbraquiales**.

Las placas que componen al tegmen se disponen por arriba de las radiales. Si solo hay 5 placas alrededor de la boca, éstas se denominan **placas orales**.

La **pirámide anal** es una elevación sobre la abertura anal, cubierta por pequeñas placas

triangulares (Figura 24. 10); la estructura anal puede estar modificada en un **saco anal**.

Los brazos se componen de **placas braquiales** (Figura 24. 11), que pueden ser **uniseriales** (Figura 24. 11 B y D), dispuestas en una sola hilera o **biseriales** (Figura 24. 11 C), en doble hilera de placas alternadas.

Los brazos pueden no ramificarse o hacerlo varias veces, y cada punto de ramificación tiene una placa triangular o pentagonal, llamada **axilar** (Figura 24. 11 D). Si un brazo se ramifica en dos segmentos iguales, la ramificación es **isotómica**, en el caso de ser desiguales, en tamaño o longitud, se dice **heterotómica**.

Algunos crinoideos restringen los movimientos en la parte inferior de los brazos por medio de pequeñas proyecciones o **procesos pateloides**. Cuando la parte inferior de los brazos está incorporada al tope de la copa, por arriba de las placas radiales y debajo del tegmen, las placas modificadas se denominan **braquiales fijas**. Los brazos y las pínulas llevan numerosos podios y los surcos ambulacrales de los brazos, pínulas y tegmen tienen **placas cobertoras** (Figura 24. 11 A) que los protegen. Dichas placas se abren durante la alimentación.

En el Pennsylvaniano de Argentina se han descrito columnales perteneciente al género *Tschironocrinus* (Figura 24. 47 B, C).

SUBCLASE INADUNATA

Crinoideos con copa monocíclica o dicíclica, cilíndrica o con forma de cuenco, integrada por placas unidas fuertemente; tegmen simple con placas orales y anales que a veces, se extienden en un gran saco anal. Parte inferior de los brazos, libre; brazos primitivamente uniseriales, luego biseriales y pinulados. Tallo con columnales que pueden llevar cirros. Ordovícico Temprano-Triásico Medio; aproximadamente 480 géneros (Figura 24. 10).

En el Devónico Inferior de las islas Malvinas y en el Devónico de Brasil se conoce *Botryocrinus*, y del Carbonífero Superior del Brasil, se describieron especies de *Erisocrinus* y *Dicromyocrinus*.

SUBCLASE CAMERATA

Crinoideos con copa grande, cónica o globosa, monocíclica o dicíclica, integrada por placas unidas fuertemente; placas braquiales fijas e interbraquiales incluidas en la parte superior de la copa. Tegmen grande con numerosas placas pequeñas suturadas que cubren la boca y

los surcos alimentarios; tubo anal frecuente; brazos uniseriales o biseriales, con pínulas. Tallo compuesto de columnales que pueden llevar cirros. Ordovícico Temprano-Pérmico Tardío; aproximadamente 210 géneros.

En el Devónico de Brasil se ha descrito el género *Monstrocrinus*.

En el Pennsylvaniano de Argentina se conocen especies de *Denarioacrocristus*, *Patagonoacrocristus* y *Sueroacrocristus*.

SUBCLASE FLEXIBILATA

Crinoideos con copa cónica o en forma de cuenco, dicíclica, integrada por placas unidas laxamente; parte inferior de los brazos e interbraquiales incluidas en la parte superior de la copa. Tegmen flexible, con muchas placas pequeñas; brazos uniseriales sin pínulas; procesos pateloides en las placas braquiales inferiores. Tallo con columnales circulares carentes de cirros. Ordovícico-Pérmico; aproximadamente 60 géneros.

SUBCLASE ARTICULATA

Crinoideos con copa reducida, dicíclica con placas infrabasales ausentes o fusionadas durante el crecimiento. Tegmen con pocas placas o sin ellas. Brazos largos y uniseriales, ramificados en la segunda placa braquial, y dotados de pínulas. Tallo de sección circular o pentagonal, con cirros; algunas formas carecen de tallo y llevan cirros fijos a una placa circular **centrodorsal**, en la base de la copa. Triásico-Holoceno; aproximadamente 165 géneros vivientes y 90 fósiles (Figuras 24. 1 A, 9 y 47 A).

Comprende a todos los crinoideos actuales, tanto fijos (lirios de mar), como libres (comátulas), y a casi todos los crinoideos fósiles pospaleozoicos. Un reducido número de especies se conoce en el Mesozoico y Terciario de América del Sur.

En el Cretácico del Brasil se ha descrito una especie de Articulata perteneciente al género *Roveacrinus* y en el Cretácico de la isla Vicecomodoro Marambio se halló *Metacrinus* (Figura 24. 47 A.).

CLASE PARACRINOIDEA

Crinozoa con teca globosa o lenticular, integrada por placas dispuestas irregularmente; ambulacros asimétricos, con brazos reclinados o erectos, cada uno con pínulas. Tallo pe-

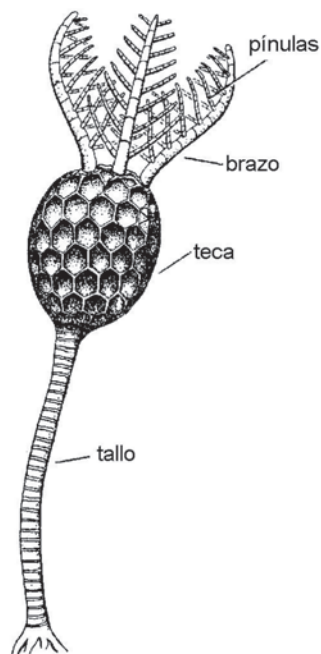


Figura 24. 13. Clase Paracrinoidea: morfología de *Camarocystites*, Ordovícico Medio (modificado de Nichols, 1969).

queño a bastante grande y curvado cerca de la teca; boca y ano sobre la superficie superior de la teca; ano con pirámide anal, boca sobre el borde tecal, hidroporo y gonoporo por debajo de la boca. Poros con forma de ranura entre las placas tecales o placas delgadas sin poros. Ordovícico Temprano-Silúrico Temprano; aproximadamente 13 a 15 géneros (Figuras 24. 13, 14 y 45).

SUBPHYLUM BLASTOZOA

Equinodermos con teca globosa, firmemente suturada, braquiolas erectas montadas sobre áreas ambulacrales especializadas. Teca con numerosas placas dispuestas irregularmente en las formas más tempranas, o con menor número de placas pero acomodadas en círculos, con simetría pentámera bien definida, en las formas tardías. Boca centrada sobre la superficie superior de la teca; ano excéntrico; la mayoría con hidroporo, gonoporo y estructuras respiratorias accesorias. Fijos al sustrato por un tallo con columnales, o mediante un zarcillo integrado por numerosas placas en las formas más tempranas. Cámbrico Temprano-Pérmico; aproximadamente 233 géneros (Figuras 24. 15-17, 18 A, 19-23, 43 B y 45).

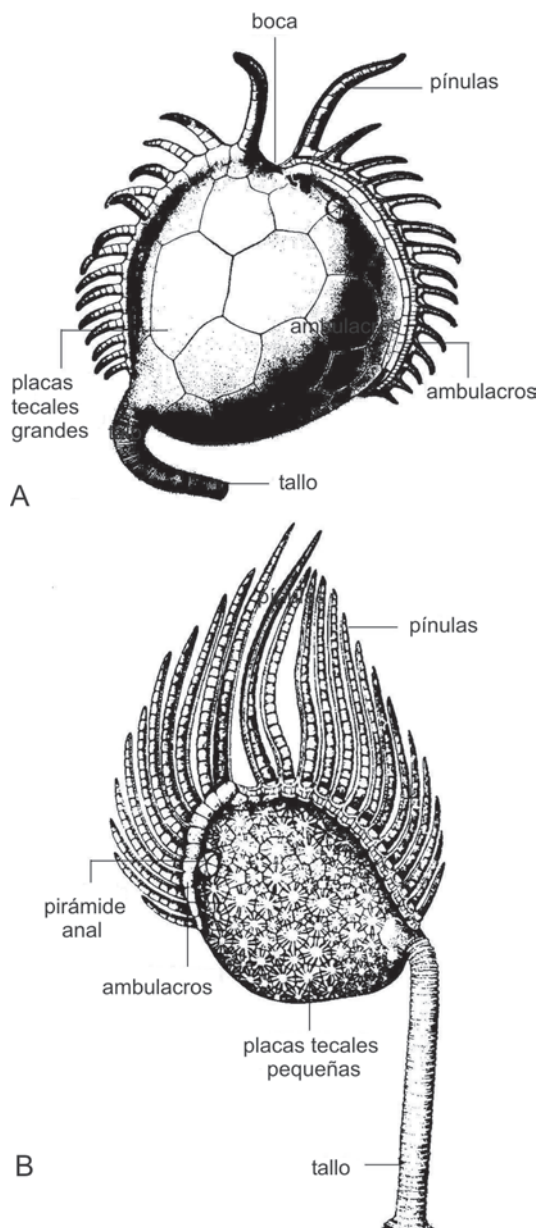


Figura 24. 14. Reconstrucción de dos géneros de paracrinoideos. A. *Platycystites* apoyado sobre el sustrato, Ordovícico Medio. Obsérvese el tallo corto, los ambulacros asimétricos con pínulas y las placas tecales grandes, delgadas y sin poros; B. *Amygdalocystites*, Ordovícico Medio. Nótese la posición erecta y fija al sustrato mediante un tallo corto, pínulas largas y placas tecales pequeñas, numerosas y con poros (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

CLASE BLASTOIDEA

Blastozoa con teca globosa, cónica o en forma de capullo, compuesta por 4 círculos de placas con simetría pentámera bien definida. Cinco ambulacros desarrollados en depresiones radiales integrados por placas lanceta que soportan dos tipos de placas laterales pares, cada uno con una braquiola larga y erecta. Boca centrada sobre la superficie superior de la teca; ano excéntrico con gonoporo oculto. Pliegues de la

hidrospira suspendidos en la cavidad celómica, junto a los ambulacros y cruzando la sutura entre las placas radiales y las placas deltoideas; 8-10 grupos de hidrospiras presentes (a veces reducidas o ausentes sobre el lado anal); las hidrospiras pueden estar abiertas como fisuras a lo largo de su longitud o cerradas, con series de poros entre las placas laterales, más un espiráculo más grande con forma de poro en la parte superior de la teca. Tallo largo pero de diámetro reducido. ?Ordovícico Medio, Silúrico Medio-Pérmico Tardío; aproximadamente 95 géneros (Figuras 24. 15-17, 43 B, 45 y 47 D).

La teca de los blastoideos consta de varios círculos de placas: las 3 inferiores, dispuestas alrededor de la articulación del tallo, se denominan **placas basales** (Figura 24. 16 A); por arriba se hallan 5 **placas radiales**, cada una sosteniendo un ambulacro; por encima siguen 5 o más **placas deltoideas**, que rodean la boca, en la parte más elevada de la teca (Figura 24. 16 B). Cada ambulacro lleva una **placa lanceta** central (Figura 24. 17) que sostiene a 2 pares de **placas laterales**; cada par lleva una braquiola.

Las estructuras respiratorias de los blastoideos se llaman **hidrospiras** (Figura 24. 17), con-

sistentes en pliegues calcáreos extendidos desde las placas radiales y deltoideas, normales a las suturas de éstas y paralelas al borde ambulacral adyacente, de modo que existen 2 hidrospiras por cada ambulacro. En las formas más evolucionadas, cada hidrospira quedaba suspendida de la placa radial, de manera que sus pliegues eran bañados por el líquido celómico que circulaba entre ellos. Ro-

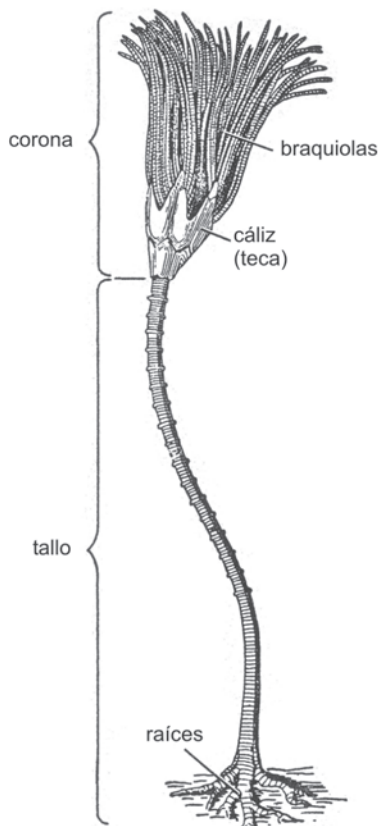


Figura 24. 15. Clase Blastoidea: morfología general de *Orophocrinus*, Mississippiano (modificado de Beaver *et al.*, 1967).

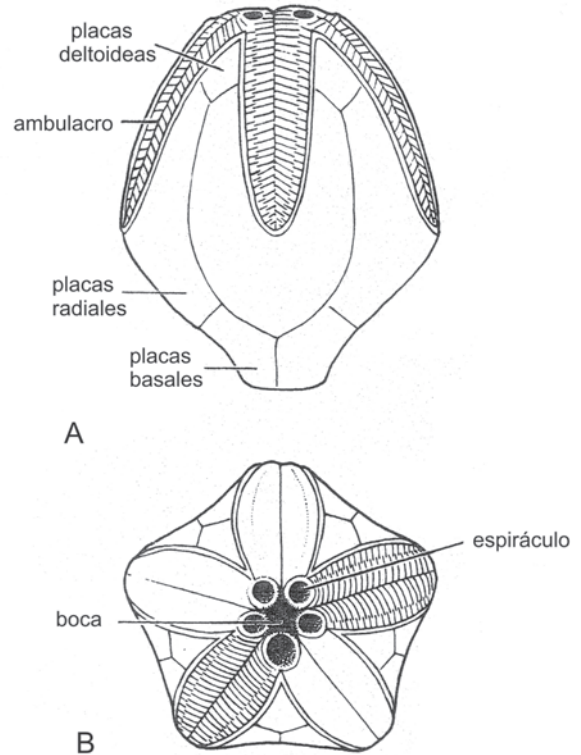


Figura 24. 16. *Pentremites*, blastoideo del Mississippiano. A. vista lateral; B. vista adoral (modificado de Clarkson, 1986).

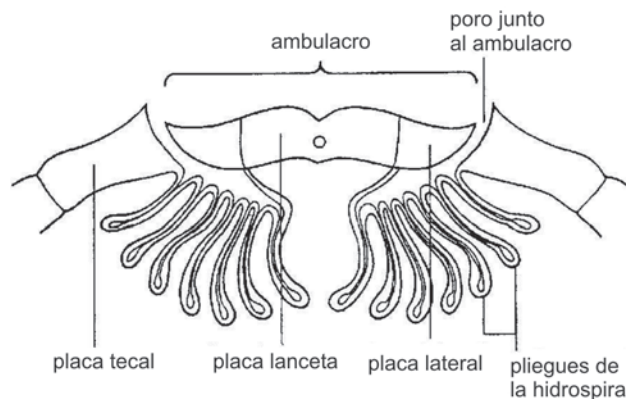


Figura 24. 17. Clase Blastoidea: sistema de hidrospiras (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

deando la boca se disponen 10 orificios interambulacrales (a veces 5 por fusión) o **espiráculos** (Figura 24. 16), que constituyen las salidas de las hidrospiras. La abertura anal puede fusionarse con uno de los espiráculos. Cada pliegue de la hidrospira lleva una **fisura hidrospiral**, por donde penetraba el agua, que en algunos queda expuesta al exterior pero en otros, los pliegues desembocan en canales que abren al exterior a través de **poros hidrospirales**.

La presencia de hidrospiras abiertas o cerradas se utiliza en la clasificación de los blastoideos. En el Pennsylvaniano de Argentina se ha descrito una especie del género *Malchiblastus* (Figura 24.47 D, E).

CLASE RHOMBIFERA

Blastozoa con teca aplanada o globosa, 4 o 5 círculos de placas con simetría pentagonal moderada. Dos a 5 ambulacros extendidos hacia arriba o abatidos sobre las placas tecaes,

tapizados por pares de placas, cada una con una braquiola. Sistema ambulacral a veces reducido a 1 o 2 braquiolas cerca de la boca (Figura 24. 19 B). Boca centrada superiormente; ano excéntrico, a veces con pirámide anal (Figura 24. 19 A); hidroporo y gonoporo por debajo de la boca.

La característica más distintiva de los Rhombifera son los **rombos respiratorios**, estructuras suspendidas en la cavidad celómica, entre las placas tecaes adyacentes. Las mismas consisten en hileras de ranuras o poros, dispuestos en forma rómbica, una mitad sobre cada placa, y en pliegues de estereoma de calcita que conectan las ranuras de las placas adyacentes (Figuras 24. 18 A y 19).

Tallo alargado cerca de la teca, con lumen grande, o teca con extremo libre. Ordovícico Temprano-Devónico Tardío; aproximadamente 60 géneros (Figuras 24. 18, 19, 43 B, 45 y 47 F).

En el Ordovícico de Argentina se han descrito especies de Rhombifera pertenecientes al género ? *Macrocystella* (Figura 24.47 F).

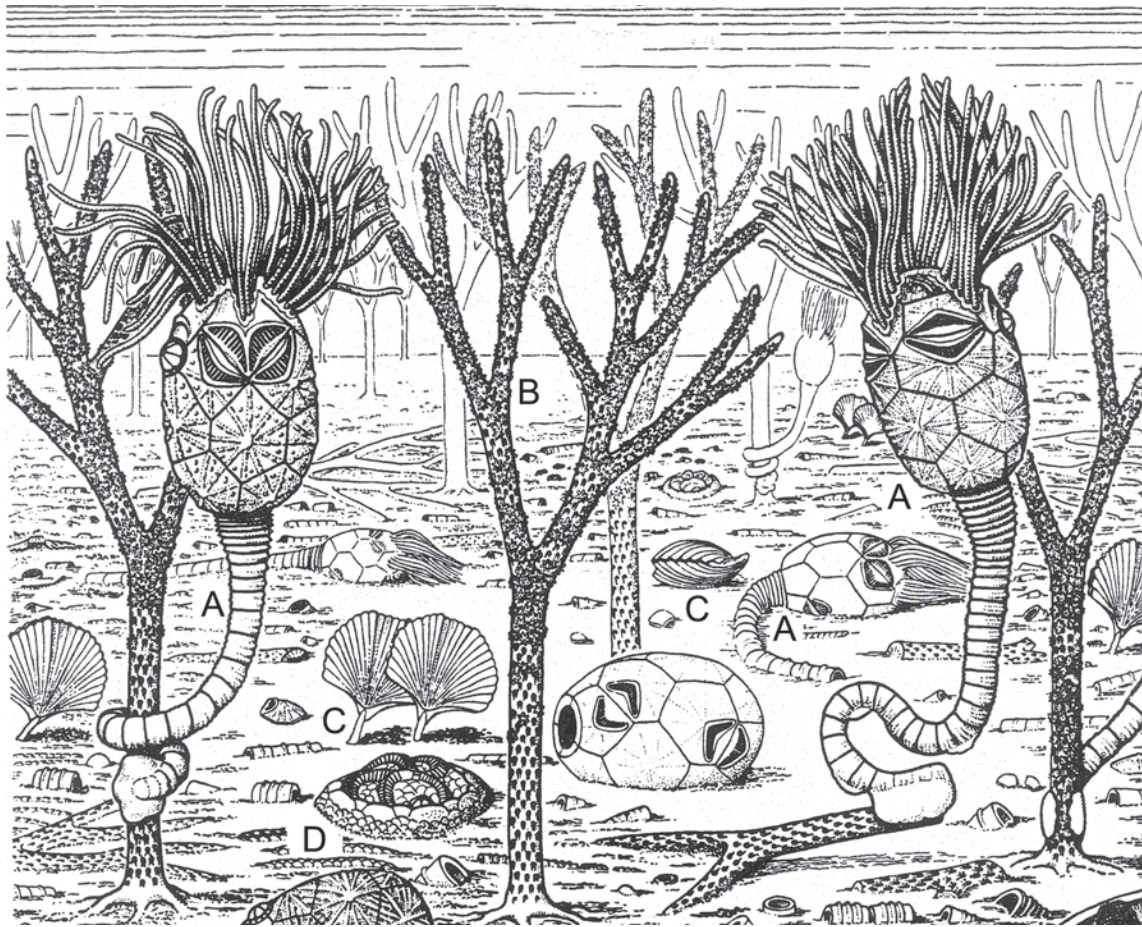


Figura 24. 18. Reconstrucción de un fondo marino del Ordovícico Tardío. A. *Lepadocystis* (Clase Rhombifera); B. briozoos ramosos; C. braquiópodos; D. edrioasteroideos en asociación natural (modificado de Kesling, 1967).

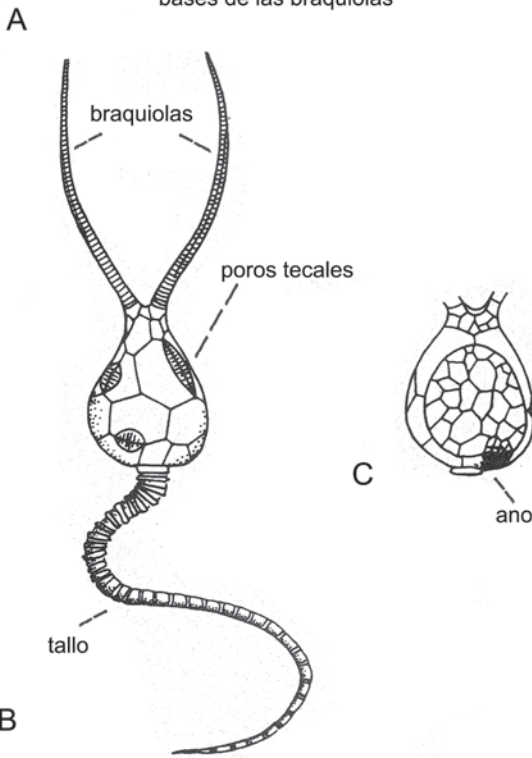
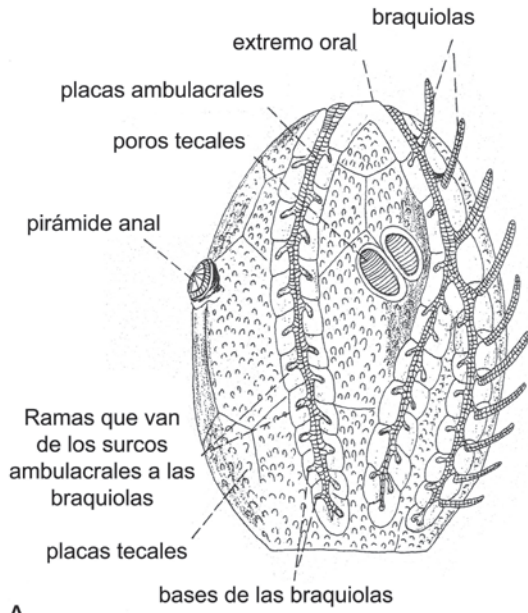


Figura 24. 19. Clase Rhombifera. A. *Callocystites*, Silúrico Medio; B, C. vistas antanal y anal de *Pleurocystites*, Ordovícico Medio-Superior. Obsérvese la llamativa semejanza superficial con algunos homalozoos (modificado de Barnes, 1992 y Clarkson, 1986).

CLASE DIPLOPORITA

Blastozoa con teca globosa o elongada, con numerosas placas acomodadas irregularmente o regularmente mostrando simetría pentámera. Apéndices pequeños, erectos y parecidos a braquiolas alrededor de la boca o a lo largo de 3 o 4 surcos alimentarios que se ex-

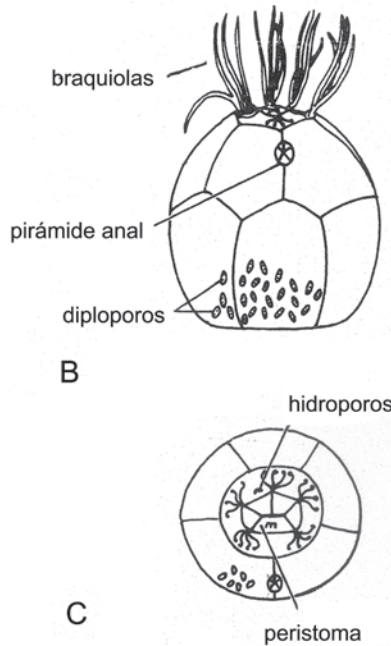
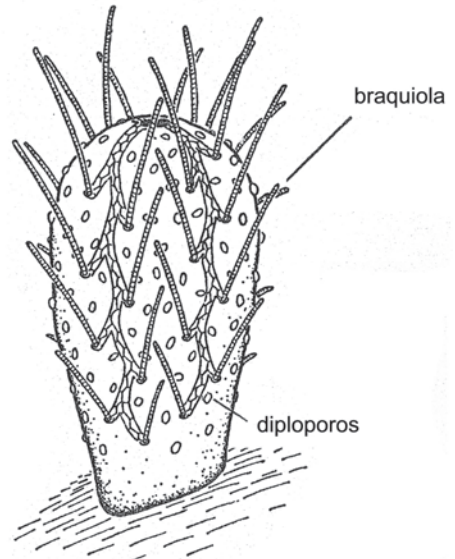


Figura 24. 20. Clase Diploporita. A. *Fungocystis*, Ordovícico; B, C. vistas lateral y oral de *Haplosphaeronis*, Ordovícico Medio-Superior (modificado de Nichols, 1969 y Clarkson, 1986).

tienden hacia la parte basal de la teca. Boca centrada sobre la parte superior de la teca; ano excéntrico; hidroporo y gonoporo por debajo de la boca. Placas tecales con pares de poros (**diploporos**). Algunos con tallo largo adherido a 4 placas basales de la teca; otros sin tallo se fijan o apoyan en el sustrato por la parte inferior de la teca. Ordovícico Temprano-De-

vónico Temprano; aproximadamente 42 géneros (Figuras 24. 20 y 45).

Los diploporos (Figura 24. 20) se hallan en número de 5 o más pares por placa; cada diploporo tiene un anillo elevado o reborde, que pudo haber albergado una estructura externa respiratoria.

CLASE EOCRINOIDEA

Blastozoa con teca aplanada o globosa, con numerosas placas dispuestas regular o irregularmente; simetría pentámera pobre o claramente definida. Braquiolas largas y erectas, montadas sobre ambulacros simples. Boca centrada sobre la parte más elevada de la teca; ano excéntrico; hidroporo y gonoporo por debajo de la boca. **Poros suturales** (Figura 24. 21) que abren directamente al exterior o están acompañados por surcos, **epiespiras**, dispuestos en ángulo recto a las suturas de las placas tecales (Figura 24. 22) en las primeras formas; placas tecales muy delgadas en las formas tar-

días. Los primeros representantes de la clase se fijaban al sustrato por un zarcillo, mientras que en las formas tardías lo hacían a través de un tallo con columnales. Cámbrico Temprano-Silúrico Tardío; aproximadamente 30 a 32 géneros (Figuras 24. 21, 22 , 45 y 47 G).

En el Ordovícico de Argentina se ha descrito una especie de Eocrinoidea perteneciente al género *Lingulocystis* (Figura 24. 47 G).

CLASE PARABLASTOIDEA

Equinodermos con pedúnculo o tallo compuesto por columnales discoidales y teca semejante a la de los blastoideos, integrada por 3 o más círculos de placas sobre el lado aboral (Figura 24. 23 B), y por placas aladas ambulacrales y placas biseriales que cubren las áreas adambulacrales a lo largo de los 5 radios; placa apical y 5 placas deltoideas grandes y triangulares (Figura 24. 23 A).

Estas últimas se encuentran entre los ambulacros, son suavemente cóncavas transversalmente (Figura 24. 23 C) y moderadamente convexas longitudinalmente, a lo largo de la línea media. Cada placa deltoidea tiene varios conjuntos de pliegues paralelos, denominados **catspiras**, que son estructuras extendidas desde poros ubicados a lo largo de los márgenes de los ambulacros hasta poros si-

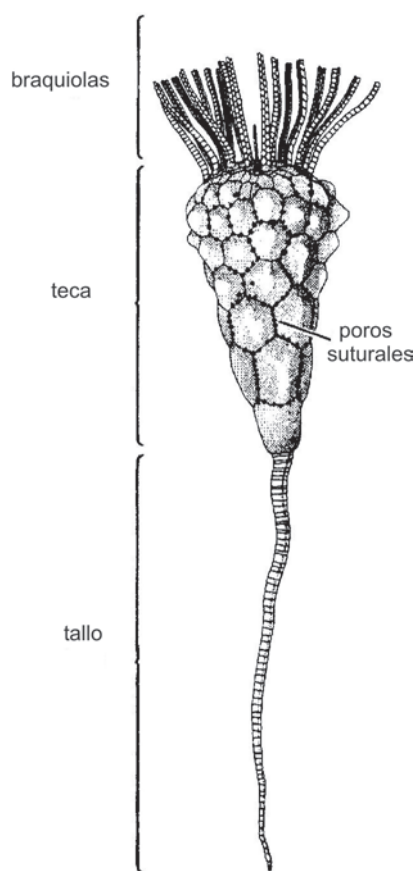


Figura 24. 21. Clase Eocrinoidea. *Rhopalocystis*, Ordovícico Superior (modificado de Ubaghs, 1967).

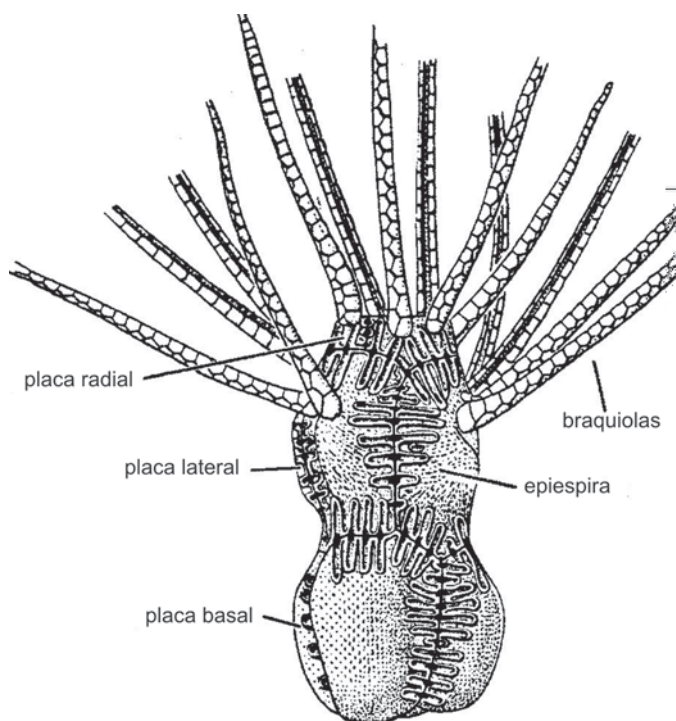


Figura 24. 22. *Lichenoides*, eocrinoideo del Cámbrico Medio (modificado de Ubaghs, 1967).

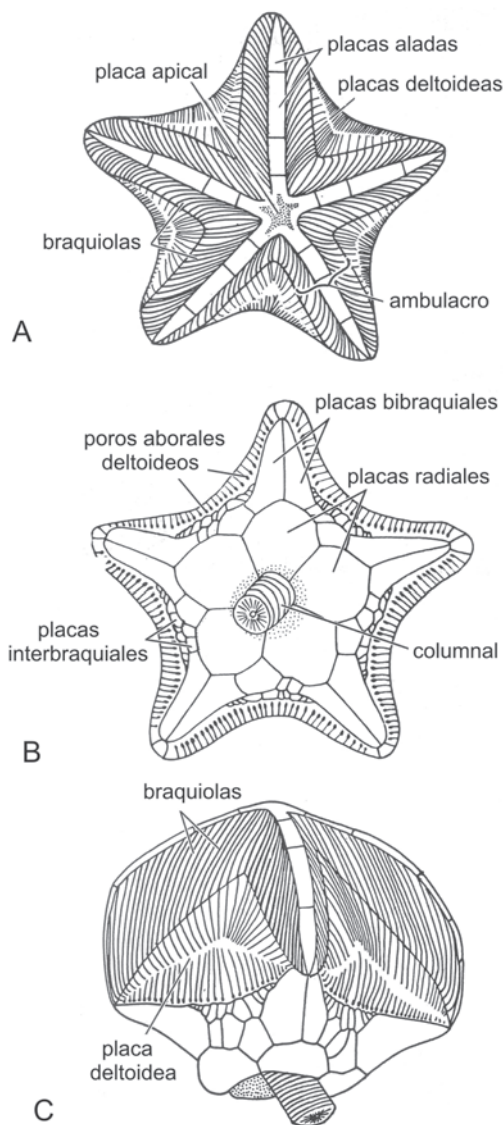


Figura 24. 23. Clase Parablastoidea. *Blastoidocrinus*, Ordovícico Medio. A-C, vistas oral, aboral y lateral de la teca (modificado de Fay, 1967 b).

tuados en los bordes de cada placa deltoidea (Figura 24. 23 B). Las cataspiras están cubiertas por estereoma produciendo sobre la superficie de la placa pequeñas costillas paralelas (Figura 24. 23 C).

Las placas radiales están coronadas por pares de placas bibranchiales (Figura 24. 23 B) con hileras de pequeñas placas interranciales entre ellas. Ordovícico Temprano a Medio (Figura 24. 45). Tres géneros.

SUBPHYLUM ASTEROZOA

Equinodermos con el cuerpo en forma de estrella y estructura suelta o apretadamente

suturada; 5 o más brazos radiales, con surcos ambulacrales; brazos grandes y huecos, con las principales extensiones en los sistemas celómicos (estrellas de mar) o pequeños pero largos, formados por placas que se articulan, y separados claramente del cuerpo (ofiuras). Los surcos ambulacrales sobre los brazos contienen al sistema hidrovascular abierto, con numerosos podios. Placas pequeñas, numerosas; simetría pentámera bien desarrollada. Boca central sobre la superficie inferior del cuerpo; ano (cuando presente) sobre la superficie superior; madreporito en diversas posiciones. La mayoría con estructuras respiratorias accesorias. Ordovícico Temprano-Holoceno; aproximadamente 755 géneros vivos y fósiles (Figuras 24. 1 B y D, 3, 4, 24, 43 C y F y 45).

CLASE ASTEROIDEA

Asterozoa con cuerpo en forma de estrella o pentagonal; 5 a 25 brazos grandes que contienen extensiones de la cavidad celómica. Esqueleto con simetría pentámera bien desarrollada y numerosas placas pequeñas. Boca centrada inferiormente, intestino corto y recto, ano adyacente al madreporito. El lado inferior de cada brazo contiene el surco ambulacral y numerosos podios grandes. Ordovícico Temprano-Holoceno; aproximadamente 310 géneros vivos y 120 fósiles (Figuras 24. 1 B, 3, 4, 43 F, 45 y 48 E).

Los Asterozoa fósiles son poco frecuentes en América del Sur, aunque las estrellas de mar ya se conocen en el Devónico Inferior del Brasil y en el Cretácico Superior del mismo país y de la Argentina.

El Cretácico brasileño proporcionó una especie de Asteroidea del género *Uraster* y, en la isla Vicecomodoro Marambio (Península Antártica), el Cretácico Superior contiene al género *Cladaster*, mientras que en el Paleógeno se ha reconocido la presencia de *Ctenophoraster*, *Buterminaster* (Figura 24. 48 E), *Zoroaster* y *?Sclerasterias*.

CLASE OPHIUROIDEA

Asterozoa con el cuerpo formado por un disco central grande y cinco brazos largos, delgados, flexibles y a veces, ramificados. Disco con numerosas placas pequeñas; simetría pentámera bien desarrollada. Boca centrada inferiormente, estómago grande, sin ano. Madreporito sobre el lado oral del cuerpo o ausente. Surcos ambulacrales sobre la superficie inferior de cada brazo; sistema hidrovascular abierto, con

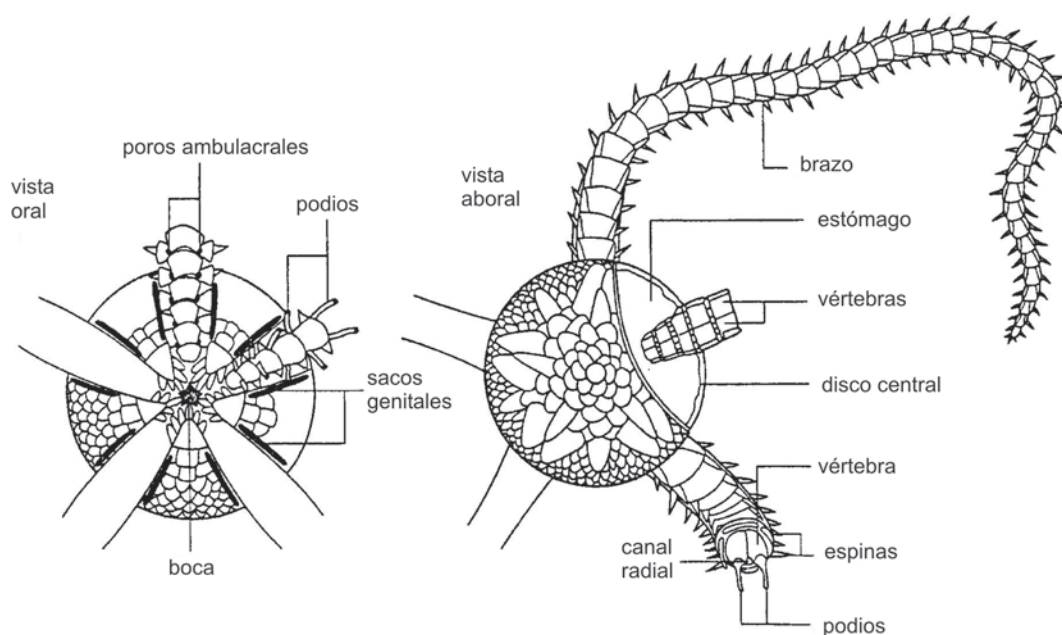


Figura 24. 24. Clase Ophiuroidea. Morfología de un ofiuoideo actual (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

numerosos podios pequeños. Brazos articulados por una hilera axial de placas grandes, uniseriales, denominadas **vértebras** (Figura 24. 24), rodeadas por placas pequeñas y espinas. Ordovícico Temprano-Holoceno; aproximadamente 280 géneros vivos y 45 fósiles (Figuras 24. 1 D, 24, 43 C y 45).

En el Devónico Inferior de la Argentina se hallan sendas especies de *Encrinaster* y *Argentinaster*, el primero de ellos también representado en Uruguay, en rocas de igual edad. Escasos ofiuoideos se han descrito del Terciario de Venezuela y Argentina hallándose el género *Ophicrossota* en el Paleógeno del último país nombrado.

SUBPHYLUM HOMALOOZA

Equinodermos con teca aplanada, expandida o estrechamente suturada, asimétrica o con simetría bilateral; uno o más apéndice parecidos a brazos muy largos, sin estructuras para la fijación. «Brazos» cubiertos por placas, a veces con poros para la salida de podios. Boca en la base del «brazo», ano excéntrico. Aberturas laterales accesorias (hidroporo o gonoporo) en algunas formas; estructuras respiratorias (poros o ranuras) a veces presentes. Cámbrico Medio-Devónico; aproximadamente 49 géneros (Figuras 24. 25, 26, 43 B y C y 45).

En el Devónico Inferior brasileño se conoce el género *Australocystis*.

Los Homalozoa, también denominados Carpoidea, contienen 4 clases: Stylophora,

Homoiostelea, Homostelea (Cámbrico Medio, 3 géneros) y Ctenocystoidea (Cámbrico Medio, 2 géneros), de las que solo se describirán las dos primeras.

CLASE STYLOPHORA

Homalozoa con teca aplanada, de forma rómbica o cordiforme, asimétrica o con simetría bilateral; placas gruesas y elongadas en la estructura marginal (Figura 24. 25 B) y con placas pequeñas y delgadas sobre los lados superior e inferior del cuerpo, o solo con placas grandes y delgadas; algunas formas tienen espinas o bultos en el margen. Apéndice grande, parecido a un brazo, fijo a uno de los extremos de la teca; sección proximal del apéndice corta, agrandada, hueca, compuesta de anillos integrados por 4 placas; porción distal con ligero angostamiento y un surco ambulacral protegido por 2 hileras de **placas cobertoras** (Figura 24. 25 A). Boca en la base del apéndice; ano en el extremo opuesto de la teca, una o más aberturas cerca de la boca. Las primeras formas tienen hileras de **poros respiratorios** (Figura 24. 25 A) o pliegues dispuestos sobre uno de los lados de la teca. Cámbrico Medio-Devónico Medio; aproximadamente 32 géneros (Figuras 24. 25, 43 B y 45).

CLASE HOMOIOSTELEA

Homalozoa con teca aplanada, asimétrica o bilateralmente simétrica, integrada por nume-

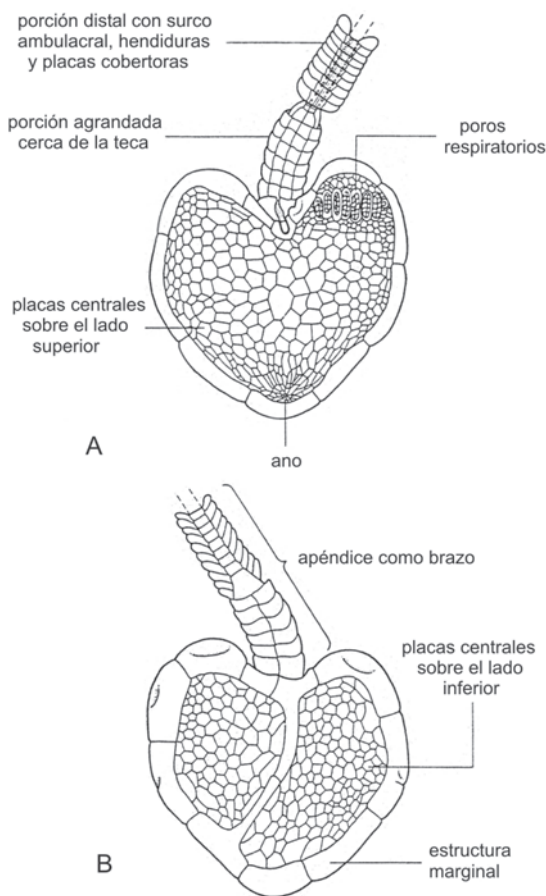


Figura 24. 25. Clase Stylophora. A, B. vistas superior e inferior de *Phyllocystis*, Ordovícico Inferior (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

rosas placas delgadas, pequeñas a medianas. Un apéndice parecido a una «cola», fijo a uno de los extremos de la teca, agrandado en la porción proximal y a veces, con espinas; un segundo apéndice más pequeño y parecido a un brazo en el extremo opuesto de la teca, cubierto de placas. Boca en la base del «brazo», sobre el lado inferior del cuerpo; ano excéntrico; pequeña abertura (hidroporo?) cerca de la boca. Cámbrico Medio-Devónico Temprano; aproximadamente 12 a 13 géneros (Figuras 24. 26, 43 C y 45).

SUBPHYLUM ECHINOZOA

Equinodermos con esqueleto globoso, aplanado, cilíndrico o fusiforme, apretadamente suturado o reducido a escleritos. Sistema hidrovacular cerrado con podios que emergen por poros ambulacrales. Sin apéndices (brazos o braquiolas) para la alimentación o para

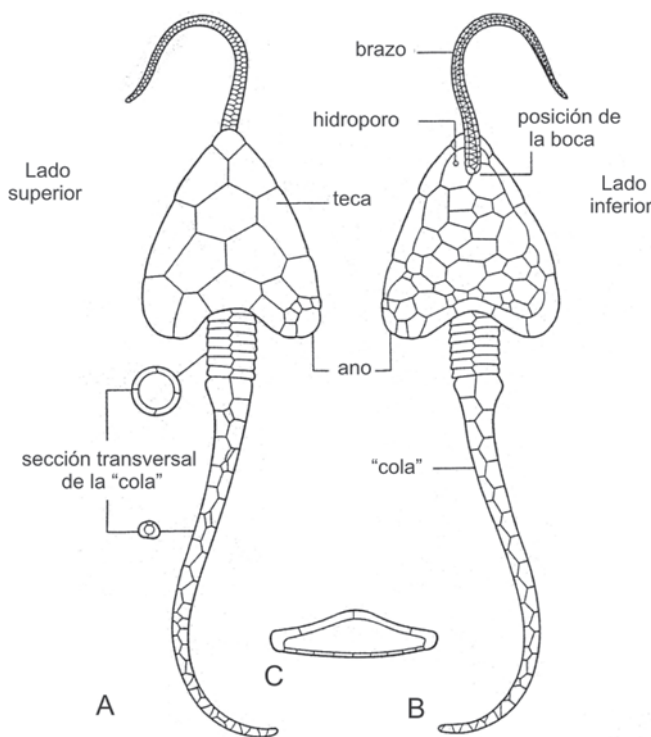


Figura 24. 26. Clase Homoiostelea. A-C. vistas superior, inferior y transversal de *Lowacystis*, Ordovícico Superior (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

la fijación (tallo). Esqueleto con numerosas placas que, en la mayor parte de las formas tiene simetría pentámera bien desarrollada. La mayoría posee la boca y el ano en los extremos opuestos de la teca, hidroporo o madreporito y 1 a 5 gonoporos cerca de la boca. Cámbrico Temprano-Holoceno; aproximadamente 1018 géneros (Figuras 24. 1 C y E, 6, 18 D, 27-42, 43 A, C, D, E, F, 44 y 45).

CLASE HOLOTHUROIDEA

Echinozoa con cuerpo flexible, elongado. Boca en un extremo del cuerpo rodeada por **podios orales** (Figura 24. 27); ano en el extremo opuesto. Cinco radios extendidos a lo largo del cuerpo y destacados por los grandes podios, sin surcos ambulacrales; varias estructuras interiores abren en un agrandamiento o **cloaca**, dentro de la abertura anal (Figura 24. 27), entre ellas las estructuras respiratorias (árboles

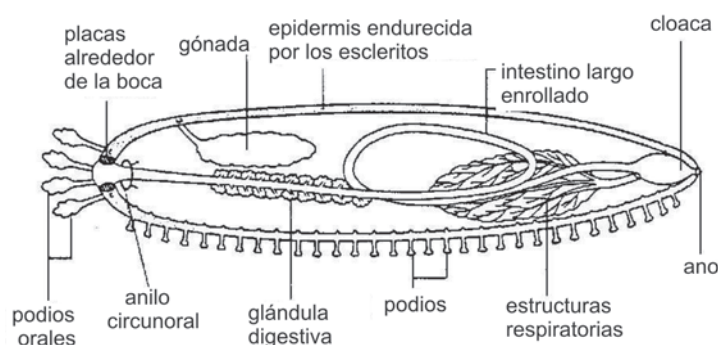


Figura 24. 27. Clase Holothuroidea. Morfología interna general de un holoturoideo actual (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

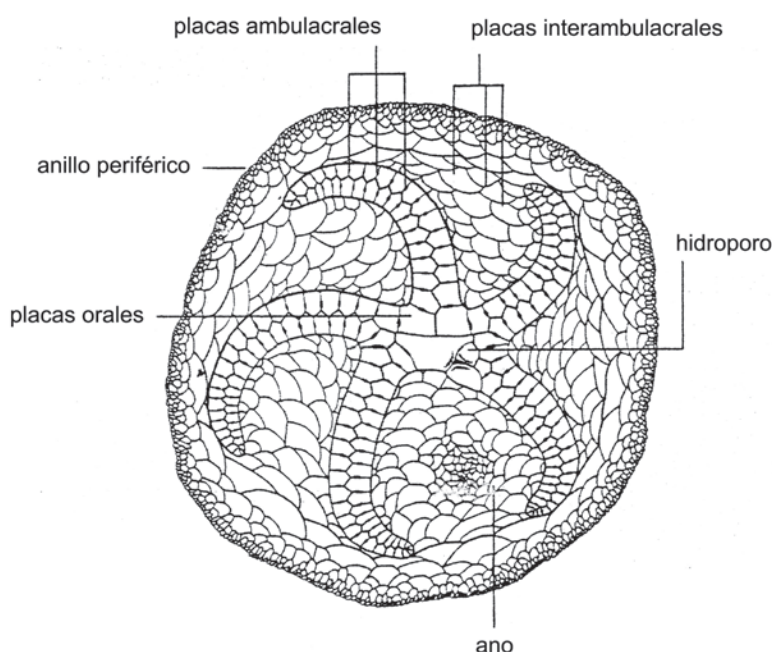


Figura 24. 28. Clase Edrioasteroidea. Superficie adoral de *Carneyella*, Ordovícico (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

respiratorios). El agua penetra en el ano y sale de dichas estructuras a través de la cloaca. Un pequeño madreporito abre internamente en la extremidad oral, y la única gónada tiene un gonoporo externo. La mayoría con esqueleto integrado por escleritos microscópicos (Figura 24. 5), ubicados en la pared del cuerpo; otras formas con la pared cubierta por placas imbricadas. ?Cámbrico Medio, Ordovícico Medio-Holoceno; aproximadamente 200 géneros (Figuras 24. 1 C, 5, 27, 43 C y D, 45 y 48 F).

En el Paleoceno de Argentina se han descrito escleritos de Holothuroidea pertenecientes a los géneros *Calcanora* y *Synaptites* (Figura 24. 48 F).

CLASE EDRIOASTEROIDEA

Echinozoa con teca discoidal, globosa o cilíndrica. Superficie superior redondeada con 5 ambulacros radiales cubiertos por placas pequeñas. Boca centrada superiormente y cubierta por **placas orales** (Figura 24. 28); hidroporo cerca de la boca y por lo general, en el mismo interambulacro. Ano excéntrico, protegido por una pirámide de pequeñas placas. Placas imbricadas en los interambulacros. Las formas discoidales con un **anillo periférico** de pequeñas placas (Figura 24. 28). Superficie inferior de fijación con placas imbricadas y capaz de

expandirse considerablemente, de manera que el organismo podría elevarse sobre el sustrato (Figura 24. 43 A). *Tribrachidium*, del Proterozoico Superior australiano, quizá pertenezca a esta clase. Cámbrico Medio-Pennsylvaniano; aproximadamente 35 géneros (Figuras 24. 28, 43 A y 45).

CLASE OPHIOCISTIOIDEA

Echinozoa con teca discoidal de contorno circular, ovalado o pentagonal, compuesto por placas poligonales. Sin brazos, con numerosos apéndices grandes (podios) en la superficie oral, cubiertos por placas pequeñas, los que aumentan de tamaño hacia la periferia y alcanzan una longitud igual o mayor al diámetro de la teca (Figura 24. 29 A). Superficie oral con 5 áreas ambulacrales de 3 hileras de placas

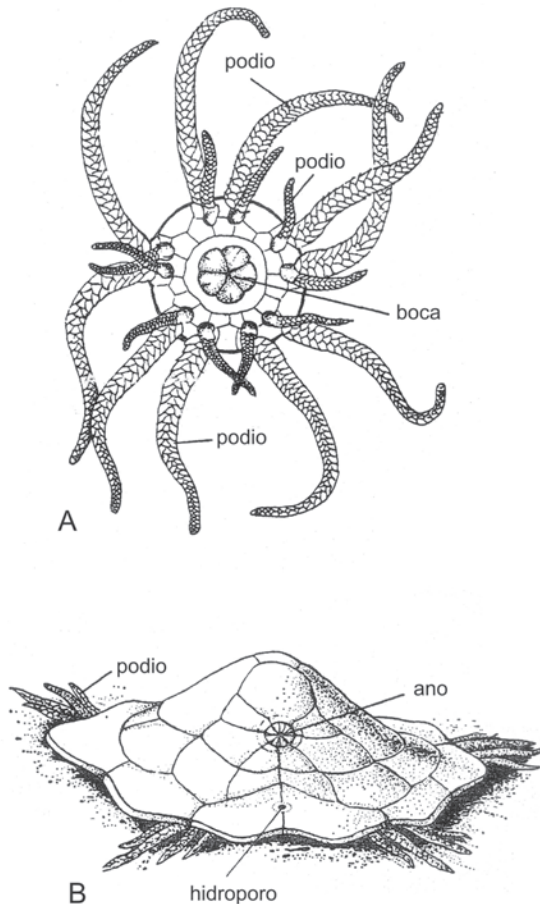


Figura 24. 29. Clase Ophiocistioidea. A. reconstrucción de la cara oral de *Euthemon*, Silúrico Superior; B. reconstrucción de *Volchovia*, Ordovícico Inferior (modificado de Meléndez, 1982).

y 5 interambulacrales con una hilera. Boca sobre la superficie inferior provista de un aparato alimentario, compuesto por 5 piezas interradiales, similar al de equinoideos. Superficie aboral con placas irregularmente dispuestas en círculos. Ano sobre la superficie aboral (Figura 24. 29 B) e hidroporo sobre la misma. Ordovícico Temprano-Mississippiano Temprano; aproximadamente 6 géneros (Figuras 24. 29, 43 E y 45).

CLASE HELICOPLAÇOIDEA

Echinozoa con teca fusiforme, alargada y plegada en espiral, integrada por placas gruesas dispuestas en hileras espirales. Un único ambulacro espiral, que describe alrededor de dos vueltas, con una rama corta que recorre la mitad para luego cerrarse. Cada dos vueltas de la espira, desde el área ambulacral principal se extiende un área interambulacral formada por 10 grupos de 3 filas de placas que forman surcos en espiral. El arreglo de las placas es tal, que el organismo aparentemente habría podido extenderse y contraerse. Aberturas correspondientes a la boca, ano, gonoporo e hidroporo, no identificadas aún. Dado que las placas están débilmente unidas, es común hallar, en el registro fósil, más placas aisladas que tecas enteras. Cámbrico Temprano; 3 géneros (Figuras 24. 30, 43 A y 45).

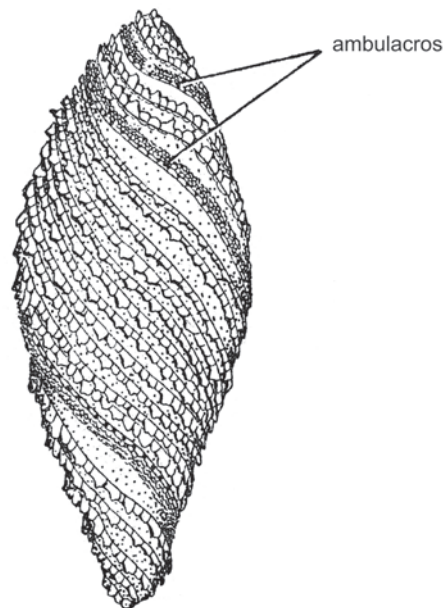


Figura 24. 30. Clase Helicoplacoidea. Reconstrucción de *Waucobella*, Cámbrico Superior (modificado de Nichols, 1969).

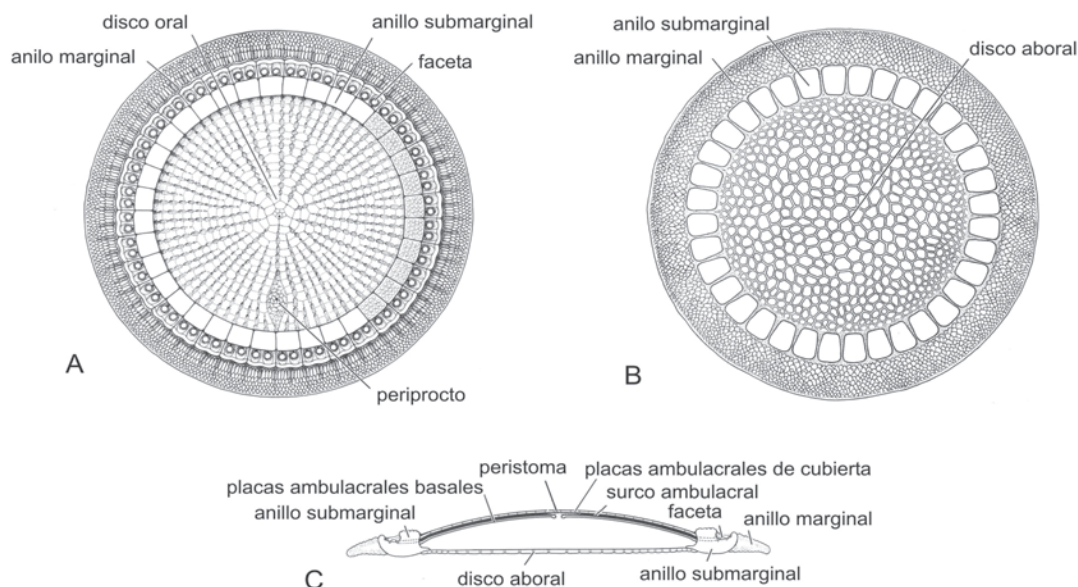


Figura 24. 31. Clase Cyclocystoidea. A-C. vistas oral, aboral, y sección transversal de *Cyclocystoides*, Ordovícico Medio-Devónico Medio (modificado de Kesling, 1966).

CLASE CYCLOCYSTOIDEA

Equinodermos de tamaño pequeño, con teca discoidal integrada por numerosas placas y claramente diferenciada en un disco central oral y otro aboral, anillo submarginal y anillo marginal. Boca (**peristoma**) centrada sobre la superficie superior del disco oral (Figura 24. 31 A y C), ano (**periprocto**) excéntrico.

El **anillo submarginal** (Figura 24. 31) tiene placas gruesas y grandes, muy ornamentadas, y se halla expuesto sobre las superficies oral y aboral de la teca, formando una estructura sólida para la fijación de los delgados discos oral y aboral. El **disco oral** (Figura 24. 31 A), de contorno circular y naturaleza flexible, habría servido para proteger las partes blandas del organismo; se halla integrado por numerosas placas pequeñas dispuestas en círculos concéntricos, y contiene las áreas ambulacrales, ramificadas varias veces, que irradian desde la boca y terminan en las placas submarginales. El **disco aboral** (Figura 24. 31 B) es menos flexible que el disco oral y serviría como piso inferior del cuerpo. Las placas submarginales son complejas; la parte proximal de cada placa está perforada radialmente; la parte distal lleva **facetas** (Figura 24. 31 A y C) sobre la superficie oral, donde posiblemente se articulaban apéndices aún no hallados fósiles. Las perforaciones están conectadas con los canales ambu-

lacrales y alineadas con las facetas. **Anillo marginal** (Figura 24. 31) muy flexible, integrado por pequeñísimas placas imbricadas.

Estos organismos probablemente se fijaban al sustrato por succión mediante la superficie aboral casi plana. Ordovícico Medio-Devónico Medio; 8 géneros (Figuras 24. 31 y 45).

CLASE EDRIOBLASTOIDEA

Equinodermos con teca similar a la de los blastoideos en forma y simetría, compuesta de 5 **placas basales** (Figura 24. 32 A), 5 **radiales**, 5 **deltoides**, y 5 **orales**, complementadas por un gran número de placas pequeñas, denominadas **infradeltoides**, que se disponen en los **interambulacros** y alrededor del orificio anal donde son más pequeñas aún. **Ambulacro** (Figura 24. 32 A y B) subpetaloideos, largos, alcanzando en algunos casos la mitad de la teca; los márgenes de los mismos convergen aboralmente y llevan una hilera simple de poros y **placas cobertoras** (Figura 24. 32 B) que se extienden desde los márgenes hasta la mitad de cada ambulacro reuniéndose en una línea en zigzag; **hidroporo** (Figura 24. 32) inferido entre el orificio anal y la cúspide de la teca. Las principales placas tecaes están marcadas por surcos anchos y profundos que representan inflexiones del estereoma y no están asociadas

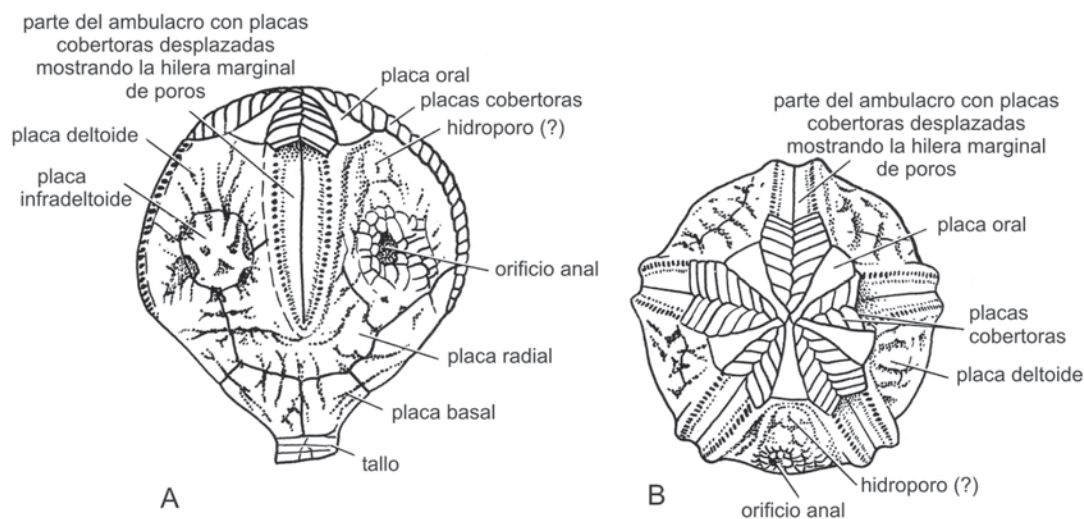


Figura 24. 32. Clase Edrioblastoidea. A, B. vistas lateral y oral de *Astrocystites*, Ordovícico Medio (modificado de Fay, 1967 a).

con aberturas al interior de la teca. Tallo compuesto por pequeñas placas poligonales agrupadas que forman columnas circulares. Ordovícico Medio; 1 género (Figuras 24. 32 y 45).

CLASE ECHINOIDEA

Echinozoa con esqueleto globoso o discoidal compuesto de series de placas que engranan entre sí y llevan espinas; 5 series de placas ambulacrales alternan con 5 series de placas interambulacrales; boca en la superficie inferior, apoyada sobre el sustrato; mandíbulas y dientes presentes o no; ano en la superficie superior, dentro del sistema apical, o desplazado al interambulacro posterior sobre la superficie superior o inferior; canales radiales internos. Ordovícico Tardío-Holoceno; aproximadamente 765 géneros (Figuras 24. 1 E, 2, 6 y 33-45).

Los equinoideos tienen un esqueleto compuesto de numerosas hileras de placas, acomodadas radialmente, que son dobles en la mayor parte del grupo. Las mismas se disponen en áreas alternadas: **ambulacro**, que tiene 1 o 2 poros por placa para la salida de los podios, e **interambulacro** (Figuras 24. 6 y 33 B). Las espinas móviles están adheridas a **tubérculos** (Figuras 24. 6, 33, 36 y 38) existentes en la superficie exterior de las placas, generalmente las más grandes en las placas interambulacrales. La mayor parte de los equinoideos llevan **pedicelarios** (Figuras 24. 6, 35 y 36).

La boca o **peristoma** (Figuras 24. 33 A, 35, 39, 40 y 41) está localizada en el lado inferior o ventral. Las **escotaduras peristomales** (Figura 24. 33 A) son aberturas, que pueden ubicarse o no en el borde interambulacral del peristoma,

para el pasaje de las branquias externas. El ano o **periprocto** (Figuras 24. 33 B, 35, 39, 40 y 41) se encuentra en la superficie superior (dorsal) o inferior (ventral).

El **sistema apical** (Figuras 24. 33 B, 39, 40 y 41) está integrado por un círculo de 10 placas: 5 **placas genitales**, interambulacrales, perforadas para la salida de los productos genitales, de las que una actúa como madreporito, y 5 **placas oculares**, ambulacrales (Figuras 24. 33 B y 38).

El crecimiento del esqueleto se realiza mediante: 1) el agregado de nuevas placas en el extremo apical de las hileras ambulacrales e interambulacrales y 2) por el incremento en el tamaño de las placas ya existentes. Generalmente, el agregado de nuevas placas continúa toda la vida; las placas que inicialmente fueron aborales se mueven hacia la superficie oral, manteniendo su posición ambulacral o interambulacral (Figura 24. 34). En los Clypeasteroidea y en muchos Spatangoida hay un pequeño número de placas ventrales que se establece muy temprano en la vida del organismo; durante el crecimiento posterior, las placas continúan agregándose adapicalmente pero no se mueven adoralmente, de tal modo que las placas adorales se hacen muy grandes para compensar, y el peristoma se agranda por expansión de la placa y no por reabsorción (Smith, 1984).

Entre los equinoideos se reconocen dos grupos: **regulares** e **irregulares**. Los regulares son equinoideos con el periprocto incluido en el sistema apical y tienen un esqueleto de contorno circular. Los irregulares poseen el periprocto fuera del sistema apical, con menor número de placas genitales, y simetría bilateral; general-

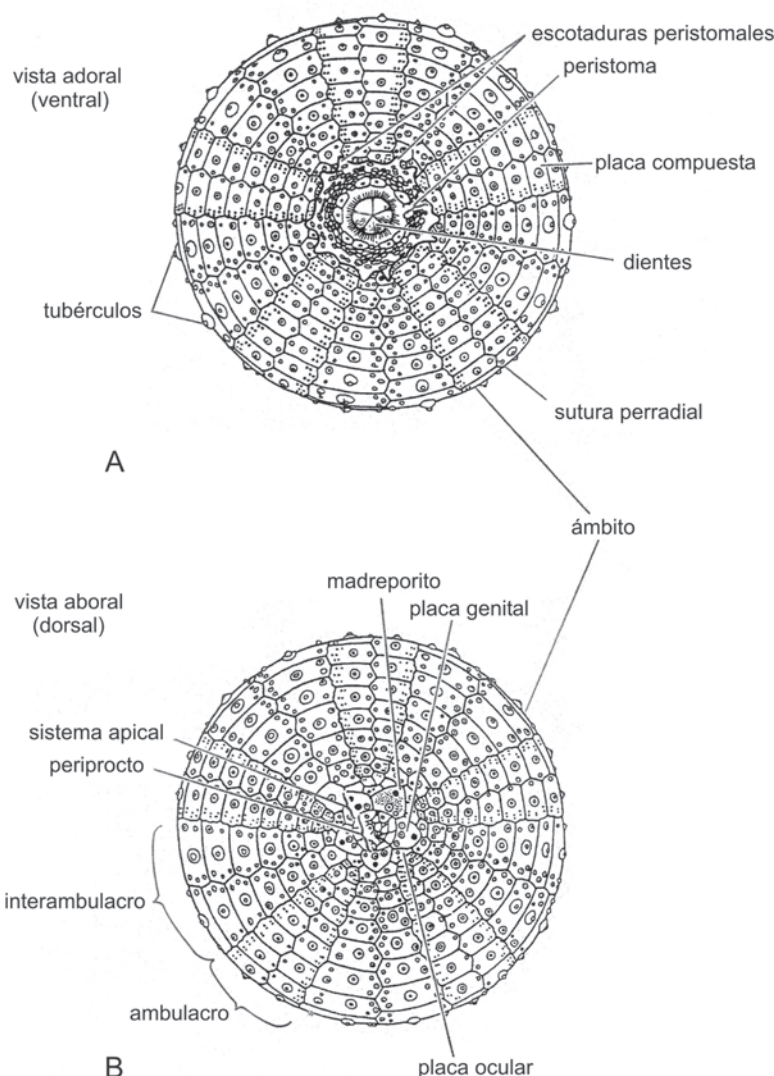


Figura 24. 33. Clase Echinoidea. Morfología general de un equinoideo regular. A. vista adoral; B. vista aboral (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

mente, son elongados en el sentido ántero-posterior con el ano posterior.

Los equinoideos regulares tienen ambulacros compuestos de placas simples e independientes, llamadas **primarias** o bien, **compuestas** (Figura 24. 33 A), integradas por la fusión de varias y generalmente, cubiertas por un tubérculo grande.

En los equinoideos regulares e irregulares los ambulacros son continuos desde el sistema apical hasta el periprocto.

En la mayor parte de los equinoideos irregulares los poros de la superficie superior son mucho más grandes, y determinan áreas, a menudo alargadas, denominadas **pétalos** (Figura 24. 40) a través de las cuales emergen podios aplanados; en algunas especies de Spatangoida los pétalos están deprimidos dentro del

esqueleto (Figuras 24. 41 A, 42 P y 48 A). Los poros de los pétalos pares son respiratorios y los del ambulacro anterior cumplen funciones sensoriales o sirven para cavar en el sustrato (Figura 24. 44 B-E).

Muchos regulares e irregulares tienen poros ambulacrales agrandados y agrupados cerca del peristoma, formando **filodos** (Figura 24. 40), y los podios que emergen por ellos intervienen en la alimentación y adhesión al sustrato. En muchos irregulares, los interambulacros se hallan inflados sobre el borde peristomal, formando una estructura con aspecto de cojín o almohadilla (**burrelete**) (Figura 24. 40) donde se alojan espinas que empujan los alimentos a la boca.

Excepto los Clypeasteroida, todos los equinoideos tienen un solo poro o un par de poros

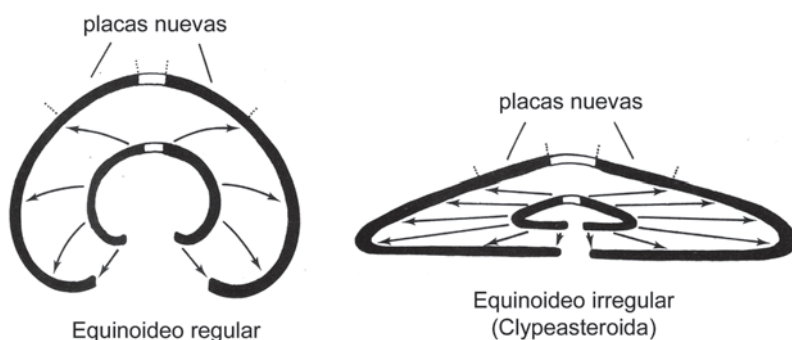


Figura 24. 34. Crecimiento del endoesqueleto en los equinoideos (modificado de Smith, 1984).

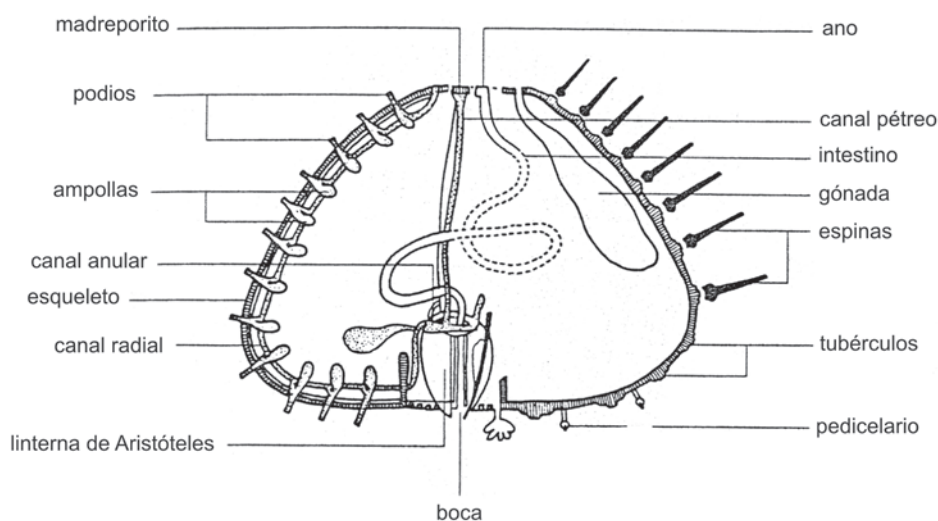


Figura 24. 35. Corte transversal de un equinoideo regular (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

(**poros pareados**) en cada placa ambulacral, y ninguno en los interambulacros.

En las placas ambulacrales y algunas interambulacrales de los Clypeasteroidea, además de los poros pareados normales, existen **poros accesorios** que dan salida a los podios usados para raspar el sustrato o transportar las sustancias alimenticias.

La linterna de Aristóteles se halla presente en todos los regulares y en algunos irregulares.

Los espatangoideos (Spatangoida) tienen **fasciolas** (Figura 24. 41 D, E) o bandas angostas de pequeñas espinas ciliadas que rodean parte de la teca, las que originan corrientes que colaboran en la respiración, alimentación o excreción. Las placas interambulacrales posteriores, sobre el lado inferior (ventral) se hallan muy agrandadas, formando una plataforma o **plastrón** (Figura 24. 41 B).

Algunos Clypeasteroidea presentan un orificio o **lúnula** (Figura 24. 39) cerca del borde techal,

a través del cual pasan la arena y los nutrientes hacia los surcos ambulacrales, ubicados sobre la superficie oral (Figura 24. 39), transportando el material a la boca.

EQUINOIDEOS REGULARES

Los equinoideos **regulares** se distinguen por su esqueleto circular (visto desde arriba), simetría pentámera perfecta, ano dentro del sistema apical y en el centro de la superficie aboral. Placas delgadas a gruesas que pueden estar imbricadas. Ambulacros con 2 o más hileras de placas. Interambulacros con 1 o más columnas de placas similares. Espinas largas. linterna de Aristóteles siempre presente. Ordovícico Tardío-Holoceno, 355 géneros (Figuras 24. 1 E, 6, 33, 34, 35, 38, 42 A-H, 43 E-F 44 A-C y 48 D).

En el Jurásico de Argentina y Chile se conoce *Psephechinus* (orden Phymosomatoida).

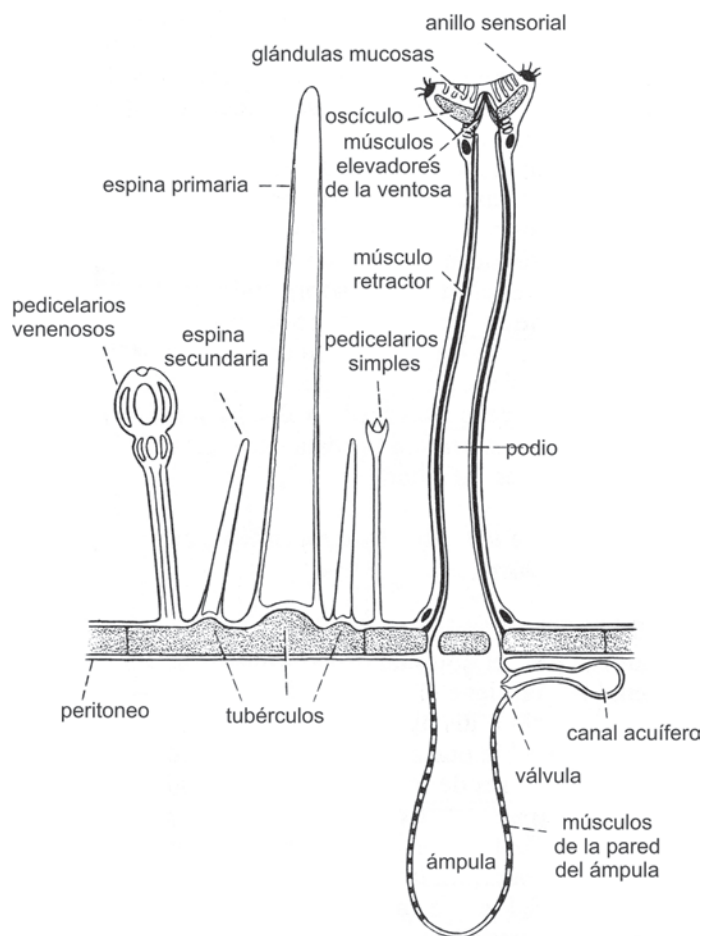


Figura 24. 36. Corte esquemático de la pared del cuerpo de un equinoideo (modificado de Barnes, 1992).

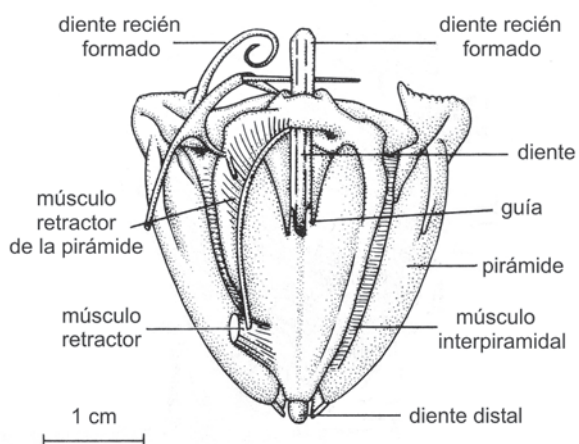


Figura 24. 37. Linterna de Aristóteles (modificado de Barnes, 1992).

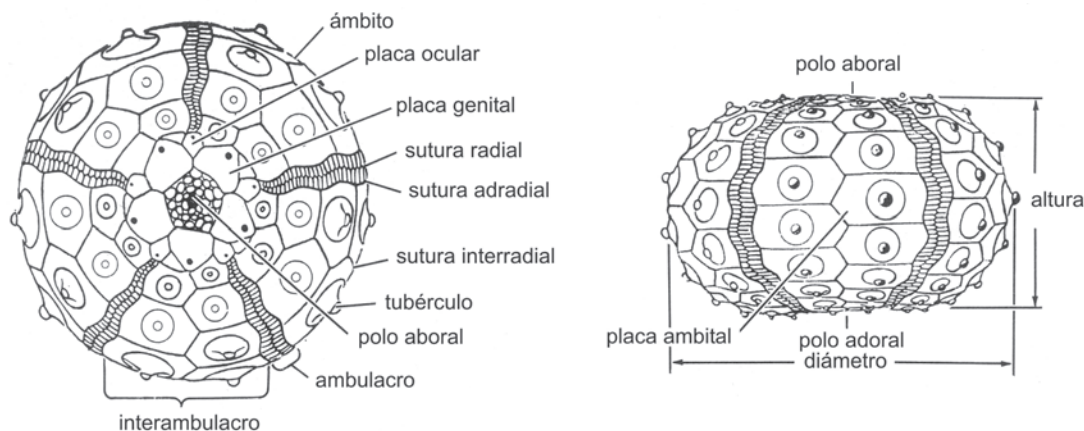


Figura 24. 38. Orden Cidaroida. Morfología general (modificado de Fell, 1966).

En el Cretácico del Brasil se han registrado *Leptosalenia* (orden Calycina), *Tetragramma* (orden Hemicidaroida), *Phymosoma* (orden Phymosomatoida), *Orthopsis*, *Micropedina* y *Cottaldia* (de ubicación sistemática incierta).

En el Paleógeno y Neógeno de Argentina se conocen *Hypechinus* e *Isechinus* (orden Echinoida) mientras que en el límite Cretácico-Paleógeno se han registrado *Gauthieria*, *Micropsis* y *Gomphechinus* (orden Phymosomatoida).

Orden Echinocystitoida

Equinoideos regulares con placas delgadas imbricadas; ambulacros e interambulacros con 2 o más hileras de placas; 1 o 5 placas genitales. Ordovícico Tardío-Pérmico; 24 géneros (Figura 24. 42 A, B, y D).

Orden Palaechinoidea

Equinoideos regulares con placas gruesas, no muy imbricadas, ambulacros con 2 o más hileras de placas; interambulacros con 1 o más hileras; 5 placas genitales. Silúrico Tardío-Pérmico; 10 géneros (Figura 24. 42 C).

Orden Cidaroida

Equinoideos regulares, con placas moderadamente gruesas o delgadas, imbricadas o no; ambulacros con 2 hileras de placas primarias; interambulacros con 1 o más hileras en las especies paleozoicas, luego solo 2, comúnmente con un gran tubérculo en cada placa; 5 placas genitales. Missisippiano Temprano-Holoceno; 60 géneros (Figuras 24. 38, 42 F, G y 48 D).

Los Cidaroida se hallan presentes en los depósitos sudamericanos, a partir del Lias peruano y Albiano brasileño, con géneros como *Cidaris*, *Prionocidaris*, *Phalacrocidaris* y *Temnocidaris*.

En el Jurásico Superior de Argentina se ha reconocido *Balanocidaris*, mientras que en el Paleógeno y Neógeno se encuentran *Cidaris*, *Gonocidaris* y *Notocidaris* (Figura 24. 48 D).

EQUINOIDEOS IRREGULARES

Los equinoideos irregulares adultos se distinguen por su esqueleto generalmente elongado y por la posición del ano posterior al sistema apical. En general tienen pétalos sobre la superficie superior. Cada ambulacro e interambulacro lleva 2 hileras de placas, y el interambulacro posterior difiere de los otros. Las placas del esqueleto son delgadas y no están imbricadas, las espinas son cortas, y la linterna de Aristóteles está ausente en la mayoría de las especies, excepto en los Clypeasteroidea. Jurásico Temprano-Holoceno, aproximadamente 410 géneros (Figuras 24. 34, 39, 41, 42 I-P, 43 D-F, 44 B, D y 48 A-C).

En el Jurásico de Argentina se ha registrado *Holectypus* y en el Cretácico del Brasil, *Coenholectypus*, ambos del orden Holectypoida.

En el Cretácico de Chile y Argentina se hallaron *Pygaster* (orden Pygasteroidea), *Cardiaster* y *Holaster* (orden Holasteroidea), y en el Cretácico del Brasil, *Pseudoholaster* y *Cardiaster* (orden Holasteroidea).

Orden Cassiduloida

Equinoideos irregulares con 5 pétalos, sin poros accesorios ni surcos alimentarios; filodos y burreletes presentes; 1 a 4 placas genitales; sin plastrón ni fasciolas; adultos sin linterna de Aristóteles. Jurásico Temprano-Holoceno; 69 géneros (Figuras 24. 40, 42 K y L y 48 C).

Los Cassiduloidea son frecuentes principalmente en el Mesozoico sudamericano, conociéndose especies de los géneros *Bothriopygus*, *Clypeopygus*, *Echinobrissus*, *Echinolampas*, *Phyllobrissus*, *Nucleolites*, *Colliclypeus*, *Petalobrissus*, y *Acriaster*, entre otros.

En el Jurásico de Argentina se encuentra *Clypeus*, en el límite Cretácico-Paleógeno se registraron *Nucleopygus* y *Pygopistes*, mientras que en el Paleógeno y Neógeno se hallaron *Platipygus* (Figura 24. 48 C) y *Stigmatopygus*, respectivamente.

Orden Spatangoida

Equinoideos irregulares con solo 4 pétalos respiratorios y podios del pétalo anterior modificados para otras funciones; ambulacro anterior a menudo hundido, con poros más peque-

ños; sin poros para podios accesorios ni surcos alimentarios; filodos presentes; burreletes ausentes; 1 a 4 placas genitales; plastrón; comúnmente fasciolas; sin linterna de Aristóteles. Cretácico Temprano-Holoceno; 147 géneros (Figuras 24. 41, 42 P y 48 A).

Son los equinoideos irregulares sudamericanos más frecuentes, tanto en el Cretácico como en el Paleógeno y Neógeno, abundando las especies de *Mecaster*, *Schizaster*, *Hemiaster*, *Paraster* (Figura 24. 48 A), *Abatus*, *Diplodetus* y *Proraster*.

Orden Clypeasteroida

Equinoideos irregulares con esqueleto aplastado, a menudo reforzado internamente; 5 pétalos, poros accesorios; sin filodos ni burreletes; una placa genital; sin plastrón ni fasciolas; lin-

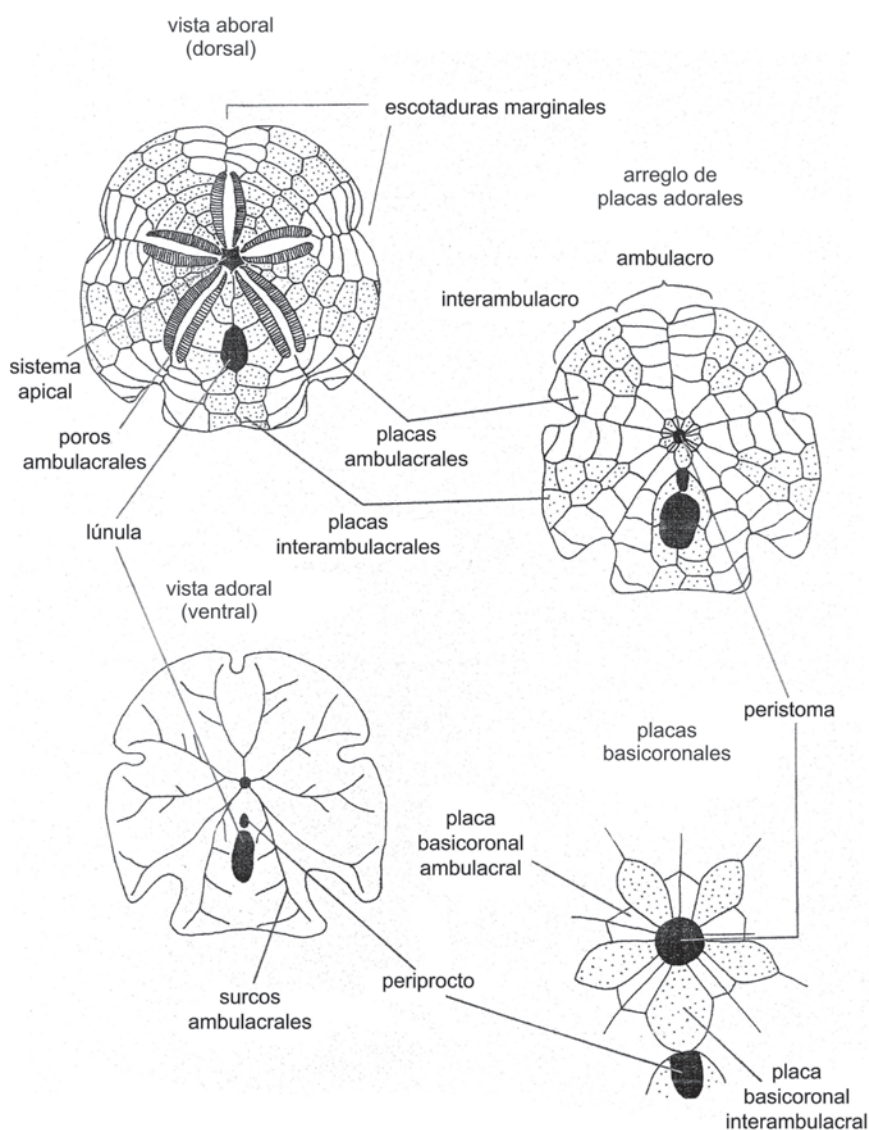


Figura 24. 39. Orden Clypeasteroida. Morfología general (modificado de Moore, Lalicker y Fischer, 1952).

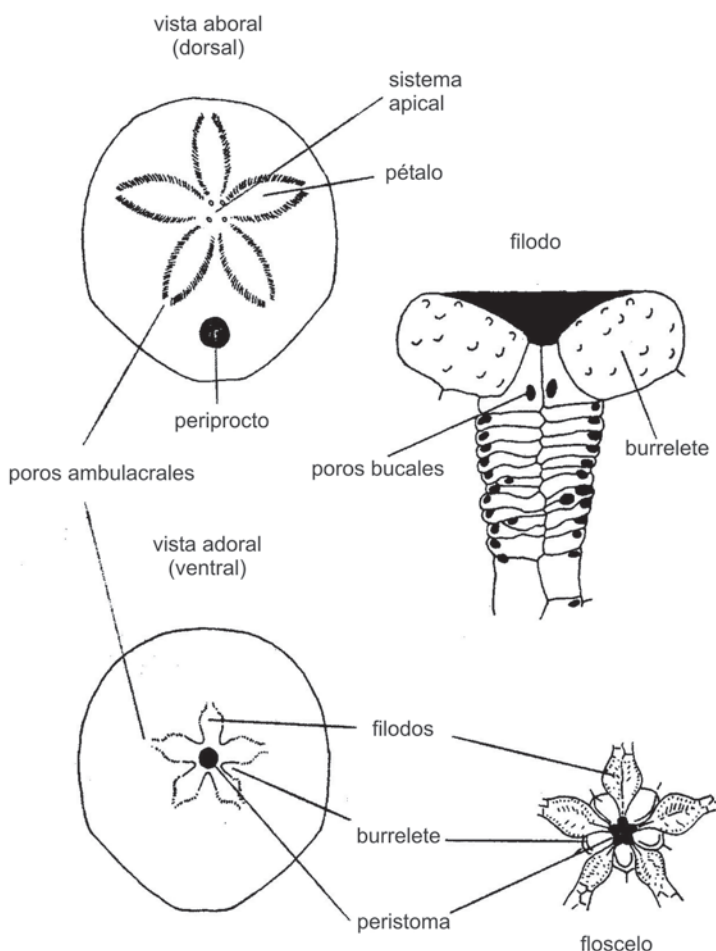


Figura 24. 40. Orden Cassiduloidea. Morfología general (modificado de Moore, Lalicker y Fischer, 1952).

terna de Aristóteles con dientes anchos en el adulto. Paleoceno-Holoceno; 73 géneros (Figuras 24. 34, 39, 42 M, 44 D y 48 B).

En América del Sur abundan los Monophorasteridae, Abertellidae y Mellitidae con géneros fósiles como *Monophoraster*, *Amplaster* (Figura 24. 48 B), *Iheringiella* y *Abertella* y vivientes, como *Mellita* y *Encope*.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los equinodermos son organismos de tamaño mediano, que no superan los 10 cm de longitud o diámetro; las especies muy grandes no son comunes, a pesar de que en la actualidad, algunas ofiuras pueden exceder 1 m de diámetro y existen pepinos de mar que superan los 2

m de longitud, mientras que crinoideos extinguidos tuvieron tallos de más de 20 m de largo.

Algunas especies poseen colores brillantes y otras apagados, dependiendo de la pigmentación y del comportamiento, ya que los equinodermos suelen estar visibles u ocultos en sus hábitats. Son casi exclusivamente marinos, solo unas pocas especies sobreviven en ambientes salobres, y ocupan todos los ambientes oceánicos, desde los charcos tidales hasta las grandes profundidades, integrando la epifauna e infauna y exhibiendo hábitos diversos. En zonas rocosas intertidales y en los arrecifes coralinos pueden observarse estrellas de mar y equinoideos regulares, mientras que las ofiuras habitan fracturas. Mar afuera, las ofiuras y los equinoideos irregulares se entierran en los sedimentos blandos, y llegan a formar verdaderos «horizontes». En aguas profundas, los crinoideos pueden ocupar fondos

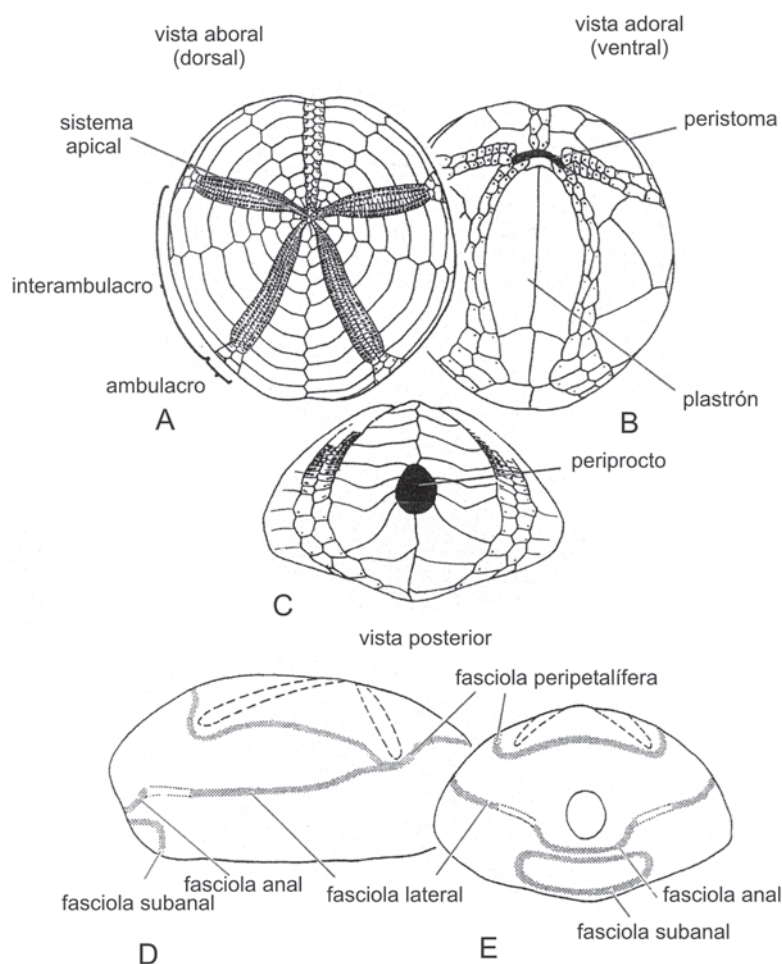


Figura 24. 41. Orden Spatangoida. A-C. vistas aboral, adoral y posterior de *Linthia*, Cretácico Superior-Plioceno; D, E. fasciolas de espatangoideos (modificado de Smith, 1984 y Durham *et al.*, 1966).

rocosos o blandos y los pepinos de mar dominan en los blandos de las planicies abisales.

Muchos son gregarios, especialmente los lirios de mar, y esta característica dataría del Paleozoico.

La locomoción es un proceso lento en los equinodermos, a pesar de que disponen de estructuras locomotoras capaces de movimientos rápidos. Los pepinos de mar pueden deslizarse sobre el fondo marino con ayuda de sus podios o moverse como una babosa. Los equinoideos, las estrellas de mar y algunas ofiuras son capaces de avanzar lentamente ayudados por sus grupos de podios. Los equinoideos regulares también suelen recurrir a las espinas para el anclaje durante la locomoción. Algunas ofiuras cruzan el fondo marino, realizando «saltos» mediante el «golpe» de sus brazos, y las comátulas «nadan» y se desplazan suavemente por el movimiento de los mismos, para luego volver a adherirse al sustrato con sus cirros.

Entre las clases vivientes de los equinodermos, los crinoideos y equinoideos son los de presencia fósil más importante, frente a los asteroideos, ofiuroideos y holoturoideos, cuyos registros son más incompletos debido a tener esqueletos muy reducidos (holoturoideos) o no preservables bajo condiciones normales de fosilización (asteroideos y ofiuroideos). El esqueleto de un equinodermo es interno y sus placas están unidas por material orgánico que, después de la muerte, se deteriora y, con excepción de algunos grupos como los equinoideos regulares, en los que la conexión entre las placas es muy estrecha, las placas individuales son dispersadas por las corrientes u otros organismos bentónicos, de manera que resulta poco común encontrar esqueletos completos, salvo bajo condiciones de enterramiento rápido.

Los crinoideos constituyen los únicos representantes vivientes de los Crinozoa y los Paracrinoidea (Figura 24. 14 A y B) habrían tenido un modo de vida similar. Los crinoideos

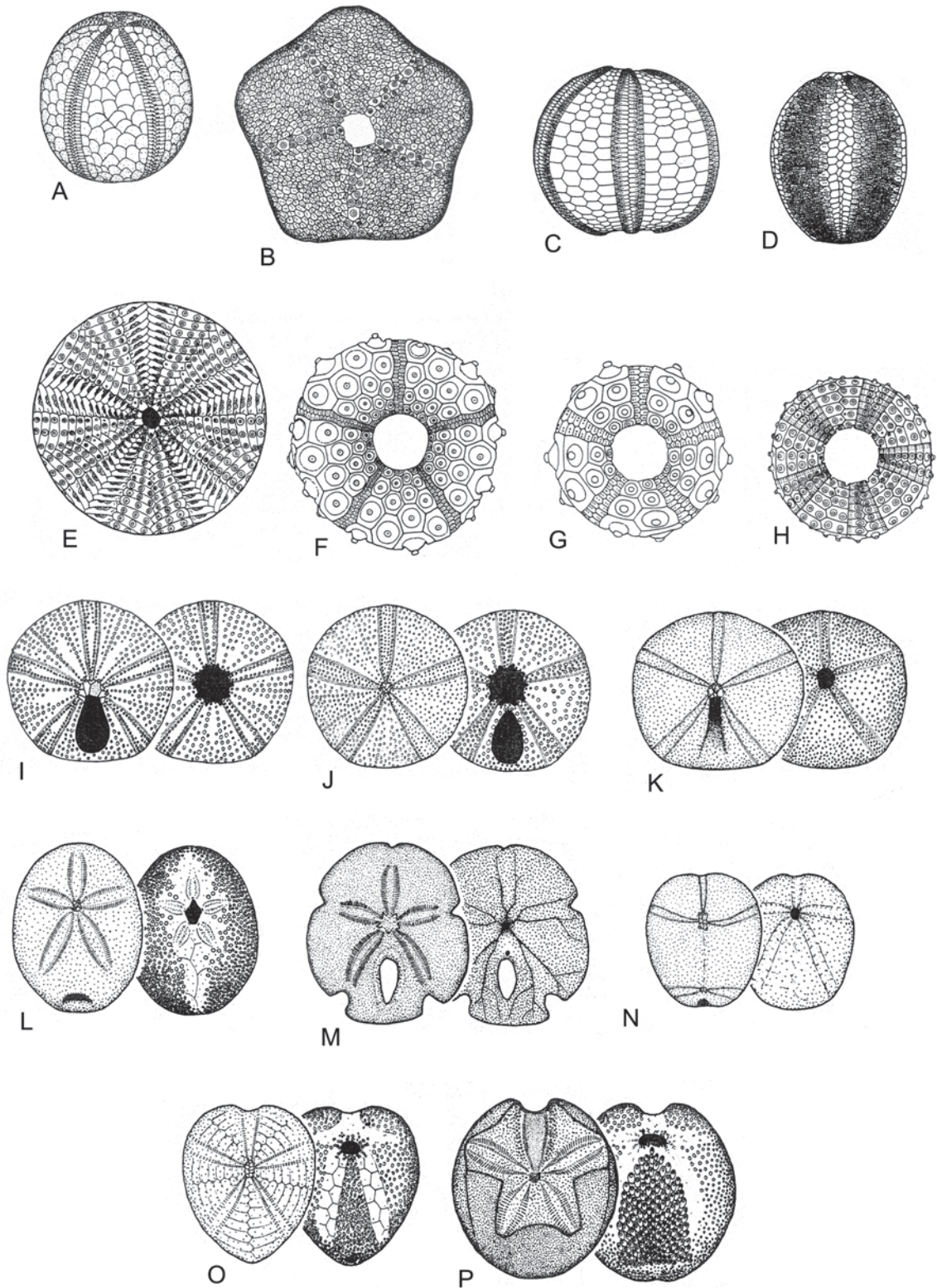


Figura 24. 42. Equinoideos regulares e irregulares. A, B, D. Orden Echinocystitoida; C. Orden Palaechinoida; E. Orden Echinothurioida; F, G. Orden Cidaroida; H. Subclase Euechinoidea; I. Orden Pygasteroida; J. Orden Holectypoida; K, L. Orden Cassiduloida; M. Orden Clypeasteroida; N, O. Orden Holasteroida; P. Orden Spatangoida (modificado de Smith, 1984).

son equinodermos fijos, epifaunales y suspensívoros (Figura 24. 43 B), capturan zooplácton (foraminíferos, radiolarios, larvas de invertebrados y pequeños crustáceos), fitoplácton (diatomeas y algas unicelulares) y partículas orgánicas cuyo tamaño oscila entre 0,05 y 0,40 mm, mediante la succión realizada por sus podios, los que conducen el material hasta los surcos alimentarios, donde son impregnados de mucus, y luego conducidos hasta la boca por medio de corrientes ciliares. Estos organismos extienden sus brazos para formar un abanico alimentario, cuya configuración depende de la especie y de las condiciones ambientales; la orientación de los brazos y pínulas puede ser ajustada para aumentar la eficiencia en la captura de las partículas.

Las corrientes tienen un efecto muy fuerte sobre el método de alimentación y la morfología de los crinoideos; un cáliz robusto sobre un tallo delicado, les permite vivir por arriba del sustrato y de otros suspensívoros (posibles competidores) (Figura 24. 43 B) pero tiene la dificultad de ser inestable, ya que el centro de gravedad se ubica en el tallo, por lo que los crinoideos desarrollaron diversas adaptaciones para enfrentar este problema, ya sea bajando el cáliz hasta el sustrato, por supresión del tallo, acortando éste aunque haciéndolo más robusto y vertical o bien, desarrollando tallos largos y flexibles cerca del cáliz; la presencia en los fósiles de algunos de estos tipos de pedúnculos puede ser indicativa de la intensidad de las corrientes.

Los Blastozoa (Figura 24. 43 B) fueron suspensívoros y ocuparon muchos de los nichos ecológicos de los Crinozoa.

Los Rhombifera y los Diploporita presumiblemente tuvieron una vida sedentaria, alimentándose de organismos microscópicos o de detritos que tomaban por medio de sus braquiolas, fijándose mediante su tallo (Figura 24. 18 A), aunque el tallo también pudo haberse utilizado para moverse libremente sobre el sustrato (Figura 24. 43 B). Como los blastoideos están asociados típicamente con corales rugosos, braquiópodos, briozoos fenestélidos y crinoideos, se infiere que estos organismos vivieron en un ambiente marino normal, caracterizado por algún tipo de agitación en el agua. La naturaleza del mecanismo para captar alimentos requiere acción de corrientes y, posiblemente, un fondo marino con el sustrato integrado por restos esqueléticos para una mejor fijación (Figura 24. 18). Se conoce la presencia de gastrópodos coprófagos adheridos a los cálices de los blastoideos.

Los eocrinoideos fueron de tamaño pequeño a mediano, no se conocen tecas que excedan los

6 a 7 cm. Se infiere que la mayoría vivieron fijos (Figura 24. 21) y fueron suspensívoros, pero hubo formas que, aparentemente, vivieron apoyadas sobre el sustrato (Figura 24. 22).

Los Asterozoa (Figura 24. 43 C, F) son organismos bentónicos móviles, la mayoría carnívoros o carroñeros, algunos suspensívoros y otros detritófagos. Las estrellas de mar tienen varias estrategias alimentarias; las especies carnívoras se alimentan de esponjas, moluscos, cangrejos, corales, gusanos y otros equinodermos, unas pocas son caníbales; las especies detritófagas llenan sus estómagos con barro del que extraen organismos microscópicos y materia orgánica, y las suspensívoras toman partículas alimenticias del agua. Algunas estrellas de mar se alimentan intraoralmente llevando la presa viva al estómago; otras evierten dicho órgano y consumen una gran variedad de animales (alimentación extraoral) y, en el caso de las que atacan moluscos bivalvos (Figura 24. 43 F), el estómago es introducido entre las dos valvas.

Las ofiuras también tienen hábitos de alimentación diversos; pueden incorporar nutrientes de sustancias compuestas disueltas a través de la piel pero, en general el alimento particulado es llevado hacia la boca por los podios y los brazos; algunas los enrollan rápidamente y capturan pequeños organismos activos como peces o bien, los doblan y conducen la carroña hacia la boca.

Los Homalozoa (Figura 24. 43 B, C) fueron detritófagos o suspensívoros.

Los Stylophora (Figura 24. 43 B) vivieron apoyados sobre el fondo marino, esto se infiere por la ausencia de un tallo, la forma aplanada de la teca y su extensión lateral, la marcada diferencia entre las dos caras de la teca (presumiblemente superior e inferior) y, por la presencia, en una de las caras (inferior) de muchas especies, de espinas o costillas longitudinales que, indudablemente, sirvieron para elevar el cuerpo, garantizar el equilibrio y también eventualmente para anclarse. Por otra parte, la ausencia de un tallo u órganos comparables para la fijación al sustrato, indica que estos organismos no fueron sésiles, apoyándose libremente sobre el sustrato. Muchos fósiles muestran el apéndice como brazo preservado en posición encorvada, lo que sugiere que dicho apéndice podría, en determinadas circunstancias, enrollarse parcialmente sobre sí mismo para proteger las estructuras blandas alojadas en el surco de la superficie oral. La cara superior de la teca, hacia la cual se abre el surco ambulacral (Figura 24. 25 A), es más convexa que la inferior y generalmente lleva la boca

y el ano. La naturaleza de la superficie oral de estos organismos sugiere, por analogía con estructuras ambulacrales endoesqueletales de equinodermos vivientes, que los Stylophora fueron microfagos, capturando pequeñas partículas suspendidas en el agua de mar, o bien capturando pequeñas presas por medio de sus tentáculos y mecanismos mucociliares (Ubaghs y Caster, 1967).

Los Homoiosteala (Figura 24. 26) son fósiles poco frecuentes pero, bajo condiciones excepcionales, son muy abundantes. Se han encon-

trado concentraciones extraordinarias de los mismos en depósitos del Ordovícico Medio y Superior de Europa y Australia, donde las tecas colapsadas están en un único plano de estratificación, lo que indica condiciones de flujo turbio y agitado, poco favorables para estos organismos y, probablemente, enterramiento rápido.

La mayoría de los Echinozoa (Figuras 24. 43 A, C-F y 44 B y E) se apoyan sobre el sustrato o se mueven lentamente en el mismo pero, algunos construyen túneles y unos pocos perma-

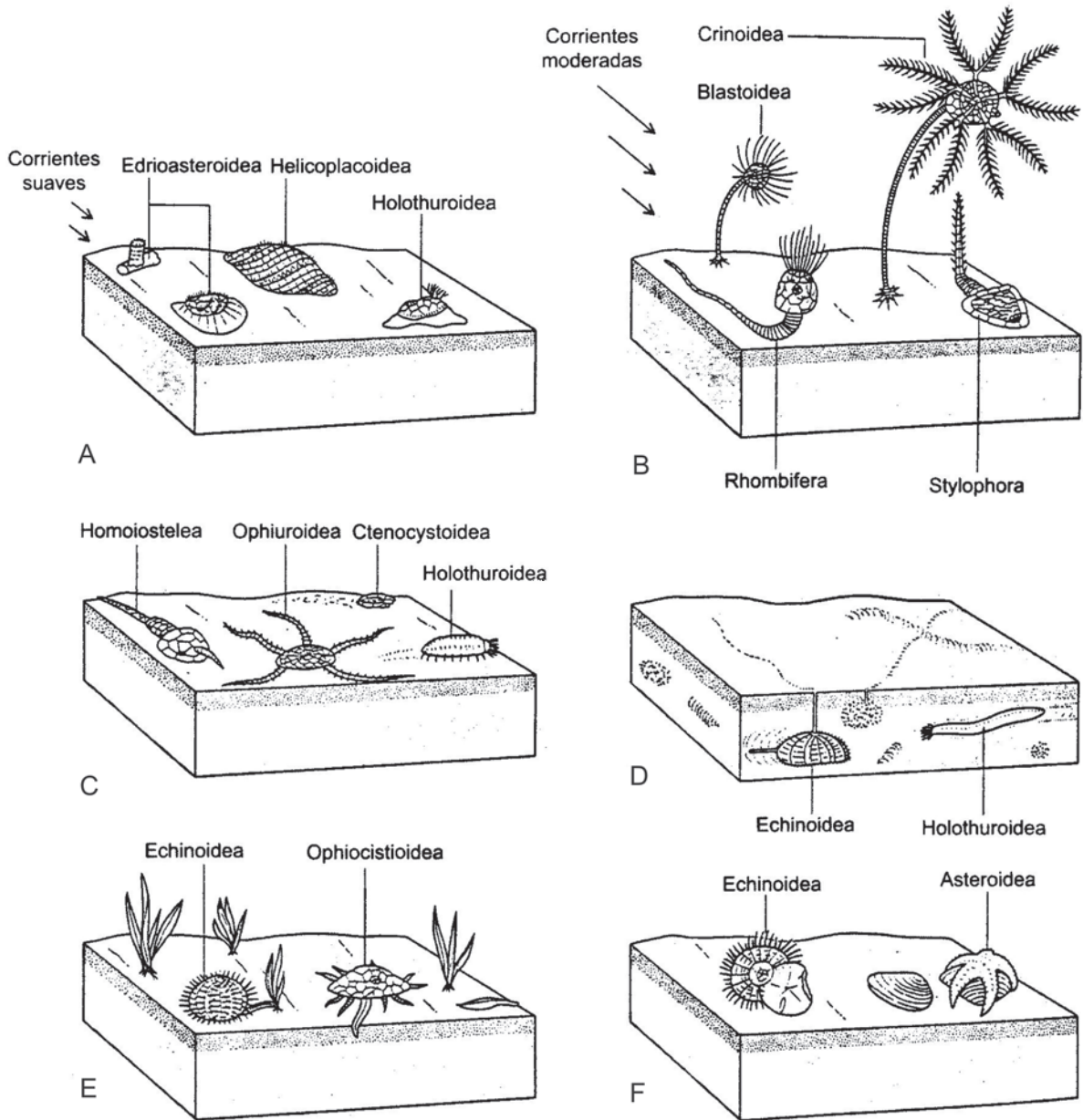


Figura 24. 43. Modos de vida de equinodermos fósiles y vivientes (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

necen hijos. Muchas formas son detritófagas o herbívoras, pocas las hay suspensívoras o carnívoras. Los equinoideos regulares e irregulares difieren considerablemente en su ecología (Figura 24. 44) y todos son miembros del bentos móvil, ya sea desplazándose sobre el sedimento o internándose en él. Unas pocas formas que perforan el sustrato duro pueden crecer mucho y después no logran salir de esta cavidad, permaneciendo allí sésiles el resto de su vida. La mayor parte de los equinoideos que horadan la roca dejan su cavidad durante la noche, o en la marea alta, para conseguir alimento.

Los equinoideos pueden ser detritófagos o herbívoros si bien, también ingieren organismos incrustantes, existiendo pocas formas suspensívoras.

Los equinoideos regulares (Figuras 24. 43 E, F y 44 A, C) se alimentan de plantas y algas (fijas o flotantes), organismos incrustantes y perforantes (briozoos, algas), sésiles (esponjas, corales, crinoideos) y detritos orgánicos, utilizando la linterna de Aristóteles para raspar la superficie de las plantas o animales. Los equinoideos muestran varias adaptaciones relacionadas con el sustrato. Muchos equinoideos regulares (esféricos, radialmente simétricos) se encuentran en áreas con sustratos duros, viviendo en perforaciones hechas por ellos, en fracturas o sobre la superficie (Figura 24. 44 A, C). Dichas cavidades pueden ser una adaptación a aguas turbulentas; algunos horadantes habitan en localidades intertidales, donde los organismos suelen ser arrastrados por las olas, protegiéndose en los mencionados espacios. La superficie externa de las placas es simple y sin ornamentación en aquellos que viven en aguas turbulentas, mientras que en las formas de aguas más tranquilas, las placas están más ornamentadas.

Los equinoideos irregulares (Figuras 24. 43 D y 44 B, D, E) se alimentan de material depositado que seleccionan mediante sus podios. Las partículas de alimento son impregnadas con mucus y trasladadas a la boca. Aquellos que se entierran profundamente (Figura 24. 44 B, E) construyen canales respiratorios para mantener un suministro constante de agua fresca oxigenada, y canales sanitarios para depositar los productos de desecho; estos organismos tienen podios especiales para excavar túneles en el sustrato y mantener el canal sanitario de drenaje; también los cilios de las fasciolas (Figura 24. 41 D, E) generan movimientos para aumentar la corriente de agua oxigenada dentro del túnel. Las trazas fósiles de bioturbación originadas por estos organismos son características y relativamente comunes después del Cretácico Tardío.

Los equinoideos irregulares (aplanados, bilateralmente simétricos) viven sobre o dentro de sustratos blandos (Figura 24. 44 B, D, E). La forma aplanada de los Clypeasteroidea (Figura 24. 44 D) constituye una adaptación al enterramiento, proceso durante el cual, las perforaciones o lúnulas ayudan al paso del sedimento procedente de la excavación.

Los equinoideos espatangoideos (Figura 24. 44 B, E) son cavadores más lentos y tienen una serie de adaptaciones para vivir dentro del sustrato, además de gran variedad de podios que cumplen diversas funciones.

La predación sobre algunos equinodermos no es frecuente, en parte por ser poco visibles debido a su esqueleto protector y también, porque muchas especies poseen toxinas que repelen a los predadores; a pesar de ello, estos invertebrados constituyen el alimento de una amplia gama de animales, incluyendo otros equinodermos, gastrópodos, crustáceos decápodos, pulpos, peces, aves y nutrias. En algunas partes del mundo, el ser humano consume erizos de mar.

Los dólares de arena y los equinoideos regulares raramente frecuentan el mismo hábitat, ya que los segundos atacan a los primeros (Figura 24. 43 F). También se ha observado canibalismo en poblaciones naturales de equinoideos regulares (Smith, 1984), y tanto éstos como los irregulares son atacados por las estrellas de mar.

Los equinodermos pueden sobrevivir a la predación gracias a su asombrosa aptitud de regeneración de partes ausentes del cuerpo. Algunos son capaces de amputar, espontánea y voluntariamente, partes corporales dañadas por un predador o cualquier otra causa mecánica, proceso denominado autotomía.

Los holoturoideos incluyen taxones que se mueven sobre suelos duros o blandos o que se entierran en el sustrato, y unos pocos nadan (Figura 24. 43 C y D); muchos se alimentan de material depositado y gran número son suspensívoros. Algunos holoturoideos erosionan gran cantidad de sedimento, obliterando o modificando las estructuras sedimentarias al remover el componente orgánico del sustrato.

La mayoría de los Edrioasteroidea vivieron permanentemente fijados a un objeto duro como la conchilla de algún organismo (Figuras 24. 18 D y 43 A), mientras que otros fueron capaces de hacer cambios restringidos en su posición. La fauna asociada en los sedimentos indica que estos organismos vivieron en ambientes litorales de aguas limpias y claras.

Los Ophiocistoidea (Figura 24. 43 E) fueron organismos bentónicos móviles. Esto queda

demostrado por la ausencia de tallo u otros medios de fijación, la ausencia de surcos ambulacrales, el desarrollo de podios enormes, la posición aboral del ano, y por el aparente aparato bucal masticatorio. La diversidad estructural de los podios en un mismo individuo refleja diferencias en la función; aparentemente los tentáculos bucales fueron órganos sensoriales, como los podios bucales de los equinoideos, otros podios sirvieron como órganos locomotores, ayudando también a tomar presas y empujarlas hacia la boca.

Los Helicoplacoidea (Figura 24. 43 A) tienen áreas ambulacrales muy pequeñas en comparación con el volumen total del organismo, esto sugiere que dichas áreas fueran primariamente estructuras respiratorias. Es probable que la dermis fuera ciliada como en la mayoría de los equinodermos vivientes. El tamaño de la boca (menudo) indica que se alimentaban de partículas pequeñas. Debido a la ausencia de otros órganos para captar el alimento, se infiere que estos organismos estaban generalmente

en estado expandido, y las partículas orgánicas eran captadas por sus cilios y llevadas a lo largo de sus surcos «interambulacrales» hacia la boca. Presumiblemente, solo en circunstancias de peligro, frente a predadores o en condiciones ambientales desfavorables o en períodos de inactividad, el individuo se retraía. La ausencia de una estructura especializada para la fijación indica que estos seres vivieron libremente, y su modo de existencia pudo haber sido estacionario o bien móvil arrastrándose como muchos holoturoideos; otra posibilidad es que estos organismos se apoyaran pasivamente sobre el sustrato cuando estaban retraídos y en el estado expandido se moviesen suavemente mediante contracciones rítmicas de su esqueleto.

Los Cyclocystoidea no han sido encontrados fijados a otros organismos y no hay razones para suponer que no fueran de vida libre. Como se han hallado en diversos tipos de sedimentos, se infiere que habitaron en diferentes tipos de profundidades.

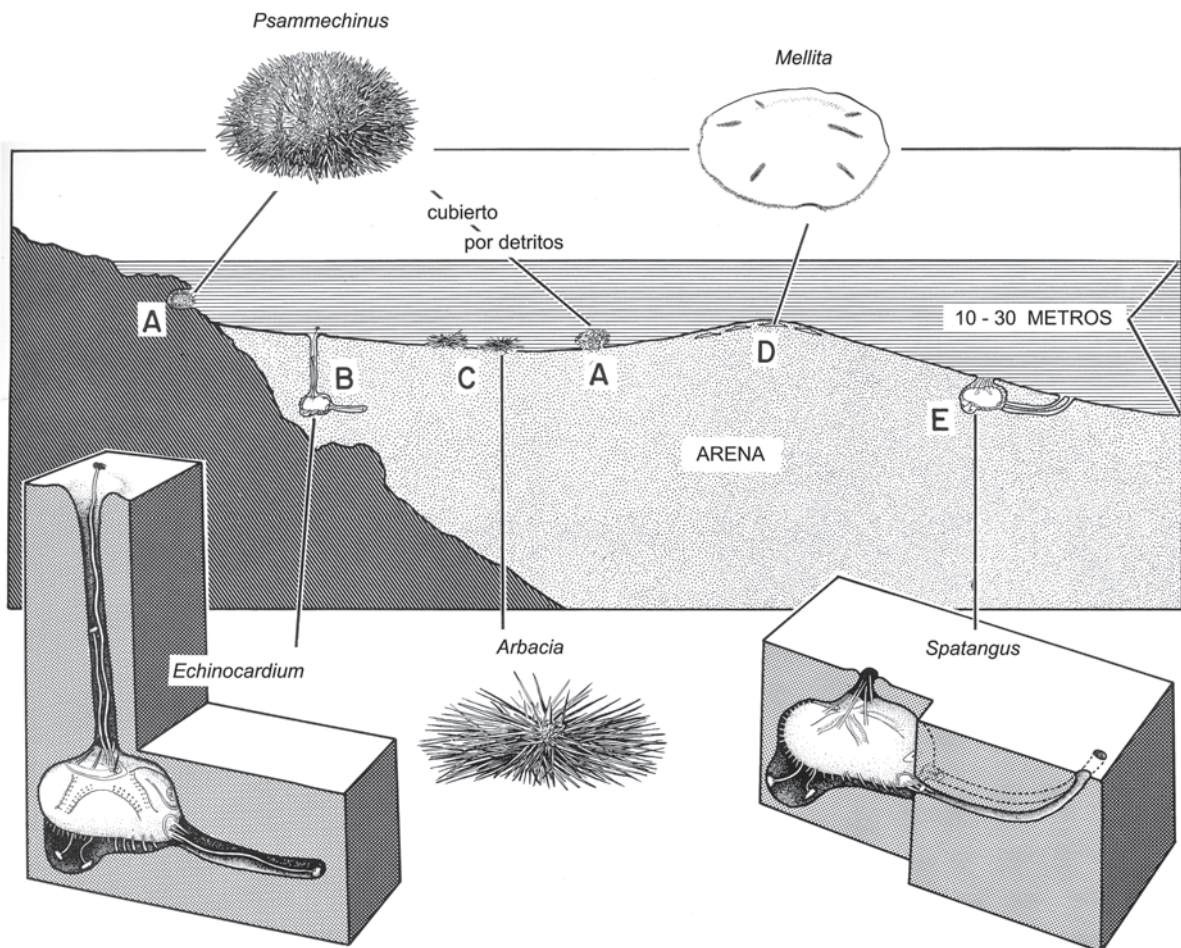


Figura 24. 44. Modos de vida de algunas especies de equinoideos (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

Durante el Paleozoico dominaron los equinodermos epifaunales suspensívoros y los detritívoros, lo que se debería (Sprinkle y Kier, 1987) a la elevada productividad de las algas en el Paleozoico Temprano, la escasez de organismos infaunales que removieran el sedimento sobre el que vivían los equinodermos, y la ausencia de predadores eficientes. Los equinodermos infaunales detritófagos, los herbívoros acorazados y los carnívoros fueron más comunes en el Mesozoico y Cenozoico, lo que pudo deberse al decrecimiento de la productividad primaria, el incremento de la competencia y la presencia de predadores más eficientes.

Los equinodermos fósiles abundan en rocas que representan ambientes de plataforma interna y salinidad normal, y en bancos de arrecifes paleozoicos, siendo muy poco frecuentes en los depósitos de ambientes de agua profunda, así como en los depósitos de anteplaya, planicies tidales y sedimentos deltaicos.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los equinodermos ya se encuentran presentes a partir del Cámbrico Temprano, con Eocrinoidea, Helicoplacoidea y Edrioasteroidea, correspondientes a los Blastozoa y Echinozoa. Sin embargo, su existencia será breve, ya que los primeros se extinguirían en el Silúrico y los segundos, apenas con 3 géneros conocidos, serían exclusivos del Cámbrico Temprano, mientras que los terceros continuarían hasta el Pennsylvaniano Medio (Figura 24. 45).

Durante el Cámbrico Medio se suman los subphyla Crinozoa (clase Crinoidea) y Homalozoa (clases Stylophora, Homoiosteala, Homosteala y Ctenocystoidea) además de la clase Edrioblastoidea (subphylum Echinozoa), aunque los dos últimos taxones no superarían el Devónico y el Ordovícico Medio, respectivamente.

La diversidad de los equinodermos se incrementó notablemente durante el Ordovícico. Los Crinozoa adquirieron importancia con la aparición de los Paracrinoidea (cuya presencia se prolongaría hasta el Silúrico) y de varias subclases (Inadunata, Camerata, Flexibilata) de los Crinoidea, cuyo desarrollo sería principalmente, paleozoico.

También aumentó la representatividad de los Blastozoa; los Asterozoa cuentan con los precursores de las estrellas y ofiuras actuales y, a los ya existentes Echinozoa se suman los Holothuroidea (aún vivientes), Ophiocystioidea, Edrioblastoidea (exclusivos del Ordovícico), y a partir del Ordovícico Tardío, los primeros

Echinoidea regulares, con formas de Echinocystitoidea y Palaechinoidea, que no pasarían del Pérmico.

A partir del Silúrico, las extinciones superaron a las apariciones. Entre las últimas se puede mencionar la de los Echinoidea regulares, aún vivientes.

En el Silúrico desaparecieron los Eocrinoidea y Paracrinoidea y, en el Carbonífero, lo hicieron los Edrioasteroidea y Ophiocystioidea (subphylum Echinozoa).

Otra extinción importante se registró durante el Pérmico, cuando desapareció un grupo importante de la clase Crinoidea, los Blastoidea (subphylum Blastozoa) y los Echinoidea regulares Echinocystitoidea y Palaechinoidea.

La fauna mesozoica de equinodermos estuvo representada por Crinoidea Articulata, Asterozoa, Holothuroidea y Echinoidea regulares e irregulares. Entre los regulares, los Cidaroida se originan en el Mississippiano Temprano, mientras que los irregulares Cassiduloida y Spatangoida lo hicieron durante el Jurásico Temprano y Cretácico Temprano, respectivamente. Todos estos taxones aún se encuentran en nuestros mares, junto con los Clypeasteroidea, aparecidos tardíamente en el Paleoceno.

BIOGEOGRAFÍA Y PALEOZOOGEOGRAFÍA

La distribución espacial de los organismos planctónicos se halla controlada principalmente, por factores abióticos (clima, corrientes, nutrientes), mientras que la de los bentónicos depende de las características biológicas que gobiernan los procesos de dispersión.

La distribución general de los crinoideos está gobernada por varios factores ecológicos, entre los que la presión y la temperatura son los que tienen mayor influencia para determinar su distribución geográfica y batimétrica. Como clase, los crinoideos habitan en ambientes marinos, en todo tipo de presiones y temperaturas, y en todas las latitudes y profundidades. Sin embargo, en pequeña escala los factores ecológicos tienen una importancia fundamental. Se han definido tres parámetros principales: 1) la transparencia del agua de mar debido a la ausencia de turbulencia que pueda introducir sedimento en suspensión, 2) la disponibilidad del microplancton y micronecton y 3) la presencia de un fondo apropiado.

Los Camerata cuentan con gran número de géneros en las rocas del Silúrico Superior y numerosas especies e individuos en las del Mis-

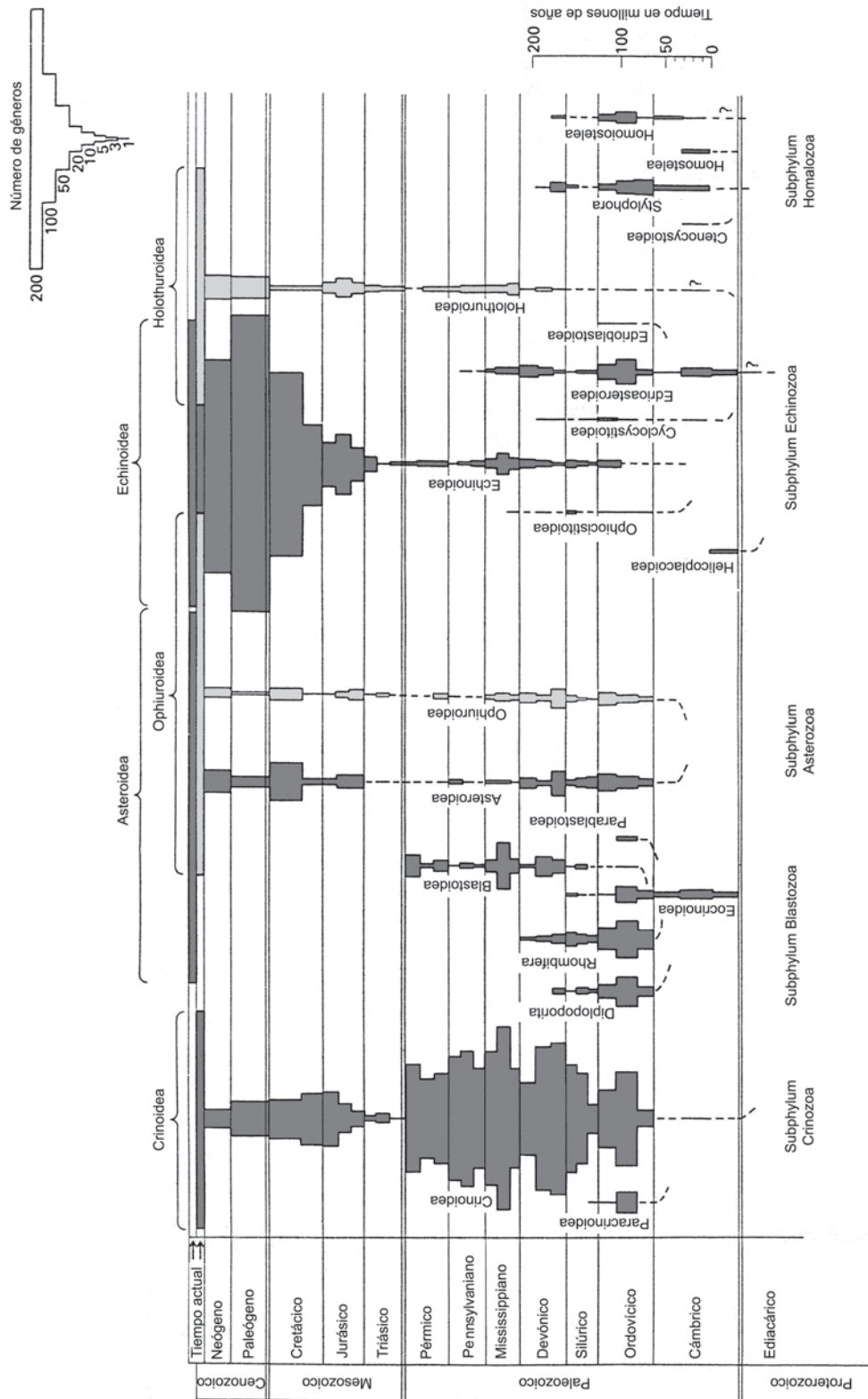


Figura 24. 45. Registro fósil de las clases de equinodermos mostrando los rangos estratigráficos y la diversidad genérica (modificado de Sprinkle y Kier, 1987).

mississippiano Superior, Pennsylvaniano y Pérmico. Esta subclase ha sido reconocida en numerosos países del mundo, incluyendo América del Sur (Colombia, Brasil, Argentina).

La subclase Inadunata igualmente es de distribución mundial y en América del Sur se halla en Argentina y Brasil

Los Flexibilata se han registrado en América del Norte, Europa, Rusia, África, Australia y América del Sur (Bolivia).

La subclase Articulata está presente en América del Norte, Europa, Asia, África, Australia, Nueva Zelanda, América Central, América del Sur (Argentina, Brasil, Colombia), Antártida, Mediterráneo, océanos Atlántico, Pacífico e Indico.

La clase Paracrinoidea tiene un registro fragmentario, si bien localmente son abundantes, no alcanzan a tener una distribución amplia y no se los considera fósiles guía. Se los ha reconocido en América del Norte y Europa (Estonia).

Los primeros miembros de la clase Blastoidea aparecen en el Silúrico y están re-

presentados por 3 o 4 géneros (Estados Unidos y Bohemia). En el Devónico comenzó la gran distribución mundial, incluyendo a la América del Sur (Bolivia, Brasil). El Mississippiano constituye el momento de su máximo desarrollo, con aproximadamente 45 géneros, la mayoría de América del Norte, oeste de Europa, Rusia, China, Japón, África, Australia y Colombia. En el Pennsylvaniano el registro es muy escaso, con solo 3 o 4 géneros en América del Norte, Europa y Argentina. Durante el Pérmico, la mayoría de los blastoideos estuvieron limitados al hemisferio oriental, principalmente Timor.

Los Rhombifera y Diploporita carecen de valor como fósiles guías. La mayoría constituyen poblaciones restringidas dentro de pequeñas provincias geográficas. Los Rhombifera han sido reconocidos en América del Norte, Europa, Asia y América del Sur (Argentina). Los Diploporita solo se han hallado en el hemisferio norte.

Los Eocrinoidea, Helicoplacoidea y Edrioasteroidea se hallan entre los equinodermos más

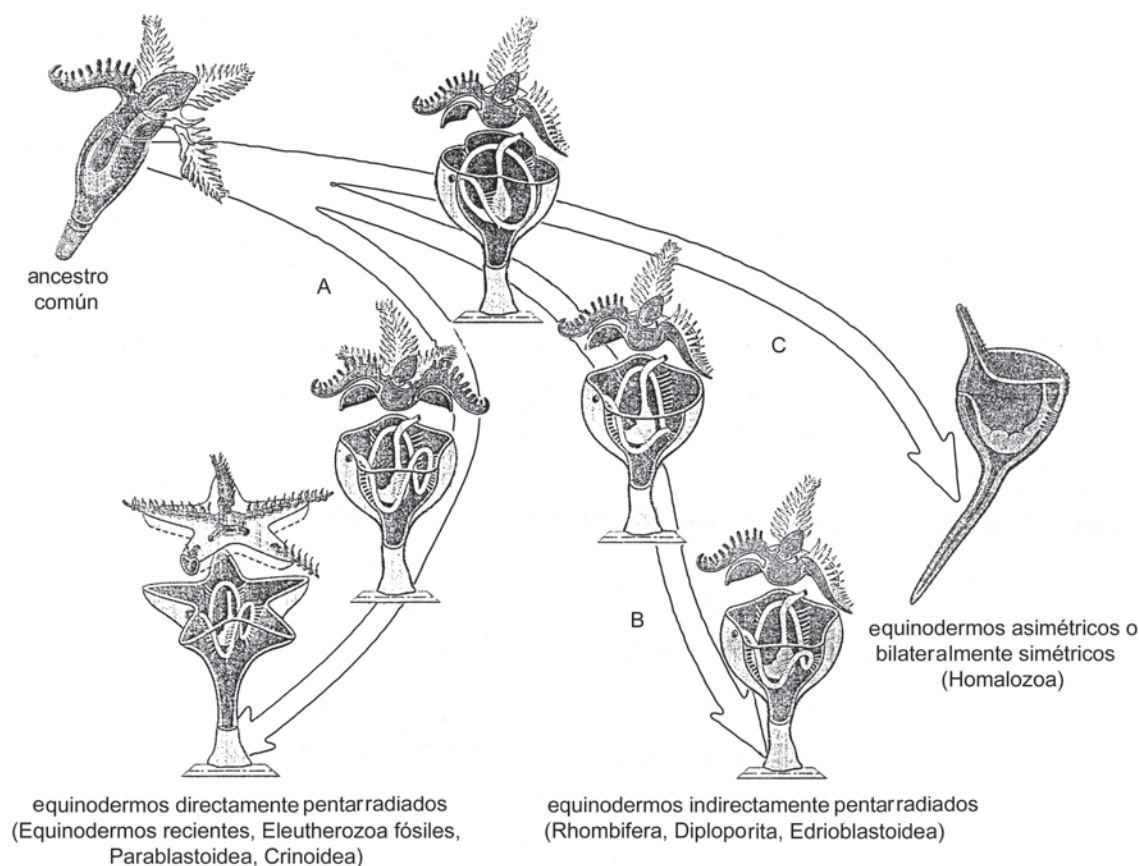


Figura 24. 46. Hipótesis sobre la evolución de los equinodermos. A. equinodermos directamente pentarradiados; B. equinodermos indirectamente pentarradiados; C. equinodermos asimétricos (modificado de Gudo y Dettmann, 2005).

antiguos, pues sus restos han sido encontrados en la parte más baja del Cámbrico.

Los Eocrinoidea son poco conocidos y fueron hallados en América del Norte, Europa, Rusia, Groenlandia y América del Sur (Bolivia, Argentina).

Los Parablastoidea se han reconocido en Rusia, Nueva York y Quebec.

Miembros de la clase Asteroidea se conocen de diversas partes del mundo, incluyendo América del Sur (Chile, Brasil, Argentina) y Antártida. Igualmente, los Ophiuroidea poseen una amplia distribución, que abarca América del Sur (Argentina, Venezuela, Chile, Brasil, Uruguay, Guyana) y el océano Atlántico.

Si bien la diversidad taxonómica de la clase Stylophora parece ser modesta, su rango geográfico es extenso (Ubaghs y Caster, 1967). Se ha reconocido en América del Norte, Europa, África, Nueva Zelanda, Australia y América del Sur (Brasil). La clase Homoiostelea está mencionada para América del Norte, Europa y Australia, y los Homostealea cuentan con unos pocos géneros en Europa y norte de África.

Holothuroideos fósiles completos se conocen solo de cinco localidades: dos en las calizas litográficas de Solnhofen, Alemania (Jurásico), una del Devónico Inferior del mismo país, otra del Triásico Medio de España, y la quinta del Pennsylvaniano Medio de Estados Unidos de América. Se han descrito escleritos aislados provenientes de América del Norte, Europa (Alemania, Francia, Austria), África (Egipto), Australia y América del Sur (Argentina).

Los Edrioasteroidea se han reconocido en América del Norte, Europa, Rusia y Australia; los Ophiocistioidea y la clase Cyclocystoidea en América del Norte y Europa, mientras que los Helicoplacoidea se conocen solo en América del Norte y los Edrioblastoidea en Canadá.

Los Echinoidea, como otros invertebrados marinos, tienen una diversidad específica máxima en los mares epicontinentales tropicales y subtropicales; sus géneros y subgéneros muestran una distribución geográfica más o menos restringida. De las 50 familias actuales, 6 se hallan en aguas antárticas, agrupadas en 44 especies y 5 géneros, lo que significa menos del 5% de la diversidad específica actual (Smith, 1984). Una situación similar, es decir una reducción de la diversidad hacia las aguas polares, también tuvo lugar a lo largo de la historia de los equinoideos. La reducción de la diversidad igualmente se observa con el incremento de la profundidad.

Se ha utilizado la restricción geográfica de ciertos géneros y especies para definir reinos y provincias biogeográficas. A partir de la dis-

tribución de diversas especies del género *Micraster* (Echinoidea: Spatangoida) en el Cretácico de Europa y en el norte de África, Stokes (1975) reconoció provincias y subprovincias cuyos límites paleobiogeográficos cambiaron de posición a través del tiempo.

Smith (1984) observó que durante el Cretácico existió un mar circunecuatorial que permitió la amplia distribución de los géneros. A pesar de ello, el endemismo de nivel específico fue común, en particular hacia el fin del Cretácico, cuando el provincialismo fue más acentuado.

Smith (1984) reconoció 6 centros de endemismo, 4 de los cuales pueden ser divididos en varias provincias:

a. Centro Caribeño y del Golfo. En el Cretácico Temprano, las faunas de equinoideos de México, Cuba, Florida y Texas son muy similares a las de la región circun-mediterránea en el nivel genérico, pero carecen de la diversidad de cassiduloideos y holasteroideos. Esta fauna comienza a hacerse distintiva a partir del Cretácico Tardío, particularmente dentro de los cassiduloideos. En el Cretácico Temprano, la fauna se extiende hasta Brasil y Perú, con alto grado de endemismo en el nivel específico y diversidad muy reducida, y en el Cretácico Tardío del Brasil se observa una mezcla de influencias entre las faunas del Caribe y las del norte africano. Durante el Cretácico Tardío, esta fauna se extiende por el norte, llegando hasta Canadá, con una diversidad reducida y endemismo específico.

b. Centro Circun-Mediterráneo. La fauna de equinoideos del norte de África y del sur de Europa fue muy abundante y diversa. Esta región fue probablemente el centro más importante de diversificación (Smith, 1984) durante el Cretácico Temprano y, aparentemente, los holasteroideos y espatangoideos se habrían originado allí. El límite norte de esta región, relacionado con la temperatura de las aguas y el régimen de corrientes oceánicas, es difícil de definir ya que, formas típicas del norte de Europa migraron hacia el sur y viceversa, produciendo una zona de fauna mixta. Elementos de la fauna circun-mediterránea se extendieron hacia el norte por el sur de Inglaterra, y hacia el sur, la fauna del norte de África, con gran endemismo específico, alcanzó Angola en el Albiano, y con la abertura del Atlántico sur en el Cretácico Tardío, la fauna del oeste de África comienza a mezclarse con la del Golfo y la del norte de África. Hacia el este, la fauna circun-mediterránea se extiende hasta Palestina y

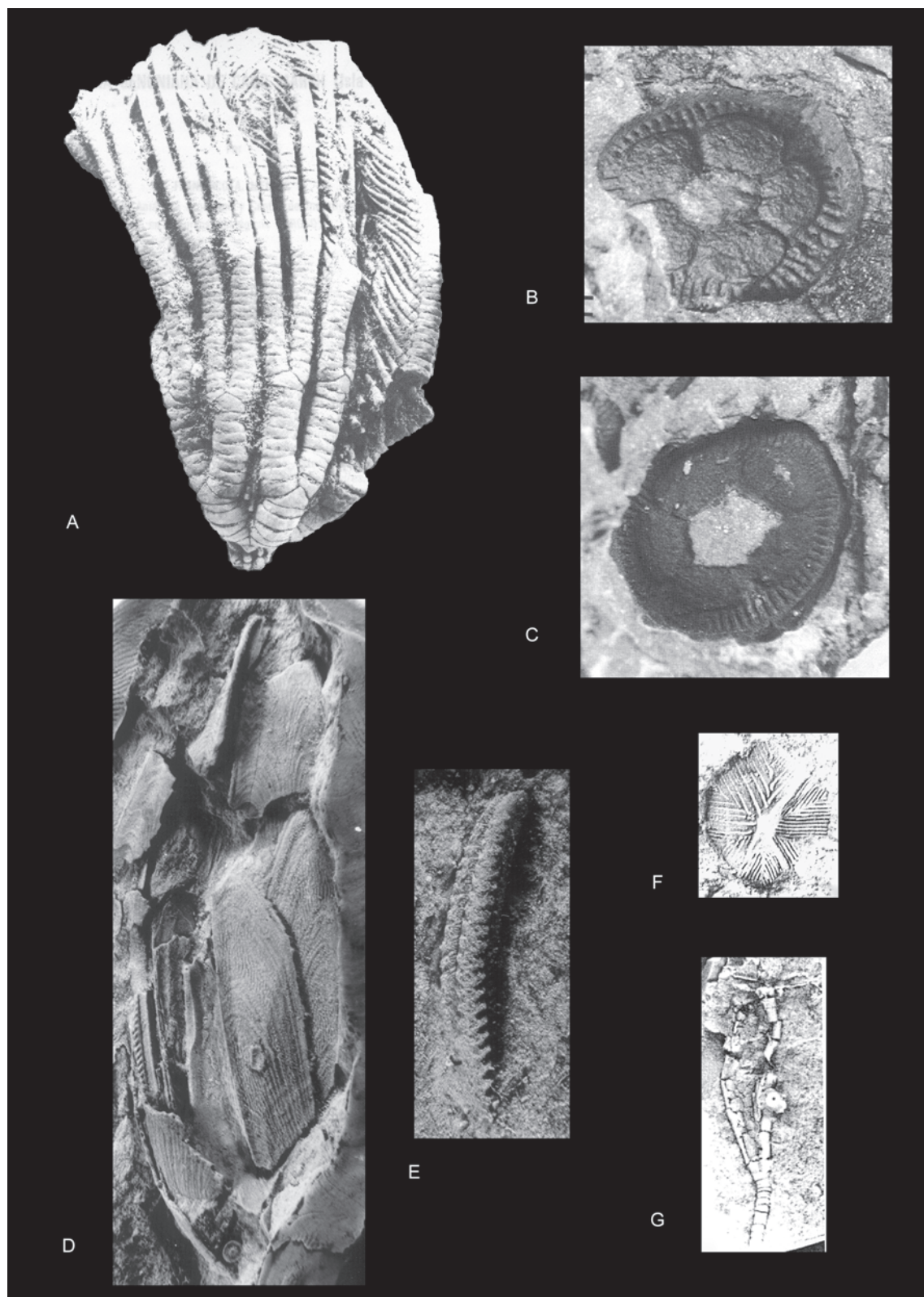


Figura 24. 47. Equinodermos pelmatozoos de la Argentina (sin escala). A. *Metacrinus fossilis*, Eoceno Superior-Oligoceno Inferior, isla Vicecomodoro Marambio, Península Antártica; B, C. *Tschironocrinus antinaoensis*, vistas de la faceta articular de columnales, Pennsylvaniano, Chubut; D, E. *Malchiblastus cf. australis*, D. molde de látex de placas radiales y deltoideas, E. molde de látex de detalle de la zona ambulacral, Pennsylvaniano, Chubut; F. *Macrocystella? durandi*, Ordovícico, Jujuy; G. *Lingulocystis cf. elongata*, Ordovícico, Salta (A. de Rasmussen, 1980; B, C. de Hlebszevitsch, 2004; D, E. de Sabattini y Castillo, 1989; F, G. de Aceñolaza y Gutiérrez-Marco, 2002).

Turquía, Irán, Arabia Saudita y Pakistán, donde si bien muestra fuertes afinidades mediterráneas, tiene una alta proporción de especies y géneros endémicos.

c. Centro Europa del Norte. Durante el Cretácico Temprano esta región tuvo una disipación de la fauna circun-mediterránea aunque con cierto endemismo de nivel específico. En el Cretácico Tardío se desarrolló una fauna distintiva que se expandió por gran parte de Europa, desde Inglaterra hasta Turquía, el Cáucaso y la Rusia asiática, todas estas áreas con sus propias especies endémicas. Faunas de mezcla, europeas y mediterráneas, se han encontrado en Hungría, Turquía y Francia.

d. Centro Indo-Madagascar. Los equinoideos del Cretácico Temprano del norte de India tienen afinidades europeas, y una fauna reducida está presente en el sur de Madras. Por otro lado, la fauna del este de África y Madagascar está vinculada a la del norte de África y presumiblemente, la principal barrera haya sido la existente entre Madagascar y el sur de la India para ese tiempo. Una fauna distintiva comienza a desarrollarse en el sur de India y Madagascar hacia el fin del Cretácico, si bien retiene fuertes afinidades con el norte de África.

e. Centro Japonés. Japón tiene una fauna distinta pero de baja diversidad, posiblemente por la profundidad del agua. Hay solo 2 especies conocidas de equinoideos regulares en el Cretácico y una mayoría dominante de equinoideos irregulares y espatangoideos que sugieren afinidades con faunas de América del Norte.

f. Centro Antártico. En Patagonia y áreas adyacentes de Antártida habría una fauna de equinoideos de baja diversidad, consistente de *Cyathocidarís* y unos pocos holasteroideos. Esta fauna se extiende por la costa este y oeste de América del Sur, donde se ha reconocido una cierta cantidad de formas de mezcla con afinidades caribeñas.

Se han identificado patrones paleobiogeográficos para equinoideos antárticos, sobre la base de modelos de circulación oceánica de superficie (Néraudeau y Mathey, 2000). La gran similitud entre las faunas del Albiano tardío-Cenomaniano temprano del Brasil y Angola (que incluye varias especies en común) es consistente con el patrón de corrientes antihorario existente entre América del Sur y África. Néraudeau y Mathey (2000) observaron que, durante el Cenomaniano tardío, equinoideos

típicos del Mediterráneo alcanzaron el golfo de Guinea y Brasil a través del corredor Trans-Sahara más que por la dispersión de las corrientes. Este patrón paleobiogeográfico concuerda con la presencia de elementos tethysianos en el norte de Patagonia para el límite Cretácico-Paleógeno (Parma y Casadío, 2005).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Si bien no se dispone de datos paleontológicos referentes a los antecesores de los equinodermos, pues los primeros representantes aparecen ya diferenciados en el Cámbrico Temprano, y las posibles relaciones entre equinodermos y cordados solamente tienen base embriológica y de anatomía comparada entre las formas actuales, hay razones para suponer que todo el grupo de los equinodermos y los cordados por un lado, y el de los lofoforados (braquiópodos y briozoos) por otro, hayan derivado independientemente de un antecesor común, relacionado tal vez con los sipuncúlidos. La naturaleza de este ancestro común a cordados y equinodermos podría relacionarse con algún estadio larvario precoz de los equinodermos y se ha propuesto que el organismo adulto podría haberse asemejado a la *dipléurula* de los equinodermos actuales (Clarkson, 1986).

Recientemente, Gudo y Dettmann (2005) dedujeron, sobre la base de características morfológicas, que los equinodermos constituyen un grupo derivado y muy modificado de los cordados, planteando un nuevo esquema evolutivo para el phylum (Figura 24. 46). A su vez, resumieron y discutieron las diversas hipótesis planteadas hasta el momento, sobre el origen y la evolución del grupo.

Garstang (1894, 1928), Romer (1959, 1966) y Nichols (1962, 1967) opinaron que los hemicordados y cordados eran grupos hermanos.

Gislén (1930), Jefferies (1967, 1968, 1973, 1975, 1984, 1986, 1988, 1990, 1991, 1997, 2001) y Holland (1988) consideraron a los hemicordados como basales para los deuterostomados y postularon que los equinodermos y los cordados eran grupos hermanos.

Para Jollie (1962, 1982), Peterson *et al.* (2000) y Mooi y David (1988) los hemicordados y los equinodermos serían grupos hermanos.

Gudo y Dettmann (2005) adoptaron la perspectiva de Metschnikoff (1881), que combinaba los hemicordados y los equinodermos en



Figura 24. 48. Equinodermos eleuterozoos de la Argentina (sin escala). A. *Paraster joannisboehmi*, Maastrichtiano-Daniano Superior, La Pampa, Chubut, Río Negro y Mendoza; B. *Amplaster alatus*, Oligoceno Superior-Mioceno, Chubut; C. *Platipygus posthumus*, Eoceno Superior-Oligoceno Inferior, Santa Cruz; D. *Notocidaris?* sp., Mioceno Inferior, isla King George, Antártida; E. *Buterminaster elegans*, vista actinal o adoral, Eoceno Superior, isla Vicecomodoro Marambio, Península Antártica; F. Escleritos de holoturoideos, Paleoceno, Río Negro (A. de Parma y Casadío, 2005; B. de Mooi *et al.*, 2000; C. de Parma, 1989; D. de Jesionek-Szymansk, 1987; E. de Blake y Zinsmeister, 1988; F. de Bertels, 1965).

los Ambulacraria, suponiendo que los equinodermos derivaron de los pterobranquios.

Holland (1988) asoció el desarrollo de los equinodermos desde ancestros del tipo pterobranquios con repetidos cambios en el modo de alimentación. Nichols (1967) dedujo que los equinodermos evolucionaron de sipuncúlidos que ganaron la protección de predadores a través de una armadura esquelética.

En la hipótesis de Gudo y Dettmann (2005) los equinodermos comprenden tres caminos evolutivos principales a partir de un ancestro común con simetría bilateral (Figura 24. 46): A- equinodermos directamente pentarradiados; B- equinodermos indirectamente pentarradiados; y C- equinodermos asimétricos.

En los equinodermos directamente pentarradiados (Figura 24. 46 A) el intestino con forma de U del ancestro común adquiere dos vueltas adicionales. De esta manera, las fibras del mesenterio se adhieren a las paredes del cuerpo en cinco regiones que limitan el posterior agrandamiento del cuerpo. Este linaje conduce a los equinodermos recientes, a todos los Eleutherozoa fósiles y a los crinoideos. Los Eleutherozoa, que son equinodermos de vida libre con la superficie oral apoyada sobre el sustrato (excepto en Holothuroidea donde el organismo se apoya sobre uno de los lados del cuerpo) evolucionaron de ancestros parecidos a los Pelmatozoa (equinodermos fijos al sustrato mediante un tallo o pedúnculo) poseedores de un pedúnculo móvil que les permitía alimentarse directamente del sustrato. Desde este plan hay solo un paso para «soltar» la conexión

al pedúnculo o para reducirlo completamente, dando como resultado un Eleutherozoa de vida libre. A partir de estos organismos con cuerpo voluminoso, evolucionaron exitosamente los asteroideos, los equinoideos y los holoturoideos. Los ofiuroideos probablemente derivaron de un ancestro separado parecido a un crinoideo con brazos muy delgados, porque teniendo en cuenta aspectos biomecánicos es más natural explicar el origen de los elementos esqueléticos o vértebras de los ofiuroideos desde un ancestro sésil, que desde un ancestro móvil parecido a los Asterozoa. Algunos equinodermos fósiles como los edriastroideos y blastoideos representan ramas laterales de este camino.

En el segundo linaje evolutivo (Figura 24. 46 B), solo se forma una vuelta adicional en el intestino del ancestro común, de tal manera que las fibras del mesenterio se adhieren a la pared del cuerpo en solo tres regiones, resultando equinodermos trirradianes, y posteriormente pueden desarrollarse equinodermos pentarradianes. Aquí, los tentáculos del ancestro común se fusionan con la superficie del cuerpo y finalmente, se diferencian en 4 y 5 ramas ambulacrales. En este linaje, al que pertenecen los Rhombifera, Diploporita, Edrioblastoidea y otros, no se forman brazos.

Los equinodermos asimétricos evolucionaron en un tercer linaje (Figura 24. 46 C) en el cual el tracto intestinal del ancestro común no formó vueltas adicionales mientras el cuerpo se iba agrandando. A este linaje evolutivo pertenecen los Homalozoa entre otros.

BIBLIOGRAFÍA

- Aceñolaza, G.F. y Gutiérrez-Marco, J.C. 2002. Ordovician Echinoderms of Argentina. En: F. G. Aceñolaza, (editor), *Aspects of the Ordovician System in Argentina*, INSUGEO, Serie de Correlación Geológica 16, Tucumán. pp. 121-130.
- Baker, AN., Rowe, F.W.E. y Clark, H.E.S. 1986. A new class of Echinodermata from New Zealand. *Nature* 321: 862-864.
- Barnes, R.D. 1992. *Zoología de los Invertebrados*. Interamericana. McGraw Hill. México. 957 pp.
- Beaver, H.H., Fay, R.O., Macurda, D.B., Jr, Moore, R.C. y Wanner, J. 1967. Echinodermata 1 Blastoids. En: R. C. Moore (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part S*. University of Kansas and Geological Society of America. Kansas. pp. 298-455.
- Bertels, A. 1965. Noticia sobre el hallazgo de restos de equinodermos en el Paleoceno de General Roca (Pcia. Río Negro). *Ameghiniana* IV (3): 84-99.
- Blake, D.B. y Zinsmeister, W.J. 1988. Eocene asteroids (Echinodermata) from Seymour Island, Antarctic Peninsula. En: M. O. Woodburne y R. N. Feldmann (editores), *Geology and Paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula*. Geological Society of America, Memoir 169. pp. 489- 498.
- Blake, D.B. y Zinsmeister, W.J. 1991. A new marsupiate cidaroid echinoid from the Maastrichtian of Antarctica. *Palaeontology* 34 (3): 629-635.
- Cecca, F. 2002. *Palaeobiogeography of marine fossil invertebrate – concepts and methods*. Taylor y Francis Group (editores), Londres. 273 pp.
- Clarkson, E.N.K. 1986. *Paleontología de Invertebrados y su evolución*. Paraninfo. Madrid. 357 pp.
- Durham, J.W., Caster, K.E., Exline, H., Fell, H.B., Fischer, A.G., Frizzell, D.L., Kesling, R.V., Kier, P.M., Melville, R.C., Moore, D.L., Pawson, G.R., Ubaghs, G. y Wagner, C.D. 1966. Echinodermata 3 Echinozoans. En: R. C. Moore (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U*. University of Kansas Press and Geological Society of America. Kansas. pp. 108-695.

- Fay, R.O. 1967 a. Echinodermata 1 Edrioblastoids. En: R. C. Moore (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part S*. University of Kansas Press and Geological Society of America. Kansas. pp. 289-292.
- Fay, R.O. 1967 b. Echinodermata 1 Parablastoids. En: R. C. Moore (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part S*. University of Kansas Press and Geological Society of America. Kansas. pp. 293-296.
- Fell, H.B. 1966. Echinodermata 3 Cidaroids. En: R. C. Moore (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U*. University of Kansas Press and Geological Society of America. Kansas. pp. 312-339.
- Garstang, W. 1894. Preliminary note on a new theory of the phylogenetic analysis supports monophyly of ambulacraria and of cyclostomes. *Zoological Science* 19: 593-599.
- Garstang, W. 1928. The morphology of Tunicata and its bearing on the phylogeny of the Chordata. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 72: 51-187.
- Gehling, J.G. 1987. Earliest known echinoderm—a new Ediacaran fossil from the Pound Subgroup of South Australia. *Alcheringa* 11: 337-345.
- Gislén, T. 1930. Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordonia. *Zoologiska Bidrag fran Uppsala* 12: 199- 304.
- Gudo, M. y Dettmann, F., 2005. Evolutionsmodelle für den Ursprung der Echinoderm: Zusammenfassung und Kritik. *Paläontologische Zeitschrift* 79/3: 305-338.
- Hendler, G., Miller, J.E., Pawson, D.L. y Kier, P.M. 1995. *Sea Stars, Sea Urchins, and Allies. Echinoderms of Florida and the Caribbean*. Smithsonian Institution Press, Washington. 390 pp.
- Hlebszevitsch, J.C. 2004. Columnales asignables a la familia Anthinocrinidae Schewtschenko (Crinoidea, Pentamerata) en el Carbonífero Superior de la cuenca Tepuel Genoa, Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 41 (3): 501-504.
- Holland, N.D. 1988. The meaning of developmental symmetry for echinoderm evolution: a new interpretation. En: C. R. C. Paul y A. B. Smith (editores), *Echinoderm phylogeny and evolutionary biology*. Oxford (Clarendon). pp. 13- 25.
- Jefferies, R.P.S. 1967. Some fossil chordates with echinoderm affinities. *Symposia of the Zoological Society of London* 20: 163-208.
- Jefferies, R.P.S. 1968. The subphylum Calcichordata (Jefferies 1967) – Primitive fossil chordates with echinoderm affinities. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 16: 241-339.
- Jefferies, R.P.S. 1973. The Ordovician Fossil *Lagynocystis pyramidalis* (Barrande) and the ancestry of *Amphioxus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 265: 409-469.
- Jefferies, R.P.S. 1975. Fossil evidence concerning the origin of the chordates. *Symposium of the Zoological Society of London* 36: 253-318.
- Jefferies, R.P.S. 1984. Locomotion, shape, ornament, and external ontogeny in some mitrate calcichordates. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4: 292-319.
- Jefferies, R.P.S. 1986. *The ancestry of vertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge. 376 pp.
- Jefferies, R.P.S. 1988. How to characterize the Echinodermata—some implications of the sister-group relationship between echinoderms and chordates. En: C. R. C. Paul y A. B. Smith (editores), *Echinoderm phylogeny and evolutionary biology*. Oxford (Clarendon). pp. 3-12.
- Jefferies, R.P.S. 1990. The solute *Dendrocystoides scoticus* from the Upper Ordovician of Scotland and the ancestry of chordates. *Palaeontology* 33 (3): 631-679.
- Jefferies, R.P.S. 1991. Two types of bilateral symmetry in the Metazoa: chordate and bilaterian. *Ciba Found Symposium* 162: 94-127.
- Jefferies, R.P.S. 1997. A defence of the calcichordates. *Lethaia* 30: 1-10.
- Jefferies, R.P.S. 2001. The origin and early fossil history of the chordate acustico-lateralis system, with remarks on the reality of the echinoderm-hemichordate clade. En: P. E. Ahlberg, Hrsg. (editor), *Major events in early vertebrate evolution*. Taylor and Francis, Londres. pp. 40-66.
- Jeffery, C.H. 1998. Carrying on regardless: the echinoid genus *Cyclaster* at the Cretaceous–Tertiary boundary. *Lethaia* 31: 149-157.
- Jeffery, C.H. 2001. Heart urchins at the Cretaceous/ Tertiary boundary: a tale of two clades. *Paleobiology* 27: 140-158.
- Jesionek–Szymanska, W. 1987. Echinoids from the Cape Melville Formation (Lower Miocene) of King George Island, West Antarctica. *Paleontologia Polonica* 49: 163-168.
- Jollie, M. 1962. *Chordate morphology*. Chapman y Hall (editores) Londres. 478 pp.
- Jollie, M. 1982. What are the «Calcichordata» and the larger question of the origin of chordates. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 75: 167-188.
- Kesling, R.V. 1966. Echinodermata 3 Cyclocystoids. En: R. C. Moore (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U*. University of Kansas Press and Geological Society of America. Kansas. pp. 188-210.
- Kesling, R.V. 1967. Echinodermata 1 Cystoids. En: R. C. Moore (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part S*. University of Kansas Press and Geological Society of America. Kansas. pp. 85-267.
- Meléndez, B. 1982. *Paleontología T. 1. Parte general e invertebrados*. Paraninfo, Madrid. 720 pp.
- Metschnikoff, V.E. 1881. Über die systematische Stellung von *Balanoglossus*. *Zoologischer Anzeiger* 4: 139-157.
- Mooi, R. y David, B. 1998. Evolution within a bizarre phylum: homologies of the first echinoderms. *American Zoologist* 38: 965-974.
- Mooi, R., Martínez, S. y Parma, S.G. 2000. Phylogenetic systematics of Tertiary Monophorasterid sand dollars (Clypeasteroidea: Echinoidea) from South America. *Journal of Paleontology* 74 (2): 263-281.
- Mooi, R., Rowe, F.W.E. y David, B. 1998. Application of a theory of axial and extraxial skeletal homologies to concentricycloid morphology. En: R. Mooi y M. Telford (editores), *Echinoderms: San Francisco-Proceedings of the 9th International Echinoderm Conference* (San Francisco, 1996). Balkema, Rotterdam. pp. 61-62.
- Moore, R.C., Lalicker, C.G. y Fischer, A.G. 1952. *Invertebrate fossils*. Mc Graw–Hill Book Co., Inc. (editor), New York. 766 pp.

- Mueller, A.H. 1970. Über den Sexualdimorphismus regulären Echinoidea (Echinodermata) der Oberkreide. *Monatsberichte Deutsche Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 12: 923-935.
- Néraudeau, D. y Mathey, B. 2000. Biogeography and diversity of South Atlantic Cretaceous echinoids: implications for circulation patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 156: 71-88.
- Nichols, D. 1962. *Echinoderms*. Hutchinson Ed. Londres. 200 pp.
- Nichols, D. 1967. The origin of echinoderms. *Symposia of the Zoological Society of London* 20: 209-229.
- Nichols, D. 1969. *Echinoderms*. Hutchinson y Co. (editores), Londres. 191 pp.
- Parma, S.G. 1989. El género *Platipygus* (Echinoidea: Cassiduloidea) en el Terciario de la Provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Ameghiniana* 25 (3): 213-224.
- Parma, S.G. y Casadio, S. 2005. Upper Cretaceous-Paleocene echinoids from northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 79 (6): 1072-1087.
- Pearse, V.B. y Pearse, J.S. 1994. Echinoderm phylogeny and the place of concentricycloids. En: B. David, A. Guille, P. Féral y M. Roux (editores), *Echinoderms through time-Proceedings of the 8th International Echinoderm Conference* (Dijon, France, 1993). Balkema, Rotterdam. pp. 121-126.
- Peterson, K.J., Arenas-Mena, C. y Davidson, E.H. 2000. The A/P axis in echinoderm ontogeny and evolution: evidence from fossils and molecules. *Evolution and Development* 2: 93-101.
- Rasmussen, H.W. 1980. Crinoideos del Cretácico Superior y del Terciario Inferior de la Isla Vicecomodoro Marambio (Seymour Island), Antártida. *Contribuciones Científicas del Instituto Antártico Argentino* 4: 79-99.
- Romer, A.S. 1959. *The vertebrate story*. University of Chicago Press, Chicago. 437 pp.
- Romer, A.S. 1966. *Vertebrate paleontology*. University of Chicago Press, Chicago. 468 pp.
- Sabattini, N. y Castillo, E. 1989. Echinodermata blastoidea en el Carbonífero de las Sierras de Tepuel y Languiño, provincia de Chubut (Argentina). *Ameghiniana* 26 (3-4): 219-224.
- Smith, A. 1984. *Echinoid Palaeobiology*. George Allen y Unwin (editores), Londres. 190 pp.
- Smith, A.B. 1988. To group or not to group: taxonomic position of *Xyloplax*. En: A. D. Burke, P. V. Mladenov, P. Lambert y R. L. Parsley (editores), *Echinoderm Biology-Proceedings of the 6th International Echinoderm Conference* (Victoria, Canada, 1987), Balkema, Rotterdam. pp. 17-23.
- Sprinkle, J. y Kier, P.M. 1987. Phylum Echinodermata. En: K. S. Boardman, A. H. Cheaton y A. J. Rowell (editores), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto. pp. 550-610.
- Stokes, R.B. 1975. Royaumes et provinces faunistiques de Crétace établis sur la base d'une étude systématique du genre *Micraster*. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (C) 31: 1-94.
- Strathmann, R.R. 1978. The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates. *Evolution* 32: 894-906.
- Ubaghs, G. 1967. Echinodermata 1 Eocrinoidea. En: R. C. Moore (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part 5*. University of Kansas and Geological Society of America, Kansas. pp. 455-495.
- Ubaghs, G. y Caster, K.E. 1967. Echinodermata 1 Homalozoans. En: R. C. Moore (editor), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part 5*. University of Kansas and Geological Society of America, Kansas. pp. 495-627.
- Wray, G.A. 1999. *Echinodermata*. World Wide Web: <http://tolweb.org/tree?group=Echinodermata> (febrero de 2004).



| Edsel D. Brussa

INTRODUCCIÓN

Los graptolitos son los restos fósiles de organismos coloniales marinos que vivieron durante el Paleozoico (desde el Cámbrico hasta el Carbonífero), a lo largo de aproximadamente 200 m.a. Su denominación deriva del griego (*graphein* = escribir, *lithos* = piedra) en alusión al aspecto de escritura que presentan las colonias sobre las rocas donde se encuentran. Las formas de las mismas son muy diversas; algunas muestran gran complejidad de ramas y otras están formadas por una simple serie lineal de tubos interconectados. Sus restos fósiles miden desde 3-5 mm hasta más de 1 m de longitud y desde 0,1 mm hasta 1-2 mm de ancho. Como no hay registro de las partes blandas del animal graptolito, su anatomía, el modo de crecimiento de la colonia y su función deben deducirse de las partes duras y de la comparación con los animales vivientes supuestamente relacionados.

La mayoría de los graptolitos se hallan sobre las superficies de las rocas como una película carbonosa, a veces destruida y que solo permite observar una impresión de la colonia. Sin embargo estos especímenes, aun aplastados y carbonizados, debido a su abundancia, son útiles para la datación relativa de las rocas sedimentarias y metamórficas de bajo grado. Algunos están preservados en relieve y se pueden recuperar de calizas y *cherts* por medio de ácidos que disuelven la matriz rocosa. Así se obtienen colonias aisladas cuyo estudio permite tener una mayor información de la organización anatómica y la composición química de estos organismos.

MORFOLOGÍA DE LA COLONIA

Cuando observamos un graptolito lo que vemos es la forma general del esqueleto segregado por los miembros de la colonia, denominado **rabdosoma**. Los rabdosomas se originan en

una diminuta y cónica **sícula** con su abertura orientada hacia abajo, en la que presumiblemente vivía un individuo, el **zooide**, producido sexualmente.

A partir de la sícula desarrollan estructuras tubulares, las **tecas**, interconectadas o sobrepuestas en una o más series lineales, cada una de ellas denominada **rama** o **estipe**. Las colonias pueden tener varios estipes o solamente uno. Se estima que cada teca alojaba a un zooide individual que era miembro de la colonia. Se denomina **proteca** a la parte proximal de la teca de un graptolito antes de la diferenciación de la teca siguiente, y **metateca** a la parte distal (Figura 25. 1).

Aparentemente la sícula, asexualmente, daba origen a uno o varios zooides que a su vez producían a uno o más individuos.

En la sícula se distinguen dos partes: la **prosícula** y la **metasícula** (Figura 25. 2). La primera corresponde al sector apical y está formada por material membranoso fino que comúnmente incluye una estructura con forma de varilla, la **varilla espiral**, que se desarrolla hacia abajo del cono desde su ápice. Algunas estructuras filiformes perpendiculares al cono de la abertura pueden estar presentes. La parte inferior de la sícula se denomina **metasícula**. Está formada por el crecimiento de **fuselos** que se van adosando como mitades de anillos. El traslapamiento de los mismos le da aspecto de zigzag (Figura 25. 3). En alguna parte de la sícula se produce un foramen por el que sale el primer brote. En los graptolitos más primitivos este poro se encuentra en la prosícula, mientras que en los más evolucionados se presenta en la metasícula (Figura 25. 4).

A partir del ápice de la sícula se desarrolla una estructura tubular delgada, el **nema**, que se distingue como **vírgula** si está localizado dentro de la colonia o en las paredes del rabdosoma. El nema o la vírgula parecen ser huecos en la mayoría de los graptolitos. La sícula puede presentar ventralmente un proceso espinoso denominado **virguela**. En la aber-

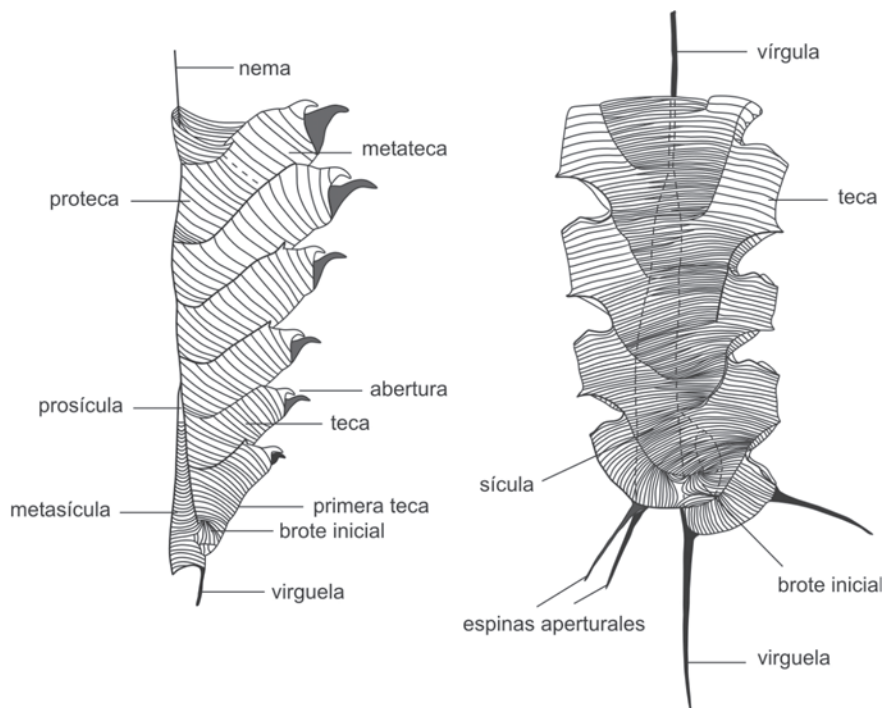


Figura 25. 1. Estructura del esqueleto (rabdósoma) de los graptoloideos mostrando los principales caracteres morfológicos. A la izquierda una forma uniseriada y a la derecha un biseriado, x 7 y x 12 aprox. (modificado de Bulman, 1970).

tura suelen también desarrollar espinas dorsales (Figura 25. 1).

Las tecas de las diferentes colonias pueden tener distinto tamaño y exhibir diversas formas (Figura 25. 5). Algunas presentan tecas de dos tamaños. Las mayores son denominadas **autotecas** y las más pequeñas, **bitecas**.

En las colonias es posible distinguir una parte proximal, en el sector cercano a la sícula y

otra distal, en el más alejado de la misma. Las tecas pueden presentar distintos tamaños y ángulos de curvatura en las diversas partes del rabdósoma. También muestran formas muy variadas y estas diferencias son usadas para la identificación de los géneros y las especies. Las aberturas tecales igualmente exhiben variadas formas y algunas llevan espinas, ganchos o rebordes.

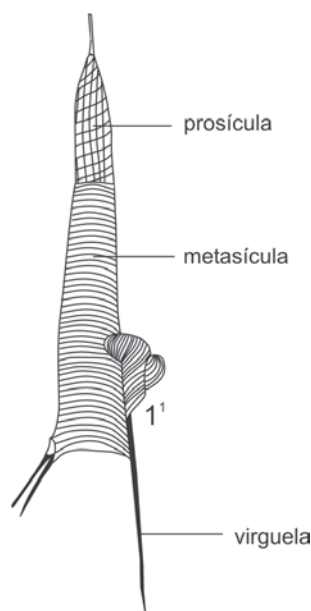


Figura 25. 2. Sícula y primera teca (1') de un rabdósoma de graptolito planctónico mostrando sus principales características, x 35 aprox. (modificado de Mitchell, 1987).

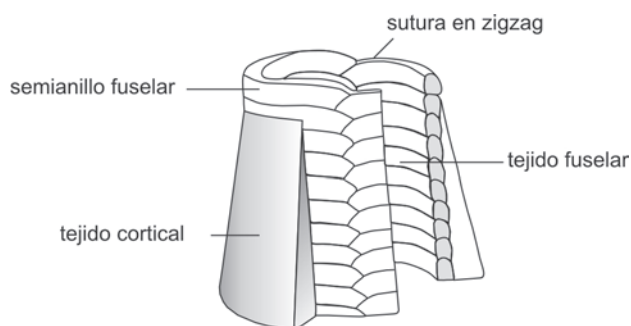


Figura 25. 3. Estructura interna de la pared del esqueleto. Parte del peridermo mostrando el tejido cortical y el modo de crecimiento del tejido fuselar (modificado de Bulman, 1970).

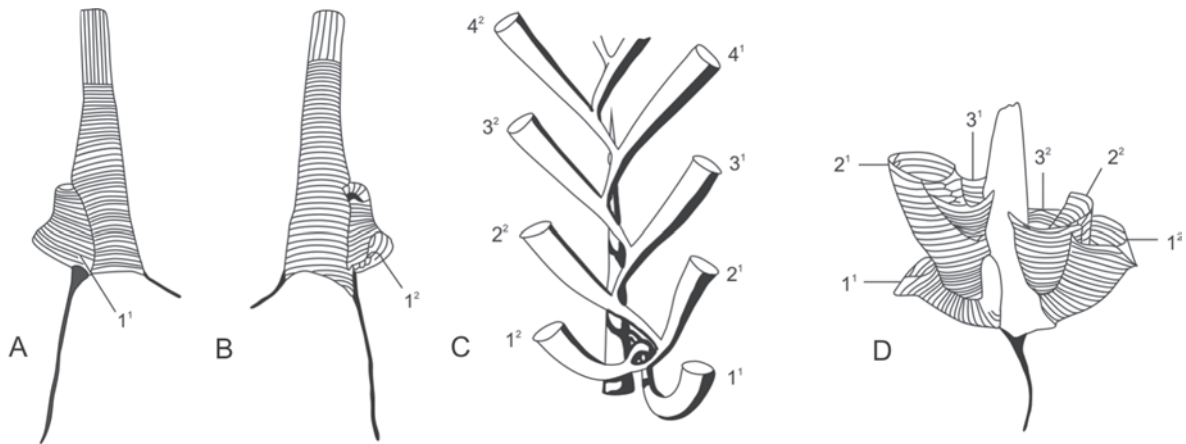


Figura 25. 4. Detalle del desarrollo de las primeras tecas y denominación de las mismas. A-B. vistas de un espécimen de *Geniculogratus pygmaeus* en la fase temprana de formación del foramen de la teca 1²; C. diagrama tecal mostrando las vinculaciones entre las tecas en un espécimen de *Amplexograptus*; D. detalle de un estadio astogenético temprano en un espécimen de *Undulograptus* mostrando la denominación de las tecas. Las tecas son numeradas de manera convencional indicando su orden de brotación en las diferentes series.

Los graptolitos se orientan ubicando el ápice de la sícula hacia arriba. De esta manera, si los estipes se dirigen hacia abajo y las aberturas tecales están enfrentadas, se denominan **pendientes**; si los estipes se desarrollan normales a la sícula se llaman **horizontales**. Los rabdosomas son **reclinados** cuando los estipes se dirigen hacia arriba pero no se tocan. Si están orientados hacia arriba y la vírgula se halla rodeada, se denominan **escandentes**. Son

declinados cuando las ramas están colgando debajo de la sícula, manteniendo un ángulo inferior a 180° entre sus lados ventrales, y **deflexos** cuando la orientación es similar a la anterior, pero con la porción distal de los estipes tendiendo a la horizontal (Figura 25. 6).

Hay rabdosomas escandentes biseriados y uniseriados, de acuerdo a si tienen una serie doble o simple de tecas orientadas hacia arriba. También se pueden disponer de manera

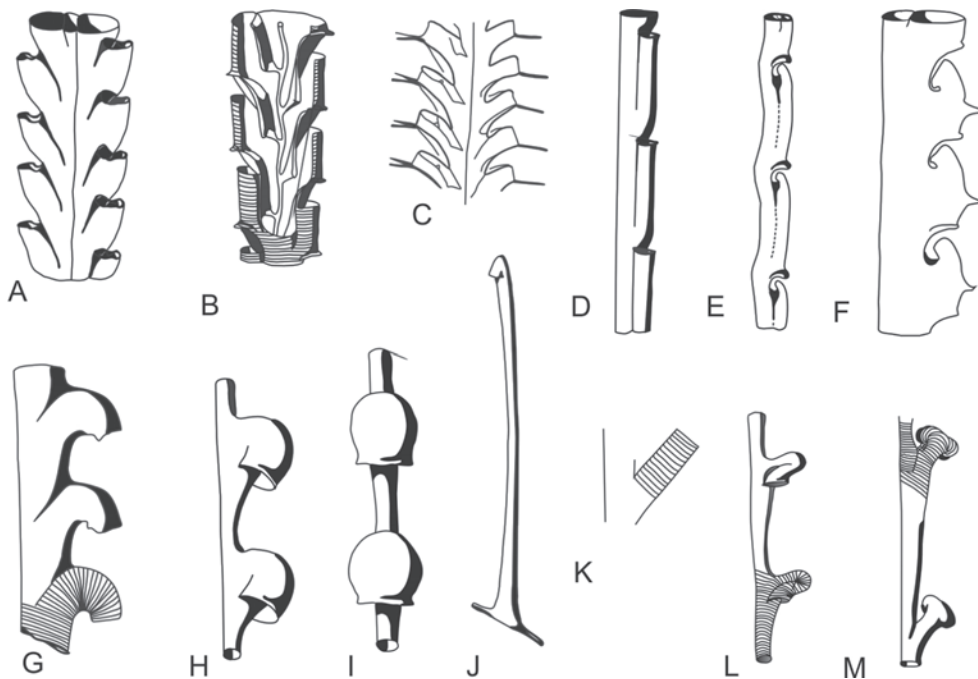


Figura 25. 5. Morfología de las tecas. A. *Glyptograptus*, B. *Climacograptus*, C. *Lasiograptus*, D. *Leptograptus*, E. *Dicellograptus*, F. *Dicranograptus*, G-M. tipos de tecas en monograptidos: G. ganchuda abierta (*Monograptus priodon*), H-I. lobulada (*M. lobiferus*), J. aislada (*Rastrites*), K. simple (*M. cyphus*), L. ganchuda apretada (*M. knockensis*), M. auriculada (*Cucullograptus*) (modificado de Bulman, 1970).

triseriada o cuadriseriada, pero son menos frecuentes.

PERIDERMIS

El **peridermo** es el material membranoso preservado que compone al radosoma fosilizado de los graptolitos. El mismo ha sido minuciosamente estudiado, ya que las características de su estructura podrían indicar las potenciales relaciones entre los graptolitos y otros organismos vivos. Durante mucho tiempo se pensó que el peridermo era de naturaleza quitinosa, sin embargo, su constitución es escleroproteínica. Los estudios con microscopio electrónico revelaron que está compuesto de fibrillas, algunas muy similares a las del colágeno, reconocidas en otros grupos animales.

La fotografía con microscopio electrónico de transmisión en especímenes de dendroideos y graptoloideos muy bien preservados, determinó que los tejidos tienen características estructurales y químicas diferentes. El peridermo de

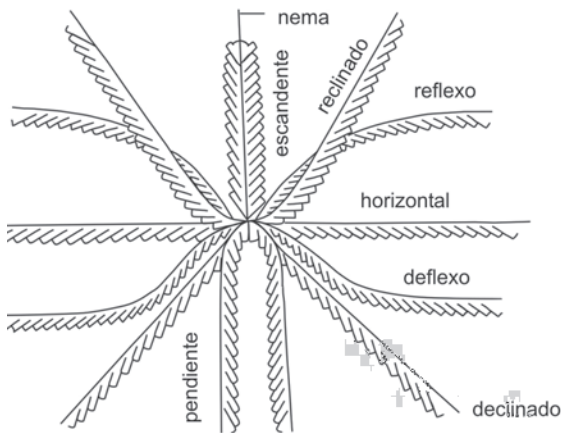


Figura 25. 6. Orientación de los estipes en los radosomas.

todas las tecas, incluso el de la metasícula, está formado por dos tipos de tejidos peridermales distintos: uno, interno, denominado **tejido fuselar** compuesto por semianillos (**fuselos**) que se sueldan en zigzag y el otro, externo (**tejido cortical**) formado por bandas que se entrecruzan para darle mayor resistencia a la colonia (Figura 25. 3).

Los graptolitos planctónicos tienen relativamente menos series de bandas de tejido cortical que los bentónicos. El de estos últimos puede ser más grueso que el fuselar, mientras que en la mayoría de los planctónicos, suele ser más delgado.

SISTEMÁTICA

A través del tiempo, los graptolitos fueron interpretados de diferentes maneras. Linneo en 1735 (*Systema Naturae*) los había atribuido a estructuras inorgánicas, mientras que Brongniart (1828) los consideró vegetales. También se los vinculó con el phylum Cnidaria hasta que Kozłowski (1938) rechazó dicha postura y destacó el gran parecido entre los graptolitos y *Rhabdopleura*, un pequeño organismo colonial actual. De esta manera, a los graptolitos se los considera relacionados con los pterobranquios y por lo tanto, integrantes del phylum Hemichordata, clase Graptolithina. Aun así, se han formulado reservas sobre la asignación a dicho phylum, debido al desconocimiento de la embriología y los tejidos blandos de los graptolitos pero, dadas las similitudes existentes entre la organización de las colonias y los esqueletos de estos dos grupos de invertebrados, se infiere que ambos se hallarían estrechamente relacionados.

El phylum Hemichordata incluye a las clases Enteropneusta y Pterobranchia, con representantes vivientes, y la clase Graptolithina, extinta, y de gran interés paleontológico, espe-

Cuadro 25. 1. Sistemática de la Clase Graptolithina.

Phylum Hemichordata	
Clase Enteropneusta	Holoceno
Clase Pterobranchia	Cámbrico-Holoceno
Clase Graptolithina	
Orden Dendroidea	Cámbrico Medio-Carbonífero/Pennsylvaniano
Orden Camaroidea	Cámbrico Tardío-Ordovícico Temprano
Orden Crustoidea	Ordovícico Temprano-Silúrico Tardío
Orden Stolonoidea	Cámbrico Tardío-Ordovícico Temprano
Orden Tuboidea	Cámbrico Tardío-Silúrico Tardío
Orden Graptoloidea	Ordovícico Temprano-Devónico Temprano

cialmente sus órdenes Dendroidea y Graptoloidea (Cuadro 25.1).

PHYLUM HEMICHORDATA

Organismos marinos, vermiformes, con el cuerpo dividido en proboscis (protosoma), collar (mesosoma) y tronco (metasoma). Tienen simetría bilateral, hendiduras faríngeas, sistema circulatorio abierto y carecen de aparato excretor. Constituyen el phylum vivo más próximo a los cordados. Son animales cavadores que habitan en galerías con forma de U, revestidas de una secreción mucosa. Comprenden formas coloniales y solitarias. Cámbrico-Holoceno. Incluye a 3 clases.

CLASE ENTEROPNEUSTA

Hemicordados solitarios, de cuerpo blando y alargado, sin cobertura proteica, popularmente denominados «gusanos bellota». Longitud frecuente entre 1 y 50 cm, los más largos (*Balanoglossus*) superan los 2 m. Habitan en ambientes marinos someros, enterrados en el fango, unos pocos debajo de las piedras o conchillas. Carecen de un registro fósil demostrable, si bien muchos tubos encontrados en las pelitas de ambientes marinos someros podrían ser remanentes de la actividad de enteropneustos. Holoceno (Figura 25. 7).

CLASE PTEROBRANCHIA

Hemicordados marinos, coloniales o con los zooides sueltos y formando agregados, que secretan una cobertura tubular proteica. Las colonias o agregados pueden alcanzar varios centímetros de diámetro y hallarse incrustando conchillas, rocas u otros sustratos firmes.

El zooid mide entre 1 y 3 mm de longitud y su cuerpo consiste en un disco preoral (protosoma) anterior, un lofóforo medio y un pedúnculo que contiene el tracto digestivo, por me-

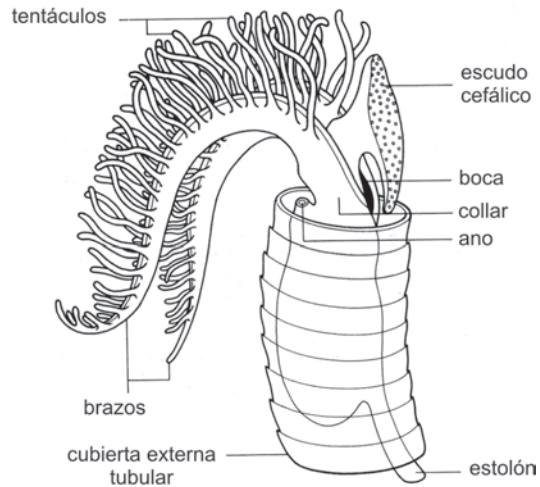


Figura 25. 8. Zooid del pterobranquio *Rhabdopleura*, ubicado en el extremo externo de su autoteca, mostrando los principales caracteres externos. La autoteca tiene aproximadamente 0,3 mm de diámetro (modificado de Bulman, 1970).

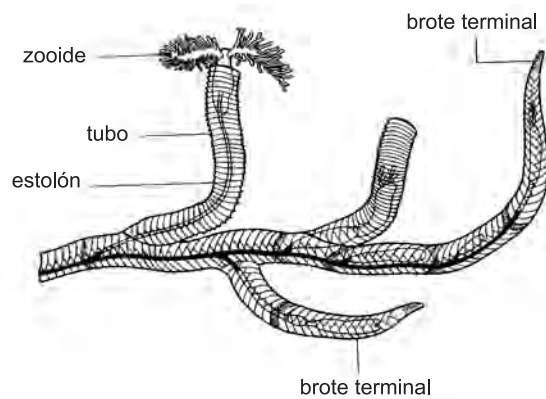


Figura 25. 9. Parte de una colonia de *Rhabdopleura* mostrando los zooides, brotes y estolón (modificado de Bulman, 1970 y Berry, 1987).

dio del cual, el individuo se puede fijar. El lóbulo o disco preoral secreta el **cenecio** o esqueleto de la colonia.

El carácter más conspicuo es la estructura del lofóforo, desarrollada a partir del segmento

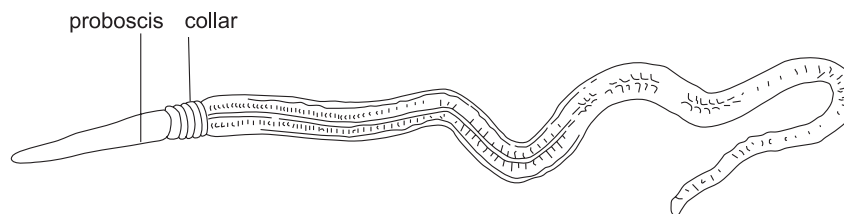


Figura 25. 7. Enteropneusto: morfología externa.

mesosomal, que le brinda una pronunciada simetría bilateral. Se compone de dos brazos ciliados en *Rhabdopleura* (Figuras 25. 8 y 9) y por varios en *Cephalodiscus*.

Como fósiles son raros; dentro de los primeros registros, correspondientes al Cámbrico, hay menciones en Tasmania y China; en el Ordovícico Inferior del hemisferio norte se hallaron *Rhabdopleuroides*, *Pterobranchites* y *Eocephalodiscus*, mientras que tubos atribuidos a *Rhabdopleura*, actualmente viviente, se encuentran en el Terciario Inferior. Cámbrico-Holoceno (Figuras 25. 8 y 9)

CLASE GRAPTOLITHINA

Hemicordados coloniales; colonias formadas por una o más ramas que pueden presentarse como incrustaciones. Los zooides comúnmente se hallan dispuestos en series lineales o en ramas (**estipes**), algunos agregados irregularmente. Las ramas pueden tener entre 5 y 10 cm de largo y 0,5 a 2 mm de ancho. Las partes es-

queletales, en vida, habrían tenido composición proteica. Incluyen por lo menos a 6 órdenes, diferenciados principalmente por la forma de las tecas y la presencia o ausencia de un sistema estolonar rígido. Cámbrico Medio-Carbonífero Tardío (Pennsylvaniano).

Orden Dendroidea

Graptolitos ramificados, a veces conectados lateralmente por **disepimientos** o tubos cortos y delgados de tejido cortical, que pueden tener una distribución regular o irregular; colonias generalmente de forma arborescente. Estipes caracterizados por autotecas, bitecas y **estolotecas**. Las últimas contienen al estolón principal encargado de generar por brotación dos zooides, el de mayor tamaño alojado en la autoteca y el menor, en la biteca. Estos brotes se disponen regularmente en triadas, lo que se conoce como **Regla de Wiman**. La mayoría de los dendroideos habrían constituido colonias bentónicas sésiles, de forma cónica y hábito ramoso, en aguas relativamente someras. Su clasificación es compleja dado lo difícil que re-

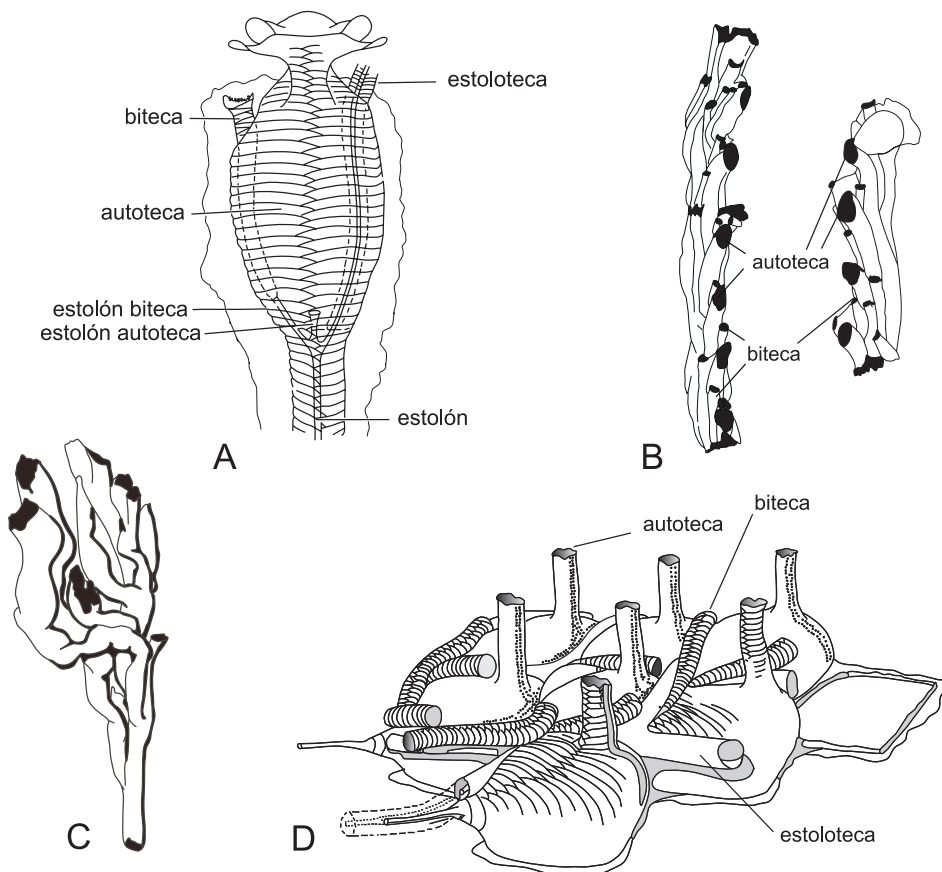


Figura 25. 10. Características morfológicas de los órdenes de graptolitos menos representados. A. reconstrucción de parte del rhabdosoma de un crustoideo basado en *Bulmanicrusta* (x 40); B. detalle de las autotecas y bitecas de un tuboideo, *Reticulograptus* (x.35); C. detalle del estolonoideo *Stolonodendrum* (x 25); D. reconstrucción del camaroideo *Bithecocamara* (x 55) (modificado de Bulman, 1970).

sulta observar el detalle estructural del arreglo tecal, conociéndose unos 30 géneros. Cámbrico Medio-Carbonífero Tardío (Pennsylvaniano) (Figura 25. 17).

Orden Tuboidea

Graptolitos bentónicos, sésiles, mayormente incrustantes, algunos con estipes erectos. Estas colonias habrían tenido una estructura basal discoidal adherida al sustrato. Su morfología es similar a la de los dendroideos, con autoteca y biteca distribuidas irregularmente y estoloteca aparentemente ausente o confinada al disco incrustante. Las **conotecas** son estructuras cónicas pequeñas, con abertura en el ápice, presentes en varios géneros. Cámbrico Tardío-Silúrico Tardío (Figura 25. 10 B).

Orden Camaroides

Rabdosomas incrustantes con autotecas, bitecas y estolotecas. Las autotecas diferenciables en proximales (globosas con estructura de bulbo, correspondientes a la parte incrustante) y distales (más pequeñas y erectas, a modo de tubos, a partir de la porción globosa). Aparentemente endémicos de una región de Polonia. Cámbrico Tardío-Ordovícico Temprano (Figura 25. 10 D).

Orden Crustoidea

Rabdosomas incrustantes con morfología similar a los dendroideos, con autoteca, biteca y estoloteca. Las autotecas son globosas en la porción proximal y se contraen en la base de la distal; las aberturas presentan un repliegue y nacen a partir de un corto cuello. Aparentemente endémicos de una región de Polonia, solo se co-

nocen por restos fragmentarios. Ordovícico Temprano-Silúrico Tardío (Figura 25. 10 A).

Orden Stolonoidea

Graptolitos incrustantes o sésiles, con estolotecas muy desarrolladas e irregularmente divididas. El extraordinario desarrollo de los estolones los distingue claramente de los restantes órdenes de la clase. Aparentemente endémicos de una región de Polonia. Cámbrico Tardío-Ordovícico Temprano (Tremadociano) (Figura 25. 10 C).

Orden Graptoloidea

Graptolitos planctónicos muy variables en su tamaño y forma. Algunas colonias formadas a partir de una serie lineal simple de tecas, otras con numerosos estipes, algunas espiraladas, otras con bifurcaciones, o en forma de pétalos. La mayoría de las colonias miden pocos centímetros de longitud pero algunas alcanzan hasta 1 m. Ordovícico Temprano-Devónico Temprano (Figura 25. 18). Estos graptolitos son los que usualmente vienen a la memoria cuando se designa el término graptolito.

Los especialistas reconocen numerosas divisiones (subórdenes, familias) dentro de este orden, las que varían según los criterios de los autores.

PALEOECOLOGÍA

Los graptolitos pueden ser agrupados en tres tipos básicos de acuerdo a su aparente modo de vida. La mayoría parecen haber sido planctónicos porque tienen una distribución mun-

	ZONAS DE ALTA PRODUCTIVIDAD	PROFUNDIDAD	BIOTOPOS	EJEMPLOS DE TAXONES
	Zona fótica, turbulenta, rica en fitoplancton 0-150m	Epipelágico	Biotopo de aguas someras	<i>Monograptus priodon</i> , <i>Dicranograptus nicholsoni</i> , <i>Araenograptus</i> , <i>Rhabdinophora f. flabelliformis</i> , <i>Tetragraptus serra</i> .
	Zona de oxígeno mínimo, rica en nutrientes. 150-1000 m	150-200 m Mesopelágico	Biotopo de aguas profundas	<i>Pterograptus</i> , <i>Paraglossograptus</i> , <i>Isograptus</i> , <i>Hunnegraptus</i> , <i>Staurograptus</i> , <i>Sigmagraptus</i> , <i>Pseudisograptus</i> , <i>Paradelograptus</i> .
	Anóxico, anaeróbico, (sin vida, sulfuro libre)	1000 m Batipelágico		

Figura 25. 11. Detalle de la plataforma y del talud en un margen continental ordovícico con desarrollo de una zona de oxígeno mínimo. Se muestran las zonas de alta productividad dentro de la columna de agua, zonas batimétricas, biotopos de graptolitos de acuerdo a la profundidad y una selección de las principales especies representando los dos biotopos principales (modificado de Cooper *et al.*, 1991; Lenz *et al.*, 1993; Golman *et al.*, 1995 y Cooper, 1999).

dial y comúnmente se hallan en rocas oscuras, ricas en componentes orgánicos que fueron depositadas en ambientes anóxicos. Aquellos graptolitos con forma de arbustos o redes habrían sido bentónicos. Algunos pudieron ser incrustantes si nos basamos en el detalle de sus estructuras esqueléticas.

Los dendroideos posiblemente fueron bentónicos sésiles que se fijaban al sustrato por medio de un disco de adherencia o de un sistema radicular. Estos graptolitos están frecuentemente asociados con faunas que indican ambientes bien oxigenados, y es común encontrarlos en calcarenitas.

Otros aparentemente vivieron en o cerca de la superficie del mar porque son encontrados en tipos de rocas diferentes, tanto de ambientes someros de plataforma como de talud. Los graptoloideos posiblemente tuvieron una zonación en profundidad similar a la de cierto plancton moderno, aunque en la actualidad los restos de aquellos que flotaban en la superficie suelen hallarse asociados con otros de depósitos de aguas profundas, debido a la mezcla de sus respectivas colonias producida después de su muerte (Berry, 1987).

Recientemente, Cooper (1998) actualizó la interpretación de los distintos factores que pudieron influir en la distribución de los graptolitos del Ordovícico Temprano y que fueron analizados previamente por Cooper *et al.* (1991). El análisis comprende a tres grupos principales relacionados con la profundidad. El primero (**biofacies de isograptidos**) es reconocido solamente en sedimentos de aguas profundas

(zonas mesopelágica y posiblemente, batipelágica); el segundo (**biofacies de didymograptidos**) hallado en sedimentos de aguas someras, de plataforma interna, aparentemente habría estado controlado por las características de la masa de agua; el tercero es hallado tanto en sedimentos de aguas profundas como someras. Se conocen especies de aguas someras, correspondientes a didymograptidos, diplograptidos, filograptidos y tetragraptidos, que pueden hallarse presentes en ambas biofacies (Cooper, 1998) (Figuras 25. 11 y 12).

La presencia de graptoloideos en faunas bentónicas y su distribución en relación a líneas de costa, áreas de plataforma y posibles taludes de mares ordovícicos y silúricos, sugiere que estos organismos se hallaban mucho más diversificados en la parte externa de las plataformas.

La abundancia y diversidad de los graptolitos a lo largo de los márgenes continentales se puede explicar por analogías con las formas planctónicas actuales, donde las corrientes ascendentes o corrientes de *upwelling* ricas en nutrientes, originan zonas de gran productividad como aquellas del Pacífico occidental y Atlántico norte, en las que el plancton es muy abundante. Este efecto puede ser más marcado en el biotopo de aguas profundas, pero parece también afectar, en cierto grado, al de aguas someras (Berry *et al.*, 1987; Finney y Berry, 1997; Cooper, 1998).

Los graptoloideos encontrados en rocas formadas en áreas de plataforma interna o ambientes deltaicos difieren de los hallados para

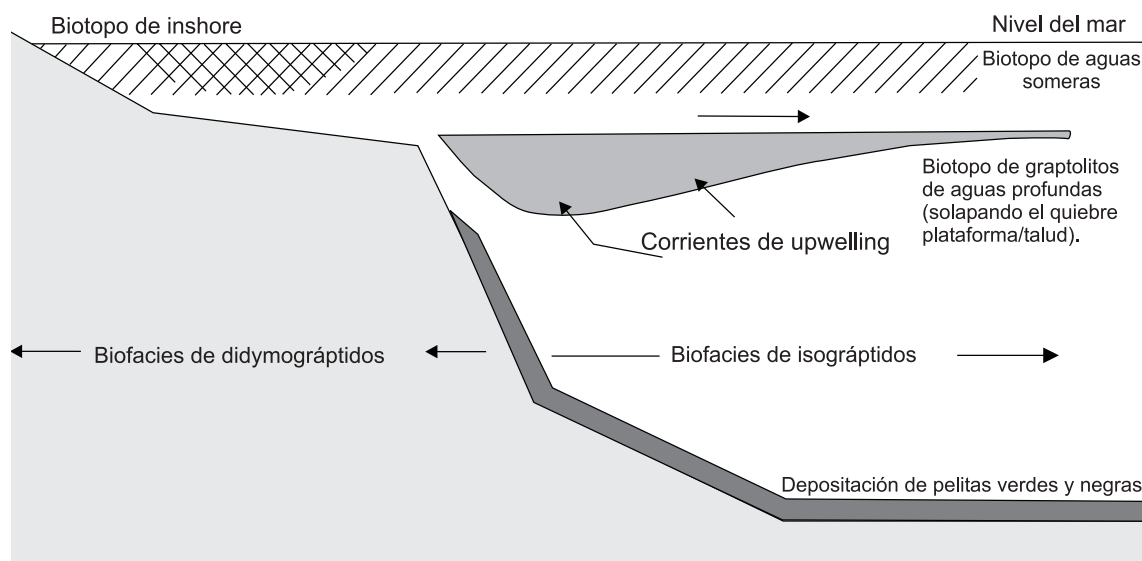


Figura 25. 12. Modelo del hábitat de los graptolitos respecto a la profundidad mostrando los distintos biotopos (modificado de Cooper, 1999).

la misma edad en áreas de plataforma externa. Estos graptoloideos de plataforma interna pudieron haber estado limitados a ciertas masas de agua que tenían propiedades físicas y químicas que diferían de aquellas de océanos más abiertos.

Los patrones de distribución exhibidos por los graptolitos planctónicos, junto con la información de los medios depositacionales, son útiles para interpretar los ambientes de los océanos antiguos.

El estudio de las asociaciones de graptolitos, debería incluir la información sedimentológica con las características hidrodinámicas de las unidades investigadas. La información estrictamente paleontológica, si bien permite efectuar la identificación de un biotopo particular, como indicadora de una profundidad específica y de la interpretación ambiental de los estratos que los componen, puede llegar a ser difícil.

MORFOLOGÍA FUNCIONAL DE LOS GRAPTOLOIDEOS

Los graptolitos planctónicos (graptoloideos) exhiben ciertos caracteres morfológicos que les pudieron haber permitido mejorar la flotación o al menos, retardar el hundimiento. El peridermo generalmente parece haber sido blando y de bajo peso. Buena parte del mismo es tejido fuselar y en su mayoría tiene aspecto esponjoso.

Las largas espinas que se prolongan desde la superficie externa del peridermo, en algunos rabdosomas, y el entramado que forma una estructura de red encontrado por fuera del peridermo principal, en ciertos taxones, pudieron haber ayudado a la flotación. De mayor significado potencial para ésta son las estructuras en forma de paleta o veleta en los extremos del nema en algunas colonias inmaduras y en la punta de la vírgula de algunos taxones, principalmente de aquellos con rabdosomas biseriados escandentes. Si estas estructuras hubieran estado llenas con gas, podrían haber sido de gran ayuda para la flotación. Los bulbos observados en los extremos de la vírgula de las colonias maduras posiblemente servían potencialmente como paletas para controlar la orientación de la colonia.

Unos pocos graptoloideos tienen rabdosomas helicoidales o espiralados (Figura 25. 13). Sus zooides pudieron haber desarrollado una actividad suficiente para lograr que la colonia girara permitiendo un mayor pasaje de agua, con el fin de obtener los alimentos requeridos.

Los zooides en algunas colonias habrían actuado de acuerdo a la posición de ésta en la columna de agua. Algunos graptolitos quizás experimentaron migraciones diurnas, similares a aquellas de cierto zooplancton moderno. Además, los zooides en determinadas colonias pudieron haber funcionado colectivamente de manera similar a grupos de zooides en colo-

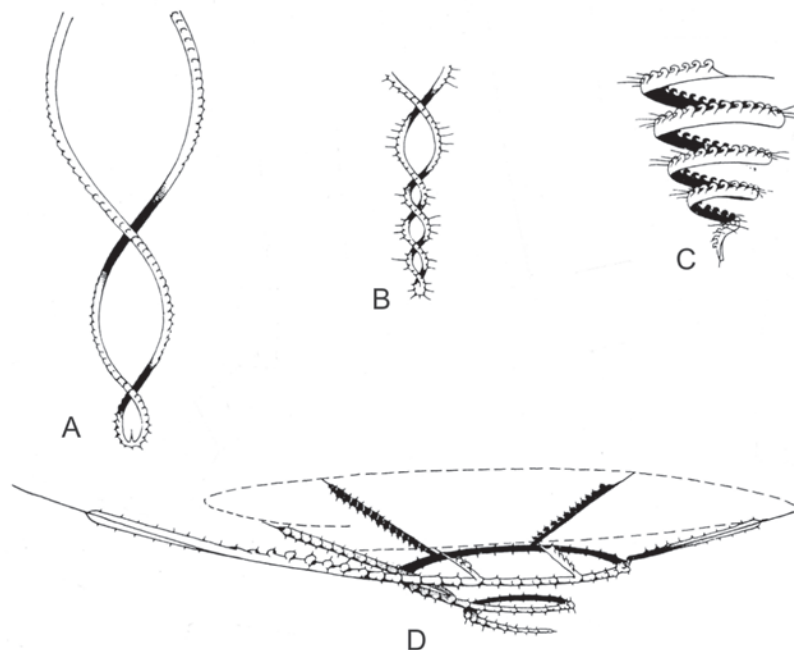


Figura 25. 13. Las formas de algunos graptolitos sugieren que podrían haber rotado como espirales mientras vivían (modificado de Bulman, 1970).

nias de sifonóforos, dando acción propulsora propia a la misma. Si ésto fue así, ciertos graptolitos habrían tenido vida neotónica.

Existen graptoloideos en los que se observan flotadores o extensiones que modifican las estructuras de la colonia con el objetivo de facilitar la flotación. No es muy frecuente, pero a veces se presenta un sistema de flotación común, denominado **sinrabdosoma**, que reúne a varios graptolitos.

Las aberturas tecales pueden ser espinosas, ganchudas y estar fuertemente curvadas. Estas variaciones en la forma posiblemente proveían de protección a los zooides.

PALEOBIOGEOGRAFÍA

La mayoría de las especies de graptolitos son pandémicas y se hallan en todo tipo de facies. Generalmente, se encuentran en depósitos sedimentarios de pocos centímetros de espesor, separados por niveles estériles o de escaso contenido fósil. Por otra parte, dichas capas contienen a una pequeña proporción de la asociación, la que frecuentemente está integrada por pocas especies (Cooper *et al.*, 1991). Ellas debieron haber habitado en la zona epipelágica y haber sido tolerantes a diferentes temperaturas (euritermas), aun en tiempos de gran provincialismo; no obstante, habrían existido especies sensibles a las diferencias de temperatura (estenotermas) (Cooper *et al.*, 1991).

Durante el Paleozoico Temprano, especialmente en el Ordovícico, los graptolitos experimentaron un gran provincialismo, reconociéndose a las Provincia Pacífica (baja latitud) y Atlántica (alta latitud), ambas conteniendo a las biofacies de didymograptidos e isograptidos. En latitudes intermedias, como Escandinavia y el noroeste argentino, existe una mezcla de representantes de dichas provincias. Sin embargo, el provincialismo podría ser menor de lo estimado y la mayor abundancia de fauna pacífica que atlántica se debería a la escasez de localidades con graptolitos en los ambientes de plataforma externa (Cooper *et al.*, 1991) (Figura 25. 14).

Entre los factores que pudieron influir en esta diferenciación faunística, Cooper *et al.* (1991) mencionan los siguientes:

- Corrientes oceánicas y características de la masa de agua.
- Gradientes latitudinales de la temperatura superficial del agua. Skevington (1973) mostró, para las reconstrucciones paleogeográficas del Ordovícico, que las faunas de la Pro-

vincia Pacífica se encuentran comprendidas en un cinturón de baja latitud (entre los 30°N y 30°S), mientras que la fauna atlántica se desarrolla en latitudes más altas. La Provincia Atlántica o Europea (Gran Bretaña, Francia, República Checa, España y norte de África) está caracterizada por una baja diversidad específica mientras que la Provincia Pacífica (Australia, Nueva Zelanda, América del Norte, Kazakhstán, norte de China, sur de China y la Precordillera argentina), presenta una diversidad más alta. Muchas de las especies de esta última provincia estuvieron restringidas a bajas latitudes.

c. Distribución en base a la profundidad, como se explicó en Paleocología.

d. Separación entre masas de agua de plataformas oceánicas (efecto de límite continental). Este efecto explica por qué, a pesar de que en la actualidad muchas especies del zooplancton viven en profundidades relativamente someras (zona eufótica), no penetran (o solo lo hacen raramente) en aguas de plataforma. Dicha separación se debería a un contraste en salinidad, turbidez y distribución del fitoplancton.

Aun considerando que el provincialismo en los graptolitos alcanzó un máximo en el Arenigiano tardío-Llanvirniano temprano, Maletz y Mitchell (1995) sugirieron que el endemismo del Llanvirniano no habría sido tan marcado como fuera originariamente pensado. Diferentes autores propusieron la existencia de una región de mezcla de faunas atlánticas y pacíficas, desarrollada en latitudes intermedias. En Baltoscandia, taxones con afinidades pacíficas como las especies del grupo de *Isograptus victoriae*, *Apiograptus*, *Goniograptus* y *Phyllograptus nobilis* están asociados a otras restringidas al dominio atlántico como el grupo de *Azygograptus suecicus*, *Didymograptus (Expansograptus) hirundo*, el grupo de *Didymograptus murchisoni*, corymbograptidos pertenecientes al grupo de *Baltograptus deflexus* y *Gymnograptus* (Cooper *et al.*, 1991). En el sudoeste de China (región de Yangtsé) varios autores (Mu *et al.*, 1979 y Chen, 1994) asignaron afinidades atlánticas a la graptofauna. Sin embargo, Chen (1994) propone la hipótesis de que algunos taxones pacíficos invadieron la Provincia Atlántica durante el Arenigiano temprano a medio. La situación de Baltoscandia y la región de Yangtsé es consistente con la localización paleogeográfica de ambas regiones (Cooper *et al.*, 1991).

Una situación similar con mezcla de taxones de las Provincias Atlántica y Pacífica asociados con formas pandémicas fue reconocida en los niveles inferiores de la Formación Acoite de la Cordillera Oriental, en el noroeste argen-

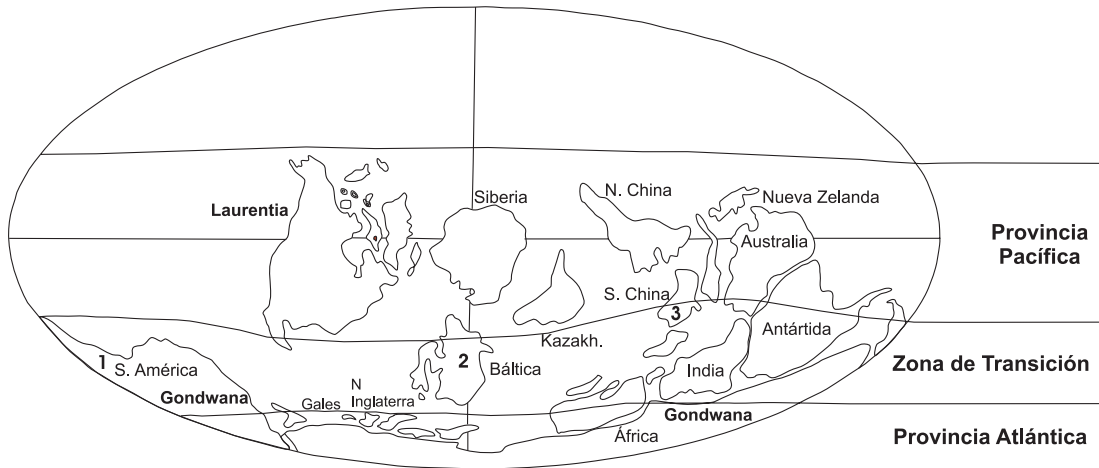


Figura 25. 14. Reconstrucción paleogeográfica del Ordovícico Temprano (Arenigiano). Obsérvese la distribución de las provincias de graptolitos y en particular, la zona de transición que involucra a la Cordillera Oriental (noroeste argentino) (1); Báltica (2) y la Provincia China de Yangtsé (3) (modificado de Cocks y Fortey, 1990; Cooper *et al.*, 1991 y Toro, 1994).

tino (Toro, 1994). Esta mezcla está representada por la coexistencia de tetragráptidos de afinidades pacíficas como *Tetragraptus approximatus* y *Tetragraptus akzharensis* con *Didymograptus* (s.l.) *protobalticus*, *Baltograptus vacillans* y *B. deflexus*, característicos de la Provincia Atlántica. La presencia de formas que solo fueron encontradas en la región china de Yangtsé y numerosas especies comunes con Baltoscandia es significativa. Esto sugiere una estrecha relación entre los graptolitos del noroeste argentino y aquéllos de ambas regiones consideradas como provincias de mezcla y localizadas en la zona transicional de latitudes intermedias.

La mayoría de los graptolitos del Famatina (Argentina) son pandémicos, y a ellos se asocian formas reconocidas en Baltoscandia y especies de las Provincias Atlántica y Pacífica. En la Cordillera Oriental y en el Famatina, como en la Puna argentina, se observa la mezcla de afinidades pacíficas y atlánticas junto a la presencia de especies de Baltoscandia, lo que sugiere una estrecha relación paleogeográfica entre estas regiones perigondwánicas durante el Arenigiano inferior a medio.

Las asociaciones de graptolitos ordovícicos de la Precordillera presentan afinidades pacíficas y están estrechamente relacionadas con la historia paleogeográfica de esta cuenca (Benedetto *et al.*, 1991). Entre el Arenigiano medio al superior las graptofaunas de las zonas de *Isograptus victoriae maximus*, *Oncograptus*, *Cardiograptus* y *Undulograptus austrodentatus* muestran la diversidad exhibida por la fauna de la biofacies de isograptidos de la Provincia Pacífica. Los principales componentes de esta provincia son los isograptidos del grupo de *Isograptus victoriae* y especies de los géneros *Paraglossograptus*, *Oncograptus*, *Exigraptus*, *Pseudisograptus* y

Zygoagraptus, entre otros (Brussa, 1994; Maletz y Ortega, 1995).

Los taxones de la Provincia Atlántica como *Hustedograptus* y *Pseudoclimacograptus angulatus* aparecen durante el Llanvirniano temprano. Los graptolitos registrados en las zonas de *Nemagraptus gracilis* y *Climacograptus bicornis* en diferentes unidades de la Precordillera argentina son cosmopolitas.

Los graptolitos del Caradociano medio a Ashgilliano (Hirnantiano) incluyen a una graptofauna con baja diversidad, en la que faltan las formas endémicas de Laurentia sugiriendo que la Precordillera ya no se encontraba ocupando bajas latitudes.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los graptolitos planctónicos juegan un papel muy importante en la estratigrafía. La distribución vertical de las graptofaunas y, en especial, las formas guías son utilizadas en bioestratigrafía de alta resolución permitiendo reconocer límites entre las diferentes unidades estratigráficas a distinta escala, y colaborando en el reconocimiento de estratotipos. Por un lado, su valor como indicadores bioestratigráficos se debe a que su forma de vida permite una amplia distribución. Por otra parte, las graptofaunas tienen una gran variación en corto tiempo y de esta manera, el biocrón de muchas especies es breve (Fig. 25. 15).

La expansión en la riqueza de especies y los cambios en la estructura de la colonia en los diferentes intervalos indican distintos eventos evolutivos. Por ejemplo, en el Ordovícico Medio el registro de los diplográptidos y su evolución corresponde a uno de los mayores

SISTEMA		BIOZONAS DE GRAPTOLITOS										
GLOBAL	BRITÁN.	AUSTR.	N. AMER.	PRECORDILLERA		NW ARGENTINO						
ORDOVÍCICO	SUPERIOR	ASHGILLIANO	BOLINDIANO	CINCINNATIANO	<i>N. persculptus</i>							
					<i>N. extraordinarius</i>							
					<i>D. ornatus</i>							
					<i>D. complanatus</i>							
	MEDIO	CARADOCIANO	EASTON.	MOHAWK.	Asociación Innominada							
					<i>C. bicornis</i>							
					<i>N. gracilis</i>							
					<i>H. teretiusculus</i>							
					<i>P. elegans</i>							
		ARENIGIANO	DARRIWILLIANO	WHITEROCKIANO	<i>H. lentus</i>							
					<i>U. dentatus</i>							
					<i>U. austrodentatus</i>							
					<i>Cardiograptus</i>							
					<i>Oncograptus</i>							
INFERIOR	LANCEFIELDIANO	IBEXIANO	BEND.	<i>I. v. maximus</i>								
				<i>D. bifidus</i>								
				<i>B. deflexus</i>								
				<i>P. fruticosus</i>								
				<i>T. akzharensis</i>								
TREMADOCIANO	LANCEFIELDIANO	IBEXIANO	BEND.	<i>T. approximatus</i>								
				<i>T. phyllograptoides</i>								
				<i>A. victoriae</i>								
				<i>H. copiosus</i>								
				<i>A. murrayi</i>								
<i>Kiaerograptus</i>												
<i>Adelograptus</i>												
<i>R. flabelliformis</i>												

Figura 25. 15. Distribución de las biozonas de graptolitos reconocidas en Argentina y su correlación con las series y pisos globales, británicos, australianos y norteamericanos. *A. victoriae*: *Aorograptus victoriae*; *A. murrayi*: *Araenograptus murrayi*; *B.*: *Baltograptus*; *C.*: *Climacograptus*; *D. bifidus*: *Didymograptellus bifidus*; *D.*: *Dicellograptus*; *H. copiosus*: *Hunnegraptus copiosus*; *H. lentus*: *Holmograptus lentus*; *I. v.*: *Isograptus victoriae*; *N. gracilis*: *Nemagraptus gracilis*; *N.*: *Normalograptus*; *P. fruticosus*: *Pendeograptus fruticosus*; *P. elegans*: *Pterograptus elegans*; *R.*: *Rhabdinopora*; *T.*: *Tetragraptus* (modificado de Brussa, 1994; Toro, 1994; Albanesi y Ortega, 2002, Brussa *et al.*, 2003).

acontecimientos en la historia evolutiva de este grupo. La base de la zona de *Undulograptus austrodentatus*, que señalaría el origen de los graptolitos escandentes biseriados (Chen Xu *et al.*, 1995), ha sido considerada como el nivel límite para una subdivisión global dentro del Sistema Ordovícico. Desde una perspectiva metodológica, elegir intervalos en los que tuvieron lugar amplios cambios en la diversidad y en el diseño de la colonia brinda un conjunto de datos que proveen una oportunidad óptima para obtener resultados fiables e interpretables.

La mayoría de los graptolitos dendroideos habrían vivido fijos en el fondo de plataformas marinas someras y su identificación es dificultosa. Comúnmente se encuentran solo fragmentos de las colonias; su utilidad en correlaciones es por lo tanto limitada.

A pesar de que muchas veces las condiciones de preservación no permiten una identificación a nivel genérico o específico, los graptolitos son casi siempre útiles para inferir edades. Se observa que muchos de los rabdosomas ramosos aparecen en el Ordovícico Temprano, mientras que para el Ordovícico Medio los rabdosomas pendientes y horizontales son reemplazados por otros escandentes y reclinados. Las graptofaunas del Ordovícico y del Silúrico Temprano están dominadas por biseriados y ya para el resto del Silúrico y Devónico, las faunas poseen estipes uniseriados.

La aparición de nuevas especies y la extinción de otras durante el Paleozoico Temprano, llevó al reconocimiento de zonas graptolíticas en los Sistemas Ordovícico, Silúrico y Devónico. Las mismas pueden abarcar entre 1 y 5 m.a. de duración, y debido a la amplia distribución de sus especies son utilizadas en las correlaciones intercontinentales. Si bien estas biozonas tienen un carácter práctico, como todas las unidades estratigráficas, también llevan implícita una significación evolutiva.

Los graptolitos se hallan muy bien representados en el Paleozoico Inferior sudamericano, constituyendo valiosos elementos bioestratigráficos. Su conocimiento ha dado lugar a importantes contribuciones científicas desde el siglo XIX, destacándose entre ellas la de Turner (1960).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

El origen de los graptolitos es desconocido y lo más probable es que se relacionen con los pterobranquios, con los que poseen algunos caracteres comunes. Las relaciones filogenéticas de los pterobranquios con los graptolitos han sido extensamente discutidas a lo largo de las últimas déca-

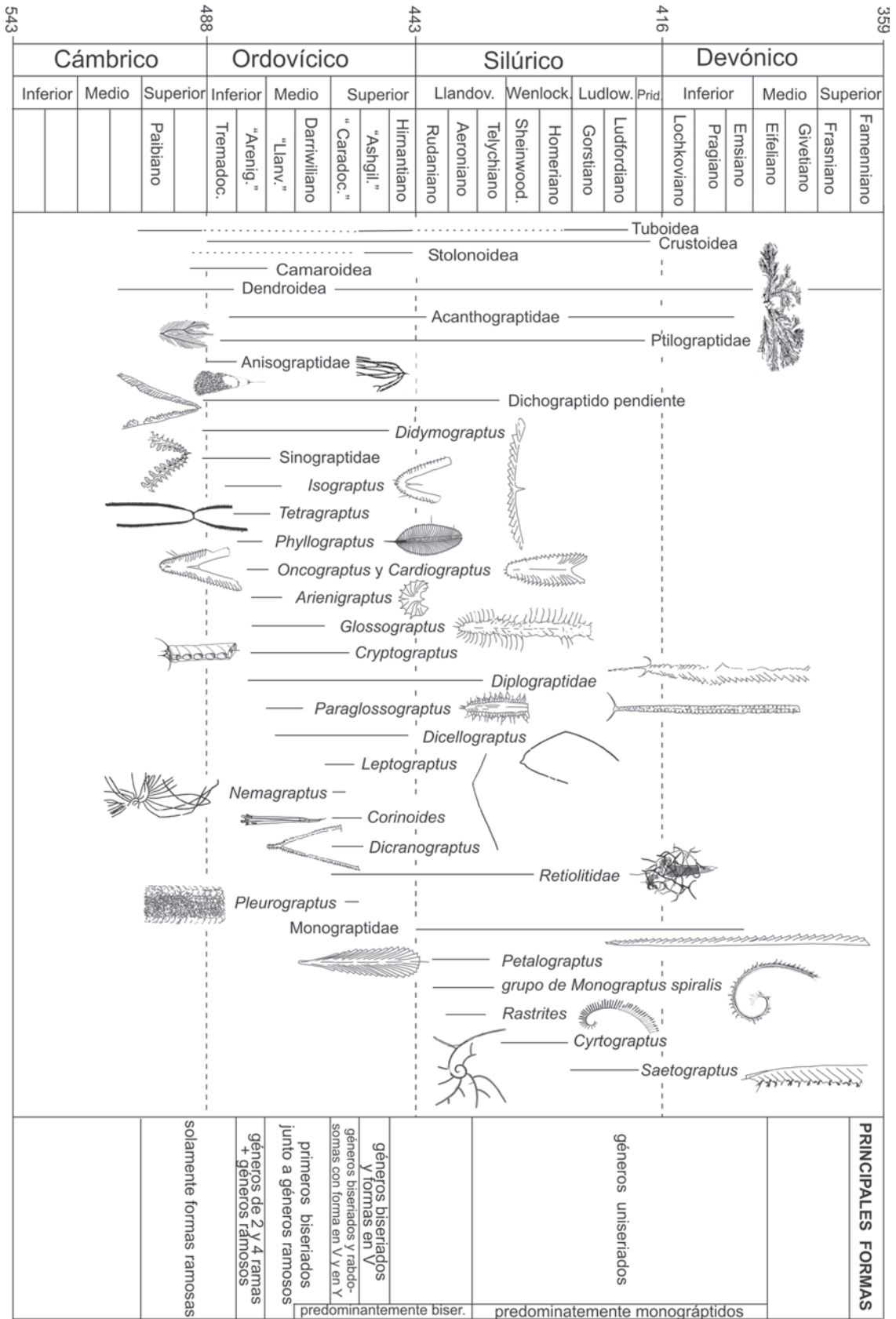


Figura 25. 16. Características y rangos de algunos de los más importantes géneros y familias de graptolitos.

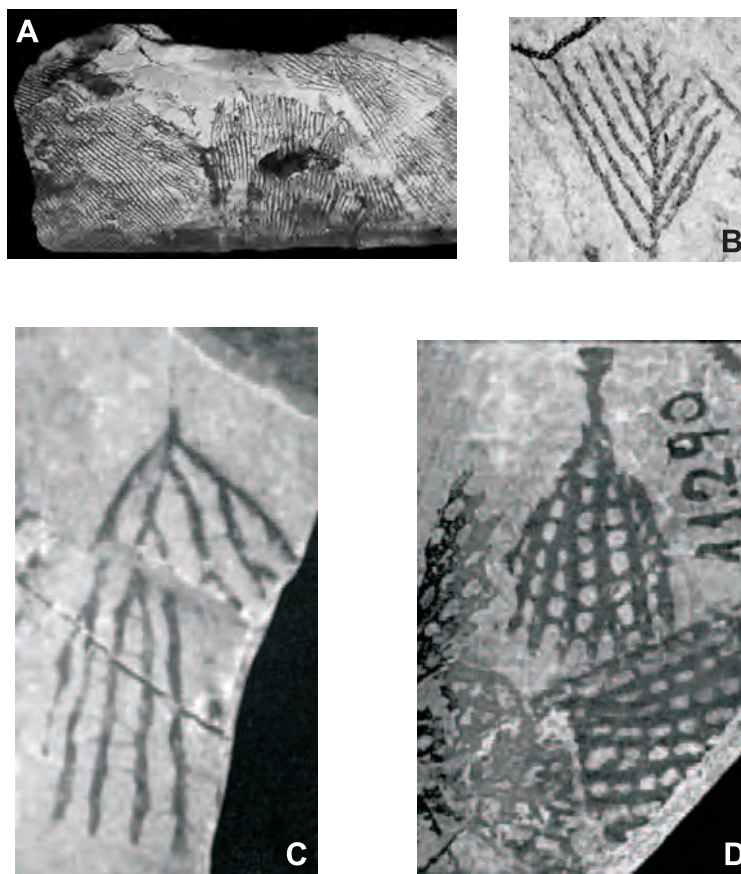


Figura 25.17. Graptolitos argentinos. A. *Rhabdinopora flabelliformis*, x 0.4. Quebrada de Humahuaca, noroeste argentino; B. *Ptilograptus* sp. cf. *P. delicatulus*, x 4.5. Sierra de la Invernada, Precordillera argentina; C. *Rhabdinopora flabelliformis parabola*, x 4. Sierra de Cajas, noroeste argentino; D. *Araneograptus murrayi*, x 8. Área de Parcha, noroeste argentino (A y D. de Aceñolaza *et al.*, 1996; B y C. de Ortega y Rao, 1995).

das, desde el trabajo de Kozłowski (1966) hasta las recientes investigaciones de Maletz *et al.* (2005). La ultraestructura del exoesqueleto ha sido especialmente usada para inferir o rechazar las relaciones filogenéticas pero, también la ultraestructura de los tejidos fuselares y corticales fueron tomados como caracteres importantes. El principal problema para la identificación de estos caracteres en los pterobranquios fósiles y en los graptolitos es el pobre potencial de preservación de las colonias y sus zooides tan pequeños. Es siempre difícil observar los detalles estructurales y existe material que fue erróneamente asignado a otros grupos de organismos, como por ejemplo las algas. Sin embargo, la preservación de estructuras fuselares verdaderas y la presencia de un sistema de estolones sigue relacionando a los especímenes de graptolitos con los pterobranquios. Maletz *et al.* (2005) consideran que los estudios de la variabilidad de los exoesqueletos en los pterobranquios extintos (*Cephalodiscida* y *Rhabdopleurida*) es

crucial para la comprensión del potencial de fosilización y el tratamiento taxonómico de los pequeños fragmentos de las colonias relacionadas con los graptolitos.

Los graptolitos más antiguos son los dendroideos, que cuentan ya con especies en el Cámbrico Medio, pero que en el Cámbrico Tardío alcanzaron su mayor diversidad; a pesar de que persistieron hasta el Carbonífero, nunca llegaron a ser muy abundantes.

La mayoría de los géneros eran de hábito arborescente, reconociéndose las familias: *Dendrograptidae*, *Ptilograptidae* y *Acanthograptidae*. Los *Anisograptidae* son considerados transicionales entre los dendroideos y los graptoloideos. Sus estipes presentan autotecas, bitecas y estolotecas, pero solo las primeras son reconocidas en los graptoloideos. La desaparición de las bitecas en la evolución de estos últimos no está aclarada pero, se supone que su función pudo estar vinculada con la reproducción, actividad que en los graptoloideos debió ser realizada por las autotecas.

Los representantes del orden Graptoloidea aparecen en el comienzo del período Ordovícico a partir de un grupo hermano dentro de Dendroidea, por la supresión del asentamiento larval. Durante el transcurso del Ordovícico, los graptoloideos procedieron a reducir el número de ramas de las colonias mediante la pérdida de las dicotomías de los estipes distales hasta que quedaron solamente dos ramas. Ellos también perdieron la teca dimórfica más pequeña como, igualmente, el estolón esclerotizado. Las evidencias actuales sugieren que estos cambios a estructuras coloniales más simples tuvieron lugar varias veces en linajes independientes (Bulman, 1970; Fortey y Cooper, 1996). La repetida evolución de estructuras

coloniales particulares insinúan que dichos caracteres fueron adaptaciones de algún tipo y en general, se presume que han sido conducidas por la selección de un mejoramiento en la adaptación a un modo de vida planctónico.

Los especialistas acordaron que el orden Graptoloidea exhibe un patrón de reemplazo estratigráfico, desde graptolitos con numerosas ramas a graptolitos biseriados escandentes, durante el transcurso del Ordovícico y, en el Silúrico, por colonias uniseriadas escandentes (Figuras 25. 16, 17 y 18).

También, hay acuerdo en que estos cambios han ocurrido repetidamente, en linajes separados. Pero la homoplasia de gran distribución que acompañó esta historia condujo a un am-

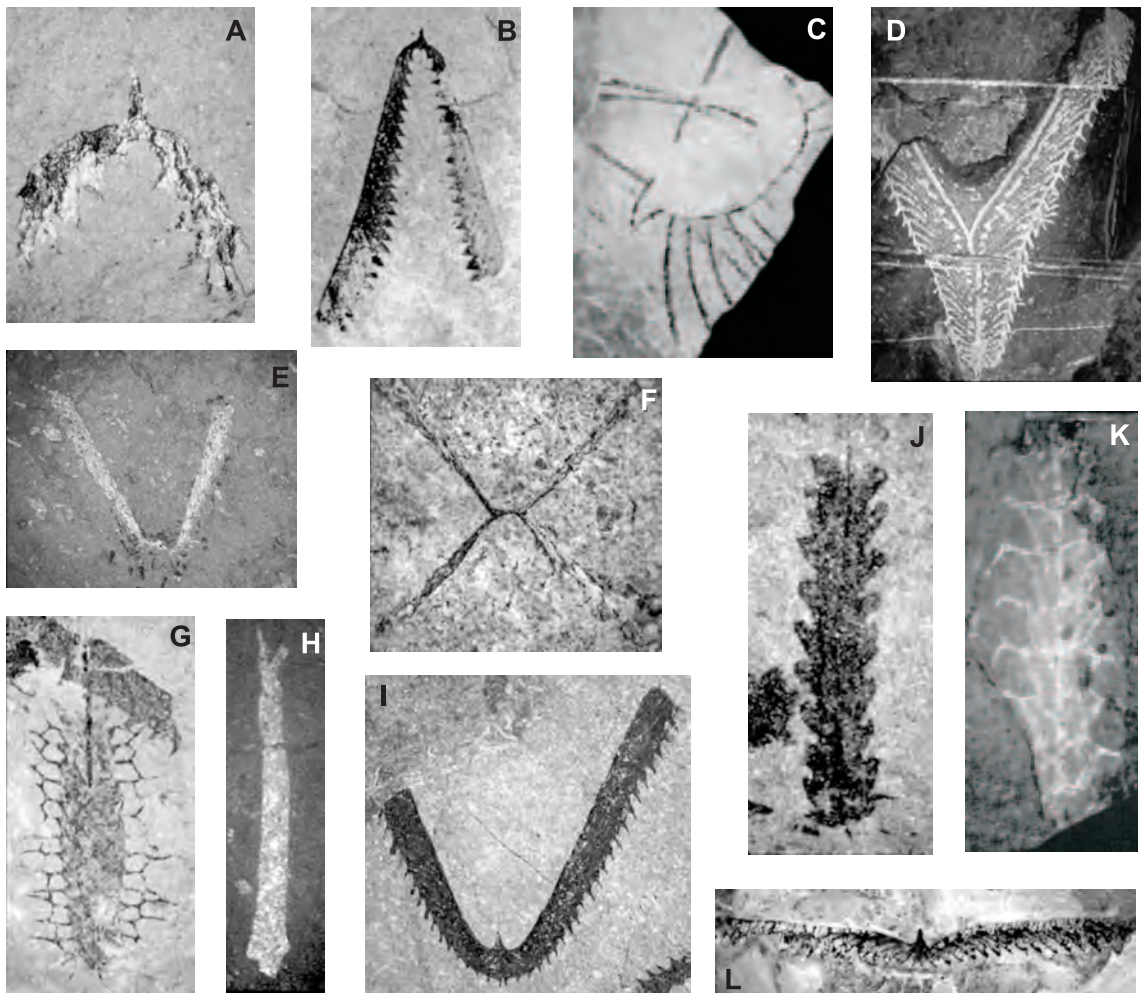


Figura 25. 18. Graptolitos graptoloideos argentinos. A. *Baltograptus turgidus*, x 8. Área de Santa Victoria, noroeste argentino; B. *Didymograptellus bifidus*, x 3.5. Noroeste argentino y Sistema de Famatina; C. *Nemagraptus gracilis*, x 3. Cerro Viejo de Huaco, Precordillera argentina; D. *Oncograptus upsilon*, x 2.3. Región de Gualcamayo, Precordillera argentina; E. *Dicellograptus* sp. cf. *D. ornatus*, x 4. Calingasta, Precordillera argentina; F. *Tetragraptus* (s.l.) *quadribrachiatus*, x 3. Noroeste argentino y Precordillera argentina; G. *Paraglossograptus tentaculatus*, x 5.5. Sierra de La Invernada, Precordillera argentina; H. *Corynoides* sp. cf. *C. calicularis*, x 4.6. Sierra del Tigre, Precordillera argentina; I. *Isograptus victoriae divergens*, x 2.8. Sierra de La Invernada, Precordillera argentina; J. *Undulograptus austrodentatus*, x 7.5. Sierra de La Invernada, Precordillera Argentina; K. *Orthoretiolites* sp. cf. *O. hami*, x 5.3. Sierra del Tigre, Precordillera argentina; L. *Expansograptus constrictus*, x 3. Noroeste argentino (de Toro y Brussa, 2003).

plio espectro de diferentes modelos filogenéticos (Bulman, 1970; Rickards *et al.*, 1977; Mitchell, 1987; Fortey y Cooper, 1996).

Las interpretaciones tradicionales de la filogenia de los diplográptidos se basaba principalmente en los caracteres más visibles de la forma de la colonia, particularmente de las tecas (Lapworth, 1873; Elles y Wood, 1901-1918; Elles, 1922; Bulman, 1970). De esta manera, los géneros más ampliamente usados en el establecimiento de las series filogenéticas, tales como *Orthograptus*, *Glyptograptus* y *Climacograptus*, reunían a especies con tecas rectas, suavemente sigmoideas y fuertemente angulosas, respectivamente. Sin embargo, estudios más específicos de las especies clasificadas dentro de un taxón particular en esta aproximación

taxonómica, revelaban que los géneros frecuentemente tenían distribución disyunta e incluían especies en las que la colonia era elaborada en diferentes caminos (Bulman, 1963). Apuntando a la estructura proximal como la más confiable guía para las afinidades filogenéticas, Mitchell (1987, 1990) reconstruyó esta sucesión de manera muy diferente: como una serie escalonada fuertemente direccional en la que numerosos linajes de diplográptidos sufrían una evolución hacia estructuras proximales de mayor simplicidad.

Dicha interpretación, tuvo por premisa el supuesto que la totalidad de los patrones de reemplazo estratigráfico estaba acompañada por una historia direccional entre linajes similares.

BIBLIOGRAFÍA

- Aceñolaza, F.G., Aceñolaza, G.F., Esteban, S.B. y Gutiérrez-Marco, J.C. 1996. Estructuras nemales de *Araneograptus murrayi* (J. Hall) (graptolito del Ordovícico Inferior) y actualización del registro perigondwánico de la especie. *12º Congreso Geológico de Bolivia* 2: 681-689.
- Albanesi, G.L. y Ortega, G. 2002. Advances on conodont-graptolite biostratigraphy of the Ordovician System of Argentina. En: F. G. Aceñolaza (ed.), *Aspects of the Ordovician System in Argentina*. INSUGEO Correlación Geológica 16: 143-166.
- Benedetto, J.L., Herrera, Z.A. y Ortega, G. 1991. Bioestratigrafía del Ordovícico en el Flanco Occidental del cerro Potrerillo, provincia de San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56 (1-2): 60-68.
- Berry, W.B.N. 1987. Phylum Hemichordata (Including Graptolithina). En: R. S. Boardman, A. H. Cheetham, y A. J. Rowell (Eds.), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Chapter 19. pp. 612-635.
- Berry, W.B.N., Wilde, P. y Quinby Hunt, M.S. 1987. The oceanic non-sulfidic oxygen minimum zone: a habitat for graptolites?. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 35: 103-114.
- Brongniart, A. 1828-1838. *Histoire des végétaux fossiles*. Masson et cie. ed. Paris. 488 pp.
- Bulman, O.M.B. 1963. The evolution and clasification of the graptoloidea. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 119: 401-418.
- Bulman, O.M.B. 1970. Graptolithina. En: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part V*. University of Kansas Press and Geological Society of America, Austin. 163 pp.
- Brussa, E.D. 1994. [Las graptofaunas ordovícicas de sector central de la Precordillera Occidental sanjuanina. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. 323 pp].
- Brussa, E.D., Toro, B.A. y Benedetto, J.L. 2003. Biostratigraphy. En: J. L. Benedetto (Ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaria de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba. pp. 75-90.
- Cocks, L.R.M. y Fortey, R.A. 1990. Biogeography of Ordovician and Silurian fauna. En: W. S. McKerrow y C. R. Scotese (ed.), *Palaeogeography and Biogeography*. Geological Society Memoir 12. pp. 97-104.
- Cooper, R.A. 1998. Towards a general model for the depth ecology of graptolites. En: J. C. Gutiérrez Marco e I. Rábano (Eds.), *Proceedings 6th International Graptolite Conference (GWG-IPA) & 1998 Field Meeting, IUGS Subcommission on Silurian Stratigraphy*, Madrid, Temas Geológico-Mineros ITGE 23: 161-163.
- Cooper, R.A. 1999. Ecostratigraphy, zonation and global correlation of earliest Ordovician planktic graptolites. *Lethaia* 32: 1-16.
- Cooper, R.A., Fortey, R.A. y Lindholm, K. 1991. Latitudinal and depth zonation of Early Ordovician graptolites. *Lethaia* 24: 199-218.
- Chen Xu. 1994. Arenig to Llanvirn graptolite provincialism of South China. En: Chen Xu, B. Erdtmann y Ni Yu-nan (Eds.), *Graptolite Research Today*. Nanjing University Press. pp. 223-239.
- Chen, Xu, Zhang, Y.D. y Mitchell, C.E. 1995. Castlemainian to Darriwilian (Late Yushanian to Early Zhehiangian) graptolite faunas. *Paleoworld* 5: 36-66.
- Elles, G.L. 1922. The graptolite fauna of the British Isles. *Geological Association Proceedings* 33: 168-200.
- Elles, G.L. y Wood, E.M.B. 1901-1918. Monograph of British graptolites. C. H. Lapworth (Ed.), *Paleontological Society of London*, Monograph 171: 539 pp.
- Finney, S.C. y Berry, W. 1997. New perspectives on graptolite distributions and their use as indication of platform margin dynamics. *Geology* 25 (10): 919-922.
- Fortey, R.A. y Cooper, R.A. 1996. A phylogentetic classification of the graptoloids. *Palaeontology* 29 (4): 631-654.
- Goldman, D., Bergström, S. y Mitchell, C. 1995. Revision of the Zone 13 graptolite biostratigraphy in the Marathon, Texas, standard succession and its bearing on Upper Ordovician graptolite biogeography. *Lethaia* 28: 115-128.

- Kozłowski, R. 1938. Informations préliminaires sur les Graptolithes du Tremadoc de la Pologne et sur leur portée théorique. *Ann. Musei Zool. Polon.* 13: 183-196.
- Kozłowski, R. 1966. On the structure and relationships of graptolites. *Journal of Paleontology* 40: 489-501.
- Lapworth, C. 1873. On an improved classification of the *Rhabdophora*. *Geological Magazine* 10: 500-504, 555-560.
- Lenz, A.C., Jin, J., Mc Craken, A.D., Utting, J. y Westrop, S.R. 1993. Paleozoic biostratigraphy. *Geoscience Canada* 20 (2): 41-73.
- Maletz, J. y Mitchell, C.E. 1995. Atlantic versus Pacific province graptolite faunas in the Llanvirn: where is the big difference?. *Graptolite News* 8: 43-45.
- Maletz, J. y Ortega, G. 1995. Ordovician graptolites of South America: Palaeogeographic implications. En: J. M. Cooper, M. Droser y S. Finney (Eds.), *Ordovician Odyssey: Short Papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System. Pacific Section Society for Sedimentary Geology* 77: 189-192.
- Maletz, J., Steiner, M. y Fatka, O. 2005. Middle Cambrian pterobranchs and the Question: What is a graptolite? *Lethaia* 38: 73-85.
- Mitchell, C.E. 1987. Evolution and phylogenetic classification of the Diplograptacea. *Palaeontology* 30 (2): 353-405.
- Mitchell, C.E. 1990. Directional macroevolution of the diplograptacean graptolites: a product of astogenetic heterochrony and directed speciation. En: P. D. Taylor y G. P. Larwood (Eds.), *Major Evolutionary Radiations. Systematics Association Special Volume* 42: 235-264.
- Mu, E. Z., Geh, M. Y., Chen, X., Ni, Y. N. y Lin, Y. K. 1979. Lower Ordovician graptolites of southwest China. *Palaeontologica Sinica* 156 B (13): 1-192.
- Ortega, G. y Rao, R. 1995. Nuevos hallazgos de graptolitos (Ordovícico Inferior) en la Sierra de Cajas, Departamento de Humahuaca, Provincia de Jujuy, Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 60 (3-4): 293-316.
- Rickards, R.B., Hutt, J. y Berry, W.B.N. 1977. Evolution of the Silurian and Devonian Graptoloids. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 28 (1): 1-20.
- Skevington, D. 1973. Ordovician graptolites. En: A. Hallam (ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier, 531 pp.
- Toro, B. A. 1994. [Taxonomía, bioestratigrafía y afinidades paleobiogeográficas, en base a las graptofaunas ordovícicas del borde occidental de la Cordillera Oriental, provincia de Jujuy, Argentina. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. 173 pp].
- Toro, B.A y Brussa, E.D. 2003. Graptolites. En: J. L. Benedetto (Ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba. pp. 441-505.
- Turner, J.C.M. 1960. Faunas graptolíticas de América del Sur. *Revista Asociación Geológica Argentina* XIV (1-2): 1-180.



Ana M. Báez
Claudia Marsicano

INTRODUCCIÓN

Los cordados constituyen un phylum de **deuterostomios** caracterizados por la presencia de **notocorda**, **tubo neural dorsal** y **cola muscular** al menos durante alguna parte de su desarrollo. A este grupo pertenecen los muy diversificados vertebrados, subphylum Vertebrata, y una serie de formas acuáticas, incluidas en los subphyla Urochordata y Cephalochordata que, por carecer de las novedades evolutivas que reúnen a los primeros, los catalogamos como invertebrados. Uno de esos caracteres novedosos de los vertebrados es la presencia en el embrión, de una estructura denominada **cresta neural**, la que contribuye a la formación del esqueleto cráneo-facial y de los arcos branquiales, entre otros rasgos típicos del grupo.

La notocorda que caracteriza a los cordados constituye una estructura en forma de varilla, dorsal al tubo digestivo y ventral al sistema nervioso central, cuya función es dar rigidez al cuerpo y actuar como sostén haciendo posible los movimientos laterales durante la locomoción. A diferencia de otros grupos animales, los cordados poseen un cordón nervioso hueco de posición dorsal en lugar de una cadena ganglionar maciza ventral. Con pocas excepciones, los cordados son animales activos, de simetría bilateral, y se hallan bien representados en hábitats terrestres, de agua dulce y marinos desde el ecuador hasta las latitudes más altas en ambos hemisferios.

Los cordados invertebrados además de los Urochordata y Cephalochordata, incluyen a varios organismos marinos cámbricos cuya posición taxonómica es aún discutida.

SUBPHYLUM UROCHORDATA

Los urocordados (también conocidos como **tunicados**) son considerados un subgrupo de cordados debido a la presencia de notocorda,

tubo nervioso dorsal y una cola muscular no segmentada en estadios tempranos de su desarrollo. En contraste, el plan corporal de los adultos es tan diferente al de otros cordados que algunos autores los han considerado un phylum en sí mismos. Por otra parte, los urocordados carecen de cavidad celómica y de órganos excretores; hermafroditas, marinos y de hábitos filtradores, bombean agua a través de una faringe perforada donde pequeñas partículas, que ingresan por la boca, son atrapadas mediante la secreción de una sustancia pegajosa.

Generalmente se reconocen 4 clases vivientes de urocordados: Appendicularia, Ascidiacea, Soberacea y Thaliacea (Brusca y Brusca, 1990). De todos ellos los más diversos y mejor conocidos son las ascidias, de hábitos bentónicos y sésiles, solitarias o coloniales. Generalmente las ascidias han sido consideradas el grupo más primitivo de tunicados (Garstang, 1928). Sin embargo, estudios recientes de la secuencia del ARN ribosomal sugieren que las apendicularias, tunicados con forma de larvas, pelágicos y solitarios, son más primitivas (Swalla *et al.*, 2000). Aparentemente, las ascidias han tendido a una simplificación tanto desde el punto de vista morfológico (atrofia o pérdida del celoma), como genético, por ejemplo divergencia de genes Hox (Holland y Chen, 2001).

Solo en algunos miembros del subphylum (Ascidiacea y Soberacea), existen tejidos biomineralizados en la forma de espículas microscópicas o depósitos amorfos embebidos en la túnica (Donoghue y Sansom, 2002).

PLAN CORPORAL DE ASCIDIACEA

El cuerpo de las ascidias tiene forma de bolsa y está rodeado de una **túnica** compuesta de un hidrato de carbono similar a la celulosa. La misma es segregada por la epidermis y puede presentar espículas de carbonato de calcio, cuya morfología y mineralogía varía

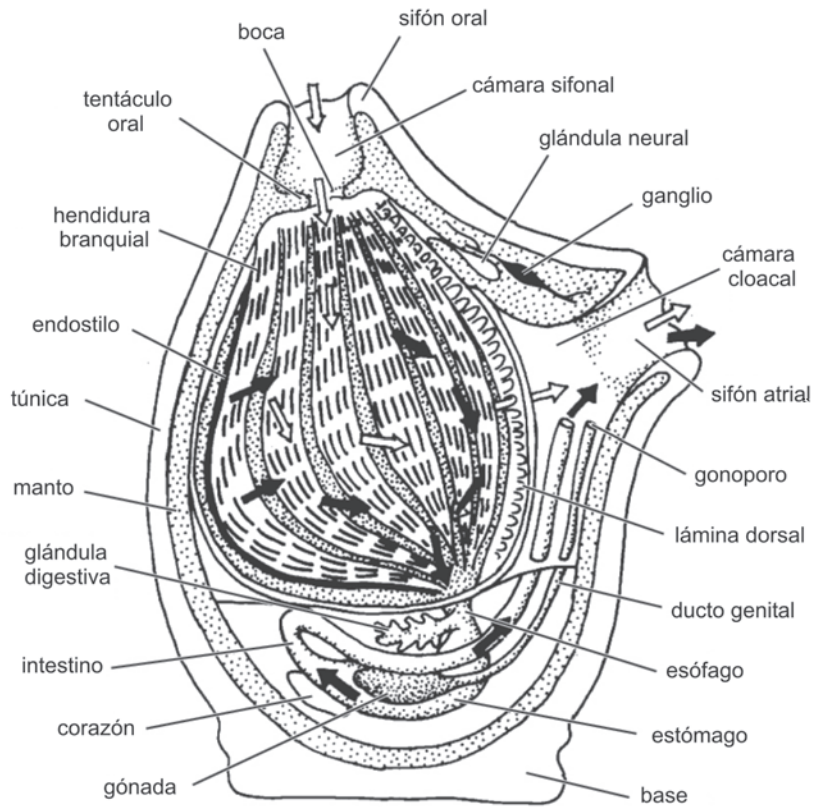


Figura 26. 1. Corte longitudinal de una ascidia solitaria. Las flechas blancas indican la dirección del flujo de agua; las flechas negras indican la dirección del flujo de material alimenticio (modificado de Brusca y Brusca, 1990).

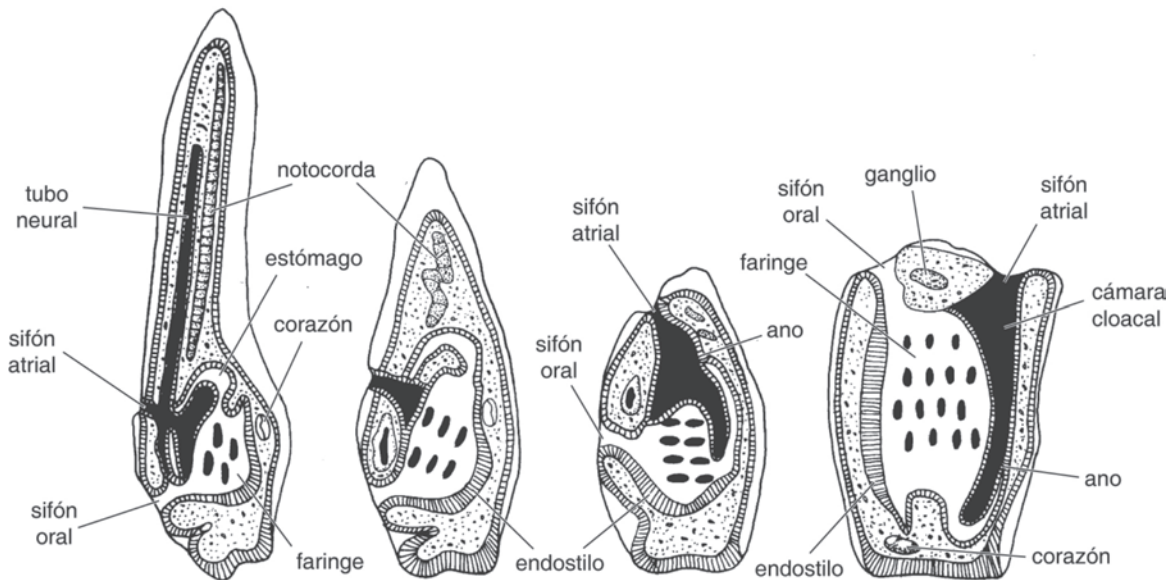


Figura 26. 2. Metamorfosis de una larva de ascidia a partir de su fijación. Estadios sucesivos donde se observa la reabsorción de la cola seguida por una reorientación del cuerpo para ubicar a los sifones en la posición que tienen en el adulto (modificado de Brusca y Brusca, 1990).

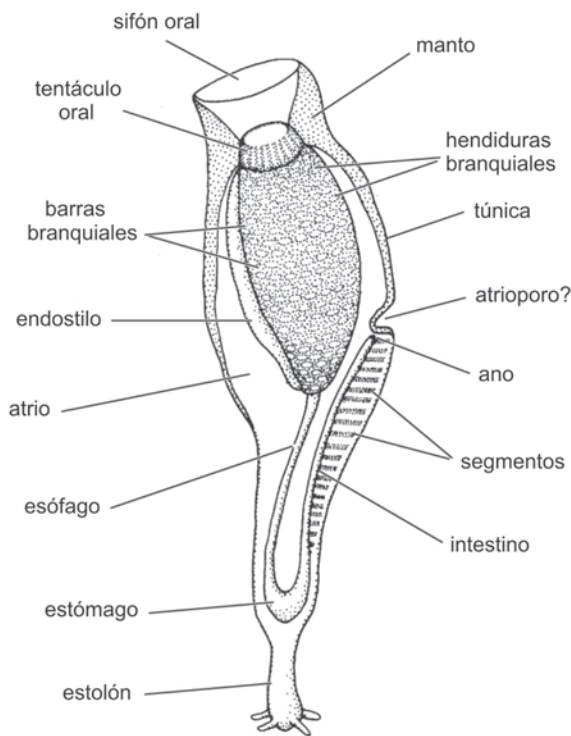


Figura 26. 3. Reconstrucción de *Shaikouclava*, tunicado del Cámbrico Inferior de China (modificado de Chen *et al.*, 2003).

taxonómicamente. La boca yace en el extremo superior de la bolsa y abre en una cavidad bucal sucedida por una faringe expandida que ocupa gran parte del interior del cuerpo, continuando en un tubo digestivo. La faringe se halla perforada por numerosas hendiduras branquiales o **estigmas** de bordes ciliados, que al agitarse producen una corriente inhalante de función alimentaria y respiratoria. Dicha corriente es expelida a través de un sifón atrial dorsal cuya acción también es utilizada para eliminar las heces y las gametas. Las partículas alimentarias que circulan con la corriente son atrapadas mediante una sustancia pegajosa (mucus) secretada por un órgano denominado **endostilo**, que se extiende a lo largo del margen ventral de la faringe. El corazón, de posición ventral, bombea sangre a un sistema de canales y lagunas que bañan los órganos y lo hace periódicamente en direcciones opuestas (Figura 26. 1).

La larva de las ascidias se asemeja a un renacuajo que en un momento del desarrollo se fija al sustrato por su extremo anterior y sufre una radical metamorfosis, que involucra, entre otras cosas, la rotación de la boca en 90° (Figura 26. 2).

UROCORDADOS FÓSILES

El más antiguo e incuestionable registro de un urocordado proviene de la fauna de Chengjiang, Cámbrico Inferior del sur de China (ver Capítulo 3). Ese organismo, *Shankouclava shankouense*, se asemeja a un tipo de ascidias viviente (Chen *et al.*, 2003). La asignación taxonómica está basada en el estudio de 8 ejemplares que presentan túnica, faringe grande y perforada con endostilo, y tubo digestivo simple en forma de U que termina cerca de un sifón atrial (Figura 26. 3). Otros supuestos registros de tunicados de diferente antigüedad y procedencia geográfica son cuestionables (Valentine, 2004).

SUBPHYLUM CEPHALOCHORDATA

Los cefalocordados constituyen un subgrupo de cordados por la presencia de notocorda, que en este caso se extiende a lo largo del animal, tubo nervioso dorsal y una cola. Se conocen alrededor de 28 especies vivientes, marinas, y de amplia distribución geográfica en aguas templadas y tropicales. Todas son de pequeño tamaño (entre 5 y 10 cm) y de hábitos filtradores, pasando la mayor parte de su vida en túneles poco profundos.

PLAN CORPORAL

El cuerpo, alargado, comprimido lateralmente y de simetría bilateral, presenta 3 aberturas (Figura 26. 4): la boca anterior rodeada de tentáculos o cirros bucales, un atrio poro hacia la parte posterior por el que sale el agua y, detrás de éste, el ano por donde se eliminan los productos de desecho. La faringe ocupa gran parte del cuerpo dentro de la cavidad atrial, y su interior está tapizado por una delgada capa de mucus producido por el endostilo que atrapa las partículas alimenticias, que son empujadas hacia el tubo digestivo por acción ciliar. Las aberturas faríngeas, al igual que los cirros bucales, presentan elementos esqueléticos de sostén, quitinosos o cartilagosos. Sin embargo, parecen estar compuestos de mucoesclero-proteínas que no han sido bien caracterizadas químicamente (Holland y Chen, 2001).

Presentan un prominente cordón nervioso, sin el cerebro diferenciado, del que se proyectan raíces nerviosas dorsales y ventrales organizadas segmentariamente. Poseen una serie de bloques metaméricos de músculos a lo largo del cuerpo (**miómeros**) en forma de W, cuya contracción rítmica permite la flexión del

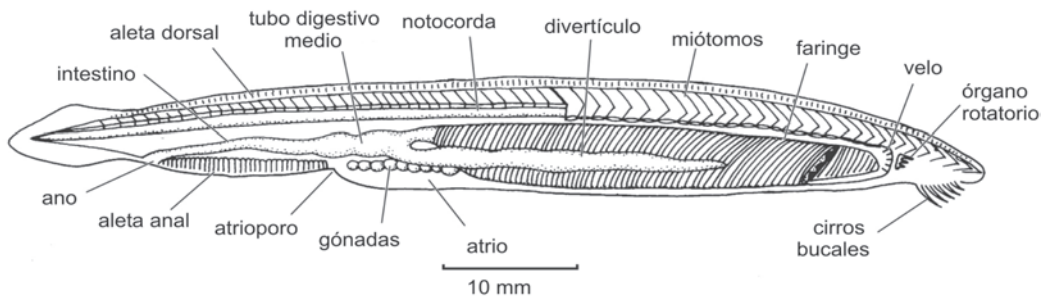


Figura 26. 4. Corte longitudinal de un cefalocordado (*Branchiostoma*) mostrando la anatomía general (modificado de Brusca y Brusca, 1990).

cuerpo con un movimiento sinusoidal similar al de un pez. El sistema circulatorio es cerrado, con varios corazones que bombean sangre incolora carente de hemoglobina. La cavidad celómica rodea al tubo digestivo y extensiones de la misma corren dentro de las barras branquiales y convergen ventralmente en una cavidad angosta debajo del atrio. Los cefalocordados tienen sexos separados. La larva, que no se alimenta, es densamente ciliada y tiene desarrollo asimétrico. Recién después de la metamorfosis el individuo se vuelve esencialmente bilateral.

Los cefalocordados representan un ejemplo del plan básico de los cordados y se asemejan a lo que pudo haber sido el ancestro de los vertebrados.

CEFALOCORDADOS FÓSILES

En la lutita del Cámbrico Medio canadiense denominada Burgess Shale se halló un posi-

ble cefalocordado, *Pikaia* (Conway Morris, 1979), aún no estudiado en detalle si bien se conocen más de 100 ejemplares. El contorno corporal se asemeja al de un anfioxo, presentando lateralmente, a lo largo del eje antero-posterior, estructuras en forma de V interpretadas como miótomos. Una posible notocorda se extiende dorsalmente. Aunque su extremo anterior no está bien preservado hay alguna evidencia de tentáculos orales y de hendiduras branquiales. Un registro más reciente de un incuestionable cefalocordado proviene del Pérmico de Sudáfrica (Oelofsen y Loock, 1981).

OTROS POSIBLES CORDADOS INVERTEBRADOS

Un grupo de deuterostomios de la fauna de Chengjiang, Cámbrico Inferior de China (ver Capítulo 3) han sido considerados posibles representantes de los cordados. Se trata de los

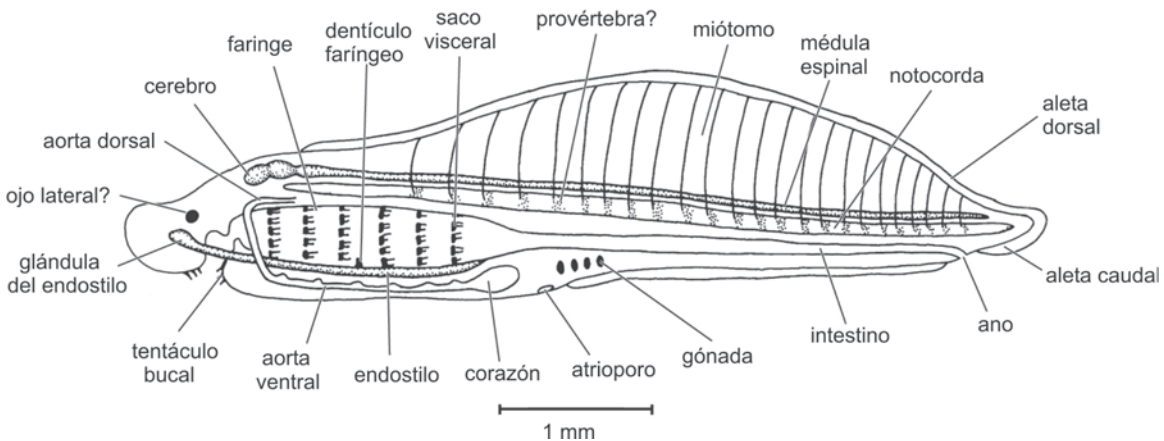


Figura 26. 5. Reconstrucción de *Haikouella*, cordado del Cámbrico Inferior de China. Vista lateral, con la parte anterior hacia la izquierda (modificado de Holland y Chen, 2001).

yunnanozoos, cuyos rasgos morfológicos son muy controvertidos. *Yunnanozoon*, representado actualmente por cientos de ejemplares, ha sido reconstruido como un cordado con branquias externas y una serie de paquetes musculares segmentarios a lo largo del cuerpo (Valentine, 2004). Presenta evidencias de endostilo, notocorda, gónadas metaméricas y faringe sostenida por un esqueleto visceral no mineralizado.

Otro taxón con plan corporal muy similar es *Haikouella* (Figura 26. 5), representado por más de 300 ejemplares exquisitamente preservados, provenientes del Cámbrico Inferior del sur de China (Chen *et al.*, 1999). La región cefalofarín-

gea abarca el tercio anterior del cuerpo, mientras que los dos tercios posteriores muestran paquetes musculares, terminando en una corta región caudal. En ese organismo se ha reconocido la presencia de 6 pares de arcos branquiales de naturaleza proteica en la faringe, con dentículos diminutos a nivel del tercero de ellos. Una estructura interpretada como notocorda se extiende a lo largo del 85% del cuerpo, ventralmente a la serie de miómeros, como en *Pikaia*. La posición filogenética de *Haikouella* ha sido analizada recientemente, concluyéndose que constituiría el taxón hermano de los vertebrados (Holland y Chen, 2001; Mallatt y Chen, 2003).

BIBLIOGRAFÍA

- Brusca, R.C. y Brusca, G.J. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates Inc. 922 pp.
- Chen, J., Huang, D. y Li, C. 1999. An Early Cambrian craniate-like chordate. *Nature* 402: 518-522.
- Chen, J., Huang, D., Peng, Q., Chi, H., Wang Y. y Feng, M. 2003. The first tunicate from the Early Cambrian of South China. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 8314-8318.
- Conway Morris, S. 1979. The Burgess Shale (Middle Cambrian) fauna. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 327-349.
- Donoghue, P. y Sansom, I. 2002. Origin and early evolution of vertebrate skeletonization. *Microscopy Research and Technique* 59: 352-372.
- Garstang, W. 1928. The morphology of the Tunicata and its bearing on the phylogeny of the Chordata. *Quarterly Journal of Microscopical Society* 72: 51-187.
- Holland, N.D. y Chen, J. 2001. Origin and early evolution of the vertebrates: new insights from advances in molecular biology, anatomy, and palaeontology. *Bioessays* 23: 142-151.
- Mallatt, J. y Chen, J.Y. 2003. Fossil sister group of craniates: predicted and found. *Journal Morphology* 258: 1-31.
- Oelofsen, B.W. y Loock, J.G. 1981. A fossil cephalochordate from the Early Permian of South Africa. *South African Journal of Science* 77: 178-180.
- Swalla, B.J., Cameron, C.B., Corley, L.S. y Garey, J.R. 2000. Urochordates are monophyletic within the deuterostomes. *Systematic Biology* 49: 52-64.
- Valentine, J. W. 2004. *On the origin of Phyla*. The University of Chicago Press. 614 pp.



Luis A. Buatois
M. Gabriela Mángano

INTRODUCCIÓN

Las **trazas fósiles** (o **icnofósiles**) son estructuras producidas en el sustrato a partir de la actividad de un organismo y que han sido preservadas en el registro estratigráfico. En general, se reserva este término para aquellas estructuras biogénicas individualmente distintas, especialmente las que se relacionan en forma directa o indirecta (como puede ser a través del modo de locomoción) con la morfología del organismo que la produjo (Frey y Pemberton, 1985). De este modo, no son consideradas trazas otras evidencias de actividad orgánica, tales como las estructuras de bioestratificación (estromatolitos), las cuales carecen de rasgos anatómicos del organismo productor. La disciplina que se ocupa del estudio de las trazas, como evidencia de las interacciones entre los organismos y el sustrato se denomina **icnología** (Ekdale *et al.*, 1984).

En este capítulo resumiremos nociones básicas sobre trazas fósiles de invertebrados, para luego discutir la importancia de la icnología en el marco de las ciencias geológicas y biológicas, y el potencial informativo que presenta el denominado enfoque multidimensional al estudio de las trazas fósiles. Como la icnología se ubica en un punto de intersección entre la biología y la geología, puede servir como puente para vincular estas disciplinas. A partir de la biología, la icnología se nutre de la ecología, la etología, la morfología funcional y la biología evolutiva. Por su parte, desde el área de las ciencias de la tierra, la sedimentología, la estratigrafía secuencial y la bioestratigrafía poseen una fuerte relación con la icnología. Otras disciplinas, a su vez, intervienen vinculando también ambos campos, más notablemente la paleoecología y la tafonomía.

Desde el punto de vista epistemológico es posible enmarcar la icnología y analizar su progreso histórico (Mángano y Buatois, 2001). La icnología surge como disciplina científica moderna a partir del establecimiento del denomi-

nado «Modelo de Icnofacies» (Seilacher, 1967) que representa el primer Programa de Investigación Científico en el sentido empleado por el epistemólogo Imre Lakatos. El **Programa de Investigación Seilacheriano** proporcionó herramientas teóricas y metodológicas para el análisis de asociaciones de trazas fósiles, enfatizando su utilidad en reconstrucciones paleoambientales. En forma paralela se desarrollaron otros programas de investigación con fuerte vinculación paleobiológica, como el de la icnoestratigrafía de *Cruziana* (Seilacher, 1970, 1992; Crimes, 1970), que con un desarrollo histórico discontinuo, han seguido hasta nuestros días. El Programa de Investigación Seilacheriano ha sufrido necesarias modificaciones y ampliaciones (Frey y Seilacher, 1980; Bromley *et al.*, 1984; Frey y Pemberton, 1987; MacEachern *et al.*, 1992; Pemberton *et al.*, 1992; Bromley y Asgaard, 1993; Gibert *et al.*, 1998). En particular, el surgimiento del análisis de icnofábricas (Ekdale y Bromley, 1983, 1991; Bromley y Ekdale, 1986; Taylor y Goldring, 1993), que enfatiza la estructura ecológica de las comunidades endobentónicas y su historia tafonómica, puede entenderse como una ampliación al cinturón protector del programa, más que como un programa de investigación competidor. El Programa de Investigación Seilacheriano se encuentra en una fase netamente progresiva, abarcando múltiples y exitosas líneas de investigación que constituyen el campo de la icnología contemporánea, tales como las aplicaciones a la industria del petróleo (Pemberton, 1992; Pemberton *et al.*, 2001) y el desarrollo de la dimensión temporal histórica para el establecimiento de las distintas icnofacies (Buatois *et al.*, 1998; Gibert *et al.*, 1998). Un análisis más detallado del desarrollo conceptual de la icnología y de sus diversas aplicaciones puede encontrarse en distintos libros escritos mayormente en idioma inglés (Frey, 1975; Ekdale *et al.*, 1984; Pemberton, 1992; Maples y West, 1992; Donovan, 1994; Bromley,

1996; Pemberton *et al.*, 2001; McIlroy, 2004 a), y también en lengua castellana (Buatois *et al.*, 2002 a).

CONCEPTOS BÁSICOS

La icnología se divide en dos campos de estudio: neoicnología y paleoicnología. La **neoicnología** comprende el estudio de las estructuras biogénicas modernas, sea éste derivado de la observación directa en ambientes actuales o producto del trabajo en laboratorio mediante la experimentación en acuarios o terrarios (neoicnología experimental). Por su parte, la **paleoicnología** incluye el estudio de las trazas fósiles, es decir aquellas estructuras biogénicas que han superado la barrera de fosilización, filtro tafonómico que separa las estructuras generadas de aquellas finalmente preservadas en el registro.

Bajo la categoría de trazas fósiles se incluyen diversas estructuras de origen biogénico, tales como excavaciones, huellas, pistas y perforaciones. Las **excavaciones** (*burrows*) constituyen estructuras generadas en sustratos no litificados, de carácter permanente o semipermanente, ya que son mantenidas por sus ocupantes (Bromley, 1996). Por su parte, las **pistas** (*trails*) representan estructuras continuas de desplazamiento, tanto superficiales como subsuperficiales, que no muestran impresiones significativas de apéndices. Las **huellas** o pisadas (*tracks*) corresponden a impresiones dejadas en el sedimento por un apéndice locomotor individual sea éste de un vertebrado o invertebrado. En icnología de vertebrados, se utiliza frecuentemente el término «rastrillada» (*trackway*) para referir a una sucesión de pisadas, vocablo que suele ser empleado también para sucesiones de huellas de artrópodos. Por su parte, el término «icnita» ha sido utilizado para pisadas de vertebrados y no es recomendable su aplicación a trazas de invertebrados. Las **perforaciones** (*borings*) son estructuras producidas en un sustrato duro, ya sea éste una superficie endurecida (*hardground*), un sustrato rocoso (*rockground*) o material esquelético.

Para que una estructura sea considerada una traza, debe reflejar la actividad de un organismo vivo en interacción con el sustrato. Por lo tanto, no se consideran trazas a las marcas dejadas por organismos muertos arrastrados por la corriente (*death marks*). También quedan excluidas las denominadas «seudotrazas», estructuras que se asemejan morfológicamente a aquellas generadas por organismos, pero cuyo análisis detallado permite atribuirles a proce-

dos físicos o químicos (corrugaciones tipo *wrinkle marks*, grietas de sinéresis).

La icnología incluye no solo el estudio de las trazas entendidas como productos, sino también el análisis de los procedimientos (bioturbación, bioerosión, biodepositación) que las originan. La **bioturbación** es el proceso que consiste en el desplazamiento de partículas y modificaciones físicoquímicas del sedimento producido por la actividad de los organismos (Häntzschel y Frey, 1978); generalmente trae aparejada la obliteración de las estructuras primarias y la estratificación original de un sedimento. Sin embargo, en algunos casos la actividad de la meiofauna intersticial, que vive en los espacios porales del sedimento, produce el desplazamiento localizado de las partículas sedimentarias, dejando prácticamente intacta la fábrica sedimentaria (criptobioturbación) (Howard, 1978; Pemberton *et al.*, 2001). Como fuera enfatizado por Bromley (1996), no siempre la bioturbación implica homogeneización del sedimento, sino que en algunos casos los organismos pueden impartirle al sustrato una nueva estructura (estratificación gradada biogénica). Por su parte, la **bioerosión** hace referencia a la generación, por mecanismos mecánicos o químicos, de estructuras biogénicas en un sustrato litificado, las cuales desarrollan una amplia gama de morfologías (Bromley, 1994). La **biodepositación** consiste en la producción o concentración de sedimento por la actividad de un organismo. Se incluyen en este grupo a las bolitas fecales (*pellets*) y los coprolitos (excrementos fósiles).

CARACTERÍSTICAS DE LAS TRAZAS FÓSILES

Las trazas fósiles presentan características propias que las diferencian de los cuerpos fósiles, y permiten definir el marco conceptual de la icnología (Seilacher, 1964; Frey, 1975; Ekdale *et al.*, 1984; Frey y Pemberton, 1985; Pemberton *et al.*, 1990, 2001; Bromley, 1996; Buatois *et al.*, 2002 a). La importancia de la icnología en disciplinas como la paleontología, la estratigrafía y la sedimentología deriva esencialmente de estas características.

Las trazas fósiles representan evidencia de comportamiento

La morfología y el patrón arquitectural de los icnofósiles nos proporciona valiosa información sobre la anatomía y etología de los productores (modo de vida, tipo trófico, mecanismo de locomoción) (Figura 27. 1 A). Como se

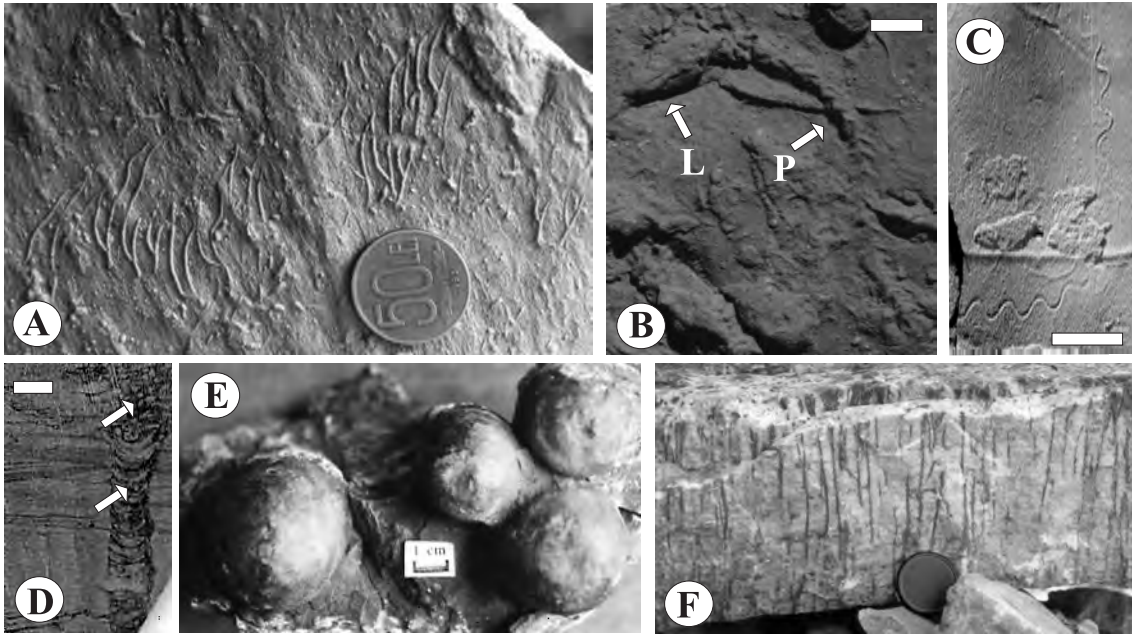


Figura 27. 1. A. *Urohelminthoida dertonenesis*, estructura meandríforme con bifurcaciones que refleja una estrategia de alimentación de gran complejidad. Formación Tarcau, Eoceno, Rumania (moneda = 2 cm); B. traza de locomoción *Protovirgularia dichotoma* (P) asociada a la traza de descanso *Lockeia ornata* (L) producidas por el mismo bivalvo nuculoideo con pie bifurcado. Miembro Stull Shale, Carbonífero, Kansas (barra = 1 cm); C. *Cochlichnus anguineus*, pista sinusoidal que puede ser producida por nematodos y también por larvas de insectos. Formación Puncoviscana, Cámbrico Inferior basal del noroeste argentino; D. *Diplocraterion* isp. mostrando retrabajo parcial por parte de *Chondrites* isp. (flechas) en una corona. Formación Paují, Eoceno, Venezuela (barra = 1 cm); E. *Bergaueria perata*, estructura producida por anémonas cavadoras, organismos de cuerpo blando. Ordovícico, República Checa; F. tubos verticales en su mayoría correspondientes a *Skolithos linearis* en una unidad prácticamente carente de cuerpos fósiles. Formación Campanario, Cámbrico Inferior a Medio del noroeste argentino (ancho del cubre lente = 5.5 cm).

verá más adelante, este rasgo distintivo de las trazas fósiles ha servido de base para la clasificación etológica. El comportamiento reflejado puede variar desde sumamente simple (una pista dejada por un organismo vermiforme desplazándose sobre el sustrato) o extremadamente complejo, tal como las complicadas estructuras ilustradas por el icnogénero *Patagonichnus* (Olivero y López Cabrera, 2005).

Un mismo organismo es capaz de producir más de un icnotaxón

Dicha característica deriva de la anterior ya que éste puede exhibir diversos comportamientos. Como consecuencia, un organismo resulta responsable de la generación de varias icnoespecies, o incluso icnogéneros. El ejemplo clásico es el de las actividades de un trilobite en relación al sustrato, según excave desplazándose y alimentándose (*Cruziana*), camine sobre él dejando las impresiones de sus apéndices (*Diplichnites*), raspe el sedimento con sus apéndices y se desplace oblicuamente (*Monomorphichnus-Dimorphichnus*) o se detenga a descansar (*Rusophycus*). Otro ejemplo es el de bivalvos nuculoideos con pie bifurcado que al desplazarse, generan una traza de locomoción che-

vronada (*Protovirgularia*) y al detenerse una traza de descanso en forma de almendra (*Lockeia*) (Figura 27. 1 B). Las estructuras que comprenden formas intergradacionales en las cuales un icnotaxón pasa gradual o directamente a otra se han denominado «estructuras compuestas» (Pickerill, 1994), y son muy comunes en el registro icnológico.

Un mismo icnotaxón puede deberse a más de un organismo

Como contrapartida a la característica anterior, existen determinados icnotaxones producidos por distintos grupos de organismos, lo cual refleja el principio de convergencia del comportamiento (Figura 27. 1 C). En general, no es posible establecer una correspondencia biunívoca organismo-traza. Cuanto más simple es la estructura biogénica (*Planolites*, *Skolithos*), más laxo es el vínculo entre la estructura producida y su productor, pudiendo la misma ser generada por representantes de distintos phyla. Por su parte, existen algunas estructuras de morfología compleja que pueden relacionarse con considerable precisión a un determinado grupo de organismos. Por ejemplo, el icnogénero *Tonganoxichnus* ha sido

atribuido a insectos monuros en base a detalladas correspondencias morfológicas y similitudes de comportamiento (Mángano *et al.*, 1997). Sin embargo, en este caso aún no puede establecerse un vínculo unívoco entre un único grupo de organismos y determinada estructura biogénica, en el sentido de que otros insectos no alados (Archaeognatha) pudieron ser potenciales productores de *Tonganoxichnus*.

Múltiples arquitectos pueden producir una única estructura

En este caso una misma estructura puede reflejar la actividad de más de un productor, ya sea trabajando simultáneamente o bien en forma sucesiva. En el primer caso, los organismos productores guardan entre sí una relación simbiótica o comensalista. El ejemplo más renombrado es el de la langosta *Nephrops norvegicus*, el cangrejo *Goneplax rhomboides* y el pez *Lesueurigobius friessi* que comúnmente construyen excavaciones independientes en depósitos de fangos de *offshore* de Escocia, pero que ocasionalmente pueden interconectarse formando una megaestructura (Atkinson, 1974). En el segundo caso, una excavación abandonada o parcialmente abandonada es reocupada por un segundo organismo que reutiliza los recursos disponibles dentro de la excavación. Por ejemplo, es muy común que el icnogénero *Chondrites* se concentre en excavaciones previas, retrabajando el sedimento del interior de estructuras abandonadas (Figura 27. 1 D). Pickerill (1994) denominó «estructuras combinadas» a este tipo de formas que aparentemente comprenden un único sistema, pero que en realidad resultan de la interpenetración de formas individuales. Estas estructuras también han sido llamadas «trazas dentro de trazas» por Mikuláš y Genise (2003), quienes presentaron numerosos ejemplos de trazas de este tipo producidas por insectos en paleosuelos. Un ejemplo lo constituye la traza de escarabajo *Monesichnus ameghinoi* que exhibe un sistema de galerías internas (*Lazaichnus fistulosus*) probablemente producidas por cleptoparásitos (Genise y Laza, 1998; Mikuláš y Genise, 2003).

Los productores comúnmente son organismos de cuerpo blando que raramente se preservan

La conservación de cuerpos fósiles corresponde en la mayoría de los casos a partes duras (exo o endoesqueleto). Por el contrario, las trazas fósiles registran muy comúnmente la actividad de faunas de cuerpo blando, las cuales contribuyen sustancialmente a la biomasa de una comunidad (Figura 27. 1 E). La presencia de exoesqueleto puede representar una desventaja

para la vida endobentónica, particularmente en el caso de formas móviles, aumentando el rozamiento e incrementando el costo de energía en desplazamiento. Como consecuencia, numerosos grupos desarrollan una marcada tendencia a reducir, o incluso eliminar completamente, el soporte esquelético en sus representantes endobentónicos. A su vez, la vida infaunal ofrece al organismo protección adicional frente a distintos procesos ambientales (erosión, desecación), y a la amenaza de predadores.

Las trazas fósiles comúnmente se conservan en rocas que carecen de cuerpos fósiles

Las condiciones de preservación requeridas por los icnofósiles son distintas a las de los cuerpos fósiles. En particular la diagénesis, que en algunos casos lleva a la destrucción de los cuerpos fósiles, puede hacer resaltar a las estructuras biogénicas, particularmente en estructuras revestidas por mucus o algún tipo de secreción que actúa como foco de precipitación de minerales (Figura 27. 1 F). Esta característica también tiene relación con el hecho previamente señalado de que muchas trazas fósiles son producidas por organismos de cuerpo blando, los cuales tienen un muy bajo potencial de preservación.

La misma estructura puede preservarse diferencialmente en distintos sustratos

Esta característica enfatiza el rol del sustrato y posición estratal en la generación y preservación de trazas fósiles. La naturaleza del sustrato determina la viabilidad y eficiencia del método de excavación empleado e influye en forma directa en la morfología resultante de la traza fósil. La misma técnica de excavación efectuada bajo distintas condiciones de sustrato o posición estratal puede dar lugar a estructuras que aparentemente guardan poco en común. Por ejemplo, la locomoción de bivalvos nucleoloides con pie bifurcado puede dar lugar a múltiples variedades morfológicas (Figura 27. 2 A-B), que son explicables en términos de variaciones en la consistencia del sustrato y que no reflejan cambios significativos en el patrón de comportamiento (Mángano *et al.*, 1998). Trazas con chevrones bien definidos y poco espaciados se corresponden con sustratos relativamente firmes, mientras que chevrones muy deformados y muy espaciados sugieren desplazamiento en sustratos poco cohesivos. Este hecho refleja la mayor o menor resistencia que el sustrato opone al desplazamiento por parte de los bivalvos. En el caso de sedimento muy fluido, los chevrones directamente no se preservan.

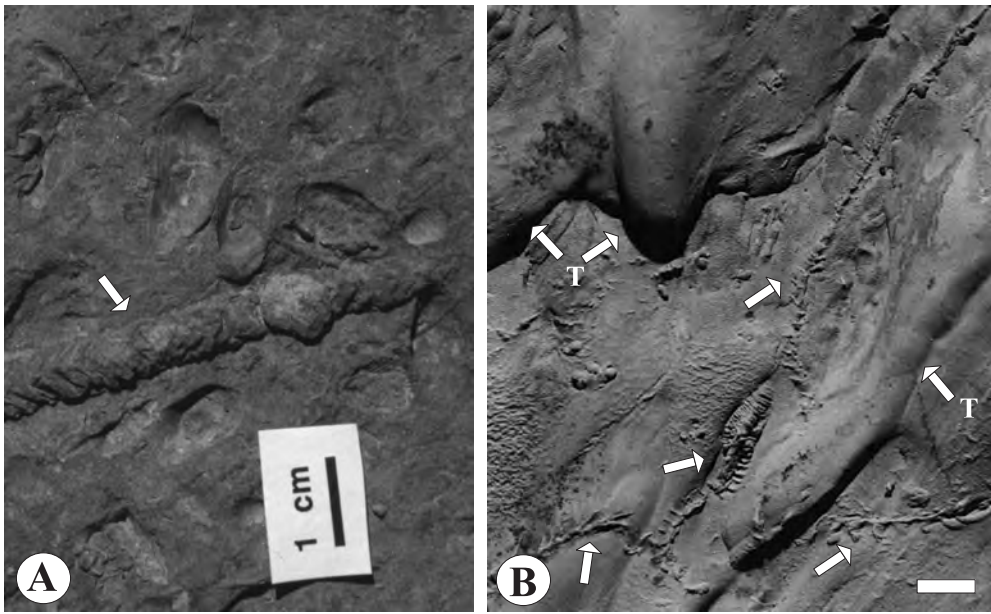


Figura 27. 2. Trazas de locomoción de bivalvos nucleoloides con pie bifurcado, asignadas al icnogénero *Protovirgularia*. Miembro Stull Shale de la Formación Kanwaka Shale, Carbonífero, Kansas. A. chevrones bien definidos y poco espaciados (flecha) correspondientes a trazas formadas en sustratos relativamente firmes y que atraviesan un depósito residual de conchillas; B. chevrones muy deformados y muy espaciados (flecha) en trazas producidas en sustratos poco cohesivos. Nótese la presencia de turboglifos (T). Barra = 1 cm.

Las trazas fósiles poseen rango temporal extenso

La mayoría de los icnofósiles tiene un amplio rango en el registro estratigráfico, que en muchos casos abarca la totalidad del Fanerozoico (Figura 27. 3 A). Por cierto, esto no significa que los organismos productores sean los mismos, ya que en realidad distintos grupos pudieron verse involucrados a lo largo del tiempo geológico. Por el contrario, la clave reside en que ciertos comportamientos básicos se establecieron tempranamente en la historia de la vida sin sufrir mayores modificaciones. Este hecho marca un contraste notable con los cuerpos fósiles más apreciados por los bioestratígrafos: los fósiles guía.

Las trazas fósiles poseen rango facial restringido

Esta característica se aplica más a las icnocenosis que a icnotaxones individuales, poniendo en evidencia que las mismas son un reflejo de determinados parámetros ambientales y tienden a caracterizar ambientes de sedimentación. Las estructuras biogénicas representan de este modo las respuestas de los organismos al complejo juego de interacciones bióticas y parámetros ambientales (Figura 27. 3 B).

Las trazas fósiles raramente sufren transporte

Las trazas fósiles representan el registro de actividad biológica *in situ* y en la mayoría de los casos carecen de desplazamiento secundario, es decir no han sufrido transporte ni retrabajo (Fi-

gura 27. 3 C). De este modo, las mismas guardan una relación mucho más estrecha con el sustrato que las alberga que los cuerpos fósiles.

Un análisis de estas características sirve para entender adecuadamente las potencialidades y limitaciones de las trazas fósiles. Por ejemplo, la combinación del amplio rango temporal y el estrecho rango ambiental facilita comparaciones paleoecológicas y paleoambientales de asociaciones de estas estructuras de distinta edad. Como contrapartida, estas mismas características limitan su utilidad en bioestratigrafía. A su vez, la común ausencia de retransporte proporciona una ventaja en la realización de estudios paleoecológicos y paleoambientales. Mientras que cuando nos proponemos analizar las implicancias paleoecológicas de una asociación de cuerpos fósiles debemos evaluar, en primer término, el grado de transporte sufrido por el material, una asociación de trazas fósiles suele no requerir de esta primera fase de estudio. Por su parte, el hecho de que las mismas comúnmente sean producidas por organismos de cuerpo blando, quedando preservadas en sucesiones carentes de cuerpos fósiles, lleva a que en muchos casos las estructuras biogénicas constituyan la única evidencia de actividad biológica disponible, volviéndolas particularmente valiosas en estudios paleobiológicos, evolutivos o paleoambientales.

Estas características reflejan generalizaciones no exentas de excepciones. Por ejemplo, algu-

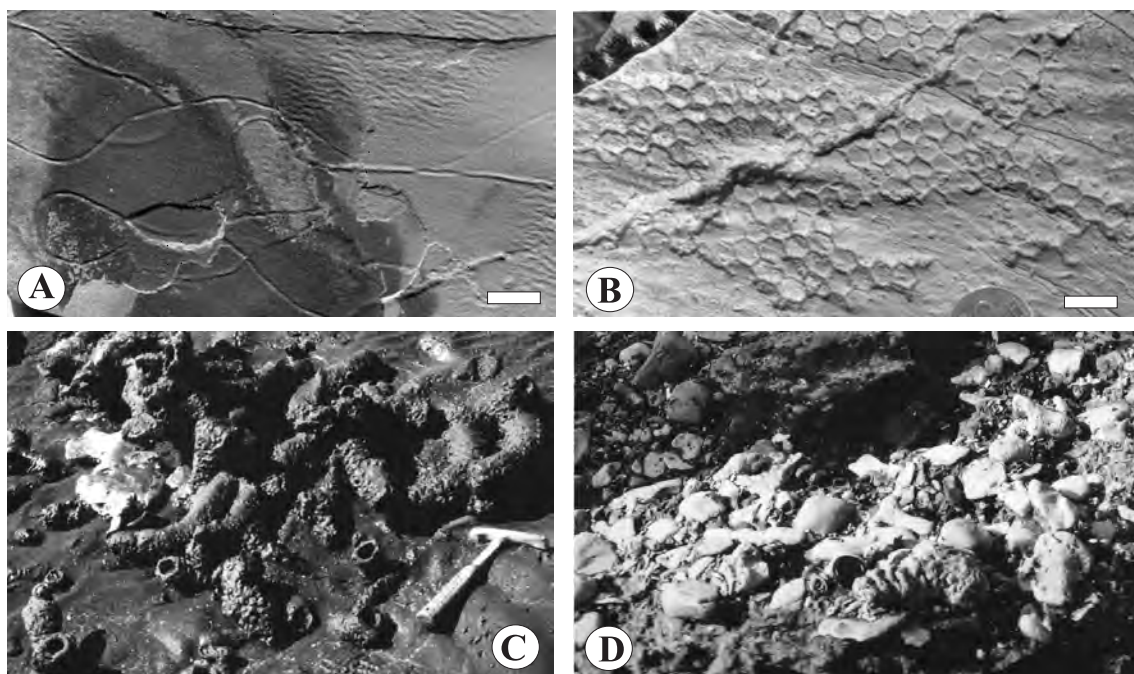


Figura 27. 3. A. *Helminthoidichnites tenuis*, una pista de pastoreo muy simple que se conoce desde el Precámbrico hasta el Holoceno. Formación Puncoviscana, Cámbrico Inferior basal del noroeste argentino (barra = 1 cm); B. redes hexagonales correspondientes al icnogénero *Paleodictyon*, que caracteriza ambientes marinos profundos, comúnmente albardones de canales turbidíticos o sectores distales de lóbulos. Formación Tarcau, Eoceno, Rumania (barra = 1 cm); C. galerías de *Ophiomorpha in situ*. Pleistoceno de los alrededores de Pehuencó, litoral de la provincia de Buenos Aires, Argentina (longitud del martillo = 33.5 cm); D. fragmentos de las galerías ilustradas en C reabajados e incorporados a un conglomerado (ancho del cubre lente = 5.5 cm).

nos icnotaxones poseen rangos temporales más restringidos que los vuelven indicadores bioestratigráficos valiosos (algunas icnoespecies de *Cruziana* y *Rusophycus*; la mayoría de las icnoespecies de *Oldhamia*). Asimismo, estudios realizados por Genise (2000, 2004) demostraron que el rango estratigráfico de la mayoría de las trazas de insectos (escarabajos, abejas, avispas y termitas) presentes en paleosuelos está restringido al Cenozoico. En menor medida, las estructuras de macro y microbioerosión suelen presentar rangos estratigráficos más restringidos (Bromley, 2004; Glaub y Vogel, 2004). A su vez, si bien es cierto que las trazas fósiles son comúnmente producidas por faunas de cuerpo blando, existen numerosos organismos con partes duras que poseen un buen registro icnológico, siendo los vertebrados el caso más obvio, pero también algunos grupos de invertebrados (bivalvos, trilobites). Finalmente, aunque en la gran mayoría de los casos las trazas fósiles que sufren transporte son destruidas por los procesos hidráulicos, existen icnofósiles que pueden resistir cierto grado de movilización, tales como los fragmentos de galerías de crustáceos (*Ophiomorpha*, Figura 27. 3 D) y las trazas de insectos, particularmente las que presentan paredes reforzadas (*Coprinis-*

phaera). Del mismo modo, conchillas o fragmentos de roca portadores de perforaciones pueden ser retransportados e incorporados en otros sedimentos.

CLASIFICACIÓN DE LAS TRAZAS FÓSILES

Existen tres esquemas principales para caracterizar a las trazas fósiles: preservacional, etológico y taxonómico. Estos tres sistemas no son excluyentes sino que en realidad se complementan, por lo que en la práctica, un estudio icnológico requiere de un cuidadoso enfoque que combine, al menos, estas tres perspectivas.

Clasificación preservacional

Los sistemas más importantes de clasificación de trazas fósiles desde el punto de vista preservacional han sido propuestos por Seilacher (1964) y Martinsson (1970), los cuales son ilustrados en la Figura 27. 4. Simpson (1957) y Chamberlain (1971) han propuesto esquemas alternativos que por ser de menor uso, no serán analizados en este capítulo.

Seilacher (1964) adoptó un esquema en base a tres categorías principales: semirelieve, relieve completo y estructuras biodeformacionales.

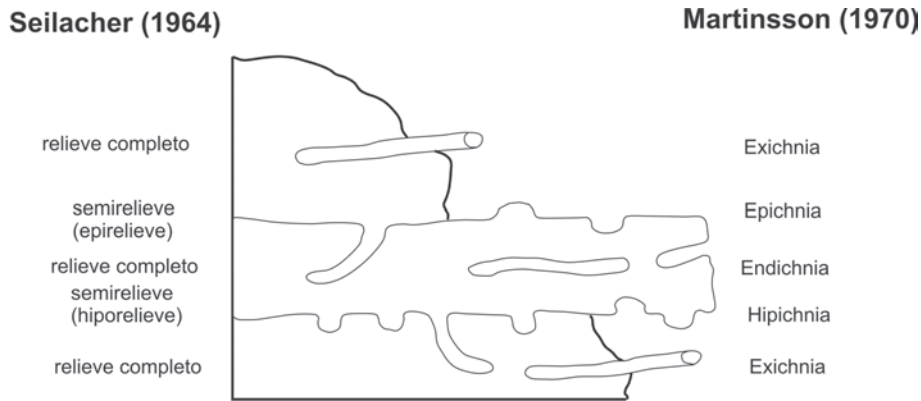


Figura 27. 4. Clasificación preservacional de trazas fósiles (basado en Pemberton *et al.*, 1992).

A su vez, las estructuras en semirelieve se subdividen en relieve de límite (distinguiendo hiporelieve y epirelieve) y relieve de clivaje. La preservación en **semirelieve** comprende a aquellas trazas presentes en interfaces litológicas, mientras que la de **relieve completo** se refiere a las estructuras preservadas dentro de la capa. Por su parte, entendemos por **relieve de límite** a las trazas preservadas en contactos entre capas, diferenciándose entre aquellas presentes en la base (**hiporelieve**) y en el tope (**epirelieve**). Finalmente, las **estructuras biodeformacionales** corresponden a disturbancias de la estratificación, carentes de morfología definida (moteados de bioturbación). En su esquema, Seilacher (1964) distinguió claramente entre aspectos descriptivos y genéticos. Por ejemplo, una estructura preservada en hiporelieve positivo puede haberse formado: 1) en la interfase sedimentación-arena como un tubo abierto siendo posteriormente rellenado por arena, 2) dentro del sedimento en la interfase arena-fango o 3) dentro de un sedimento homogéneo que fue luego exhumado por erosión y rellenado con arena.

Martinsson (1970) sugirió un sistema muy similar al de Seilacher (1964), que comprende cuatro categorías: epicnia, hipicnia, endicnia y exicnia. Estas categorías se distinguen sobre la base de la relación de la estructura biogénica con la capa de arena moldeadora. La preservación **epichnia** se produce cuando las estructuras se conservan en el tope de la capa, presentándose como surcos o como crestas. El término **hipichnia** se emplea cuando las trazas se conservan en la base de la capa, distinguiéndose también entre crestas o surcos. La categoría de **endichnia** se utiliza cuando las estructuras se preservan dentro de la capa y la de **exichnia**, cuando las trazas se hallan fuera de la capa (Figura 27. 4).

Clasificación etológica

Seilacher (1953) propuso una clasificación etológica que ha alcanzado gran aceptación entre los icnólogos. En esta clasificación se define un número reducido de categorías básicas de comportamiento, que surgieron del estudio del registro icnológico marino. Este esquema es de gran utilidad en análisis de tipo paleoecológico y paleoambiental, ya que la caracterización etológica de los componentes de una asociación es relevante para establecer la estructura de la paleocomunidad y las condiciones de sedimentación imperantes. La clasificación original de Seilacher (1953) comprende cinco categorías: trazas de descanso (**Cubichnia**), trazas de locomoción (**Repichnia**), trazas de pastoreo (**Pascichnia**), trazas de alimentación (**Fodinichnia**) y trazas de habitación (**Domichnia**). Posteriormente, Frey (1973) adicionó una sexta categoría, estructuras de escape o **Fugichnia** y Ekdale *et al.* (1984) agregaron una séptima, sistemas de cultivo y trampas o **Agrichnia**. Otras categorías propuestas recientemente son: trazas de predación o **Praedichnia** (Ekdale, 1985), trazas de equilibrio o **Equilibrichnia** (Bromley, 1996) y trazas de nidificación o **Calichnia** (Genise y Bown, 1994 a). Esta última incluye a las estructuras de edificación o **Aedifichnia**, definidas anteriormente por Bown y Ratcliffe (1988). A su vez, la categoría **Xylichnia** fue propuesta por Genise (1995) para perforaciones en madera, como una subcategoría de Fodinichnia. Más recientemente, Gibert *et al.* (2004) han definido la categoría **Fixichnia**, la cual incluye estructuras de fijación en sustratos duros. El Cuadro 27. 1 sintetiza los aspectos más relevantes de cada categoría, mientras que la Figura 27. 5 ilustra algunos ejemplos.

Como señalara Frey (1973), la clasificación

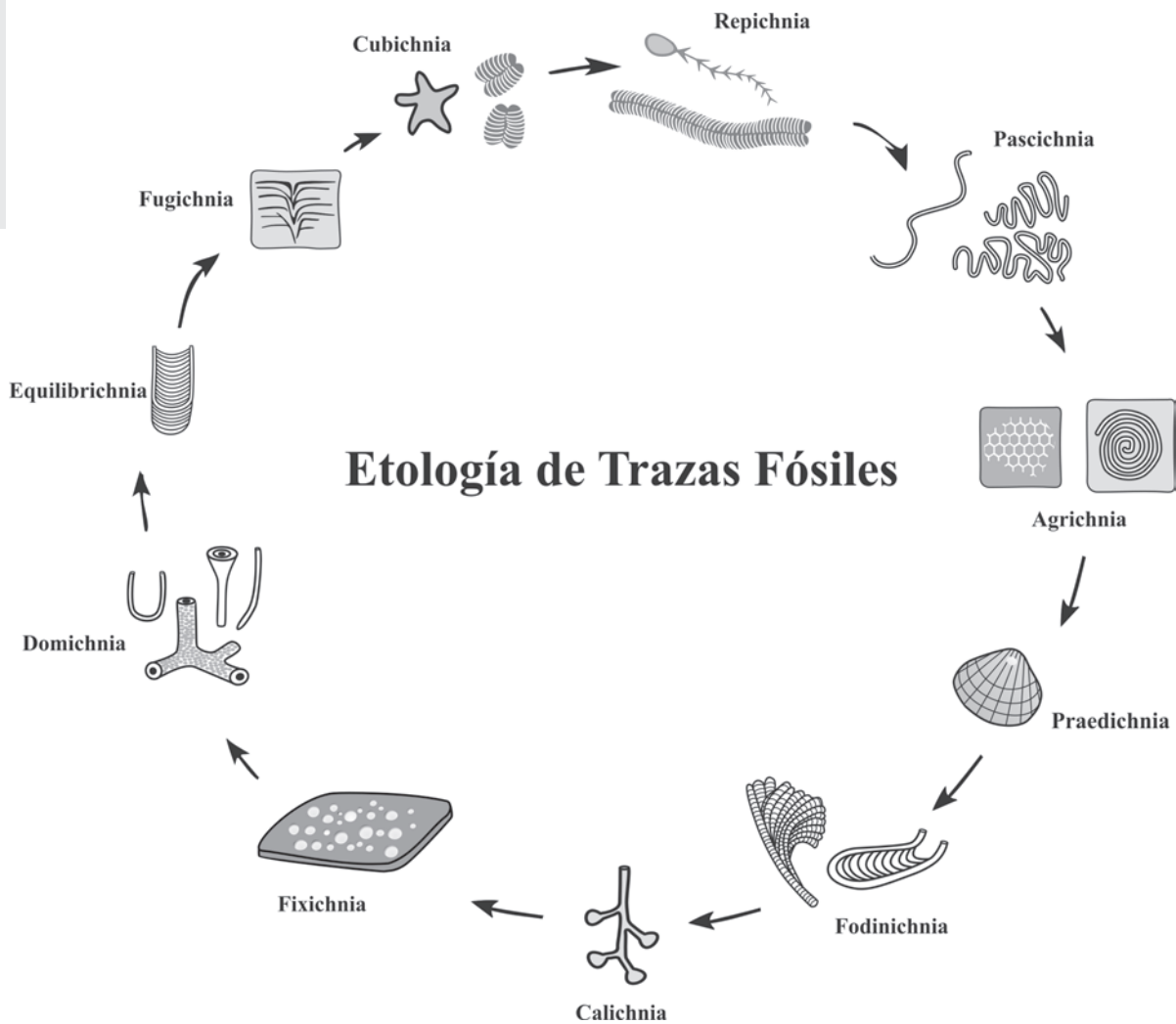


Figura 27. 5. Clasificación etológica de trazas fósiles (modificado de Buatois *et al.*, 2002 a).

etológica fue intencionalmente restringida por Seilacher (1953) a unas pocas categorías, cuidadosamente elegidas, que han probado ser de enorme utilidad en la interpretación funcional de trazas fósiles. Consecuentemente, no sería aconsejable una desmedida proliferación terminológica que resultaría en complicaciones innecesarias; lo que se pretende es definir los bloques básicos de comportamiento. Sin embargo, en el caso de las trazas continentales (y en particular subaéreas), las categorías tradicionales resultan a menudo insuficientes o requieren de subdivisiones (Genise y Bown, 1994 a). Discusiones sobre las distintas categorías etológicas pueden encontrarse en Frey y Pemberton (1984, 1985), Ekdale (1985), Bromley (1996) y Buatois *et al.* (2002 a).

Clasificación taxonómica

Las trazas fósiles representan un objeto particular de estudio dentro de la paleontología y por lo tanto su taxonomía responderá en gran medida a sus peculiaridades. La nomenclatura zoológica binominal es aplicable a las trazas y cuerpos fósiles, pero en el primer caso hablamos de **icnogéneros** (igen.) e **icnoespecies** (isp.), para alertar al lector que se trata de un icnofósil. Si bien los icnofósiles tradicionalmente carecían de categorías icnotaxonómicas superiores (orden, clase), la categoría de **icnofamilia** ha sido admitida últimamente por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, aunque relativamente poco empleada en icnología. No obstante, estudios recientes ponen de relieve su potencial utilidad (Genise,

2004). Es importante tener en cuenta que la taxonomía de trazas fósiles o **icnotaxonomía** debe representar un sistema paralelo al de la taxonomía biológica y paleontológica y no tiene que ser confundida con éstas (Osgood, 1970; Bromley, 1981). La clasificación de trazas fósiles es morfo-etológica y no presupone la identificación de los organismos que originaron las estructuras. La icnotaxonomía se basa en la morfología de trazas como expresión de un determinado comportamiento, independientemente del organismo productor (Bromley, 1996), si bien esto no implica que la icnología deba estar divorciada de la biología.

Bromley (1996) introdujo el concepto de icnotaxobase con el objeto de clarificar qué caracteres morfológicos deben ser considerados importantes a la hora de clasificar taxonómicamente una traza fósil. Una **icnotaxobase** es una característica morfológica individualizable y suficientemente distintiva, que muestra variabilidad significativa (Buatois *et al.*, 2002 a). Las icnotaxobases son funciones del comportamiento, que proveen directa o indirectamente información etológica a distintas escalas. Entre las icnotaxobases más importantes, cabe mencionar la morfología general, el tipo de pared, el tipo de bifurcación, la naturaleza del relleno y la presencia de *spreite* (Bromley, 1996). El término *spreite* hace referencia a disturbancias en el sedimento, que se repiten según un patrón concéntrico o paralelo, y marcan el desplazamiento del tubo causativo. Por su parte, **estructura meniscada** refiere a un tipo de retrorelleno de una estructura de alimentación, que refleja un patrón de ordenamiento selectivo del sedimento en forma de arcos (meniscos) y no debe ser confundido con el *spreite*. Genise (2000, 2004) ha desarrollado el concepto de icnotaxobases en la clasificación de trazas de insectos en cámaras en paleosuelos. Algunas icnotaxobases, por ejemplo la morfología general, entendida como la arquitectura de las construcciones, y los tipos de pared, adquieren gran complejidad y son icnotaxobases de primer orden, mientras que el tipo de bifurcación juega un papel secundario.

Una clasificación icnotaxonómica apropiada es un complemento fundamental para las clasificaciones preservacionales y etológicas. A su vez, representa una base firme sobre la cual asentar el análisis de implicancias paleoecológicas, paleobiológicas o paleoambientales. Las denominaciones en nomenclatura abierta («tubos verticales», «trazas meniscadas») deben ser evitadas cuando existe un nombre formal disponible. Incluso la clasificación a nivel icnogenerico es en muchos casos insuficiente,

debiéndose intentar una asignación a nivel icnoespecífico siempre que sea posible. Discusiones detalladas sobre los procedimientos a seguir en una aproximación icnotaxonómica pueden encontrarse en Magwood (1992), Pickerill (1994), Bromley (1996) y Buatois *et al.* (2002 a). La clasificación icnotaxonómica representa el mejor sistema para elaborar un lenguaje común consensuado, que posibilite la comunicación entre los científicos de diversas áreas y permita la elaboración de conceptualizaciones teóricas sobre bases firmes y compartidas.

EL MODELO DE LAS ICNOFACIES

El concepto de icnofacies ha sido uno de los más exitosos de la icnología, derivando en un modelo de gran aplicación y que, desde una perspectiva epistemológica e histórica, fue crucial para el desarrollo conceptual y metodológico de la icnología (Mángano y Buatois, 2001). Una **icnofacies** consiste en una asociación de trazas fósiles que aparece recurrentemente a lo largo del tiempo geológico y que se relaciona comúnmente con determinados parámetros ambientales. El modelo de icnofacies propuesto por Seilacher (1963, 1964, 1967) posibilitó encuadrar en una teoría explicativa, observaciones efectuadas en el registro fósil y en ambientes actuales. El establecimiento del modelo de icnofacies trajo aparejado un notable desarrollo de la icnología a principios de la década del setenta, y un crecimiento ininterrumpido que continúa hasta nuestros días, llevando a la creación del primer programa de investigación en icnología (Mángano y Buatois, 2001). Para muchos autores (Frey y Pemberton, 1984, 1985; Pemberton *et al.*, 1992), la idea de icnofacies es el concepto medular de la icnología.

En la definición de icnofacies hay dos aspectos que deben ser remarcados. En primer lugar, se enfatiza que una icnofacies está asociada a determinadas condiciones ambientales. Justamente el éxito del modelo de icnofacies reside en el análisis paleoambiental, y así se explica su amplia difusión a partir de la propuesta de Seilacher. En segundo término, en la definición se hace referencia al carácter recurrente de las icnofacies. Las icnofacies son asociaciones arquetípicas que se repiten en el tiempo geológico cuando las condiciones paleoambientales también lo hacen. Un ejemplo que reviste solo carácter local, si bien puede ser muy valioso, no conduce necesariamente a la formulación de una icnofacies. Tal cual han

MODELO DE ICNOFACIES

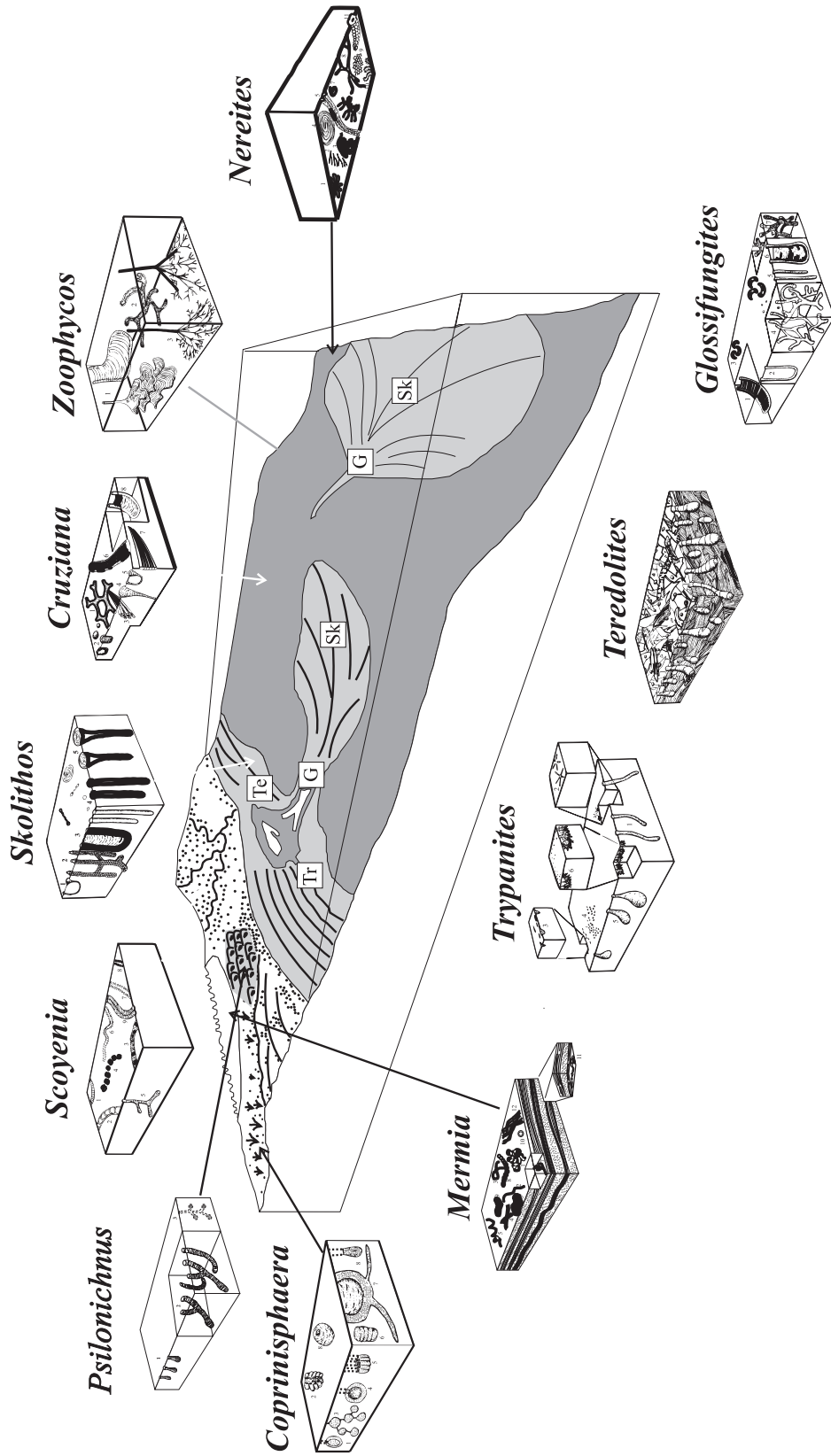


Figure 27. 6. Modelo de icnofacies arquetípicas (tomado de Buatois *et al.*, 2002 a).

enfaticado Pemberton *et al.* (1992), la construcción de una icnofacies puede ser entendida como análoga a la de un modelo de facies. Del mismo modo que los modelos de facies son el producto del análisis de distintos ejemplos, a los que se les han eliminado las peculiaridades locales para obtener el común denominador a todos ellos, las icnofacies seilacherianas constituyen asociaciones arquetípicas que engloban los rasgos comunes de una serie de icnofaunas particulares, por encima de sus peculiaridades específicas.

Las icnofacies corrientemente aceptadas pueden dividirse en tres grandes categorías: 1) icnofacies marinas de sustratos blandos, 2) icnofacies sustrato-controladas y 3) icnofacies continentales. Las **icnofacies marinas de sustrato blando** comprenden las icnofacies de *Psilonichnus*, *Skolithos*, *Cruziana*, *Zoophycos* y *Nereites*. Las **icnofacies sustrato-controladas** son las de *Teredolites*, *Glossifungites* y *Trypanites*, esta última subdividida en la de *Entobia* y *Gnathichnus*. Las **icnofacies continentales** incluyen las de *Coprinisphaera*, *Scoyenia* y *Mermia*. Una reconstrucción esquemática del modelo se presenta en la Figura 27. 6, mientras que el Cuadro 27. 2 sintetiza las características principales de cada icnofacies. Revisiones sobre el tema pueden encontrarse en Pemberton *et al.* (1992), Buatois y Mángano (1995, 1998, 2004 a), de Gibert *et al.* (1998), de Gibert y Martinell (1998), Genise *et al.* (2000) y McIlroy (2004 b).

Frey *et al.* (1990) señalaron que el concepto de icnofacies está muy pobremente entendido. Al respecto, Buatois *et al.* (2002 a) realizaron una serie de clarificaciones tendientes a evitar confusiones y errores. Si bien cada icnofacies es denominada con un icnogénero típico, su definición se basa en una serie de características diagnósticas y no en la presencia del icnogénero epónimo. Por ejemplo, el icnogénero *Cruziana* comúnmente no se presenta en la icnofacies de *Cruziana* en asociaciones pospaleozoicas, pero la icnofacies sigue estando presente. Del mismo modo, es común que icnogéneros considerados típicos de una icnofacies se presenten en otra icnofacies. *Cruziana* es un icnogénero que puede presentarse en depósitos fluviolacustres, lo cual no implica la presencia de la icnofacies de *Cruziana* en tal situación, sino que el icnogénero *Cruziana* puede ser un componente de la icnofacies de *Scoyenia*. Asimismo, si bien se ha enfatizado que las icnofacies marinas son indicadoras de batimetría, éste no es necesariamente el caso. Desde hace ya varias décadas, se conoce que la zonación batimétrica original puede presentar anomalías, es decir asociaciones que se encuentren desplazadas de su

ambiente habitual (Crimes, 1977; Pemberton y Frey, 1984; Buatois y López Angriman, 1991, 1992). Esto se debe a que las asociaciones de trazas fósiles reflejan condiciones ambientales locales, que pueden o no concordar con las condiciones predecibles para determinada profundidad. Los principales controles en la distribución de icnofacies incluyen tipo de sustrato, energía, contenido de nutrientes, oxigenación, salinidad y tasas de sedimentación y erosión, siendo la batimetría un control de segundo orden. Los gradientes de reemplazo batimétrico de icnofacies solo funcionan adecuadamente en tanto y en cuanto los parámetros paleoecológicos involucrados varíen en forma acorde. Por otra parte, una icnofacies, tal como una facies sedimentaria, requiere de extensión areal y continuidad lateral. Este hecho tiene importantes implicancias para el reconocimiento de icnofacies sustrato-controladas. Un clasto con perforaciones asignables al icnogénero *Trypanites* no implica que la presencia de un tronco portador de *Teredolites* no debe ser asignado a la icnofacies de *Teredolites*. Es el carácter autóctono de la asociación el que permite el reconocimiento de la icnofacies (Bromley *et al.*, 1984; Savrda *et al.*, 1993). Finalmente, debe enfatizarse que quienes aplican el concepto de icnofacies en el análisis de sucesiones sedimentarias no se limitan en la práctica a reconocer icnofacies, sino que analizan las distintas asociaciones presentes efectuando subdivisiones locales de las icnofacies, generalmente estableciendo zonaciones *onshore-offshore* o modelos de facies a los que se incorpora la información icnológica (Crimes, 1977; Howard y Frey, 1984; MacEachern *et al.*, 1999; Buatois *et al.*, 2002 b; Mángano *et al.*, 2005).

EL ENFOQUE DE LAS ICNOFÁBRICAS

El estudio de icnofábricas representa una de las nuevas líneas en icnología (Taylor *et al.*, 2003; McIlroy, 2004 b). Se denomina **icnofábrica** al aspecto de la textura y estructura interna de un sedimento, que resulta de la bioturbación y bioerosión a distintas escalas (Ekdale y Bromley, 1983; Bromley y Ekdale, 1986). Mientras en los estudios icnológicos basados en icnofacies, las trazas fósiles son clasificadas, interpretadas y agrupadas con el objeto de caracterizar paleoambientalmente una determinada sucesión sedimentaria, los de icnofábricas toman en cuenta no solo las estructuras discretas y clasificables taxonómicamente, sino también aquellos moteados de bioturba-

ción que difícilmente puedan asignarse a un determinado taxón. A su vez, el análisis de icnofábricas enfatiza el estudio de las relaciones de corte y escalonamiento en el sustrato entre los distintos icnotaxones. En la práctica, el análisis de icnofábricas resulta así un complemento de importancia para las investigaciones más tradicionales de icnofacies. Si bien la gran mayoría de los estudios de icnofábricas han sido realizados en depósitos marinos, este enfoque fue extendido recientemente al estudio de ambientes terrestres (Genise *et al.*, 2004).

El análisis de icnofábricas toma en consideración aspectos tales como la estructura de escalonamiento (*tiering*). El concepto de escalonamiento se refiere a la partición vertical de un hábitat (Ausich y Bottjer, 1982; Bromley y Ekdale, 1986). Los organismos se ubican espacialmente según una zonación vertical de acuerdo a parámetros físicos, biológicos y químicos. En comunidades marinas, los organismos endobentónicos exhiben comúnmente escalonamiento dentro del sustrato, del

mismo modo que los suspensívoros epifaunales se escalonan para alimentarse a distintos niveles en la columna de agua (Ausich y Bottjer, 1982; Mángano y Buatois, 1999). En icnología, el concepto de escalonamiento se refiere en particular a la zonación vertical del hábitat endobentónico. El patrón de escalonamiento responde a gradientes ambientales dentro del sedimento, esencialmente variaciones verticales en la consistencia del sustrato, distribución y calidad de la materia orgánica y contenido de oxígeno (Bromley, 1996). La compactación del sedimento trae aparejado un incremento en la deshidratación y en el grado de consistencia del mismo. Por lo tanto, los excavadores más someros se desplazan en sedimento blando poco compactado, mientras que los excavadores profundos construyen sus estructuras en sustrato firme y deshidratado (Bromley y Ekdale, 1986). Por su parte, el gradiente de distribución de materia orgánica muestra un pico en la interfase agua-sedimento, donde se desarrolla la actividad de la epifauna detritívora. El contenido de materia orgánica es mucho menor dentro del sedimento, manteniéndose más o menos constante en los sectores subsuperficiales por efecto de la mezcla biogénica, para disminuir abruptamente en profundidad (Bromley, 1996). A su vez, el contenido de oxígeno disminuye en profundidad, con la discontinuidad de potencial redox separando sedimento oxigenado de sedimento anóxico.

Bromley y Ekdale (1986) notaron que las icnofábricas pueden clasificarse en simples y compuestas. Las **icnofábricas simples** representan la actividad de una comunidad bentónica en particular, en un determinado momento (Figura 27. 7 A). Las **icnofábricas compuestas** registran la actividad de sucesivas icnocenosis en un sedimento, representando distintas condiciones ambientales, o reflejan el reacomodamiento vertical de una comunidad. Las icnofábricas compuestas del primer tipo se originan por un cambio en las condiciones del fondo marino que produce el reemplazo de una comunidad por otra. El caso más típico ocurre por una progresiva consolidación del sustrato y queda evidenciado por el reemplazo de una icnocenosis de sustrato blando por otra de sustrato firme y finalmente, por una icnocenosis de sustrato duro (Mángano y Buatois, 1991; Lewis y Ekdale, 1992) (Figura 27. 7 B). Un segundo modo de generación de icnofábricas compuestas se produce por una continua acreción vertical del fondo marino, fenómeno acompañado por la migración ascendente de una comunidad endobentónica con escalonamiento (Ekdale y Bromley, 1991) (Fi-

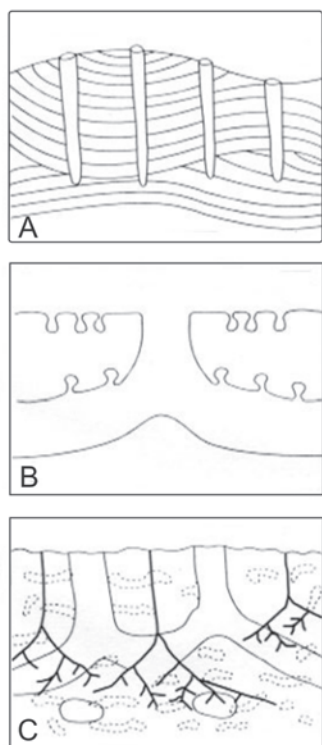


Figura 27. 7. Tipos de icnofábricas. A. icnofábrica simple reflejando un único evento de colonización; B. icnofábrica compuesta que registra el reemplazo de icnocenosis sustrato controladas a partir de una progresiva consolidación del sustrato; C. icnofábrica compuesta generada por la migración ascendente de una comunidad escalonada en relación con una continua acreción vertical del fondo marino.

gura 27. 7 C). Mientras las icnofábricas simples son análogas a una foto instantánea en la cual los actores tienen posiciones estáticas, las icnofábricas compuestas son comparables a una película en la cual los actores se repositionan a lo largo del tiempo de acuerdo a lo estipulado en el libreto. Es decir, las estructuras biogénicas no se reordenan temporalmente al azar sino regidas por los factores que controlan la estructura de escalonamiento. Contrariamente a lo que dicta el sentido común, las icnofábricas compuestas son mucho más comunes en el registro que las simples.

Comúnmente los sedimentos presentan patrones de bioturbación complejos que reflejan la yuxtaposición de distintos grupos de trazas o icnofósiles individuales. La secuencia de emplazamiento de las mismas puede establecerse determinando las relaciones de corte, las características de la pared y el tipo de relleno (Bromley y Ekdale, 1986; Bromley, 1996; Buatois *et al.*, 2003). En el caso típico de agradación del fondo marino, bajo condiciones de sedimentación por decantación en ambientes de plataforma y planicies abisales, las estructuras más profundas cortan a las más someras. Cuando existe suficiente tiempo para permitir intensa bioturbación, las trazas someras son obliteradas y la icnofábrica es dominada por estructuras profundas. Por su parte, las estructuras profundas usualmente exhiben paredes abruptas y límites bien definidos, y contienen un relleno que contrasta con el del sedimento hospedante, lo cual refleja una cuidadosa selección de las partículas por parte del organismo, o introducción de material desde la superficie (Bromley, 1996; Taylor y Goldring, 1993). A su vez, las excavaciones profundas crean un microambiente químico que favorece la iniciación de procesos diagenéticos de mineralización, que a su vez resaltan la visibilidad de las trazas (Bromley, 1996). El potencial de preservación y la visibilidad de las estructuras profundas es por lo tanto mayor que el de las estructuras someras.

El análisis de icnofábricas enfatiza la función de la tafonomía y nos recuerda que las trazas fósiles reflejan principios de preservación peculiares, lo cual debe ser tenido en cuenta a la hora de efectuar interpretaciones paleoambientales. Por ejemplo, las trazas someras, que poseen potencial de preservación bajo, son las más sensibles a las condiciones ambientales del fondo oceánico ya que se forman en proximidad a la interfase agua-sedimento (Bromley y Ekdale, 1986). Por el contrario, las trazas profundas, con alto potencial de preservación, son las menos afectadas por cambios en las condi-

ciones ambientales del fondo marino, ya que su emplazamiento se produce en sectores del sustrato alejados de la interfase agua-sedimento, los cuales son relativamente estables.

Otro concepto de importancia es el de icnocolectividades (*ichnoguilds*). En la definición de **icnocolectividad** entran en juego tres elementos: 1) plan estructural (se considera si las estructuras son permanentes o transitorias y las distintas categorías etológicas), 2) tipo trófico (suspensívoros, depositívoros, detritívoros y cultivadores) y 3) utilización del espacio (posición vertical relativa de los distintos grupos de trazas o escalonamiento) (Bromley, 1996). El concepto de icnocolectividad es sumamente valioso a la hora de entender patrones recurrentes de utilización del ecoespacio en comunidades bentónicas. Por ejemplo, se lo ha aplicado para caracterizar la complejidad de las comunidades endobentónicas en sedimentos de creta (Ekdale y Bromley, 1991), la evolución de las comunidades desarrolladas en planicies de mareas del Paleozoico (Mángano *et al.*, 2002; Mángano y Buatois, 2002, 2004 a) y las particularidades de los ecosistemas marinos profundos del Cámbrico Temprano dominados por el desarrollo de tapetes microbiales (Buatois y Mángano, 2003 a).

APLICACIONES DE LA ICNOLOGÍA

El estudio de las trazas fósiles tiene numerosas aplicaciones en distintas disciplinas vinculadas tanto a la paleontología como a la geología sedimentaria. En esta segunda parte del capítulo, sin pretender un análisis exhaustivo, trataremos brevemente algunas de estas aplicaciones. En particular, nos referiremos a su utilidad en paleobiología, bioestratigrafía, paleoecología evolutiva, paleoecología, análisis de facies sedimentarias, estratigrafía secuencial y caracterización de reservorios.

PALEOBIOLOGÍA

La icnología puede aportar información paleobiológica de detalle. Algunas trazas fósiles registran casi fotográficamente la anatomía del organismo productor y pueden darnos ciertas pistas acerca del clado involucrado. Un caso particularmente interesante es el de estructuras sedimentarias biogénicas de descanso y saltación de insectos apterigotos (no alados) en depósitos marinos marginales del Paleozoico Superior acumulados en paleolatitudes ecuatoriales (Mángano *et al.*, 1997, 2001; Braddy y

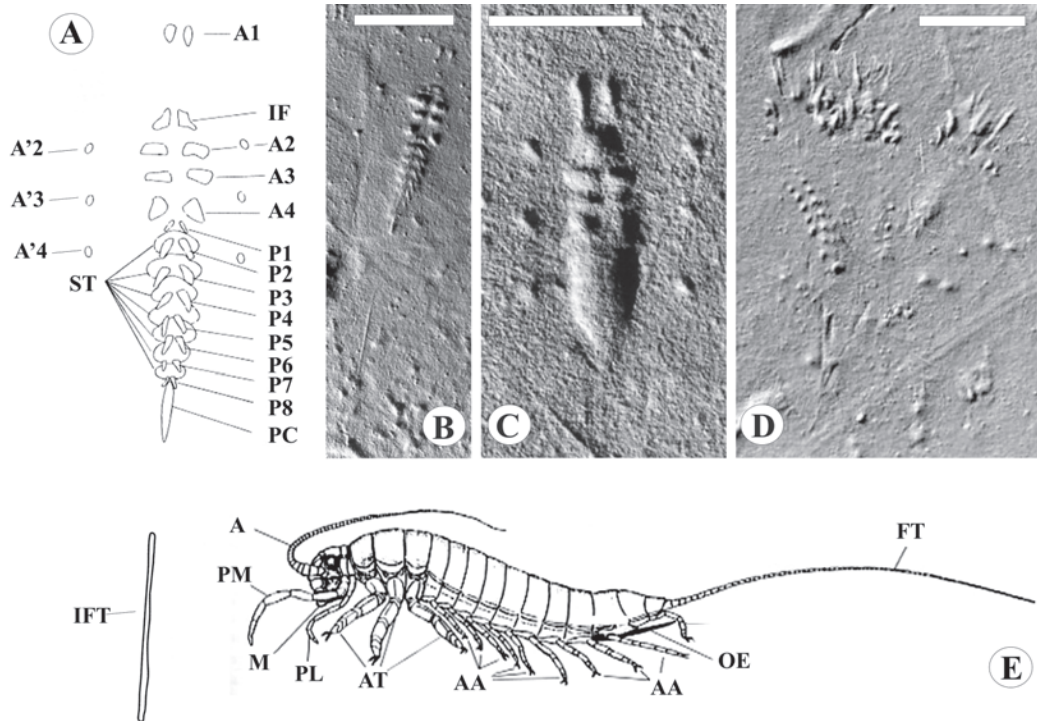


Figura 27.8. Morfología y posible productor del icnogénero *Tonganoxichnus*. A. *Tonganoxichnus buildexensis*, A1 = impresiones anteriores de apéndices cefálicos (palpos maxilares), IF = impresión frontal cefálica, A2-A4 = impresiones coxales de apéndices torácicos, A'2-A'4 = impresiones distales de apéndices torácicos, P1-P8 = impresiones de apéndices abdominales posteriores, PC = proyección cilíndrica (ovopositor), ST = segmentos transversales, IFT = impresión filamento terminal; B. *Tonganoxichnus buildexensis*. Holotipo. Probable ejemplar adulto hembra. Nótese la impresión del ovopositor (PC) y la marca discontinua del filamento axial terminal. Miembro Tonganoxie Sandstone, Carbonífero Superior, Kansas. Barra = 1 cm; C. *Tonganoxichnus buildexensis*. Nótese la presencia de una segunda serie de impresiones a ambos lados del cuerpo indicando el apoyo de segmentos distales de los apéndices torácicos, solo parcialmente preservadas en el material de Kansas. La marca cefálica prominente y los tamaños relativos de céfalo, tórax y abdomen sugieren un ejemplar subadulto. Formación Mansfield, Carbonífero Superior, Indiana. Barra = 0.5 cm. D. *Tonganoxichnus ottawensis*. Nótese la presencia de marcas de rasguñadura con un arreglo en abanico en el sector anterior (representando apéndices cefálicos y torácicos «en acción»), sector posterior (apéndices abdominales) con impresiones subredondeadas (izquierda) o marcas en chevron (derecha) y coincidencia de las marcas del filamento terminal en un punto de pivot. La estructura en su totalidad es interpretada como una traza de saltación lateral. Miembro Tonganoxie Sandstone, Carbonífero Superior, Kansas. Barra = 1 cm. E. Reconstrucción de «*Dasyleptus*», proveniente del Carbonífero Superior, Illinois, probable productor de *Tonganoxichnus*. A = antena, PM = palpos maxilares, M = mandíbula, PL = palpos labiales, AT = apéndices torácicos, AA = apéndices abdominales, OE = ovopositor externo. FT = filamento terminal. Nótese la correlación entre la morfología del productor y de la traza fósil (A. basado en Mángano *et al.*, 1997, 2001; E. basado en Kukalová-Peck, 1997).

Briggs, 2002). Estas estructuras, incluidas en el icnogénero *Tonganoxichnus*, fueron originalmente descriptas del Miembro Tonganoxie Sandstone en Kansas (Carbonífero Superior), y posteriormente halladas en la Formación Mansfield de Indiana (Carbonífero Superior) y en el Miembro Robledo Mountains de Nuevo México (Pérmico Inferior). El registro icnológico de insectos en el Paleozoico está mayoritariamente representado por interacciones plantas-artrópodos preservadas en hojas fósiles, existiendo contadas referencias de trazas producidas en el sedimento. La excepcional preservación de estas estructuras en limolitas y arcilitas posibilitó la documentación de extraordinarios detalles de la morfología ventral de los productores y de sus actividades sobre el sedimento. La

icnoespecie tipo, *T. buildexensis*, muestra dos impresiones anteriores subparalelas al eje axial (A1), una impresión en media luna u oval frontal (IF), seguida por una región central torácica con una serie de impresiones elongadas o subredondeadas, oblicuas o perpendiculares al eje (A2-A4) (Figura 27. 8 A-B), registrando el apoyo proximal de tres pares de robustos apéndices torácicos y una región posterior abdominal caracterizada por numerosas impresiones transversales (ST) asociadas a sutiles marcas en chevron (P1-P8) (impresiones de delicados apéndices abdominales), culminando en una fina y larga extensión axial (IFT). Ocasionalmente algunos especímenes pueden mostrar impresiones subredondeadas laterales en la región torácica (A'2-A'4) que registran el apoyo distal

de los apéndices torácicos. (Figura 27. 8 A-C). En el holotipo también se observa, en el sector caudal, una prominente proyección cilíndrica (PC) que registra la presencia de un ovipositor externo (Figura 27. 8 A-B).

Esta morfología es fácilmente correlacionable con la típica tagmosis de los hexápodos (cabeza, tórax y abdomen), y en particular con el plan morfológico de insectos apterigotos. La presencia de impresiones de palpos (A1) y de una extensión axial posterior (PC) registrando la presencia de un largo filamento terminal, así como el tamaño de las estructuras biogénicas sugieren sorprendentes similitudes con insectos monuros, un grupo extinto de insectos no alados, recuperados de sedimentitas de la misma edad, en particular con el género *Dasyleptus* (Figura 27. 8 E) (Kukalová-Peck, 1987). El icnogénero *Toganoxichnus* está representado por un amplio rango de dimensiones que registra distintos estadios de desarrollo (*instars*) de los productores, siendo la variación de tamaños relativos de los distintos tagmas explicable por alometría (Figura 27. 8 B-C). Las icnoespecies reconocidas representan estructuras de descanso y de saltación (despegue y aterrizaje; Figura 27. 8 D) y su estudio analógico con estructuras recientes de arqueognatos (grupo de insectos primitivos vivientes cercanamente emparentados a los monuros) permite ampliar significativamente la información proveniente del escaso registro de cuerpos fósiles. El estudio de estas asociaciones de trazas fósiles de insectos apterigotos, representa una verdadera ventana tafonómica a la paleobiología y autopaleoecología de los productores, posibilitando inferencias sobre el modo de locomoción, hábitos alimenticios, comportamiento reproductivo y modo de vida. Las marcas de rasguñadura dejadas por los palpos maxilares en el sedimento registran la utilización de estos apéndices para explorar la superficie del mismo posiblemente alimentándose de la delgada película algal. La existencia de una marca axial en el sector posterior del abdomen de algunos especímenes (Figura 27. 8 B) registra la presencia de un ovipositor externo usado para inocular huevos en el sedimento. El amplio rango de tamaños registrando un plan morfológico similar indica la presencia de insectos ametábolos que posiblemente habitaban en grupos en las adyacencias de cuerpos de agua rodeados por vegetación. La común asociación de marcas frontales de los palpos y marcas posteriores del filamento terminal sugieren un comportamiento similar al de algunos arqueognatos de patinaje sobre un pelo de agua (*sliding-on-the-water behavior*) (Mángano et al., 1997).

Otros ejemplos de trazas fósiles que proveen gran caudal de información paleobiológica es el de estructuras biogénicas sedimentarias de insectos en paleosuelos pospaleozoicos, fundamentalmente cenozoicos. Luego de la extinción de fines del Pérmico, la distintiva fauna de insectos paleozoica es sucedida por la gran diversificación de los linajes de insectos hemipteroides y holometábolos (Labandeira y Sepkoski, 1993; Jarzembowski y Ross, 1993). Esta diversificación se acentúa con la aparición de grupos de insectos ecológicamente claves para los ecosistemas actuales durante el Cretácico Temprano, junto con la aparición de las angiospermas. Esta radiación es ampliamente registrada icnológicamente por la aparición de los primeros nidos y cámaras pupales fósiles de insectos en el Cretácico Tardío y la gran variedad y abundancia de trazas fósiles de insectos en paleosuelos del Cenozoico (Genise y Bown, 1994 a; Genise, 2004). Como fue señalado, Genise y Bown (1994 a) propusieron la nueva categoría etológica **calichnia**, para agrupar los nidos de coleópteros y estructuras de habitación y nidificación complejas de himenópteros sociales. Esta mejora en el registro icnológico de insectos es atribuible no solo a la evolución del comportamiento de nidificación en distintos linajes de insectos modernos, sino también a una mejora en su potencial de preservación al ser en su mayoría estructuras construidas con una mezcla de sedimento con secreciones glandulares, excremento u otros productos orgánicos que favorecen procesos de diagénesis temprana y maximizan el potencial de preservación (Genise y Bown, 1994 a). Otra de las ventajas de este registro pospaleozoico es que en numerosos grupos de insectos modernos el programa de comportamiento prácticamente no sufrió modificaciones desde su aparición hasta la actualidad, posibilitando el uso de análogos y aun homólogos modernos para estudios evolutivos. Basado en cuatro planes estructurales básicos, Genise (2000, 2004) definió 4 icnofamilias para estructuras con cámaras encontradas en paleosuelos: Celliformidae (atribuible a abejas), Coprinisphaeridae (asignada a coleópteros), Pallichnidae (atribuible a coleópteros) y Krausichnidae (asignada a hormigas y termitas). Por ejemplo, la compleja arquitectura de múltiples cámaras interconectadas por galerías de distintos diámetros es indicadora de la icnofamilia Krausichnidae, que incluye estructuras de insectos sociales, en particular hormigas y termitas. El análisis de otras icnotaxobases como la naturaleza de la pared, permite separar a las construcciones de termitas con paredes constructivas y/o revestidas, de las paredes simples sin revesti-

miento de los hormigueros. Por su parte, la morfología general de celdas con un extremo redondeado y otro plano o cónico y tapón espiralado, son indicadores de la icnofamilia Celliformidae y atribuibles a la actividad de abejas. El análisis de otros detalles estructurales tales como si las cedillas son solitarias o están agrupadas en conjuntos o interconectadas por túneles del mismo diámetro, permiten inferir por analogía las posibles familias de abejas o incluso, postular los posibles géneros involucrados (Genise, 2000). En general, cuanto más compleja es la estructura, mayores son las posibilidades de que a partir de un análisis macro y microestructural puedan ser asignadas a una familia o incluso a un género. Desde la perspectiva paleobiológica, el análisis de estas complejas estructuras de insectos modernos no solo nos permite indagar sobre las afinidades de sus productores, sino que amplía sustancialmente nuestro conocimiento de la etología de muchos grupos con representantes vivientes y posibilita explorar su papel en los ecosistemas del pasado.

BIOESTRATIGRAFÍA

Las trazas fósiles no son generalmente buenos fósiles guía, por lo que su aplicabilidad en bioestratigrafía es limitada. Sin embargo, algunas llegan a ser buenos indicadores, particularmente cuando existe una carencia de cuerpos fósiles en ciertas sucesiones sedimentarias. Uno de los casos en que las trazas fósiles han sido empleadas como indicadores bioestratigráficos es en la determinación del límite precámbrico-cámbrico. De hecho, el límite más importante en la columna estratigráfica, aquel que separa el Proterozoico del Fanerozoico, está marcado por la aparición de la icnoespecie *Treptichnus pedum* (Narbonne *et al.*, 1987). Mientras que las icnofaunas ediacarianas son sumamente simples y de baja diversidad, las del Cámbrico experimentaron una gran diversificación y complejización en las asociaciones de trazas fósiles (Jensen, 2003; Mángano y Buatois, 2004 b; Seilacher *et al.*, 2005). *Psammichnites gigas*, la gran mayoría de las icnoespecies de *Oldhamia* (*O. antiqua*, *O. radiata*, *O. flabellata*), *Syringomorpha nilssoni* y *Didymaulichnus miettensis* son algunas de las formas que surgen en el Cámbrico Temprano. Muchos de los icnotaxones que se consideraban exclusivos del Ediacariano, tales como *Yelovichnus*, *Palaepascichnus* y *Protospiralichnus*, no son reconocidas como trazas fósiles en la actualidad (Gehling *et al.*, 2000; Jensen, 2003; Seilacher *et al.*, 2003).

A su vez, las sucesiones del Paleozoico Inferior pueden ser objeto de zonaciones bioestratigráficas basadas en la presencia de distintas icnoespecies de *Cruziana* y de otros icnogéneros relacionados con la actividad de trilobites, tales como *Rusophycus* y *Dimorphichnus* (Seilacher, 1970, 1992). La denominada icnoestratigrafía de *Cruziana* sostiene que las trazas producidas por la actividad excavadora de trilobites pueden utilizarse como icnofósiles de valor bioestratigráfico ya que estas estructuras registran rasgos morfológicos finos (como la morfología de los segmentos terminales de los apéndices locomotores) y el programa de comportamiento de las especies productoras. Como los trilobites presentan estrechos rangos estratigráficos, consecuentemente también lo harán las estructuras producidas por ellos. Cabe consignar que no existe necesariamente correlación uno a uno entre una dada icnoespecie de *Cruziana* y una especie de trilobite, sino que un grupo de las mismas (posiblemente relacionadas filogenéticamente) pudo ser responsable de la producción de determinada icnoespecie. La identificación de icnoespecies y su integración en grupos se basa en dos tipos de criterios: impresiones o marcas relacionadas con la morfología del exoesqueleto del productor y rasgos morfológicos de la estructura biogénica que permitan inferir el programa de fabricación de la misma. En el primer tipo de criterios se incluye la caracterización morfológica de detalle de las marcas de rasguñadura endopodales (*endopodal scratch marks*), la presencia/ausencia de lóbulos y morfología de marcas de rasguñadura expodales, presencia de marcas cefálicas, espinas pleurales e impresiones coxales. El segundo tipo de criterios incluye todo registro morfológico del programa de construcción del productor (morfología general de la estructura, orientación y distribución de las marcas de rasguñaduras (*scratch marks*). Un punto muy importante es la correcta identificación de la morfología fina de las marcas de rasguñadura endopodales, que permite inferir la morfología terminal de estos apéndices (*claw formula* o *digit mark*). Estas marcas constituirían algo así como las huellas digitales de sus productores (Seilacher, 1970, 1992). En el noroeste argentino, la icnoestratigrafía de *Cruziana* ha sido utilizada en distintos estudios, habiéndose reconocido, entre otros el grupo *semiplicata* para el Cámbrico Superior-Tremadociano (Figura 27. 9 A) y el grupo *rugosa* para el Tremadociano tardío-Llanvirniano (Figura 27. 9 B) (Mángano y Buatois, 2003). En las Sierras

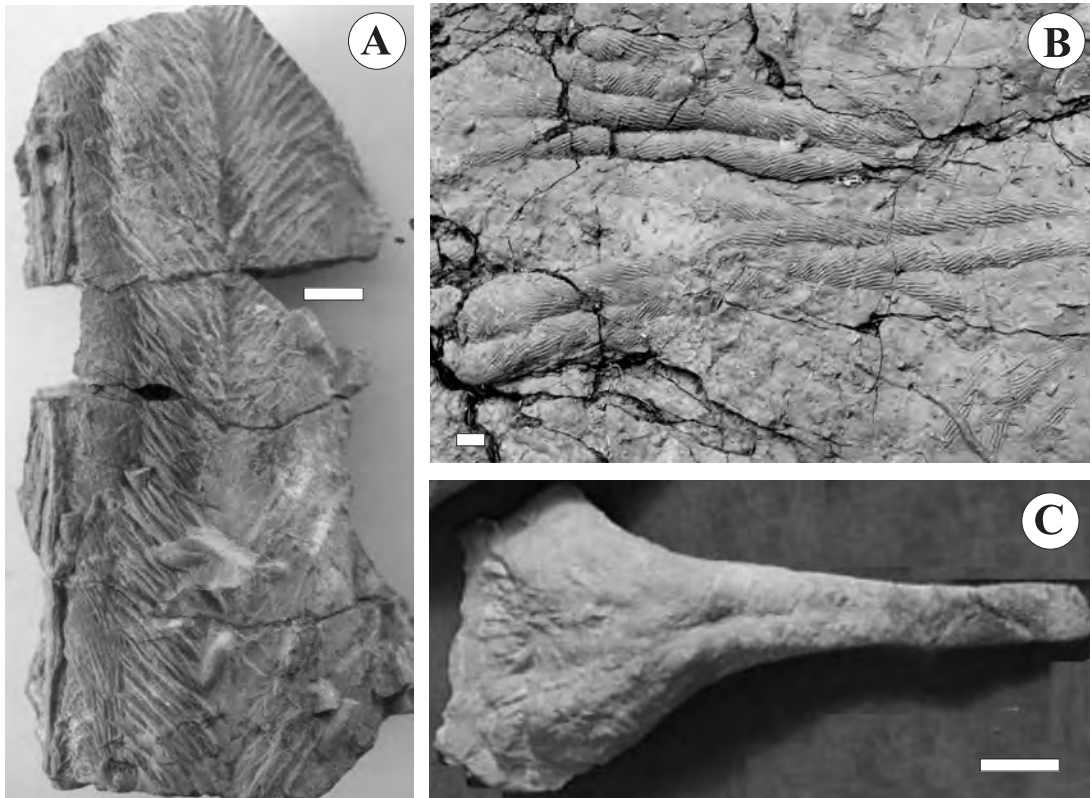


Figure 27.9. Icnoespecies comúnmente utilizadas en la icnoestratigrafía de *Cruziana*, reconocidas en rocas del Paleozoico Inferior argentino A. *Cruziana semiplicata* en su variedad morfológica más clásica mostrando surcos marginales, lóbulos externos exopodales con delicadas marcas de rasguñaduras subparalelas al eje y lóbulos endopodales con marcas de rasguñaduras formando un ángulo agudo con el eje. Estratos de edad tremadociana incluidos en el Grupo Guayoc Chico, Jujuy; B. *Cruziana rugosa furcifera* preservada en la base de una arenisca de la Formación Mojotoro, Arenigiano-Llanvirmano, Salta. Las excavaciones horizontales asociadas corresponden a *Palaeophycus tubularis*, mientras que las estructuras subcirculares corresponden a tubos verticales (*Skolithos linearis*); C. *Cruziana ancora angusta* mostrando la prolongación en forma de ancla. Estratos del Silúrico Inferior de la Formación Balcarce, Sierras Septentrionales, provincia de Buenos Aires. Todas las barras = 1 cm.

Septentrionales de la provincia de Buenos Aires, Seilacher *et al.* (2004) han reconocido recientemente a la icnoespecie *Cruziana ancora*, que caracteriza el Silúrico Temprano (Figura 27.9 C). Seilacher (2000) propuso la utilización de trazas fósiles generadas por organismos vermiformes, incluidas en los icnogéneros *Arthropycus*, *Daedalus* y *Phycodes*, como herramientas en bioestratigrafía del Paleozoico Inferior, si bien el esquema propuesto es aún preliminar y su aplicabilidad debe ser evaluada por nuevos trabajos (Mángano *et al.*, 2005).

PALEOECOLOGÍA EVOLUTIVA

Las aplicaciones de las trazas fósiles en paleoecología evolutiva son relativamente recientes y constituyen una de las líneas de investigación más promisorias en icnología contemporánea. Los estudios efectuados han to-

mado en consideración distintos aspectos, tales como migraciones paleoambientales de icnogéneros individuales (Bottjer *et al.*, 1988), evolución de comportamiento (Seilacher, 1974, 1977; Genise, 1989; Genise y Bown, 1994 b), eventos paleoecológicos a nivel macroevolutivo (Mángano y Droser, 2004), patrones de colonización y diversificación (Crimes, 1974, 2001; Crimes y Crossley, 1991; Maples y Archer, 1989; Buatois y Mángano, 1993; Buatois *et al.*, 1998, 2005; Orr, 2001; Uchman, 2004), variaciones temporales en profundidad y grado de bioturbación (Thayer, 1983; Droser y Bottjer, 1988, 1989; McIlroy y Logan, 1999), reconstrucción y análisis del patrón evolutivo a partir del registro icnológico y su comparación con el registro fósil de los potenciales productores (Carmona *et al.*, 2004; Genise, 2004), evaluación de la intensidad y tipo de predación a lo largo del tiempo geológico (Kowalewski *et al.*, 1998; Harper, 2003; Kelley y Hansen, 2003) y evolución de los patrones de

interacción entre artrópodos y plantas (Genise, 1995; Labandeira *et al.*, 1997; Labandeira, 2002).

Estudios icnológicos desarrollados desde la perspectiva de la paleoecología evolutiva han sido realizados en algunas unidades precámbricas-cámbricas del noroeste argentino en los últimos años. Estos estudios han permitido comparar las icnofaunas del Cámbrico basal de la Formación Puncoviscana (Buatois y Mángano, 2003 a, b, 2004 b) con aquellas más jóvenes de la Formación Campanario (Mángano y Buatois, 2004 a). La icnofauna de la Formación Puncoviscana (Nemakitiano-Daldyniano), si bien relativamente diversa, refleja un grado de infaunalización muy bajo, sin disturbar significativamente la fábrica sedimentaria, con estructuras biogénicas desarrolladas en el plano horizontal, mayormente vinculadas a la explotación de tapetes microbiales. Por su parte, la icnofauna de la Formación Campanario (Cámbrico Temprano tardío a Medio) registra una considerable explotación del ecoespacio infaunal, con partición vertical del hábitat, que trajo aparejado un mayor grado de retrabajo biogénico del sedimento. En otras palabras, estas dos formaciones registran estructuras ecológicas bentónicas contrastantes. El acoplamiento del plancton y el bentos, que garantiza la eficiente producción y distribución de nutrientes disponibles esencial para una eficiente partición y utilización del ecoespacio endobentónico, no fue alcanzado en forma totalmente sincrónica con la explosión de los planes morfológicos. La comparación de estas icnofaunas revela cambios ecológicos a escala macroevolutiva que permiten sugerir un desacoplamiento entre la diversificación inicial de planes morfológicos asociada a la explosión del Cámbrico (evidenciada en la Formación Puncoviscana), y la subsecuente infaunalización y explotación del ecoespacio infaunal relacionada con la denominada revolución agronómica, puesta de manifiesto en la Formación Campanario (Mángano y Buatois, 2002, 2004 b).

PALEOECOLOGÍA

Como el comportamiento está fuertemente condicionado por los parámetros ambientales, el estudio de las trazas fósiles revela valiosa información sobre una serie de factores de control que regulan la distribución de la fauna bentónica. En particular, las asociaciones de trazas fósiles pueden considerarse como las respuestas de los organismos bentónicos a un conjunto determinado de parámetros ambientales, tales como energía, tipo y grado de con-

solidación del sustrato, oxigenación, salinidad, tasa de sedimentación/erosión, aporte de nutrientes, temperatura y batimetría. Estos parámetros se conjugan para definir el nicho y rango de distribución de una especie. Dentro de un ecosistema particular, algunos de estos factores son particularmente relevantes y se los denomina **factores limitantes** (Brenchley y Harper, 1998). Los estudios paleoecológicos de asociaciones de trazas fósiles resultan de este modo fundamentales para obtener información paleoambiental. A su vez, un enfoque paleoecológico en estudios icnológicos presta atención a aspectos tales como diversidad de trazas fósiles (icnodiversidad), abundancia de trazas fósiles, tipos tróficos y patrones de comportamiento involucrados. El análisis tafonómico de icnofaunas debe ser considerado un componente integral del enfoque paleoecológico. La evaluación de factores tafonómicos como modeladores del aspecto final de una icnofauna es clave para evitar una lectura ingenua de las asociaciones de trazas fósiles como equivalentes exactos de sus contrapartes modernas. Es decir, la consideración de variables tafonómicas conduce a una adecuada evaluación del filtro ejercido por la barrera de fosilización. Buatois *et al.* (2002 a) efectuaron una discusión detallada del papel de los distintos parámetros que afectan la distribución de trazas fósiles.

ANÁLISIS DE FACIES SEDIMENTARIAS

El enfoque paleoecológico explicado previamente requiere de una integración precisa con el análisis de facies. En tal sentido, esta aproximación se opone a aquél, que determina el ambiente de sedimentación sobre la base de un simple listado de los icnofósiles presentes sin un análisis previo de los parámetros paleoecológicos en juego (*checklist approach*). Es imprescindible entender cuál es el significado de una determinada icnofauna en términos paleoecológicos para poder extraer inferencias sobre el ambiente depositacional. Al proporcionar información sobre diversos parámetros paleoambientales, los estudios icnológicos resultan un complemento ineludible al análisis de facies. En líneas generales, la incorporación de la icnología al análisis de facies puede servir para confirmar la interpretación realizada sobre la base de parámetros físicos, para refinar la misma o para proporcionar una interpretación alternativa. Un ejemplo del primer caso sería la identificación del icnogénero *Macaronichnus* (Figura 27. 10) en areniscas bien seleccionadas con estratificación entrecruza-



Figure 27.10. *Macaronichnus* en depósitos de anteplaya (*foreshore*), definiendo dos zonas con intenso moteado de bioturbación. Nótese la estratificación entrecruzada de bajo ángulo asociada. Oligoceno, Venezuela. Ancho de la corona = 7 cm.

da de muy bajo ángulo, interpretadas como depósitos de *foreshore* formados bajo condiciones de alta energía en la zona sometida a corrientes de saca y resaca. *Macaronichnus* es justamente un icnogénero que caracteriza sedimentación en ambientes de muy alta energía, típicamente en zonas de *foreshore* (Pemberton *et al.*, 2001).

Por el contrario, existen casos en los que el análisis icnológico posibilita alcanzar un nivel de resolución mayor al obtenido por un análisis de facies estándar. Por ejemplo, el estudio detallado de la morfología de estructuras biogénicas proporciona información sobre el grado de consolidación del sustrato. Esto permite obtener datos precisos sobre la historia depositacional de distintos ambientes sedimentarios, tales como cuerpos de agua desarrolla-

dos en planicies de inundación (Buatois y Mángano, 2002, 2004 a). En el caso de las planicies de inundación, un estudio icnológico puede revelar si los cuerpos de agua fueron colmatados por desbordes provenientes del canal fluvial o si experimentaron desecación. En el primer caso, la asociación de trazas fósiles está dominada por pistas de pastoreo simples (*Helminthopsis*, *Helminthoidichnites*), trazas de locomoción (*Cochlichnus*) y excavaciones horizontales (*Palaeophycus*). Las trazas de tetrápodos, las huellas de artrópodos y las trazas bilobadas con marcas de rasguñaduras están generalmente ausentes, al igual que las trazas meniscadas. Las características de esta icnofauna reflejan que la misma se emplazó en un sustrato sumergido, en pequeños cuerpos de agua que fueron subsecuentemente colmatados sin experimentar el proceso de desecación. Por el contrario, las icnofaunas presentes en planicies de inundación desecadas contienen abundantes huellas de artrópodos (*Diplichnites*, *Trachomachnus*), huellas de vertebrados, trazas meniscadas (*Scoyenia*, *Taenidium*), excavaciones ornamentadas (*Spongeliomorpha*, *Tambia*) y trazas bilobadas con marcas de rasguñaduras (*Cruziana*, *Rusophycus*). A su vez, las icnofaunas de estas planicies pueden subdividirse en dos icnocenosis distintivas: una de predesecación caracterizada por trazas meniscadas sin ornamentación (*Taenidium*, *Beaconites*), desarrollada en un sustrato relativamente blando, y otra de desecación formada por trazas ornamentadas (*Scoyenia*, *Spongeliomorpha*), que corta a la primera y que se emplazó en un fondo firme.

Por último, las evidencias icnológicas pueden llevar en algunos casos al reconocimiento de ambientes depositacionales que no habían sido detectados en análisis de facies clásicos. Un ejemplo de esta situación lo constituye la identificación de depósitos acumulados en valles estuarinos (Pemberton y Wightman, 1992; MacEachern y Pemberton, 1994; Buatois *et al.*, 2002 b). Desde el punto de vista icnológico, la clave para identificar estos ambientes reside en el reconocimiento de una particular asociación de icnofósiles desarrollada bajo condiciones de estrés resultantes de la dilución del agua marina. Las icnofaunas de aguas salobres se caracterizan por: 1) baja icnodiversidad, 2) formas típicamente marinas, 3) dominio de estructuras de organismos infaunales, 4) estrategias oportunistas, 5) mezcla de trazas de las icnofacies de *Skolithos* con una icnofacies de *Cruziana* empobrecida, 6) grado de bioturbación variable, 7) asociaciones mono-específicas y 8) reducción de tamaño en algunas formas

(Wightman *et al.*, 1987; Pemberton y Wightman, 1992; Mángano y Buatois, 2004 c). El reconocimiento de estas icnofaunas ha servido para individualizar depósitos estuáricos en sucesiones que previamente habían sido interpretadas como enteramente formadas en ambientes marinos abiertos de salinidad normal.

ESTRATIGRAFÍA SECUENCIAL

En la última década diversos estudios han enfatizado la importancia de la icnología en estratigrafía secuencial, principalmente en sucesiones clásticas (MacEachern *et al.*, 1992; Pemberton *et al.*, 1997, 2004; Buatois y Mángano, 2000). La identificación de icnofacies sustrato-controladas en sucesiones clásticas posibilita delinear y correlacionar superficies de valor aloestratigráfico. A su vez, el reconocimiento de variaciones en el contenido icnofaunístico de una sucesión puede ayudar a identificar parasecuencias y conjuntos de parasecuencias que reflejan tendencias transgresivas o regresivas.

En la identificación de discontinuidades estratigráficas resulta fundamental el reconocimiento de icnofacies sustrato-controladas, tales como las icnofacies de *Glossifungites*, *Trypanites* y *Teredolites*. De las tres icnofacies sustrato-controladas, la de *Glossifungites* es la que

más se ha empleado en estratigrafía secuencial. La icnofacies de *Glossifungites* se desarrolla en sustratos firmes, no litificados (Figura 27. 11). En sedimentos silicoclásticos la deshidratación resulta del soterramiento y, si son exhumados por erosión posterior, los sustratos se vuelven disponibles para la colonización de organismos (MacEachern *et al.*, 1992). En el caso de los carbonatos, la presencia de la icnofacies de *Glossifungites* no indica necesariamente exhumación erosiva, ya que existen procesos diagenéticos tempranos que pueden tener lugar en la interfase agua-sedimento (Mángano y Buatois, 1991). Los elementos de la icnofacies sustrato-controlada típicamente cortan una icnocenosis de sustrato blando preexistente y, por lo tanto, reflejan nuevas condiciones, comúnmente no coincidentes con las que controlaron la depositación inicial de la capa. La asociación sustrato-controlada se desarrolla de este modo durante un hiato entre el evento erosivo (que exhumó el sustrato) y la depositación de la unidad suprayacente. Durante este lapso, el sustrato deshidratado y/o cementado es colonizado por los organismos. Los elementos de la icnofacies de *Glossifungites* consisten en excavaciones de paredes netas sin revestimiento, que se disponen en el sedimento fino, y que son rellenadas en forma pasiva por el material más grueso de la capa suprayacente. La presencia de paredes ornamentadas con marcas de rasguñaduras es otra característica típica

Formación de la Icnofacies de *Glossifungites*

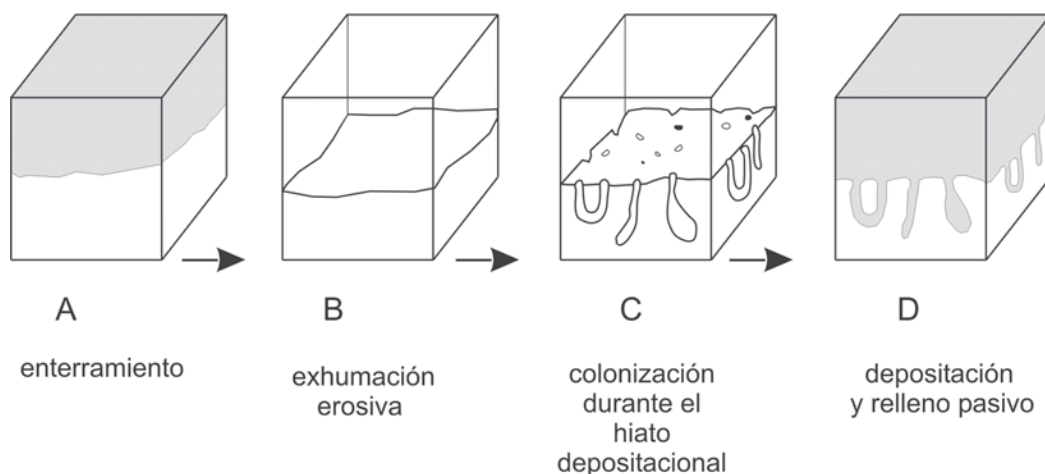


Figura 27. 11. Desarrollo de la icnofacies de *Glossifungites* en una discordancia erosiva. A. el sustrato fangoso es soterrado y deshidratado, adquiriendo un carácter compacto; B. los depósitos fangosos son exhumados erosivamente, dando como resultado el desarrollo de un sustrato firme; C. la colonización de la superficie de discontinuidad por los organismos de la icnofacies de *Glossifungites* tiene lugar durante un hiato depositacional; D. las estructuras son pasivamente rellenadas durante el siguiente episodio depositacional responsable de la acumulación del depósito arenoso (basado en MacEachern *et al.*, 1992).

ca de las excavaciones en sustrato firme. Mientras la identificación de la icnofacies sustrato-controlada permite el reconocimiento de una discontinuidad erosiva, la interpretación genética de dicha superficie requiere del análisis detallado de las asociaciones de icnofósiles de sustratos blandos que se presentan en las unidades subyacente y suprayacente (MacEachern *et al.*, 1992; Pemberton *et al.*, 1997). Las discontinuidades estratigráficas han sido divididas en dos grandes grupos: erosivas y no erosivas, habiéndose concentrado la mayoría de los estudios icnológicos en estratigrafía secuencial en el primero de estos grupos. Este esquema subdivide a su vez a las discontinuidades erosivas en discordancias de nivel bajo (incluyendo incisión de cañones submarinos y valles fluvio-estuarinos), superficies regresivas de erosión marina (bases de *shorefaces* de regresión forzada), superficies erosivas de

transgresión y superficies de erosión de nivel bajo y transgresión amalgamadas (límites de secuencia/superficies de inundación), estas últimas conocidas también como superficies coplanares (Pemberton *et al.*, 1992).

La integración de información icnológica con evidencias sedimentológicas y estratigráficas resulta de gran utilidad en la caracterización de parasecuencias. Esta aplicación se fundamenta en el hecho de que las asociaciones de icnofósiles son excelentes indicadores de condiciones ambientales y comúnmente tales condiciones varían de acuerdo a un gradiente batimétrico. En parasecuencias formadas por progradación de la línea de costa, deben distinguirse dos situaciones según el proceso depositacional dominante: costas dominadas por oleaje y costas dominadas por mareas. Las parasecuencias de costas dominadas por oleaje muestran un pasaje gradual, de base a te-

COSTAS DOMINADAS POR OLEAJE MODELO SEDIMENTOLOGICO-ICNOLOGICO INTEGRADO

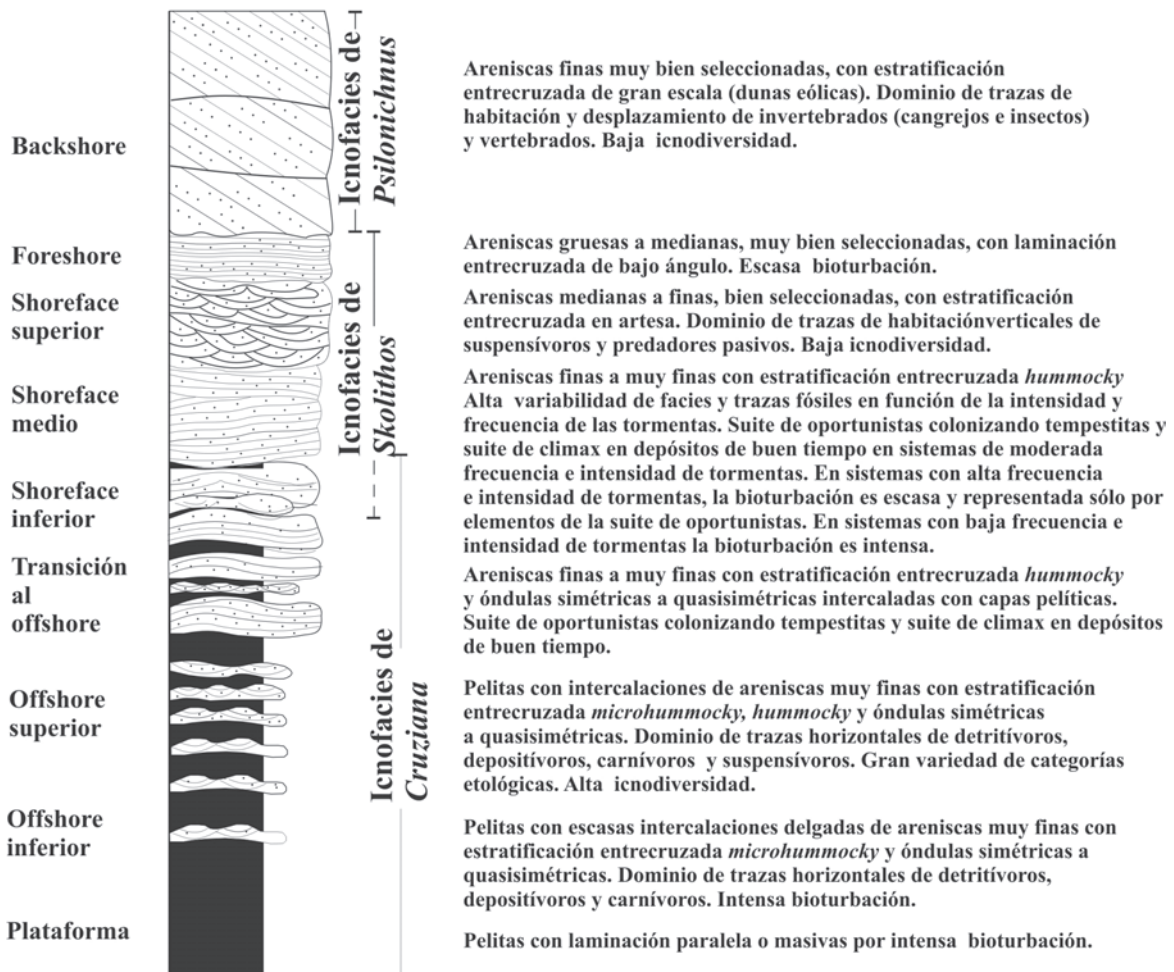


Figura 27. 12. Icnología de parasecuencias de costas dominadas por olas (de Buatois *et al.*, 2002 b).

cho, de una icnofacies de *Cruziana* distal en depósitos de *offshore* inferior, una icnofacies de *Cruziana* típica en sedimentos de *offshore* superior y transición al *offshore*, una icnofacies de *Cruziana* proximal combinada en parte con la icnofacies de *Skolithos* en el *shoreface* inferior, la icnofacies de *Skolithos* desde el *shoreface* medio al *foreshore* y la icnofacies de *Ptilonichnus* en el *backshore* (Figura 27. 12) (MacEachern y Pemberton, 1992; MacEachern *et al.*, 1999). Esta zonación ambiental está basada en las características de la icnofauna residente y presenta complicaciones debido a desplazamientos de la icnofacies de *Skolithos* hacia sectores más distales como respuesta a eventos de tormenta (Pemberton y MacEachern, 1997). De hecho, las características del *shoreface* inferior pueden ser sumamente variables de acuerdo a la intensidad y frecuencia de tormentas. Por su parte, las parasecuencias de costas dominadas por mareas presentan un patrón de reemplazo ver-

tical de icnofacies opuesto al de una costa dominada por el oleaje (Figura 27. 13) (Mángano y Buatois, 2004 c). Una parasecuencia típica de costas mareales se inicia con areniscas no bioturbadas, acumuladas en barras de arena submareales, que hacia el tope pueden presentar superficies de colonización portadoras de asociaciones de la icnofacies de *Skolithos*. Por encima, se disponen areniscas de planicie arenosa intermareal inferior que contienen una mezcla de elementos de las icnofacies de *Skolithos* y *Cruziana*. Las formas de la icnofacies de *Cruziana* se hacen progresivamente más importantes hasta dominar en las facies heterolíticas de planicie mixta intermareal media, si bien la icnodiversidad no es necesariamente alta. En sucesiones pospaleozoicas, la parasecuencia puede culminar con depósitos que contienen trazas de raíces y elementos de la icnofacies de *Ptilonichnus*. Las zonaciones icnofaciales dependen en gran medida del

COSTAS DOMINADAS POR MAREAS

MODELO SEDIMENTOLÓGICO-ICNOLÓGICO INTEGRADO

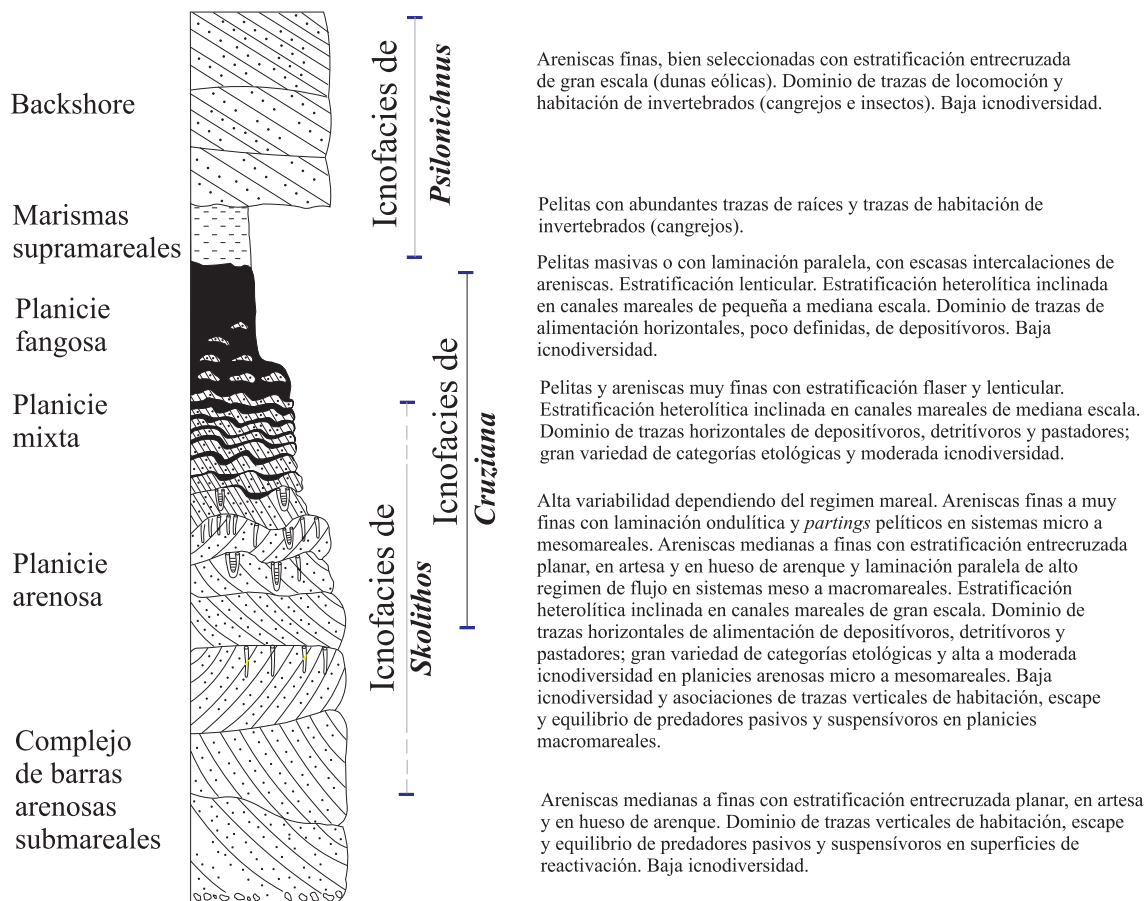


Figura 27. 13. Icnología de parasecuencias de costas dominadas por mareas (de Mángano y Buatois, 2004 c).

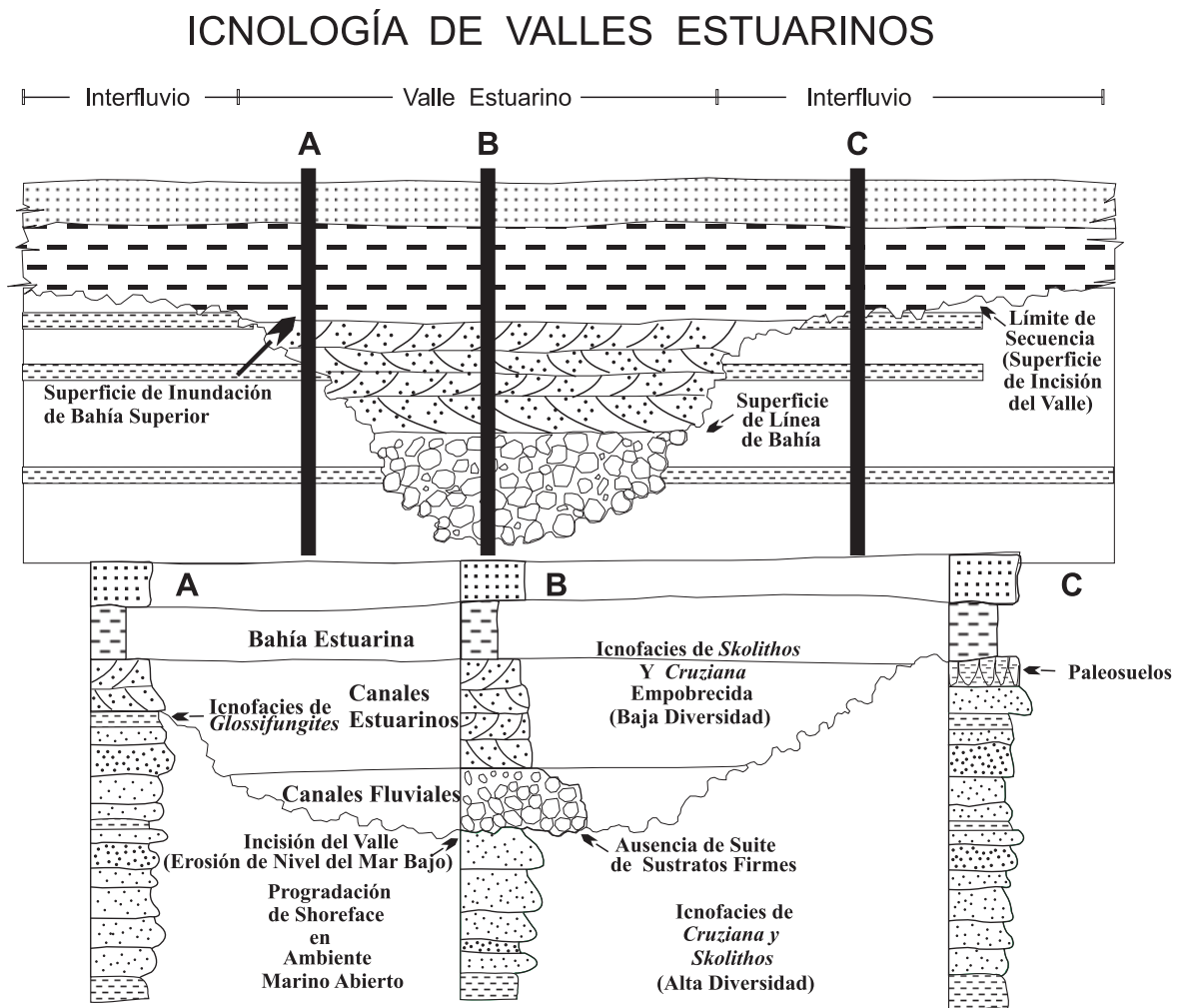


Figura 27. 14. Icnología en valles estuarinos. Los depósitos formados a lo largo del eje del valle son de origen fluvial, siendo reemplazados verticalmente y hacia las márgenes del valle por depósitos de canales estuarinos. Los interfluvios exhiben desarrollo de paleosuelos. La superficie de incisión del valle está cortando parasecuencias regionales portadoras de las icnofacies de *Skolithos* y *Cruziana*. La icnofacies de *Glossifungites* se presenta solo cuando la discontinuidad subyace a los depósitos estuarinos (sección A). Por encima de la discontinuidad se presentan asociaciones de *Skolithos* y *Cruziana* empobrecidas en icnodiversidad (basado en Buatois y Mángano, 2000).

regimen mareal. En sistemas macromareales, los sectores intermareales inferiores tienden a ser dominados por elementos de la icnofacies de *Skolithos*, resultando similares a los depósitos submareales desde el punto de vista icnológico (Mángano y Buatois, 2004 c). Por el contrario, en sistemas mesomareales y especialmente micromareales, las zonas intermareales inferiores tienden a estar dominadas por la icnofacies de *Cruziana* (Mángano *et al.*, 2002).

Por último, la integración de evidencias icnológicas con datos sedimentológicos y estratigráficos permite caracterizar sucesiones sedimentarias a la escala de conjuntos de parasecuencias para detectar tendencias transgresivas o regresivas. En particular, este

enfoque puede ayudar a diferenciar sucesiones desarrolladas por progradación de sistemas deltaicos y por relleno de valles estuarinos durante transgresiones (Buatois y Mángano, 2000; Buatois *et al.*, 2002 a). Las sucesiones deltaicas se producen generalmente por progradación durante un momento de nivel del mar estable correspondiente al cortejo depositacional de nivel alto. El avance del sistema deltaico hacia el cuerpo de agua genera parasecuencias que se apilan formando conjuntos progradantes. Aunque existen grandes variaciones según se trate de deltas fluvio-dominados o dominados por el oleaje (Gingras *et al.*, 1998), las icnofaunas generalmente indican el reemplazo vertical de formas más o menos

características de ambientes de salinidad casi normal en los sectores de prodelta y frente deltaico distal, por formas adaptadas a ecosistemas salobres en el frente deltaico proximal y la planicie deltaica. La parte cuspidal del conjunto de parasecuencias puede presentar incluso estructuras biogénicas generadas por una fauna de agua dulce desarrollada en cuerpos de agua de las planicies deltaicas o en los canales distributarios. Las sucesiones que registran el relleno de valles estuarinos presentan a su vez un patrón muy claro de apilamiento de parasecuencias. La superficie de incisión del valle estuarino se labra durante un descenso del nivel del mar, pero la mayor parte del relleno del valle corresponde a la fase transgresiva subsecuente, por lo que las parasecuencias presentan un patrón de apilamiento retrogradacional. En el eje del valle, pueden preservarse incluso depósitos fluviales de nivel bajo por encima de la superficie basal de incisión (Figura 27. 14). Estos depósitos comúnmente presentan escasa bioturbación producto de la actividad de biotas de agua dulce, o carecen directamente de estructuras biogénicas. En contraposición a las sucesiones deltaicas, las sucesiones de relleno de valle estuarino exhiben el pasaje vertical de icnofaunas de aguas salobres que muestran evidencias cada vez mayores de influencia

marina, a asociaciones indicadoras de salinidad normal (MacEachern y Pemberton, 1994).

CARACTERIZACIÓN DE RESERVORIOS

La actividad bioturbadora de los organismos tiene importantes consecuencias sobre las propiedades petrofísicas de un reservorio ya que puede llegar a modificar considerablemente la permeabilidad y porosidad del sedimento. Este tema ha sido explorado en algunos estudios recientes (Gingras *et al.*, 1999; Buatois *et al.*, 1999; Pemberton *et al.*, 2001; Pemberton y Gingras, 2005). Si bien históricamente se ha asumido que la bioturbación reduce la porosidad y permeabilidad de un sedimento, esto no es necesariamente así. Las reducciones en porosidad y permeabilidad son comunes cuando la bioturbación es producto de la actividad de organismos depositívoros que rellenan activamente las excavaciones, mientras que las estructuras de suspensívoros rellenas en forma pasiva pueden incluso incrementar significativamente la porosidad y permeabilidad al aumentar el grado de interconexión de las capas (Buatois *et al.*, 1999). Las excavaciones que atraviesan varias capas o colonizadores multicapa generalmente incrementan la permeabilidad en dirección vertical a la estratificación, tanto en

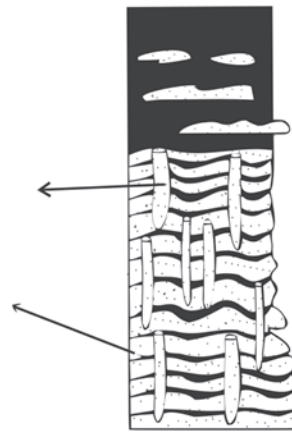
COLONIZADORES MULTICAPA

MESOZOICO - CENOZOICO ICNOFABRICA DE *OPHIOMORPHA*



TURBIDITAS MARINAS
PROFUNDAS

PALEOZOICO ICNOFABRICA DE *SKOLITHOS*



FACIES HETEROLÍTICAS
INTERMAREALES

excavaciones
conectando
capas de arena

intercalaciones
de limo
y arcilla
impermeables

Figura 27. 15. Colonizadores multicapa. Icnofábrica de *Ophiomorpha* en turbiditas mesozoicas y cenozoicas e icnofábrica de *Skolithos* en facies heterolíticas intermareales paleozoicas. Las excavaciones conectan capas de arena separadas por intercalaciones pelíticas y sirven de conducto para la migración de fluidos (modificado de Buatois y Mángano, 2000).

turbiditas como en depósitos heterolíticos marinos someros (Figura 27. 15). Por su parte, las excavaciones de crustáceos en superficies de discontinuidad (icnofacies de *Glossifungites*) generan comúnmente incrementos de porosidad y permeabilidad (Gingras *et al.*, 1999). Un ejemplo espectacular de esta situación ha sido documentado por Pemberton *et al.* (2001), quie-

nes demostraron que las diferencias de permeabilidad entre las excavaciones y la matriz pueden ser enormes. En el caso particular de reservorios triásicos de la Formación Sag River de Alaska, la evidencia icnológica fue clave para la planificación de un pozo horizontal que resultó en una mayor producción del campo (Pemberton *et al.*, 2001).

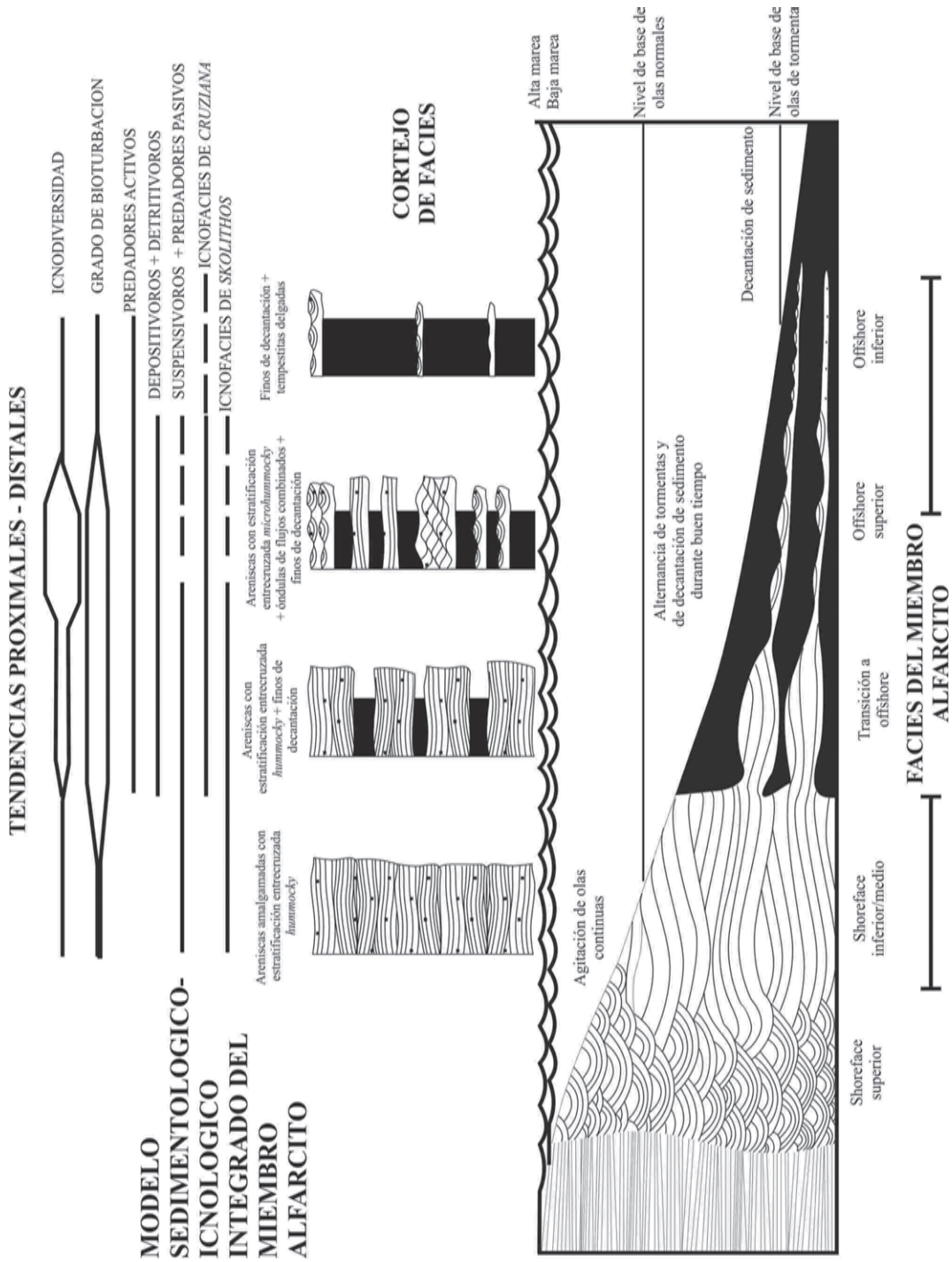


Figura 27. 16. Modelo sedimentológico e icnológico integrado para el Miembro Alfarcito de la Formación Santa Rosita (Cámbrico Superior-Tremadociano) del noroeste argentino (de Mángano *et al.*, 2005 a).

Cuadro 27. 1. Categorías básicas de comportamiento en el registro icnológico.

CATEGORIA	CARACTERÍSTICAS	EJEMPLOS
Cubichnia o Trazas de descanso	Estructuras causadas por organismos que suspenden momentáneamente su actividad de locomoción para descansar o refugiarse. Consisten generalmente en depresiones someras, realizadas en forma provisoria por un animal que yace o excava sobre la superficie del sustrato. Las morfologías típicas consisten en estructuras con relieve en cubeta, que registran con distintos grados de fidelidad la anatomía látero-ventral del organismo en cuestión, así como su forma general. Si bien en algunos casos, estas estructuras se presentan aisladas, comúnmente intergradan con trazas de locomoción o estructuras de escape.	<i>Lockeia</i> <i>Tonganoxichnus</i> <i>Asteriacites</i> <i>Rusophycus</i> <i>Medousichnus</i> <i>Raaschichnus</i> <i>Limulicubichnus</i>
Repichnia o Trazas de locomoción	Estructuras que evidencian desplazamiento de un punto a otro y que son efectuadas por organismos que se mueven sobre o dentro del sustrato. Si bien el énfasis se pone en la locomoción, otras actividades secundarias (alimentación) pueden estar representadas en forma subordinada. La morfología es muy variada y se relaciona directamente con el tipo de mecanismo de locomoción (apéndices articulados, pie muscular). En esta categoría se presentan huellas, pisadas y estructuras horizontales continuas. Las estructuras pueden variar de simples pistas bilobadas a estructuras ornamentadas de mayor complejidad. Si bien en menor grado que las trazas de descanso, las trazas de locomoción proveen indirectamente información anatómica. Las trazas de desplazamiento registran la utilización de distintos tipos de apéndices empleados en la locomoción, músculos adaptados para tal función y apéndices terminales (telson). Si bien este tipo de trazas representa mayormente la actividad de organismos bentónicos, en ciertos casos pueden reflejar el desplazamiento de animales nectónicos (peces) que rozan el sustrato intermitentemente.	<i>Umfolozia</i> <i>Kouphichnium</i> <i>Diplichnites</i> <i>Mirandaichnium</i> <i>Octopodichnus</i> <i>Paleohelcura</i> <i>Cruziana</i> <i>Gyrochorte</i> <i>Didymaulichnus</i> <i>Protovigularia</i> <i>Undichna</i>
Pascichnia o Trazas de pastoreo	Estructuras que representan la actividad combinada de locomoción y alimentación, ya que el organismo se va alimentando a medida que se desplaza en forma más o menos regular. Consisten en pistas y surcos, a veces discontinuos, realizados sobre o dentro del sustrato. Las morfologías pueden ser simples o complejas, pero típicamente están representadas por estructuras no ramificadas. Las típicas trazas de pastoreo presentan morfología compleja y consisten en estructuras meandriformes apretadas muy regulares, carentes de entrecruzamiento. Las formas más simples son menos diagnósticas y consisten en pistas rectas, curvas, sinuosas o irregularmente meandriformes que, en algunos casos, pueden exhibir entrecruzamientos. Las trazas de pastoreo no brindan mucha información acerca de los rasgos anatómicos de sus productores. En la mayoría de los casos es muy difícil establecer las afinidades del organismo que las ha originado, pero numerosos grupos de vermes y larvas de insectos son productores de trazas de pastoreo.	<i>Gordia</i> <i>Mermia</i> <i>Psammichnites</i> <i>Helminthopsis</i> <i>Helminthorhapha</i> <i>Bichordites</i> <i>Scolicia</i>
Fodinichnia o Trazas de alimentación	Estructuras combinadas de alimentación y habitación, simples o complejas, construidas por organismos depositívoros. Algunas de estas trazas tienden a ser gradacionales con estructuras de habitación. Las morfologías típicas de las estructuras de alimentación varían en cuanto a la complejidad, presentándose excavaciones simples, ramificadas, en forma de "U" o con desarrollo de spreite. Estas estructuras presentan relleno activo producto del procesamiento de alimento. La orientación de las trazas es también altamente variable, encontrándose estructuras paralelas, verticales o inclinadas con respecto al plano de estratificación. Las paredes de los tubos comúnmente carecen de revestimientos. Al igual que las trazas de pastoreo, las estructuras de alimentación brindan poca información acerca de la morfología de los organismos productores.	<i>Asterosoma</i> <i>Arthropycus</i> <i>Rhizocorallium</i> <i>Treptichnus</i> <i>Dictyodora</i> <i>Lophoctenium</i> <i>Teichichnus</i> <i>Phycodes</i>
Domichnia o Trazas de habitación	Estructuras permanentes de habitación producidas por organismos infaunales, generalmente suspensívoros o predadores pasivos. Si bien el énfasis es en la función de habitación, otras actividades de índole secundaria pueden también estar representadas. Poseen morfologías simples, ramificadas o en forma de "U". Si bien en muchos casos se disponen perpendicularmente al plano de estratificación, existen otras orientaciones alternativas. Al representar estas estructuras domicilios permanentes, las paredes son fortificadas con revestimientos. El diámetro de estas trazas refleja en forma bastante aproximada el tamaño de los organismos productores, si bien se han verificado algunas excepciones.	<i>Skolithos</i> <i>Ophiomorpha</i> <i>Thalassinoides</i> <i>Monocraterion</i> <i>Palaeophycus</i>

Continua en página siguiente

CATEGORIA	CARACTERISTICAS	EJEMPLOS
Agrichnia o Trazas de cultivo y trampa	Sistemas de galerías complejas, muy someras, de gran regularidad, llamadas grafoglíptidos. Estas intrincadas estructuras combinan actividades de alimentación y habitación y son probablemente producidas para cultivar bacterias o funcionan como trampas de captura de meiofauna o microorganismos. Las galerías comprenden sistemas meandriformes con una o dos bifurcaciones por meandro, formas radiales y redes. Algunos sistemas ramificados profundos (Chondrites, Pragichnus), estructuras profundas con spreite (Zoophycos) y galerías de crustáceos (Sinusichnus) también podrían estar vinculadas al cultivo de bacterias.	Spirorhaphe Belorhaphe Helicolithus Urohelminthoidea Paleomeandron Desmograption Megagraption Paleodictyon Protopaleodictyon
Fugichnia o Trazas de escape	Estructuras formadas en respuesta a cambios abruptos en la tasa de sedimentación o erosión. Estas estructuras reflejan rápido desplazamiento hacia arriba o abajo dentro del sedimento con el objeto de evitar sepultamiento o remoción. Las morfologías típicas de estructuras de escape incluyen estructuras de descanso repetidas verticalmente o excavaciones tipo cono en cono.	Algunas estructuras de bivalvos y de anémonas, si bien las mismas no han recibido una denominación taxonómica formal.
Equilibrichnia o Trazas de equilibrio	Estructuras formadas en sustratos que sufren agradación y degradación progresiva. Como los organismos viven a una determinada profundidad por debajo de la interfase agua-sedimento, deben ajustar su posición constantemente de acuerdo a los vaivenes de la sedimentación. Estas estructuras gradan a trazas de escape si las fluctuaciones en tasa de erosión y sedimentación se vuelven abruptas. Morfológicamente, las estructuras de equilibrio son semejantes a las trazas de escape, con apilamiento de trazas de descanso y de estructuras en "V" o en "U". La interpretación como equilibrichnia surge de la interrelación de la estructura con el juego de la sedimentación.	<i>Diplocraterion</i> <i>Scalichnus</i>
Praedichnia o Trazas de predación	Perforaciones sobre conchillas o huesos, realizadas por organismos predadores. Las perforaciones en forma de círculo, marcas de mordeduras e interrupciones angulosas en las líneas de crecimiento representan las morfologías típicas. También se incluyen en esta categoría estructuras fallidas de predación por parte de cangrejos en conchillas vacías de gastrópodos, carentes de alimento. Estructuras de predación atribuidas a trilobites, evidenciadas por la asociación directa de <i>Rusophycus</i> con excavaciones de gusanos, han sido mencionadas con relativa frecuencia.	<i>Oichnus</i>
Calichnia o Trazas de nidificación	Nidos construidos a partir de la modificación de materiales del sustrato, que tienen como objeto servir de hábitáculo para el cuidado de las crías. Se incluyen en este grupo nidos de insectos y estructuras de crustáceos. La categoría aedifichnia constituiría un subtipo muy específico de calichnia, que comprende exclusivamente estructuras edificadas sobre el sustrato a partir de materias primas ajenas al mismo y por lo tanto, exhiben preservación en relieve completo.	<i>Coprinisphaeridae</i> <i>Celliformidae</i> <i>Maiakarichnus</i>
Fixichnia o Trazas de fijación	Estructuras superficiales generadas sobre sustratos duros por organismos epiliticos sésiles con el objeto de permitir su adhesión al mismo. Pueden dividirse en dos grupos: aquellas producidas por partes blandas y las producidas por la fijación del esqueleto.	<i>Centrichnus</i> <i>Podichnus</i> <i>Renichnus</i> <i>Stelichnus</i> <i>Leptichnus</i>

UN ENFOQUE MULTIDIMENSIONAL AL ESTUDIO DE LAS TRAZAS FÓSILES

El potencial de las trazas fósiles es enorme y existen numerosos enfoques y múltiples aplicaciones. Si bien se ha avanzado considerablemente en el campo de la aplicabilidad de la icnología en las últimas décadas, numerosas líneas están actualmente siendo desarrolladas y se encuentran solo incipientemente exploradas. El énfasis en un determinado estudio dependerá mayormente de los objetivos del mis-

mo. Por ejemplo, un sedimentólogo buscará utilizar a las trazas fósiles como una fuente de información en la reconstrucción paleoambiental de una unidad dada, mientras que un geólogo de reservorios muy probablemente perciba a la bioturbación como un fenómeno que modifica las propiedades petrofísicas de cierto yacimiento. Por su parte, un paleobiólogo intentará analizar con detalle la morfología funcional de una estructura, y descifrar su mecanismo de construcción para extraer información acerca del comportamiento de su posible productor. En algunos casos, sin embargo, una determinada

Cuadro 27. 2. Características e implicancias ambientales de las icnofacies arquetípicas

ICNOFACIES	CARACTERISTICAS	COMPOSICION	IMPLICANCIAS
<i>Psilonichnus</i>	Estructuras de habitación predominantemente verticales, en forma de J, Y o U. Asociados a estas estructuras, se disponen comúnmente tubos verticales de menores dimensiones, con celdas bulbosas basales. Localmente, se presentan trazas de desplazamiento de vertebrados e invertebrados, túneles superficiales, matas algales, estructuras de raíces y huellas y coprolitos de vertebrados. Los invertebrados son mayormente predadores o carroñeros. Los vertebrados son principalmente predadores o herbívoros, siendo distintos tipos de anfibios, reptiles, aves y mamíferos los productores más comunes. La icnodiversidad y la abundancia son generalmente bajas. En registros precretácicos, las estructuras de habitación de cangrejos pueden estar ausentes.	<i>Psilonichnus</i> , <i>Macanopsis</i>	Condiciones marinas de moderada a baja energía, en zonas supralitorales a litorales superiores y/o eólicas, afectadas por tormentas o lluvias torrenciales. Asociadas con areniscas bien seleccionadas que exhiben varios tipos de laminación y estratificación entrecruzada, arenas fangosas poco seleccionadas, calcarenitas y carbonatos. Comúnmente se presenta en ambientes costeros, típicamente representados por el <i>backshore</i> de la playa y las dunas, pero también por planicies supramareales y abanicos de <i>washover</i> . Esta icnofacies es intergradacional con las zonas terrestres adyacentes al mar y con las áreas de <i>foreshore</i> caracterizadas por la icnofacies de <i>Skolithos</i> .
<i>Skolithos</i>	Estructuras de habitación verticales simples, cónicas o en forma de U. Los sistemas de galerías consisten predominantemente en tubos verticales a inclinados. Algunos tubos en U representan estructuras de equilibrio. Las excavaciones en embudo tipo cono en cono corresponden a estructuras de escape. Los animales son mayormente suspensivos o carnívoros pasivos, que construyen domicilios permanentes desde los cuales capturan su alimento. La icnodiversidad es baja, siendo muy común la presencia de asociaciones monoespecíficas, cuya densidad puede variar desde unas pocas estructuras verticales a fábricas intensamente bioturbadas (<i>pipe rocks</i>). Las estructuras más superficiales tienden a desaparecer como consecuencia de la erosión, quedando preservadas solo las trazas más profundas. En registros pospaleozoicos, <i>Ophiomorpha</i> generalmente reemplaza a <i>Skolithos</i> como icnogénero dominante en esta icnofacies.	<i>Skolithos</i> , <i>Monocraterion</i> , <i>Conichnus</i> , <i>Arenicolites</i> , <i>Diplocraterion</i> , <i>Ophiomorpha</i> , <i>Macaronichnus</i>	Condiciones litorales inferiores a sublitorales, con energía moderada a relativamente alta. Está asociada con sedimentos arenosos ligeramente fangosos a limpios, bien seleccionados y móviles, sujetos a abrupta erosión o depositación. Gran cantidad de partículas orgánicas mantenidas en suspensión por olas o corrientes. Típicamente se presenta en el <i>foreshore</i> y el <i>shoreface</i> medio a superior. Sin embargo, puede estar asociada a otros ambientes que exhiben similares condiciones depositacionales, tales como barras en punta estuarinas, deltas mareales, abanicos submarinos y complejos de ondas de arena submareales.
<i>Cruziana</i>	Mezcla de estructuras horizontales, inclinadas y verticales. Amplia gama de categorías etológicas, incluyendo abundantes trazas de locomoción, tanto epi como intraestratales, trazas de descanso en forma de excavaciones inclinadas y otras estructuras de alimentación de complejidad variable. Las galerías de crustáceos están integradas por componentes horizontales a inclinados. Existen también excavaciones cilíndricas verticales, pero sin llegar a ser elementos dominantes en la icnofacies. Bajo ciertas circunstancias, pueden estar también presentes trazas de pastoreo. Los animales pueden incluir tanto predadores, como suspensivos, depositivos y detritívoros. Si bien se presentan domicilios permanentes, la gran mayoría de las estructuras reflejan solo ocupación temporaria, lo cual indica una alta movilidad de la fauna bentónica. La icnodiversidad y abundancia es generalmente alta.	<i>Cruziana</i> , <i>Didymaulichnus</i> , <i>Gyrochorte</i> , <i>Curvolithus</i> , <i>Diplichnites</i> , <i>Rusophycus</i> , <i>Asteriacites</i> , <i>Lockeia</i> , <i>Rhizocorallium</i> , <i>Phycodes</i> , <i>Gordia</i> , <i>Teichichnus</i> , <i>Asterosoma</i> , <i>Ophiomorpha</i> , <i>Thalassinoides</i> , <i>Rosselia</i> , <i>Psammichnites</i> , <i>Cylindrichnus</i>	Ambientes por encima del nivel de olas de tormenta hasta ligeramente por encima del nivel de olas normales. Condiciones de energía moderada a relativamente baja. Sustratos variables de limosos y arenosos bien seleccionados a arenosos y fangosos interstratificados en el caso de facies heterolíticas. La tasa de sedimentación oscila de baja a moderada. En costas dominadas por mareas, la icnofacies de <i>Cruziana</i> se presenta en zonas intermareales, ocupando posiciones aún más someras que la icnofacies de <i>Skolithos</i> . En ambientes marinos abiertos se presenta con su máxima diversidad, mientras que en ambientes salobres, la diversidad disminuye marcadamente.
<i>Zoophycos</i>	Estructuras de alimentación relativamente simples a complejas y, en menor medida, trazas de pastoreo. Refleja fundamentalmente la actividad de una fauna depositiva, aunque otros modos de alimentación (cultivo de microorganismos) parecen estar involucrados. La icnodiversidad es muy baja, siendo muy frecuente la presencia de asociaciones monoespecíficas de densidad variable. Registro de estructuras profundas, que resultan de la intensa bioturbación por parte de comunidades maduras. Los organismos productores de <i>Zoophycos</i> y <i>Chondrites</i> penetran considerablemente dentro del sustrato. Es común el reemplazo de <i>Zoophycos</i> por <i>Phycosiphon</i> como forma dominante en la icnofacies.	<i>Zoophycos</i> , <i>Phycosiphon</i> , <i>Chondrites</i> , <i>Nereites</i> (<i>Scalarituba</i>)	Ambientalmente se dispone entre las icnofacies de <i>Cruziana</i> y <i>Nereites</i> , desarrollándose bajo condiciones de aguas tranquilas en ambientes de plataforma externa a sectores batiales o sitios intracosteros protegidos a epiricos (albuferas restringidas) con fangos o arenas fangosas ricas en materia orgánica pero deficientes en oxígeno. Los sitios costeros o epiricos reflejan aguas algo estancadas. Los sitios de plataforma varían desde justo por debajo del nivel de base de olas de tormenta a aguas ligeramente profundas. Condiciones de aguas intersticiales pobres en oxígeno, pero no necesariamente pobre oxigenación en la interfase agua-sedimento.

Continua en página siguiente

ICNOFACIES	CARACTERISTICAS	COMPOSICION	IMPLICANCIAS
<i>Nereites</i>	Trazas complejas de pastoreo, trampas y estructuras de cultivo (grafogliptidos), reflejando un comportamiento eficiente, altamente organizado. Las trazas de pastoreo son sinuosas, de gran complejidad, desarrollando uno o dos ordenes de meandros y reflejan la actividad especializada de un bentos móvil de tipo detritívoro, depositívoro o carroñero. Otras estructuras son producidas para capturar o cultivar microorganismos dentro de domicilios abiertos de carácter permanente. La icnodiversidad es muy alta, reflejando la gran especialización dentro de una serie de patrones morfológicos definidos. La abundancia de estructuras biogénicas es variable, habitualmente muy alta en ejemplos mesozoicos y terciarios.	<i>Nereites</i> , <i>Paleodictyon</i> , <i>Protopaleodictyon</i> , <i>Spirorhapha</i> , <i>Urohelminthoidea</i> , <i>Desmograption</i> , <i>Helicolithus</i> , <i>Megagraption</i> , <i>Helminthorhapha</i> , <i>Cosmorhapha</i> , <i>Lorenzina</i>	Ambientes de aguas mayormente tranquilas pero oxigenadas, batiales a abisales, localmente afectados por corrientes de fondo o flujos gravitatorios de sedimento, principalmente corrientes de turbidez. Máximo aprovechamiento del escaso alimento con el menor gasto de energía posible. Los fangos residentes pelágicos típicamente están limitados por base y techo por turbiditas. Si bien esta icnofauna se preserva invariablemente en la base de areniscas turbidíticas, refleja mayormente la actividad de la fauna bentónica presente en los depósitos fangosos.
<i>Glossifungites</i>	Seudoperforaciones verticales cilíndricas, en forma de U o gota, excavaciones ramificadas, o mezclas variadas de excavaciones y pseudoperforaciones. Algunas excavaciones en U reflejan el crecimiento de animales. Si bien la gran mayoría de las estructuras corresponden a domicilios permanentes de organismos suspensívoros, algunos animales (cangrejos) abandonan las excavaciones en busca de alimento. La icnodiversidad es típicamente baja, aunque ciertos tipos de estructuras pueden ser abundantes. A diferencia de las suites de <i>Trypanites</i> , las excavaciones de <i>Glossifungites</i> tienden a evitar las obstrucciones dentro del sustrato.	<i>Rhizocorallium</i> , <i>Diplocraterion</i> , <i>Skolithos</i> , <i>Psilonichnus</i> , <i>Arenicolites</i> , <i>Gastrochaenolites</i> , <i>Thalassinoides</i> , <i>Spongeliomorpha</i> , <i>Fuersichnus</i>	Superficies de omisión marinas litorales y sublitorales firmes pero no litificadas, especialmente sustratos firmes carbonáticos semiconsolidados o sustratos fangosos estables, cohesivos y parcialmente deshidratados. Caracteriza tanto áreas protegidas, de energía moderada, como áreas de energía algo más alta donde los sustratos semiconsolidados micríticos o siliciclásticos ofrecen resistencia a la erosión. En ambientes marinos someros esta icnofacies se presenta asociada a superficies formadas por incisión estuarina, por migración de canales mareales, por erosión costera o por retroceso erosivo del <i>shoreface</i> . En ambientes profundos, se le ha reconocido asociada a superficies formadas por erosión de canales o cañones submarinos.
<i>Trypanites</i>	Perforaciones cilíndricas, en forma de vaso, de gota, en U o de geometría irregular, que se disponen perpendiculares a la superficie del sustrato y que representan domicilios de organismos suspensívoros o carnívoros pasivos. También se presentan raspaduras y roeduras de pastadores algales. La icnodiversidad es moderadamente baja, aunque las perforaciones y raspaduras de ciertos tipos pueden ser abundantes. En ciertos sustratos líticos, las paredes de las perforaciones cortan a través de granos o conchillas en lugar de esquivarlos. Comprende dos asociaciones: <i>Entobia</i> y <i>Gnathichnus</i> . La asociación de <i>Entobia</i> está dominada por estructuras profundas. Los bivalvos y las esponjas son los organismos dominantes. La asociación de <i>Gnathichnus</i> está dominada por perforaciones más someras. Los gastrópodos, quitones y equinoideos regulares son los organismos más comunes.	<i>Trypanites</i> , <i>Entobia</i> , <i>Gastrochaenolites</i> , <i>Maeandropolydora</i> , <i>Gnathichnus</i> , <i>Radulichnus</i> , <i>Renichnus</i> , <i>Centrichnus</i>	Superficies de omisión marinas litorales y sublitorales en sustratos consolidados (costas rocosas, roca de playa, sustratos duros), arrecifes o estratos formados por constituyentes orgánicos, tales como capas de huesos o coquinas. En desarrollos secuenciales de sustratos duros, la suite de <i>Trypanites</i> puede cortar suites previas de <i>Glossifungites</i> o incluso de <i>Cruziana</i> . La asociación de <i>Entobia</i> indica largos periodos de bioerosión sin la interrupción de eventos sedimentarios, lo cual trae aparejado la destrucción de las perforaciones más superficiales por la actividad de los perforadores profundos. Se presenta en acantilados o sustratos duros de "tipo hambriento" (<i>sediment-starved hardgrounds</i>). La asociación de <i>Gnathichnus</i> indica bioerosión a corto plazo interrumpida por la sedimentación rápida, que evitó la destrucción de las perforaciones más superficiales.
<i>Teredolites</i>	Perforaciones en forma de clava producidas en madera y asignadas a la actividad de bivalvos perforantes. Estos sustratos xílicos pueden albergar una alta densidad de perforaciones que si bien exhiben deformación, habitualmente no se interpenetran. Las paredes de las perforaciones comúnmente están ornamentadas con la textura del sustrato hospedante (xenoglifos de anillos de árboles). Si bien <i>Teredolites</i> es el componente típico, otros icnogéneros (<i>Thalassinoides</i>) pueden estar presentes.	<i>Teredolites</i> , <i>Thalassinoides</i>	Sustratos xílicos, resistentes, que consisten en pavimentos de madera retransportada, depósitos de turba u otras sustancias xílicas relacionadas, muchas de las cuales se presentan como lignito o carbón en el registro geológico. Estos sustratos perforados pueden representar superficies de omisión desarrolladas sobre clastos de madera en matas, agregados de troncos u otros materiales xílicos o estar relacionados con depositación lenta en áreas pantanosas de acumulación de turba. Comúnmente en ambientes estuarinos, deltaicos o en distintos sectores detrás de barras costeras.
<i>Coprinisphaera</i>	Dominio de estructuras de nidificación, mostrando una presencia muy subordinada de estructuras de alimentación. Mezcla de estructuras de vertebrados, vertebrados y plantas. Incluye nidos de escarabajos coprófagos, nidos y celdillas de abejas, nidos de avispas, nidos de hormigas, coprolitos, excavaciones meniscadas, huellas de vertebrados y marcas de raíces. Los nidos de termitas son relativamente raros. Las excavaciones de mamíferos, en muchos casos roedores, constituyen una de las estructuras de vertebrados más comunes. Las asociaciones presentan icnodiversidad moderada a relativamente alta y abundancia alta, principalmente en paleosuelos maduros. El patrón de escalonamiento es complejo.	<i>Coprinisphaera</i> , <i>Monesichnus</i> , <i>Fontanai</i> , <i>Teisseirei</i> , <i>Celliforma</i> , <i>Uruguay</i> , <i>Palmiraichnus</i> , <i>Ellipsoideichnus</i> , <i>Rosellichnus</i> , <i>Chubutolithes</i> , <i>Attaichnus</i> , <i>Parowanichnus</i> , <i>Syntermesichnus</i> , <i>Tacuruichnus</i>	Paleosuelos desarrollados en ecosistemas de comunidades herbáceas, desde climas secos y fríos (estepas) hasta húmedos y templados (sabanas subtropicales). En general, el predominio de estructuras de himenópteros sugiere condiciones de mayor sequedad, mientras que la presencia de nidos de termitas sugiere condiciones de mayor humedad. Se presenta en paleosuelos de distintos ambientes de sedimentación, incluyendo planicies aluviales, planicies de inundación desecadas, barras fluviales abandonadas, explayamientos, albardones y depósitos eólicos vegetados, reflejando la capacidad de los insectos para colonizar distintos tipos de sustratos.

Continúa en página siguiente

ICNOFACIES	CARACTERÍSTICAS	COMPOSICION	IMPLICANCIAS
<i>Scoyenia</i>	Estructuras horizontales de alimentación meniscadas, trazas de desplazamiento, tanto series de huellas como trazas continuas y tubos verticales cilíndricos a irregulares. Mezcla de trazas de invertebrados, vertebrados y plantas. Los invertebrados son mayormente detritívoros, depositívoros o predadores. Los vertebrados son predadores o herbívoros. Entre las trazas de vertebrados presentes en esta icnofacies, pueden encontrarse huellas de aves y mamíferos. La icnodiversidad de estructuras originadas por invertebrados es generalmente baja, aunque algunas trazas pueden ser abundantes. Las huellas de vertebrados pueden ser diversas y abundantes alrededor de cuerpos de agua. Del mismo modo, algunas asociaciones paleozoicas exhiben una alta diversidad de huellas de artrópodos.	<i>Scoyenia</i> , <i>Taenidium</i> , <i>Beaconites</i> , <i>Diplichnites</i> , <i>Umfolozia</i> , <i>Mirandaichnium</i> , <i>Diplopodichnus</i> , <i>Cruziana</i> , <i>Rusophycus</i> , <i>Jindongornipes</i> , <i>Koreanomis</i>	Sedimentos arenosos a arcillosos de origen continental, acumulados en sitios de baja energía, tanto sedimentos ligeramente sumergidos que son periódicamente emergidos como sedimentos subaéreos periódicamente sumergidos. Ambientes continentales intermedios entre acuáticos y no acuáticos, típicamente transiciones fluvio-lacustres. Ambientes típicos incluyen planicies de inundación, estanques, márgenes de lagos, lagos efímeros e interdunas húmedas.
<i>Mermia</i>	Dominio de trazas de pastoreo y alimentación horizontales a subhorizontales producidas por detritívoros móviles. Presencia subordinada de trazas de locomoción. Icnodiversidad generalmente alta a moderada. Patrones de pastoreo poco especializados que reflejan estrategias de alimentación muy rudimentarias e incluyen pistas con entrecruzamiento, meandriformes simples, sinusoidales y curvadas a rectas. Las estructuras de alimentación poseen geometrías en zigzag, circular o conforman sistemas de morfología más variable. Las pistas de peces también pueden estar presentes. Si bien la icnodiversidad puede llegar a ser alta, esto resulta de variaciones mucho menores dentro de unos pocos patrones generales de comportamiento sumamente básicos. En las asociaciones paleozoicas hay un predominio de pistas superficiales, pero durante el Mesozoico la icnofacies de <i>Mermia</i> muestra abundancia de estructuras de organismos infaunales.	<i>Mermia</i> , <i>Gordia</i> , <i>Helminthopsis</i> , <i>Cochlichnus</i> , <i>Helminthoidichnites</i> , <i>Treptichnus</i> , <i>Circulichnis</i> , <i>Vagorichnus</i> , <i>Undichna</i>	Condiciones permanentemente subacuáticas. Sustratos lacustres de grano fino, no consolidados, bien oxigenados y de baja energía. Si bien la tasa de sedimentación es habitualmente baja, estos ambientes pueden estar afectados periódicamente por corrientes de turbidez o de <i>underflow</i> . Si bien parece difícil reconocer asociaciones arquetípicas que permitan diferenciar lagos someros de lagos profundos, es posible efectuar zonaciones batimétricas de carácter local.

icnofauna puede ser abarcada de la manera más comprensiva posible, procurando su análisis desde los más diversos puntos de vista. Esta aproximación al estudio de las trazas fósiles, denominada «enfoque multidimensional», ha sido propuesta recientemente y llevada a cabo por Mángano *et al.* (2002) en un trabajo monográfico sobre una icnofauna formada en planicies de mareas del Carbonífero de Kansas. Más recientemente, Mángano *et al.* (2005) han encarado un estudio similar en depósitos marinos del Paleozoico Temprano dominados por oleaje que caracterizan el Miembro Alfarcito (Formación Santa Rosita), del noroeste argentino. Los estudios realizados posibilitaron analizar la composición taxonómica de la icnofauna, determinar su relación con las fa-

cias sedimentarias y los principales mecanismos depositacionales, postular un modelo sedimentológico e icnológico integrado (Figura 27. 16), contextualizar a la icnofauna en un marco estratigráfico-secuencial, evaluar su potencial en bioestratigrafía y discutir su importancia a nivel macroevolutivo. El enfoque multidimensional al estudio de las trazas fósiles posibilita extraer el máximo de información posible de las estructuras biogénicas y ubicar a la icnología como una disciplina que permite vincular distintos campos de estudio. La filosofía subyacente a dicho enfoque sostiene que la icnología adquiere su mayor relevancia cuando se convierte en una disciplina capaz de establecer lazos entre campos de análisis que habitualmente se presentan desconectados.

BIBLIOGRAFÍA

- Atkinson, R.J.A. 1974. Spatial distribution of *Nephrops* burrows. *Estuarine and Coastal Marine Science* 2: 171-176.
- Ausich, W.I. y Bottjer, D.J. 1982. Tiering in suspension-feeding communities on soft substrata throughout the Phanerozoic. *Science* 216: 173-174.
- Bottjer, D.J., Droser, M.L. y Jablonski, D. 1988. Palaeoenvironmental trends in the history of trace fossils: *Nature* 333: 252-255.
- Bown, T.M. y Ratcliffe, B.C. 1988. The origin of *Chubutholites* Ihering, ichnofossils from the Eocene and Oligocene of Chubut Province, Argentina. *Journal of Paleontology* 62 (1): 163-167.

- Braddy, S.J. y Briggs, D.E.G. 2002. New lower Permian nonmarine arthropod trace fossils from New Mexico and South Africa. *Journal of Paleontology* 76 (3): 546-557.
- Brenchley, P.J. y Harper, D.A.T. 1998. *Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution*. Chapman & Hall, London. 402 pp.
- Bromley, R.G. 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geológica Hispánica* 16: 55-64.
- Bromley, R.G. 1994. The palaeoecology of bioerosion. En: S. K. Donovan (ed.), *The Palaeobiology of Trace Fossils*. John Wiley & Sons, Chichester. pp. 134-154.
- Bromley, R.G. 1996. *Trace fossils. Biology, taphonomy and applications*. Chapman & Hall, London. 361 pp.
- Bromley, R.G. 2004. A stratigraphy of marine bioerosion. En: D. McLroy (ed.), *The application of Ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*. Geological Society, London, Special Publication 228: 455-479.
- Bromley, R.G. y Asgaard, U. 1993. Two bioerosion ichnofacies produced by early and late burial associated with sea-level change. *Geologische Rundschau* 82: 276-280.
- Bromley, R.G. y Ekdale, A.A. 1986. Composite ichnofabrics and tiering of burrows. *Geological Magazine* 123: 59-65.
- Bromley, R.G., Pemberton, S.G. y Rahmani, R.A. 1984. A Cretaceous woodground: the *Teredolites* ichnofacies. *Journal of Paleontology* 58 (2): 488-498.
- Buatois, L.A. y López Angriman, A.O. 1991. Icnología de la Formación Whisky Bay (Cretácico, Isla James Ross, Antártida): Implicancias paleoecológicas y paleoambientales. *Ameghiniana* 28 (1-2): 75-88.
- Buatois, L. A y López Angriman, A.O. 1992. The ichnology of a submarine braided channel complex: The Whisky Bay Formation, Cretaceous, James Ross Island, Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 94: 119-140.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1993. Ecospace utilization, paleoenvironmental trends, and the evolution of early nonmarine biotas. *Geology* 21: 595-598.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1995. The paleoenvironmental and paleoecological significance of the lacustrine *Mermia* ichnofacies: An archetypical subaqueous nonmarine trace fossil assemblage. *Ichnos* 4: 151-161.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1998. Trace fossil analysis of lacustrine facies and basins. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 140: 367-382.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2000. Icnología: Aplicaciones de la icnología en prospección de hidrocarburos y caracterización de reservorios en la geología sedimentaria y la industria petrolera. *Boletín de Informaciones Petroleras* 62: 64-85.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2002. Trace fossils from Carboniferous floodplain deposits in western Argentina: Implications for ichnofacies models of continental environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 183: 71-86.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2003 a. Early colonization of the deep sea: Ichnologic evidence of deep-marine benthic ecology from the Early Cambrian of northwest Argentina. *Palaaios* 18: 572-581.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2003 b. La icnofauna de la Formación Puncoviscana en el noroeste argentino: Implicancias en la colonización de fondos oceánicos y reconstrucción de paleoambientes y paleoecosistemas de la transición precámbrica-cámbrica. *Ameghiniana* 40 (1): 103-117.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2004 a. Ichnology of fluvio-lacustrine environments: Animal-substrate interactions in freshwater ecosystems. En: D. McLroy (ed.), *The application of Ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*. Geological Society, London, Special Publication 228: 311-333.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2004 b. Terminal Proterozoic-Early Cambrian ecosystems: Ichnology of the Puncoviscana Formation, Northwest Argentina. En: B. D. Webby, M. G. Mángano y L. A. Buatois (eds.), *Trace Fossils in evolutionary palaeoecology. Fossils & Strata* 51: 1-16.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Carr, T.R. 1999. Sedimentology and ichnology of Paleozoic estuarine and shoreface reservoirs, Morrow Sandstone, Lower Pennsylvanian of Southwest Kansas, USA. *Current Research in Earth Sciences* 241: 1-27. World Wide Web: <http://www.kgs.ukans.edu/Current/1999/buatois/buatois1.html>.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Aceñolaza, F.G. 2002 a. *Trazas fósiles: Señales de comportamiento en el registro estratigráfico*. Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew. 382 pp.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Alissa, A. y Carr, T.R. 2002 b. Sequence stratigraphic and sedimentologic significance of biogenic structures from a late Paleozoic reservoir, Morrow Sandstone, subsurface of Southwest Kansas, USA. *Sedimentary Geology* 152: 99-132.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Genise, J.F. y Taylor, T.N. 1998. The ichnologic record of the invertebrate invasion of nonmarine ecosystems: evolutionary trends in ecospace utilization, environmental expansion, and behavioral complexity. *Palaaios* 13: 217-240.
- Buatois, L.A., Bromley, R.G., Mángano, M.G., Bellosi, E. y Carmona, N.B. 2003. Ichnology of shallow marine deposits in the Miocene Chenque Formation of Patagonia: Complex ecologic structure and niche partitioning in Neogene ecosystems. En: L. A. Buatois y M. G. Mángano (eds.), *Icnología: Hacia una convergencia entre geología y biología*. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina 9: 85-95.
- Buatois, L.A., Gingras, M.K., MacEachern, J., Mángano, M.G., Zonneveld, J.-P., Pemberton, S.G., Netto, R.G. y Martin, A.J. 2005. Colonization of brackish-water systems through time: Evidence from the trace-fossil record. *Palaaios* 20: 321-347.
- Carmona, N.B., Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2004. The trace fossil record of burrowing decapod crustaceans: evaluating evolutionary radiations and behavioural convergence. En: B. D. Webby, M. G. Mángano y L. A. Buatois (eds.), *Trace Fossils in evolutionary palaeoecology. Fossils & Strata* 51: 141-153.
- Chamberlain, C.K. 1971. Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita Mountains, southeast Oklahoma. *Journal of Paleontology* 45 (2): 212-246.

- Crimes, T.P. 1970. Trilobite tracks and other trace fossils from the Upper Cambrian of North Wales. *Geological Journals* 7: 47-68.
- Crimes, T.P. 1974. Colonisation of the early ocean floor. *Nature* 248: 328-330.
- Crimes, T.P. 1977. Trace fossils of an Eocene deep-sea sand fan. En: T. P. Crimes y J. C. Harper (eds.), *Trace Fossils 2. Geological Journal Special Issue* 9: 71-90.
- Crimes, T.P. 2001. Evolution of the Deep-Water Benthic Community. En: A. Y. Zhuravlev y R. Riding (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press, New York. pp. 275-290.
- Crimes, T. P. y Crossley, J. D. 1991. A diverse ichnofauna from Silurian flysch of the Aberystwyth Grits Formation, Wales. *Geological Journal* 26: 27-64.
- Donovan, S.K. 1994. *The Palaeobiology of Trace Fossils*. John Wiley & Sons, Chichester. 308 pp.
- Droser, M.L. y Bottjer, D.J. 1988. Trends in depth and extent of bioturbation in Cambrian carbonate marine environments, western United States. *Geology* 16: 233-236.
- Droser, M.L. y Bottjer, D.J. 1989. Ordovician increase in extent and depth of bioturbation: implications for understanding early Paleozoic ecospace utilization. *Geology* 17: 850-852.
- Ekdale, A. A. 1985. Paleocology of the marine endobenthos. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 50: 63-81.
- Ekdale, A.A. y Bromley, R.G. 1983. Trace fossils and ichnofabric in the Kjølbj Gaard Marl, Upper Cretaceous, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 31: 107-119.
- Ekdale, A.A. y Bromley, R.G. 1991. Analysis of composite ichnofabrics: An example in uppermost Cretaceous chalk of Denmark. *Palaaios* 6: 232-249.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G. y Pemberton, S.G. 1984. *Ichnology, Trace Fossils in Sedimentology and Stratigraphy*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Short Course 15. 317 pp.
- Frey, R.W. 1973. Concepts in the study of biogenic sedimentary structures. *Journal of Sedimentary Petrology* 43: 6-19.
- Frey, R.W. 1975. *The study of trace fossils. A Synthesis of Principles, Problems, and Procedures in Ichnology*. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin. 562 pp.
- Frey, R.W. y Pemberton, S.G. 1984. Trace fossils Facies Models. En R.G. Walker (ed.), *Facies Models*. Geoscience Canada Reprint Series. pp. 189-207.
- Frey, R.W. y Pemberton, S.G. 1985. Biogenic structures in outcrops and cores. I. Approaches to ichnology. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 33: 72-115.
- Frey, R. W. y Pemberton, S. G. 1987. The *Pylonichnus* ichnocoenose, and its relationship to adjacent marine and nonmarine ichnocoenoses along the Georgia coast. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 35: 333-357.
- Frey, R.W. y Seilacher, A. 1980. Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia* 13: 183-207.
- Frey, R.W., Pemberton, S.G. y Saunders, T.D.A. 1990. Ichnofacies and bathymetry: a passive relationship. *Journal of Paleontology* 64 (1): 155-158.
- Gehling, J.G., Narbonne, G.M y Anderson, M. 2000. The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella terranova*. *Palaeontology* 43 (3): 427-456.
- Genise, J.F. 1989. Las cuevas de *Actenomys* (Rodentia, Octodontidae) de la Formación Chapadmalal (Plioceno superior) de Mar del Plata y Miramar (provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana* 26 (1-2): 33-42.
- Genise, J.F. 1995. Upper Cretaceous trace fossils in permineralized plant remains from Patagonia, Argentina. *Ichnos* 3: 287-299.
- Genise, J.F. 2000. The ichnofamily Celliformidae for *Celliforma* and allied ichnogenera. *Ichnos* 7: 267-284.
- Genise, J.F. 2004. Ichnotaxonomy and ichnostratigraphy of chambered trace fossils in palaeosols attributed to coleopterans, ants and termites. En: D. McIlroy (ed.), *The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*. Geological Society, London, Special Publication 228: 419-453.
- Genise, J.F. y Bown, T.M. 1994 a. New Miocene scarabeid and hymenopterous nests and Early Miocene (Santacrucian) palaeoenvironments, Patagonian Argentina. *Ichnos* 3: 107-117.
- Genise, J.F. y Bown, T. M. 1994 b. New trace fossils of termites (Insecta: Isoptera) from the Late Eocene Early Miocene of Egypt, and the reconstruction of ancient isopteran social behavior. *Ichnos* 3: 155-183.
- Genise, J.F. y Laza, J.H. 1998. *Monesichnus ameghinoides* Roselli: A complex insect trace fossil produced by two distinct trace makers. *Ichnos* 5: 213-223.
- Genise, J.F., Bellosi, E.S. y Gonzalez, M.G. 2004. An approach to the description and interpretation of ichnofabrics in palaeosols. En: D. McIlroy (ed.), *The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*. Geological Society, London, Special Publication 228: 355-382.
- Genise, J.F., Mángano, M.G., Buatois, L.A., Laza, J. y Verde, M. 2000. Insect trace fossil associations in palaeosols: The *Coprinisphaera* ichnofacies. *Palaaios* 15: 33-48.
- Gibert, J.M. de y Martinell, J. 1998. El modelo de icnofacies, 30 años después. *Revista Española de Paleontología* 13: 167-174.
- Gibert, J.M. de, Martinell, J. y Domènech, R. 1998. *Entobia* ichnofacies in fossil rocky shores, Lower Pliocene, Northwestern Mediterranean. *Palaaios* 13: 476-487.
- Gibert, J.M. de, Domènech, R. y Martinell, J. 2004. An ethological framework for animal bioerosion trace fossil upon mineral substrates with proposal of a new class, fixichnia. *Lethaia* 37: 429-437.
- Gingras, M.K., MacEachern, J.A. y Pemberton, S.G. 1998. A comparative analysis of the ichnology of wave- and river-dominated allomembers of the Upper Cretaceous Dunvegan Formation. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 46: 51-73.
- Gingras, M.K., Mendoza, C. y Pemberton, S.G. 1999. Assessing the anisotropic permeability of *Glossifungites* surfaces. *Petroleum Geoscience* 5: 349-357.
- Glaub, I. y Vogel, K. 2004. The stratigraphic record of microborings. En: B. D. Webby, M. G. Mángano and L. A. Buatois (eds.), *Trace Fossils in evolutionary palaeoecology*. *Fossils & Strata*, 51: 126-135.
- Häntzschel, W. y Frey, R.W. 1978. Bioturbation. En R.W. Fairbridge y J. Bourgeois (ed.), *The Encyclopedia of Sedimentology*. Stroudsburg, Dowden, Hutchinson & Ross. pp. 68-71.

- Harper, E.M. 2003. The Mesozoic Marine Revolution. En: P. H. Kelley, M. Kowalewski y T. A. Hansen (eds.), *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. pp. 433-455.
- Howard, J.D. 1978. Sedimentology and trace fossils. En: P. B. Basan (ed.), *Trace fossil concepts*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course 5. 11-42 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 of Earth Sciences* 21: 200-219.
- Jarzemkowski, S.A. y Ross, A.J. 1993. Time flies: the geological record of insects. *Geology Today* 9: 218-223.
- Jensen, S. 2003. The Proterozoic and Earliest Cambrian Trace Fossil Record: Patterns, Problems and Perspectives. *Integrative and Comparative Biology* 43: 219-228.
- Kelley, P.H. y Hansen, T.A. 2003. The fossil record of drilling predation on bivalves and gastropods. En: P. H. Kelley, M. Kowalewski y T. A. Hansen (eds.), *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. pp. 113-176.
- Kowalewski, M., Dulai, A. y Fürsich, F.T. 1998. A fossil record full of holes: The Phanerozoic history of drilling predation. *Geology* 26: 1091-1094.
- Kukulová-Peck, J. 1987. New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Canadian Journal of Zoology* 65: 2327-2345.
- Labandeira, C.C. 2002. The history of associations between plants and animals. En: C. M. Herrera y O. Pellmyr (eds.), *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, London. pp. 25-74.
- Labandeira, C.C. y Sepkoski, J.J. 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science* 261: 310-315.
- Labandeira, C.C., Phillips, T.L. y Norton, R.A. 1997. Oribatid mites and the decomposition of plant tissues in Paleozoic coal-swamp forests. *Palaio* 12: 319-353.
- Lewis, D.W. y Ekdale, A.A. 1992. Composite ichnofabric of a Mid-Tertiary unconformity on a pelagic limestone. *Palaio* 7: 222-235.
- MacEachern, J.A. y Pemberton, S.G. 1992. Ichnological aspects of Cretaceous shoreface successions and shoreface variability in the Western Interior Seaway of North America. En: S. G. Pemberton (ed.), *Applications of ichnology to petroleum exploration*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop 17. pp. 57-84.
- MacEachern, J.A. y Pemberton, S.G. 1994. Ichnological aspects of incised valley fill systems from the Viking Formation of the Western Canada Sedimentary Basin, Alberta, Canada. En: R. Boyd, B. A. Zaitlin y R. Dalrymple (eds.), *Incised valley systems - Origin and sedimentary sequences*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication 51. pp. 129-157.
- MacEachern, J.A., Raychaudhuri, I. y Pemberton, S.G. 1992. Stratigraphic applications of the Glossifungites Ichnofacies: Delineating discontinuities in the rock record. En: S. G. Pemberton (ed.), *Applications of ichnology to petroleum exploration*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop 17. pp. 169-198.
- MacEachern, J.A., Zaitlin, B.A. y Pemberton, S.G. 1999. A sharp-based sandstone of the Viking Formation, Joffre Field, Alberta, Canada: criteria for recognition of transgressively incised shoreface complexes. *Journal of Sedimentary Research Section B* 69: 876-892.
- Magwood, J.P.A., 1992. Ichnotaxonomy: a burrow by any other name? En: C. G. Maples y R. R. West (eds.), *Trace Fossils*. Short Courses in Paleontology 5. pp. 15-33.
- Mángano, M. G. y Buatois, L. A. 1991. Discontinuity surfaces in the Lower Cretaceous of the High Andes (Mendoza, Argentina): Trace fossils and environmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 4: 215-229.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 1999. Feeding adaptations. En: R. Singer (ed.), *Encyclopedia of Paleontology, Volume 1*. Fitzroy Deaborn Publishers, Chicago. pp. 458-465.
- 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* 8: 177-186.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2002. Estructura de escalonamiento y explotación del ecosistema infaunal en planicies mareales cámbricas, Formación Campanario, noroeste argentino. *VIII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Resúmenes*: 107-108.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2003. Trace Fossils. En: J. L. Benedetto. (ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*. Universidad Nacional de Córdoba, Secretaría de Ciencia y Tecnología. pp. 507-553.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2004 a. Reconstructing Early Phanerozoic intertidal ecosystems: Ichnology of the Cambrian Campanario Formation in northwest Argentina. En: B.D. Webby, M. G. Mángano y L. A. Buatois (eds.), *Trace Fossils in evolutionary palaeoecology*. *Fossils & Strata* 51: 17-38.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2004 b. Decoupling ichnotaxonomic diversification and mixground ecology during the Early Cambrian. *Ichnia 2004, First International Congress on Ichnology*. Trelew. Abstract Book. p. 50.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2004 c. Ichnology of Carboniferous tide-influenced environments and tidal flat variability in the North American Midcontinent. En: D. McIlroy (ed.), *The application of Ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*. Geological Society, London, Special Publication 228. pp. 157-178.
- Mángano, M.G. y Droser, M. 2004. The ichnologic record of the Ordovician radiation. En: B. D. Webby, M. L. Droser, F. Paris y I. G. Percival (eds.), *The Great Ordovician Biodiversification Event*. Columbia University Press, New York. pp. 369-379.

- Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Muñiz-Guinea, F. 2005. Ichnology of the Alfarcito Member (Santa Rosita Formation) of northwestern Argentina: Animal-substrate interactions in a Lower Paleozoic wave-dominated shallow sea. *Ameghiniana* 42 (4): 641-668.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., Maples, C.G. y Lanier, W.P. 1997. *Tonganoxichnus*, a new insect trace fossil from the Upper Carboniferous of eastern Kansas, USA. *Lethaia* 30: 113-125.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., West, R.R. y Maples, C.G. 1998. Contrasting behavioral and feeding strategies recorded by tidal-flat bivalve trace fossils from the Upper Carboniferous of eastern Kansas. *Palaio* 13: 335-351.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., West, R.R. y Maples, C.G. 2002. Ichnology of an equatorial tidal flat: The Stull Shale Member at Waverly, eastern Kansas. *Bulletin of the Kansas Geological Survey* 245. 130 pp.
- Mángano, M.G., Carmona, N.B., Buatois, L.A. y Muñiz-Guinea, F. 2005. A new ichnospecies of *Arthropycus* from the Upper Cambrian-Lower Tremadocian of northwest Argentina: Implications for the Arthropycid lineage and potential in ichnostratigraphy. *Ichnos* 12: 179-190.
- Mángano, M.G., Labandeira, C., Kvale, E. y Buatois, L.A. 2001. The insect trace fossil *Tonganoxichnus* from the Middle Pennsylvanian of Indiana: Paleobiologic and paleoenvironmental implications. *Ichnos* 8: 165-175.
- Maples, C.G. y Archer, A.A. 1989. The potential of Paleozoic nonmarine trace fossils for paleoecological interpretations. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 73: 185-195.
- Maples, C.G. y West, R.R. 1992. *Trace Fossils*. Paleontological Society Short Course 5, 238 pp.
- Martinsson, A. 1970. Toponymy of trace fossils. En: T. P. Crimes y J. C. Harper (eds.), *Trace Fossils*. Geological Journal Special Issue 3. pp. 323-330.
- McIlroy, D. 2004 a. *The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*. Geological Society, London, Special Publication 228. 490 pp.
- McIlroy, D. 2004 b. Some ichnological concepts, methodologies, applications and frontiers. En: D. McIlroy (ed.), *The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*. Geological Society, London, Special Publication 228. pp. 3-27.
- McIlroy, D. y Logan, G.A. 1999. The impact of bioturbation on infaunal ecology and evolution during the Proterozoic-Cambrian transition. *Palaio* 14: 58-72.
- Mikuláš, R. y Genise, J.F. 2003. Traces within traces: holes, pits and galleries in walls and fillings of insect trace fossils in paleosols. *Geologica Acta* 1: 339-348.
- Narbonne, G. M., Myrow, P.M y Anderson, M.M. 1987. A candidate stratotype for the Precambrian-Cambrian boundary, Fortune Head, Burin Peninsula, southeastern Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences* 24: 1277-1293.
- Olivero, E.B., y López Cabrera, M.I. 2005. *Patagonichnus*: a new trace fossil from the Miocene of Patagonia. A probable fodinichnion of gregarious polychaetes. *Ameghiniana* 42 (2): 277-294.
- Orr, P.J. 2001. Colonization of the deep-marine environment during the early Phanerozoic: the ichnofaunal record. *Geological Journal* 36: 265-278.
- Osgood, R.G. Jr. 1970. Trace fossils of the Cincinnati area. *Palaeontographica Americana* 6: 281-444.
- Pemberton, S.G. 1992. *Applications of ichnology to petroleum exploration*. A core workshop. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop 17. 429 pp.
- Pemberton, S.G. y Frey, R.W. 1984. Ichnology of storm influenced shallow marine sequence: Cardium Formation (Upper Cretaceous) at Seebe, Alberta. En: D. F. Stott y D. J. Glass (eds.), *The Mesozoic of middle North America*. *Canadian Society of Petroleum Geologists*, Memoir 9: 281-304.
- Pemberton, S.G. y Gingras, M.K., 2005. Classification and characterizations of biogenically enhanced permeability. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 89: 1493-1517.
- Pemberton, S.G. y MacEachern J.A. 1997. The ichnological signature of storm deposits: The use of trace fossils in event stratigraphy. En: C. E. Brett y G. C. Baird (eds.), *Paleontological Events. Stratigraphic, ecological and evolutionary implications*. Columbia University Press, New York. pp. 73-109.
- Pemberton, S.G. y Wightman, D.M. 1992. Ichnological characteristics of brackish water deposits. En: S. G. Pemberton (ed.), *Applications of ichnology to petroleum exploration*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop 17. pp. 141-167.
- Pemberton, S.G., Frey, R.W. y Saunders, T.D.A. 1990. Trace fossils. En: D. E. G. Briggs y P. R. Crowther (eds.), *Palaeobiology, a synthesis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 355-362.
- Pemberton, S.G., MacEachern, J. y Buatois, L.A. 1997. Criterios icnológicos en el reconocimiento e interpretación de límites estratigráficos claves. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Geólogos* 22: 7-32.
- Pemberton, S.G., MacEachern, J.A. y Frey, R.W. 1992. Trace fossils facies models: Environmental and allostratigraphic significance. En: R. G. Walker y N. P. James (ed.), *Facies models and sea level changes*. Geological Association of Canada. pp. 47-72.
- Pemberton, S.G., MacEachern, J.A. y Saunders, T. 2004. Stratigraphic applications of substrate-specific ichnofacies: delineating discontinuities in the fossil record. En: D. McIlroy (ed.), *The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*. Geological Society, London, Special Publication 228. pp. 29-62.
- Pemberton, S.G., Spila, M., Pulham, A.J., Saunders, T., MacEachern, J.A., Robbins, D. y Sinclair, I.K. 2001. *Ichnology & Sedimentology of Shallow to Marginal Marine Systems. Ben Nevis and Avalon Reservoirs, Jeanne d'Arc Basin*. Geological Association of Canada, Short Course Notes 15. 343 pp.
- Pickerill, R.K. 1994. Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. En: S. K. Donovan (ed.), *The Palaeobiology of Trace Fossils*. John Wiley & Sons, Chichester. pp. 3-42.
- Savrda, C.E., Ozalas, K., Demko, T.H., Hichison, R.A. y Scheiwe, T.D. 1993. Log-grounds and the ichnofossil Teredolites in transgressive deposits of the Clayton Formation (Lower Paleocene), Western Alabama. *Palaio* 8: 311-324.

- Seilacher, A. 1953. Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 96: 421-452.
- Seilacher, A. 1963. Lebensspuren und sakinitätsfazies. *Fortschritte in der Geologie Rheinland und Westfalen* 10: 81-94.
- Seilacher, A. 1964. Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. *Sedimentology* 3: 256-253.
- Seilacher, A. 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology* 5: 413-428.
- Seilacher, A. 1970. *Cruziana* stratigraphy of «non fossiliferous» Palaeozoic sandstones. En: T. P. Crimes y J. C. Harper, J.C. (eds.), *Trace Fossils*. Geological Journal Special Issue 3. pp. 447-476.
- Seilacher, A. 1974. Flysch trace fossils: evolution of behavioural diversity in the deep-sea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1974: 233-245.
- Seilacher, A. 1977. Evolution of trace fossil communities. En: A. Hallam (ed.), *Patterns of Evolution*. Elsevier, Amsterdam. pp. 359-376.
- Seilacher, A. 1992. An updated *Cruziana* stratigraphy of Gondwanan Palaeozoic sandstones. En: M. J. Salem (ed.), *The Geology of Libya* 5. Elsevier, Amsterdam. pp. 1565-1580.
- Seilacher, A. 2000. Ordovician and Silurian Arthropycid Ichnostratigraphy. En: M. A. Sola, y D. Worsley (Eds.), *Geological Exploration in Murzuk Basin*. Elsevier, Amsterdam. pp. 237-258.
- Seilacher, A. Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2005. Trace fossils in the Ediacaran-Cambrian transition: Behavioral Diversification, Ecological turnover and Environmental Shift. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 227: 323-356.
- Seilacher, A., Cingolani, C. y Varela, R., 2004. Ichnostratigraphic correlation of Early Palaeozoic Sandstones in North Africa and Central Argentina. En: M. J. Salem y T. M. Oun (Editors), *Geology of NW Libya*. *Earth Science Society of Libya* 1: 275-292.
- Seilacher, A., Grazhdankin, D. y Legouta, A. 2003. Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleontological Research* 7: 43-54.
- Simpson, S. 1957. On the trace fossil *Chondrites*. *Quarterly Journal Geological Society of London* 112: 475-479.
- Taylor, A.M. y Goldring, R. 1993. Description and analysis of bioturbation and ichnofabric. *Journal of the Geological Society*. London 150: 141-148.
- Taylor, A.M., Goldring, R. y Gowland, S. 2003. Analysis and application of ichnofabrics. *Earth Science Reviews* 60: 227-259.
- Thayer, C.W. 1983. Sediment mediated biological disturbance and the evolution of marine benthos. En: M. J. S. Tevesz y P. L. McCall (eds.), *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*. Plenum Press, New York. pp. 479-625.
- Uchman, A., 2004. Phanerozoic history of deep-sea trace fossils. En: D. McIlroy (ed.), *The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*. Geological Society, London, Special Publication 228. pp. 125-139.
- Wightman, D.M., Pemberton, S.G. y Singh, C. 1987. Depositional modelling of the Upper Mannville (Lower Cretaceous), east-central Alberta: implications for the recognition of brackish water deposits. En: R. W. Tillman y K. J. Weber (eds.), *Reservoir Sedimentology*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication 40. pp. 189-220.



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 pseudoceloma 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.
- Adrados:** en Scyphomedusae, los radios ubicados a mitad de distancia entre los interrados.
- 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 turbidífico:** 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 posembriionario.
- 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 fragmacono 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 sifonoglypho.
- 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.

Autólisis: 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.

Autozooides: 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 aquellos 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 procariontes, 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.

Biomíneralización: 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.

Biotope: 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 romboédrica 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 silíceas, 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 fusulinidos, material reabsorbido 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, proostraco 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 espermátforo 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 principal 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.

Criptocrystalino: 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 apomorfias 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 dactilozooideos.

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 deposición 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 silíceo 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 (Dinofíceo): 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 (diblastico).

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.

Élito: 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 esquelético 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 puntuado:** modo evolutivo caracterizado por periodos relativamente largos de estasis morfológica, interrumpidos por drásticos cambios debido al aislamiento alopatrico de pequeñas poblaciones ancestrales.
- Equisetálica:** 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.
- Esmeclita:** 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 alopatrica:** 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.
- Esteriocilia:** 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, tapiado 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 impredecible, 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.

Estróbilización: proceso reproductivo en medusas Scyphozoa por el cual se originan pre-medusas o efitas 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 excepción 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 (termitas), 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 esquelética (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, hiolíticos, 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, Amblypygi 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; dicese 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 stratigráfico 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:** simbiote 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:** dicese 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 silíceas, 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 gastrozoide.
- Gastrozoide:** 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.
- Glicoproteína:** 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.
- Gnatoquilarrio:** 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.
- Gonozoide:** 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 puntuado:** 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:** NH₂
- Grupo carboxilo:** COOH.
- Grupo hermano:** taxón o clado que comparte un ancestro común inmediato con el grupo en cuestión.
- Guarda (rostró):** 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 simbióticas) 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 hidrozooos tecados.

Hidroxiapatita: principal componente de los huesos y dientes.

Higroreceptor: 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.

Hipónimo: 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 sitúa 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.

Holoplantónico: organismo que realiza la totalidad de su ciclo de vida en el plancton.

Homeomorfa: 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.

Iconita: traza fósil también conocida como icnofósil. Estructura sedimentaria de origen orgánico como rastros de huellas, galerías y perforaciones.

Iconoespecie (isp.): nombre específico formalmente asignado a una traza fósil.

Iconógeno: 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.

Infaua: animales que viven dentro del sedimento, en un ambiente acuático.

Infauanal: 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 posembriionario 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.

Linf: 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 epírico: 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 mandíbulas) y somitos adicionales con primordios de apéndices.

Metanefridio: tubo fino que actúa como órgano excretor en los moluscos y braquiópodos.

Metanofilico: 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 nefridioporos. Su extremo interior puede ser ciego (protonefridio), con células terminales, o abrir en el celoma (metanefridio) mediante un embudo ciliado.

Nefridioporos: 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 proteína 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 construido 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.
- Ovipara:** 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.
- Paleontomofauna:** 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 silíceo 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.
- Pereiion**: 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 excrescencia 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 espermátforo 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 amebode 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 craspedota.
- 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 azul-verdosas.
- 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 (protocista):** 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).
- Protocista:** 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 meio bentos.
- Psicrófera:** 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.
- Pteridospermo fita:** 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 hacia 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.
- Quiete (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 exudados 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.

Retrorelleno: 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: pseudópodo 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.

Rugofilico: 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 deposición 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 antozoooides.

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 transmiten 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 oxiaídos 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.

Suspensivoro: 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 tabulas.

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: proceso 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: pseudoquitina. 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 epitelal interno en los fusulinidos.
- 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-gastrea:** teoría que explica la evolución de los animales multicelulares a partir de una larva gastrea 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 Gastrea:** 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:** dicese 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.
- Triploblastico:** organismo con tres capas embrionarias: endodermo, mesodermo y ectodermo.
- Triserial:** conchilla con cámaras dispuestas en tres hileras.
- Trivial:** la 2ª o 3ª palabra en la denominación bi o trinomial 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 fusulinidos, 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 muscular 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: excrescencia 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 crías 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.

Zooplankton: 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
- Aedífichnia, 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
- Ametabolía, 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
- Anfiblastula, 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

unirrámico, 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
 Arqueuterón, 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
 Ascidas, 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
 Autozoocios, 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
 Belemnoides, 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
 anisomiaros, 393
 apoyados, 420
 bisados, 418
 cementantes, 419
 de agua dulce, 425, 430
 dimiaros, 393
 endobisados, 418
 epibisados, 418
 excavadores, 421
 heteromiaros, 393
 homomiaros, 393
 isomiaros, 393
 monomiaros, 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
 pigial, 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
 Caetéticos, 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 preglabellar, 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
 Céfalón, 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
 Chinchas, 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
 Coanoderma, 149

- Coberturas deliriales, 259
 Cochinillas, 525, 657, 670
 Coelocleritoforanos, 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
 Conocardioides, 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
 opistoquinas, 342
 ortoquinas, 342
 pleurales, 540
 prosoquinas, 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
 Denticulos 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
 Doble, 537
 Dólares de arena, 681, 714
 Domichnia, 757

Domo/s, 134, 541
 Dorso, 448
 Dosel criboso, 268
 Ducto eferente, 661
 Duplicadura, 488, 604
 Dymorphoptilíneos, 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
 Efipto, 564
 Efiras, 182, 191
 Eje branquial, 331
 de articulación, 256, 387
 de rotación, 256
 Elementos paleoaustrales, 429
 traza, 398
 Eleozooideos, 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
 Endopuntos, 268
 Endospinas, 268
 Endostilo, 747
 Endozona, 227
 Enfoque multidimensional, 777
 Enrollamiento, 542
 Enroscamiento anisostrófico, 343
 isostrófico, 343
 miliolínido, 68
 orbitoidido, 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
 Esclerodermis, 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
- Espiraios, 264
- Espiriferidos, 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 desarrollo, 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
 anfítirido, 260
 epítirido, 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
 Fragmacono, 445, 459
 Fugichnia, 757
 Fulcro, 539
 Funciones de transferencia, 115

Funiculo, 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
 Ginnocisto, 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
 Gnatoquilaro, 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
 Gryllobláltidos, 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
 Hemimetabolía, 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
 Heterostrofia, 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
 Higorreceptores, 659
 Hilanderas, 628, 634, 638
 Hileras, 518, 638
 Himenópteros, 525, 665, 674
 Hiolítidos, 494, 498
 Hiperstrófico/s dextrales, 343
 ultradextral, 343
 Hipichnia, 757
 Hipónimo, 441
 Hiporelieve, 757
 Hipostoma, 176, 536, 537, 538
 Hipóstraco, 307
 Hippuritoideos, 269
 Hirudíneos, 503, 504, 505, 508, 512
 Hocico, 379
 Holaspis, 548
 Holasteroideos, 719
 Holometabolía, 657
 Holoturoideos, 685, 710, 714, 719, 723
 Homalonótidos, 558
 Hombreira, 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
 Inozoos, 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
 Isograptidos, 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
 ápodos, 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
 Leperditicópodos, 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 concrecencia, 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
 glabellar 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 Burgess, 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
Maxilulas, 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
Mesocèle, 683
Mesodermo, 171
Meso esqueleto, 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
Mítras, 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
 ajustores, 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
 Nautilidos, 454, 466
 Nautiloideos, 450, 474
 Nefridioporo, 295, 337
 Nefridios, 504, 523
 Nefroducto, 336
 Nefrostoma, 336, 504

Nema, 727
 Nematocistos, 174
 Neocnología, 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
 Ortostrofia, 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
 Paleontomofauna, 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
 Paragastropodo, 363
 Parapodios, 328, 503, 506
 Pared/es aglutinada, 68
 fijas, 226
 fusulinellida, 77
 granular, 69
 hialina, 69
 impuntuada, 269
 laberíntica, 68
 libres, 226
 microgranular, 68
 mineralizada, 68
 orgánica, 68, 70
 porcelanácea, 69
 radial, 69
 schwagerinida, 77
 vítrea, 69

- Pareja real, 669
- Parentímulas, 150
- Partenogénesis, 525, 660
 - alternante, 660
 - facultativa, 660
 - obligada, 660
- Partes extrazoidales, 221
- Pascichnia, 757
- Patatas branquíferas, 518
 - locomotoras, 655
 - saltadoras, 669
 - torácicas, 601
- Paurometabolía, 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
- Phalangiolarbido, 649
- Phyllocerátidos, 459
- Physa, 202
- Picnogónidos, 522, 526, 530
- Pie, 293, 327, 390
- Pigidio, 503, 505, 518, 536, 539
- Pigocelomorfos, 531
- Pilares, 155
- Pinacocitos, 148
- Pinacodermo, 148
- Pinnulas, 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
 - deltoidales, 259
 - deltirial, 262
 - deltoideas, 693, 702
 - deltoideas, 702
 - dentales, 262
 - esclerotizadas, 515
 - genitales, 685, 703
 - infrabasales, 690
 - infradeltoideas, 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
- Platycópodos, 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
 Própedo, 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
 Protoninfa, 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
 Parianiana, 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
 Pulgonos, 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
 flexoglosa, 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
 Redlichoides, 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
 Rhyne Chert, 41
 Ribeirioideos, 433
 Ribeirioideos, 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
 Rostrozoides, 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
 Seudomorfofosis, 36
 Seudopodios, 105
 Seudópodos, 65
 Seudoporos, 231
 Seudopunctas, 491
 Seudopunctos, 268
 Seudorrostro, 586
 Seudosegmentación, 293
 Seudotráqueas, 566, 586
 Seudotrazas, 752
 Seidotubérculos, 541
 Siconoide, 147
 Sícula, 727
 Sifón/es, 390
 exhalante, 334, 390
 inhalante, 334, 390
 Sifonoforos, 736
 Sifonoglifos, 176, 199
 Sifonozoides, 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
 transglabellar, 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
 Tetrameria, 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
 Uropígidios, 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
 opistoquinas, 402
 prostoclinas, 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
 efébricos, 224
 materno, 222
 neánicos, 224
 polimorfos, 222
 Zygobranchia, 333

ÍNDICE SISTEMÁTICO

A

- Abathomphalus*, 85
Abatus, 708
Abertella, 709
Abyssoocythere, 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
Alabama, 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
Alveolphragmium, 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
Arthropycus, 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
Ascampbelliella, 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
Atelasma, 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
Austroneilssonina, 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
Aysheia, 57
Azygograptus suecicus, 736

B

Bacteria, 52
 Bacritida, 456
 Bacritoidea, 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
Bolivinoidea, 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
 Brachiopoda, 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
 Calanoidea, 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
 Cambriodioidea, 483
Cambrium, 483
Cambrocaris baltica, 590
Cambropachycope, 590
Camenella, 489
 Camerata, 691, 716
Camerella, 278
Camerunograptus, 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
Carinolites, 496
Cariridres, 677
Caririgrillus, 674
Caririneura, 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
 Cassiduloidea, 707, 708, 716
Cassis, 355, 365
Castellaroia, 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
Chilenochoonetes, 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
Chuililla, 312
Cibicides, 83
Cibicoides, 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 brasiliensis, 582, 590
Clarkeia, 278, 285
Clarkeolepis, 485
 Clavaxinellida, 154
Clavigera, 278
Clavilithes, 365
Clavulina, 75
Clevea?, 143
Climacocytilis, 143
Climacograptus, 742
 bicornis, 737
 Clionidae, 154
 Clitellata, 512
Cloudina, 18, 21, 56, 58
 riemkeae, 21
 Clymeniida, 456
 Clypeasteroidea, 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
 Concavicularida, 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
 largillerti, 388
Corbisema, 134, 136, 137
 geometrica, 134
Corbula, 415
Cordylophora, 208
Cornia, 574
Cornucoquimba, 611
Cornuspira, 77
 Coronatae, 192, 209
 Corrodentia, 670
Corumbella, 18
 weneri, 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
Cyclammia, 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 hambachensis, 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
Dimorphichnites, 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
Diploremina, 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
Epicancellata, 143
 Epicaridea, 586
Epiphragmophora, 360, 369
Epiphyallina distincta, 193
Epiplocydis, 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
 Eupteriomorpha, 411
 Eupulmonata, 358
Eurekapegma, 382
Eurydesma, 411, 428
 Eurypterida, 527, 529, 631, 632, 651
Eurypterus, 632
Euscalpellum crassissimum, 576
 Eutaxi cladina, 154
Eutineura, 337
Eutintinnus, 143
Evolvocassidulina, 81
Exaesiodycus, 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
Fistulammina, 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
Fronicularia, 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 santacruzense, 472
Gavelinella, 83
 Gelatinosa, 151
Gemmellaroia, 282
Gemmula, 367
Genotia, 367
 Geophilomorpha, 518, 528
Geralinura bohémica, 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
Gnathichmus, 761
Gnathiidea, 566, 586
Gomphechinus, 707
Gondwanarachne, 649
 argentinensis, 645
Goneplax rhomboides, 754
Goniatiitida, 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
Graptosteriella, 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
Guembelitra, 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

Hadriana, 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
Heraulitpegma, 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
 Hololectypoida, 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
 Hymenotraca, 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
Ischichucasynae, 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
Karrerria, 82, 83
Karrerulina, 74
Katosira, 368
Kazacharthra, 570, 591
Kelanella, 489
Kenardia, 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
Lepidorbitoidea, 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
Limnoperma 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
Lingulichmites, 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
Lynamula, 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
Macrocytella, 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
Martinsonia, 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
Medusimites, 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
 Modiomorphoidea, 413
Moerisia, 183
 Mollusca, 60, 300, 346, 380, 477, 478, 486, 512
Monesichnus ameghinoi, 754
Monocondylea, 430
Monolaria, 353, 366
Monoleiolphus, 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
 Myoidea, 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
 Mytiloidea, 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
 Nautiloidea, 454
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
 Neocalliostruma, 348
 Neochonetes, 275
 Neocorbicula, 430
 Neogastropoda, 345, 355, 361, 366
 Neogloboquadrina, 85
 Neoinbricaria, 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
 Neritaomorpha, 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
 Ocyopode, 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
 Ophiuroidea, 681, 685, 697, 719
 Ophthalmocumacea, 586
 Opilioacariformes, 651
 Opiliones, 641, 651
 Opilionida, 529, 641, 646
 Opisthobranchia, 344, 356, 364, 371
 Opisthohelae, 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
 Palaeachinoidea, 716
 Palaeachinoidea, 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
Palaeolynghya, 18
Palaeoneilo, 427
Palaeonucula, 428
Palaeopalaemon, 590
 newberryi, 588
 Palaeopantopoda, 631, 648
Palaeopascichmus, 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
Palaeotriemerella, 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 paymensis, 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
 Pectinoidea, 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 deeckeii, 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
 Pholadomyoidea, 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
Phyllocodica, 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
Plagiosoma, 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
Podichmus, 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
Potrilloblatta, 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
Protospiralichmus, 766
Protospongia?, 157
Protovirgularia, 426, 753
Protozyga, 278
Protura, 518, 526, 527, 655, 656, 658, 660, 666, 677, 678
Prunum, 367
Psamnichmites gigas, 766
Psammosphaera, 72
Psephechinus, 705
Pseudesitherites, 574
Pseudisograptus, 737
Pseudoclimacograptus angulatus, 737
Pseudoconocardium, 380, 384, 386
Pseudofax, 366
Pseudoheliodiscus, 126
Pseudoholaster, 707
Pseudokossmaticeras paulckeii, 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
Psilonichmus, 761, 772
Psocoptera, 670
Psocopteroides, 670
Ptenoglossa, 355, 366
Pteria, 403, 411
Pterioidea, 400, 411
Pteriomorphia, 407, 411, 435, 436
Pterobranchia, 730, 731
Pterobranchites, 732
Pteroiide, 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
Pygasteroidea, 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
Quadrimesusina, 191
 quadrata, 191
Quadriformina, 83
Quileanella, 312
Quinqueloculina, 78

R

Radiolaria, 101, 109, 133
Radulonecites, 432
Rafinesquina, 282
Ramellina?, 190
Ramulina, 80
 Receptaculita, 159
Receptaculites bolivianus, 160
 camachoi, 160
Recurvooides 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
Rhytidentalium, 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
Sacclatitia, 615
Sachitida, 478
 Sacoglossa, 345, 356
Saghalinites kingianus involutor, 473
Salpingella, 143
 Saltatoria, 669
Salterella, 486, 487, 488
Samaroblatta, 674
Sanctacaris, 530, 631, 649
Sanguinolites, 426, 427
Sanjuanetes, 275
Sanjuanina, 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
 Semaestomeae, 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
Sinuities, 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
 Spelaegriphacea, 583
Spelaegriphus, 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
Spiroplectammia, 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
Stenosclisma, 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
Suctorina, 672
Sudonassarius, 355
Sueroacrocricinus, 691
Sunnaginina, 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
Systemmatophora, 357

T

Tabanus, 676
Tabulata, 207, 208, 210
Tabulospongiida, 156
Tachypleus gigas, 632
 tridentatus, 632
Tacuarembia caorsii, 430
Taenidium, 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
 Terrestrialcytheroidea, 610
Tesnusocaris goldichi, 568
Testajapyx thomasi, 678
 Tetracorallia, 206, 210, 214
 Tetractinella, 269, 278
 Tetractinomorpha, 154
Tetragramma, 707
Tetragnostus 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
Tomioopsis, 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
Transoersigerina, 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
 Trigonotarvida, 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
 Turrilepdomorpha, 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
 Unionoidea, 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

Vacletia, 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
 Veneroidea, 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
Virgotrignia, 429
Virgularia, 201
 Visceroconcha, 301
Vitrinella, 369
Viviparus, 351, 367
Volborthella, 486, 487
Voluta, 355, 365
Volutocorbis, 355
Volutospina, 365
Volvox, 214
Volvulella, 356
Volymites, 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
Yunnanania, 348, 364
Yunnanozoön, 749
Yuwenia, 363

Z

Zaphrentis, 207
Zaplaella, 436
Zeacuminia, 367
Zeillera, 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.



FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

VAZQUEZ MAZZINI  EDITORES

www.vmeditores.com.ar