

Miguel O. Manceñido
Susana E. Damborenea

INTRODUCCIÓN

Las especies vivientes del phylum Brachiopoda se hallan poco representadas en la fauna actual, aunque en el pasado otra fue la situación, ya que los fósiles demuestran que constituyeron uno de los grupos dominantes de los mares epíricos paleozoicos y aun, mesozoicos. Se trata de organismos marinos que habitan a diversas profundidades, principalmente entre el intermareal y el borde de la plataforma, pero los hay también abisales.

Tal vez por su baja diversidad presente, no cuentan con una denominación vulgar en castellano, si bien en países de habla inglesa se los conoce coloquialmente como *lamp-shells* («conchillas lámpara») por cierta similitud superficial con una lámpara de aceite, como las usadas en la antigüedad.

El nombre **Brachiopoda** (*brachion* = brazo, *pous, podos* = pie) fue formalmente publicado por Duméril en 1806 (evidentemente inspirado en una denominación no latina por Cuvier, 1804-1805) y, a pesar de aludir a presuntas implicancias homológicas y/o funcionales luego de-

mostradas ser erróneas, se lo sigue usando universalmente para designar este phylum con preferencia a otras denominaciones posteriores (Muir-Wood, 1955).

Los braquiópodos son invertebrados celomados triplobásticos, con plan corporal oligómero, y se los ubica modernamente en el grupo de los lofotrocozoos; también se los ha reunido junto a forónidos y briozoos, en un superphylum lofoforados (Dutro y Boardman, 1981; Ruppert y Barnes, 1996).

Su cuerpo se halla contenido y protegido por dos piezas esqueléticas o **valvas** (una dorsal y otra ventral), secretadas por el **manto**, las cuales componen una estructura sólida, la **conchilla**, que por lo común es **equilateral** (bilateralmente simétrica respecto del plano sagital) e **inequivalva** (por desigualdad de tamaño y/o forma entre las valvas, Figura 10. 1). El epitelio del manto tapiza el interior de cada valva (y sus proyecciones) y la distribución de tejidos divide netamente el espacio encerrado por las valvas en dos sectores: una **cavidad visceral o celómica**, situada en la parte posterior de la conchilla, dentro de la cual se hallan concen-

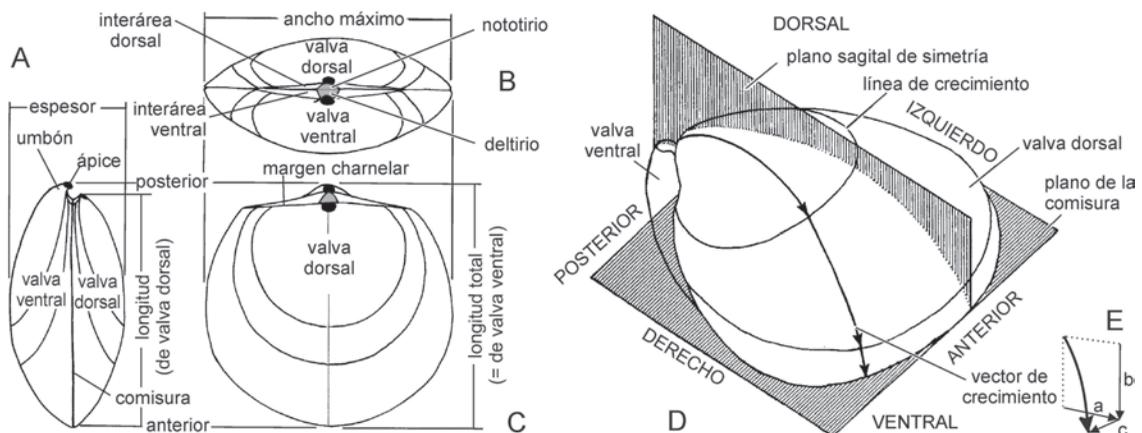


Figura 10. 1. Rasgos exteriores generalizados, orientación y principales dimensiones de la conchilla de un braquiópodo. A. vista lateral; B. vista posterior; C. vista dorsal; D. vista oblicua (dorsolateral); E. componentes del vector de crecimiento: a. anterior, b. ventral, c. lateral (tomados de Williams *et al.*, 1997).

tradas las vísceras; y una **cavidad del manto**, o espacio anterior delimitado por la pared anterior del cuerpo y abierto a la entrada del agua, en la que se aloja un órgano provisto de tentáculos filamentosos ciliados, el **lofóforo** (Figura 10. 2).

Entre los braquiópodos de mayores dimensiones se destacan algunos géneros del Paleozoico como *Daviesiella* (chonetidino) y *Gigantoproductus* (productidino) que rondaron los 20 cm de ancho, mientras que de las especies vivientes, es *Magellania venosa* la de mayor tamaño, con 9,1 cm de longitud.

Según carezcan o posean estructuras limitantes de la articulación entre ambas valvas, se reconocen dos grados básicos o niveles de organización (Figura 10. 2 A, B): **inarticulados** y **articulados**, a los cuales se les concediera otrora jerarquía taxonómica de clase (Williams *et al.*, 1965; Camacho, 1966; Rudwick, 1970; Clarkson, 1979; Rowell y Grant, 1987; Ruppert y Barnes, 1996, etc.) y, si esa distinción aún se

conserva con carácter informal, es por el valor didáctico que reviste.

A diferencia de otros grupos de invertebrados, los braquiópodos no tienen casi incidencia como fuente de alimentación humana, ya que el consumo de pedúnculos del inarticulado *Lingula* es más bien una curiosidad restringida a la cocina del sudeste asiático; en tanto los articulados poseen poco volumen de tejidos blandos cuyo sabor es además impalatable, no solo para el hombre, sino para algunos peces según muestran evidencias experimentales (MacKinnon *et al.*, 1990).

Exceptuando un breve período de la ontogenia temprana, durante el cual la larva está capacitada para trasladarse con relativa libertad de un sitio a otro, estos organismos llevan una existencia básicamente sedentaria, la cual en general no afecta la simetría bilateral de sus partes. Se trata de animales solitarios (ya que nunca se han integrado en colonias), aunque es

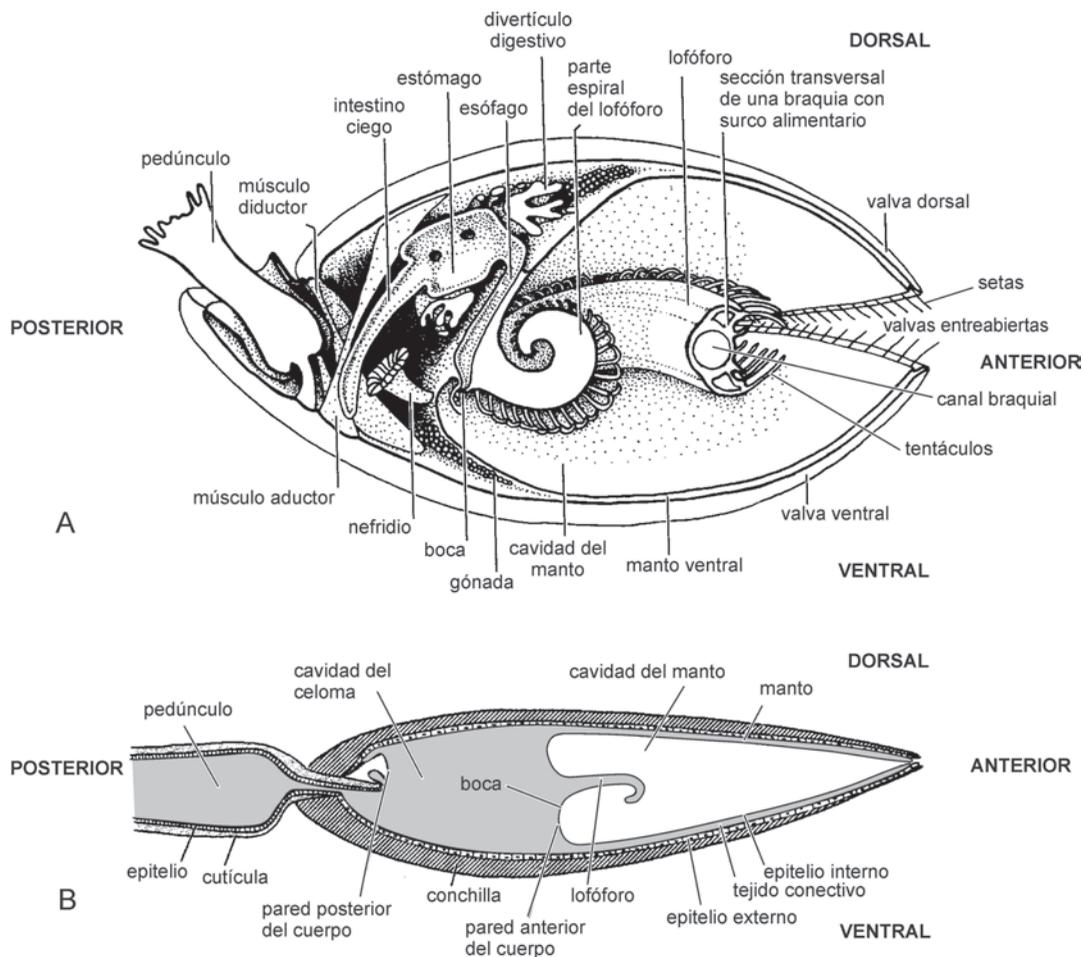


Figura 10. 2. Rasgos anatómicos fundamentales de los braquiópodos. A. corte sagital de un articulado actual, mostrando la disposición de los principales órganos; B. corte sagital esquemático de un inarticulado actual, mostrando distribución de cavidades (tomados de Williams *et al.*, 1997).

frecuente que presenten hábitos gregarios apiñándose unos sobre otros. El modo de vida sésil limita severamente los recursos tróficos disponibles y los mecanismos de alimentación potenciales (siendo incapaces de perseguir activamente su alimento), por lo que están capacitados para asimilar nutrientes disueltos y recuperar partículas orgánicas que se hallan en suspensión en el agua de mar.

Actualmente se conocen unas 400 especies vivientes, que se asignan a más de un centenar de géneros y 5 órdenes, pero esta representación, aunque declinante, contrasta con el registro fósil amplio y diverso del phylum, y brinda información clave para la interpretación de los numerosos grupos extintos. Desde el Cámbrico hasta el Pleistoceno se han descrito casi 5000 géneros, y se supone que dicha cifra continuará en aumento; asimismo, se considera que el período de acmé fue el Devónico, cuando coexistieron la mayor cantidad y variedad de órdenes (al menos 15, sobre un total de 26).

Las investigaciones realizadas sobre los braquiópodos a lo largo del Fanerozoico, y en diversas cuencas, han demostrado que se trata de un grupo apto para llevar a cabo análisis morfológico-funcionales, interpretaciones paleoambientales, como así también aplicaciones bioestratigráficas y paleobiogeográficas.

ANATOMÍA

MANTO Y CELOMA

En todos los braquiópodos actuales la pared del cuerpo consiste en una capa de epitelio ectodérmico, que recubre a otra delgada de tejido conectivo revestido interiormente por epitelio celómico ciliado (peritoneo); este último posee, en los mantos, una distribución restringida a los canales celómicos que penetran en el tejido conectivo. El **epitelio externo** es responsable de la secreción del exoesqueleto biomineralizado (al cual subyace) y de todas sus proyecciones internas (a las que envuelve), mientras que el **epitelio interno** tapiza la cavidad del manto y se prolonga en continuidad con el epitelio ciliado del lofóforo. Ambos epitelios (externo e interno), son también continuos entre sí, a lo largo del margen del manto, y su contacto corre inmediatamente por dentro del borde de la conchilla, al fondo de un surco periférico (**surco periostrecal**) situado entre dos repliegues asimétricos (los **lóbulos del manto**). Además, en casi todos los braquió-

podos adultos, surgen asimismo del surco del manto una serie de **setas marginales** (o quetas quitinosas), implantadas en folículos, que se disponen equidistanciadas en hilera densa (Figura 10. 2 A). También todas las larvas presentan setas finas y largas dispuestas en manojos superficiales (Figura 10. 9).

Según los informes embriológicos tradicionales, el celoma de los articulados se genera por una forma modificada de enterocelia, mientras que en los inarticulados se originaría por esquizocelia; para poder dilucidar esa dualidad un tanto ambigua hacen falta nuevos estudios que aporten mayor información, también relevante para esclarecer la naturaleza del desarrollo de la boca con relación al blastoporo, ya que cierta evidencia zoológica comparada (afinidades con los deuterostomados) entra en conflicto con los recientes resultados genómicos moleculares (claros vínculos con protostomados).

PEDÚNCULO

El pedúnculo es la única parte de los tejidos blandos que se proyecta por fuera de la conchilla, y permite ajustar la posición de la misma respecto del ambiente exterior. Aunque la mayoría de los braquiópodos lo posee, no es un carácter unificador del phylum, ya que difiere considerablemente en cuanto a su origen y morfología, según se trate de braquiópodos articulados o inarticulados.

En los inarticulados, se desarrolla como una extrusión de la pared posterior del cuerpo de la valva ventral exclusivamente, y es altamente contráctil (Figura 10. 3 A). En linguoideos, hay centralmente una extensión tubular de la cavidad celómica, tapizada por peritoneo, llena de líquido celómico, que termina distalmente en un bulbo celómico; ese lumen está rodeado por un anillo de fibras musculares longitudinales según un eje espiralado, e inmediatamente por fuera sigue una delgada capa de tejido conectivo, envuelta por el epitelio peduncular, cubierto éste a su vez por la cutícula (lateralmente continua con el perióstraco). En discinoideos, es similar, salvo que buena parte de la cavidad celómica se halla ocupada por músculos pedunculares internos.

En cambio, en los articulados, el pedúnculo separa a (y es continuación de) la pared del cuerpo de ambas valvas, carece de extensión celómica interna, y la contractilidad resulta mucho más reducida o nula (Figura 10. 3 B). Su estructura básica presenta un núcleo de tejido conectivo, envuelto por epitelio peduncular, y

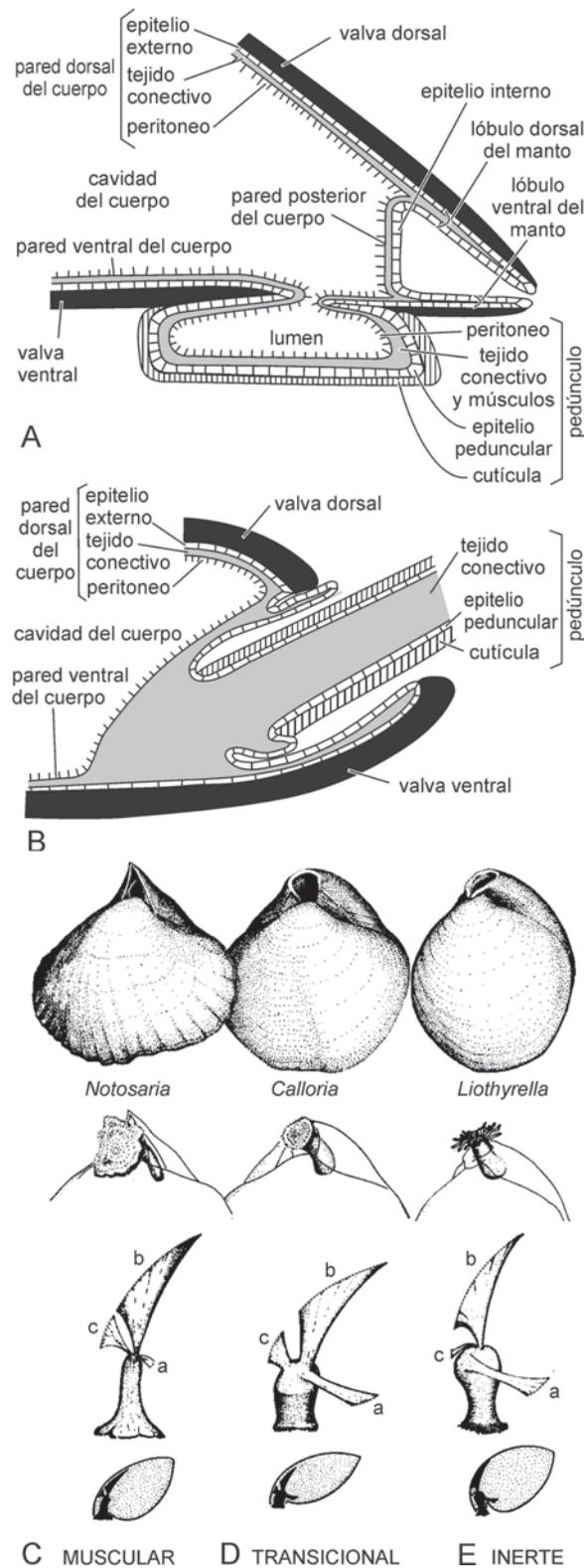


Figura 10.3. Tipos de pedúnculo. A. sección longitudinal esquemática de la región posterior y pedúnculo de un inarticulado como *Discinisca*; B. sección longitudinal esquemática de la región posterior y el pedúnculo de un articulado como *Terebratulina*; C-E. de arriba hacia abajo, respectivamente: vista dorsal de la conchilla y foramen (pedúnculo omitido), detalle de la región umbonal mostrando el pedúnculo, detalle del sistema peduncular (con músculos asociados: a. ajustador dorsal, b. ajustador ventral, c. peduncular mediano) y su relación con ambas valvas (diagrama en corte sagital), para ejemplos representativos de pedúnculo fibroso-muscular (C), transicional (D) e inerte (E) (A-B. adaptados de varias fuentes; C-E. simplificados de Richardson, 1981).

exteriormente una espesa cutícula quitinosa que recubre la parte troncal, pero no la superficie distal que contacta al sustrato. Dentro de ese plan general se han distinguido tres tipos (Figura 10. 3 C-E): **fibroso-musculares** (las fibras de los músculos externos asociados se continúan dentro del pedúnculo, constituyendo una unidad contráctil, y se fijan mediante cortas papilas), **inertes** (los músculos asociados están netamente diferenciados del pedúnculo que actúa como un pivote inflexible, puede terminar en papilas, raicillas o procesos) y **transicionales** (presentan rasgos intermedios, asemejándose a los primeros por una proporción importante de tejido fibroso y terminación en cortas papilas, y a los segundos por la disposición de los músculos asociados).

LOFÓFORO

Entre los dos lóbulos del manto, y ocupando gran parte del espacio intermedio, se sitúa un

órgano encargado de procurar el alimento, el **lofóforo**. Éste constituye una extensión tentaculada que rodea a la boca, y está compuesto por dos **braquias** (que semejan «brazos» tubulares simétricos), recorridas en su línea media por un surco alimentario ciliado, que conduce a la boca y está flanqueado por tentáculos ciliados dispuestos en hilera a modo de empalizada. Como cada braquia se halla recorrida axial e internamente por el gran canal braquial (y otro menor del cual se desprenden extensiones celómicas dentro de cada tentáculo), la turgencia resultante del fluido celómico que contiene el canal basal mayor proporciona el soporte más básico para el lofóforo (Figura 10. 2 A). En la mayoría de los braquiópodos articulados, existe en la valva dorsal un soporte rígido suplementario dado por el **braquidio** calcítico, y a veces también por **espículas calcáreas** secretadas dentro del tejido conectivo (Figura 10. 31 G). En general, el lofóforo no es capaz de mucho movimiento extensivo, aunque en algunos Rhynchonelli-

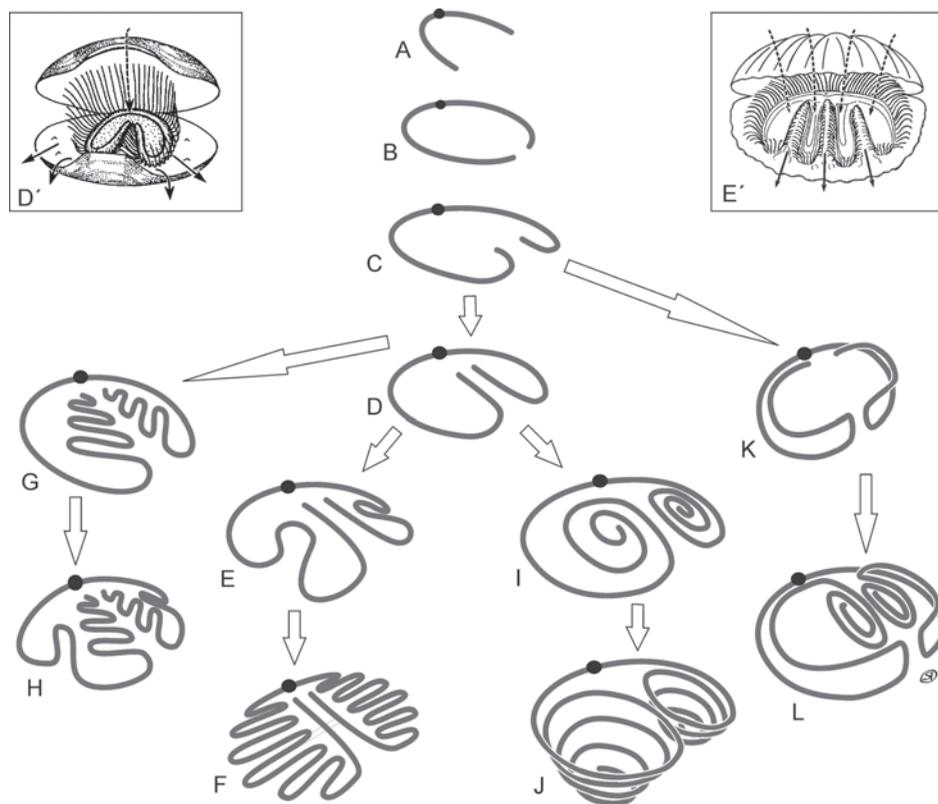


Figura 10. 4. Tipos de lofóforo. Cada dibujo muestra el recorrido de las braquias en perspectiva (se han omitido los tentáculos), y un círculo negro señala la posición de la boca. A. taxólofo; B. trocólfo; C. esquizólfo incipiente; D-D'. esquizólfo, en D' se muestran las valvas, los tentáculos y las corrientes inhalante (flechas de trazos cortados) y exhalante (flechas de línea plena) en un pequeño terebratúlido (*Pumilus*); E-E'. ptcólfo simple, en E' se muestran las valvas, los tentáculos y el sistema de corrientes (misma convención que D') en un terebratúlido (*Megathiris*); F. ptcólfo multilobulado; G. ptcólfo complejo; H. ptcólfo complejo; I. espirólfo planoespiral; J. espirólfo conoidal; K. zigólfo; L. plectólfo. Las flechas blancas indican posibles trayectorias ontogenéticas (Adaptados de varias fuentes, principalmente Rudwick, 1970).

da vivientes se han registrado instancias excepcionales de extensión transcomisural, e incluso casos con auto-amputación accidental de porciones distales, seguidas de regeneración parcial. Esta curiosa actividad podría estar relacionada con una escasez de oxígeno, y existen indicios de su manifestación ya en *Lingulida* cámbricos.

Una de las principales limitantes fisiológicas del tamaño que pueden alcanzar los braquiópodos es la superficie areal efectiva del lofóforo adulto. A medida que el animal crece linealmente, el volumen de los tejidos corporales y cavidades asociadas incrementa cúbicamente. Como la superficie areal colectora de alimentos aumenta cuadráticamente, para poder abastecer los requerimientos metabólicos resultantes, el lofóforo debe complejizarse para incrementar su área alométricamente en compensación. Dado que la configuración y disposición del lofóforo además deben generar un flujo de agua eficiente dentro de la cavidad del manto, evolutivamente los braquiópodos han desarrollado diferentes soluciones funcionales para dicho problema (Figura 10. 4). El estadio transitorio más simple es el **taxólofo**, con un par de braquias arqueadas que no llegan a formar un semicírculo, y pocos pares de tentáculos ciliados (Figura 10. 4 A). A medida que ese lofóforo crece, en el extremo distal de cada braquia se agregan tentáculos de a pares, dorsal y anteriormente, manteniendo un espaciado constante, mientras se incrementa la cantidad y longitud de los tentáculos, hasta completar un círculo. Se alcanza entonces el estadio **trocólofo** (Figura 10. 4 B), con los tentáculos proyectados hacia adelante, conformando una especie de campana, en la cual el agua ingresa por la abertura amplia para dirigirse hacia la boca y emerger lateralmente entre los tentáculos. Este es el lofóforo funcional más simple, representa una etapa compartida por todas las larvas y juveniles pequeños de braquiópodos, y excepcionalmente se encuentra en los adultos de muy pocos géneros de terebratúlidos vivientes. En el siguiente estadio, **esquizólofo**, los extremos distales de ambas braquias tuercen hacia adentro subparalelamente a la línea sagital, adoptando un plan bilobulado (Figura 10. 4 C, D). Estructuralmente, cada lóbulo funciona como un trocólofo, salvo que las hileras de tentáculos centrales forman un seudotúnel para evacuar anteriormente el agua filtrada. Internamente, el gran canal braquial es obturado y aislado del celoma, constituyéndose en un esqueleto hidrostático. Como el tipo precedente, puede representar un estadio transicional de

crecimiento del lofóforo, o bien ser su forma final en contados casos (ciertos discinoideos, thecideoideos y terebratúlidos). Además, evolutivamente representa un punto de divergencia para el desarrollo ulterior de otras soluciones alternativas. A partir del tipo esquizólofo, se pueden desarrollar simétricamente invaginaciones laterales adicionales generando una estructura multilobulada, denominada **pticólofo**, que funciona como múltiples esquizólofos separados por seudotúneles exhalantes interpuestos. Los ptiólofos pueden alcanzar diverso grado de complejidad mayormente bidimensional tetralobulados, octolobulados, y aún más complejos (Figura 10. 4 E-H), ya que (al igual que el esquizólofo) permanecen fusionados a la pared del cuerpo y al manto dorsal. Otra alternativa que puede suceder al estadio esquizólofo, es el **espirólofo**, en cuyo caso los extremos de cada braquia crecen en forma divergente entre sí y alejándose de la superficie del manto, para formar un par de espirales libres (Figura 10. 4 I, J).

En general, describen una espiral con envolvente cónica cuyo ápice suele apuntar dorsalmente (en rhynchonélidos), hacia el medio (en lingúlidos) o ventralmente (en discinoideos). Los tentáculos de la primera vuelta (o proximal) contactan la superficie del manto, mientras que los de las vueltas sucesivas se arquean hacia arriba hasta alcanzar la vuelta inmediata, conformando un cono filtrante que encauza la corriente exhalante. Una opción diferente, está dada por la modificación de un estadio esquizólofo incipiente (Figura 10. 4 C), donde los extremos anteriores de cada braquia se curvan apartándose de la superficie del manto dorsal y se reflejan lateralmente dando un segundo arco que se proyecta libremente en la cavidad del manto. Corresponde al estadio **zigólofo** (Figura 10. 4 K), en el cual los tentáculos se proyectan lateralmente hasta rozar los bordes del manto de cada valva, delimitando los sectores inhalantes a modo de embudo.

Ocasionalmente llega a ser un lofóforo adulto aunque más comúnmente representa una etapa precursora del tipo **plectólofo** (que caracteriza a la inmensa mayoría de los Terebratulida adultos). Éste culmina cuando los extremos de las braquias rotan hacia adelante y generan centralmente, entre los lóbulos laterales, sendos tramos planoespirales paralelos al plano sagital (Figura 10. 4 L). La secuencia trocólofo, esquizólofo, espirólofo simple se registra tempranamente en algunos *Lingulida* excepcionalmente preservados del Cámbrico Temprano (Atdabaniano).

SISTEMA RESPIRATORIO

Tanto en articulados como en inarticulados, el principal órgano respiratorio es el lofóforo, cuya gran relación de área superficial resulta ideal para el intercambio gaseoso.

El pigmento respiratorio (responsable del transporte o almacenamiento de oxígeno en los tejidos) solo se conoce para algunos inarticulados (*Lingula*), en los que se ha registrado hemeritrina (el más raro de los 4 pigmentos presentes en los metazoos).

El consumo de oxígeno entre los braquiópodos actuales es, en general, bajo y varias veces

menor que el de otros invertebrados marinos de tamaño similar.

SISTEMA DIGESTIVO

En la base del lofóforo, donde se unen las braquias, está situada la boca (una hendidura transversal), y el tracto digestivo continúa con una corta faringe, un esófago tubular que desemboca en el estómago (porción distendida sacciforme acompañada por divertículos digestivos), separado por un esfínter del píloro tubular (que acaba ciego en los braquiópodos

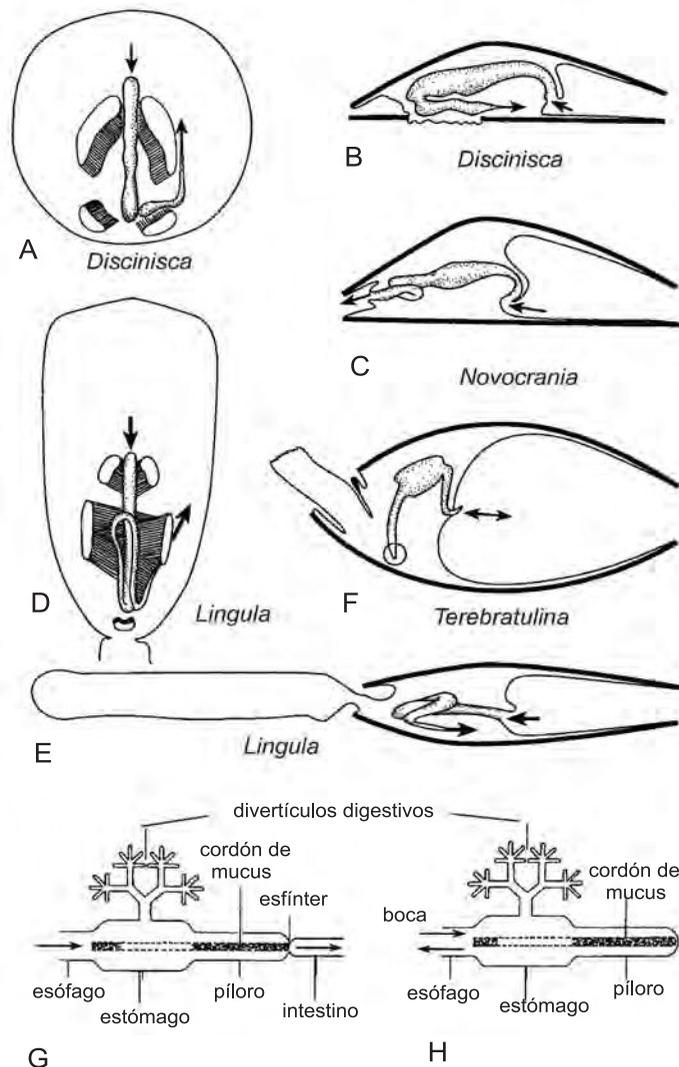


Figura 10. 5. Sistema digestivo. Esquemas mostrando la disposición del tracto digestivo en los principales grupos vivientes. A-B. *Discinisca* (en planta y sección); C. *Novocrania* (en sección); D-E. *Lingula* (en planta y sección); F. *Terebratulina* (en sección). Diagramas esquemáticos generalizados para: G. sistema completo de los inarticulados; H. sistema ciego de los articulados. En todos, las flechas indican la dirección de movimiento de las partículas ingeridas (Adaptados de Williams *et al*, 1997 y otras fuentes).

articulados); en los inarticulados, constricción mediante, sigue el intestino en U terminado en el ano que abre a la cavidad del manto y al exterior sobre un costado, controlado por otro esfínter (Figura 10. 5). En los braquiópodos se combinan digestión extracelular e intracelular, dependiendo del tipo de alimentos ingeridos, y la actividad enzimática se concentra en las células de la glándula digestiva. Las heces son eliminadas, en los inarticulados, por movimientos peristálticos a través del ano, y en los articulados, por movimientos antiperistálticos a través de la boca.

SISTEMA EXCRETOR

El sistema excretor consiste en un par de metanefridios (excepcionalmente dos pares, como en Rhynchonellida), que también pueden actuar de gonoductos para la descarga de gametas desde el celoma hacia la cavidad del manto. La estructura de los metanefridios es similar en todos los braquiópodos, cada uno consiste básicamente en un embudo cuya superficie interior está densamente ciliada y corrugada, y la exterior cubierta por epitelio celómico. La orientación de los nefrostomas varía considerablemente entre inarticulados y articulados, en tanto el extremo tubular angosto abre a la cavidad del manto, mediante un pequeño nefridioporo, cerca de la línea media y ventralmente a la boca (Figura 10. 2 A).

SISTEMA CIRCULATORIO

En el sistema circulatorio de los braquiópodos, la cavidad celómica principal se extiende y penetra los tejidos conectivos del manto mediante una serie de **canales del manto** ramificados. Típicamente, se desprenden del celoma uno o dos pares de canales o vasos troncales en cada manto, los cuales se dividen reiteradamente, disminuyendo su diámetro hacia el borde, y las finas ramas distales terminan en ciego, distribuidas alrededor del borde del manto con un espaciamiento bastante regular, conectándose con los folículos de las setas. Tales canales están tapizados por evaginaciones del epitelio celómico ciliado, responsable de la circulación del fluido celómico en ambos sentidos. En braquiópodos fósiles, sobre la cara interna de ambas valvas, suelen preservarse impresiones de los canales del manto, cuyos patrones de ramificación característicos pueden ser comparados con los de las formas vivientes (Figuras 10. 6, 29 H1 y 30 B2).

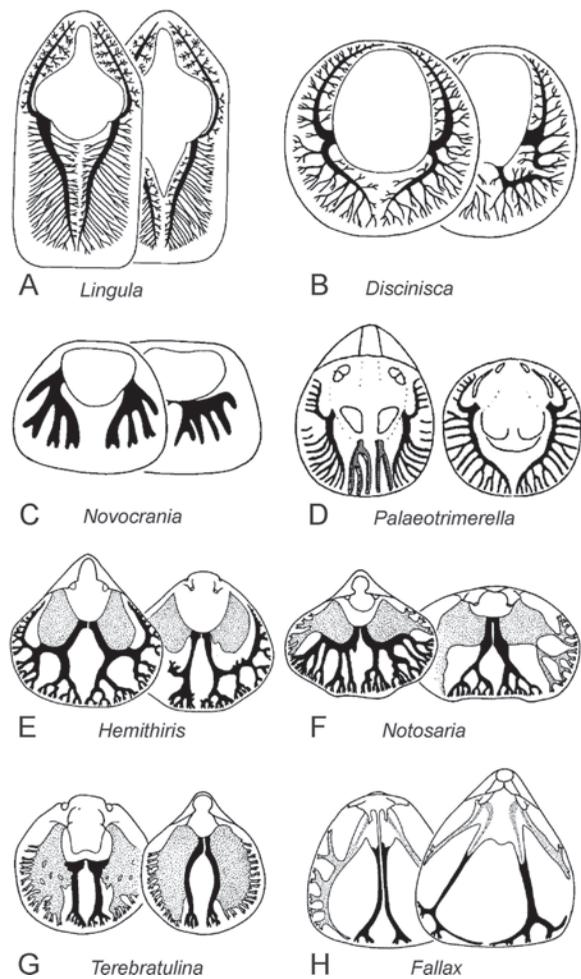


Figura 10. 6. Canales del manto, en inarticulados (A-D) y articulados (E-H). A,B. Lingulida; C. Craniida; D. Trimerellida; E,F Rhynchonellida; G, H. Terebratulina. En negro: vasos medianos y laterales; en punteado: vasos genitales y sacos gonadales (tomados de Williams *et al.*, 1997 y otras fuentes).

SISTEMA NERVIOSO Y ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

Todos los braquiópodos poseen un sistema nervioso central. En el caso de los articulados, la principal masa de células nerviosas («cerebro») conforma un anillo periesofágico (o circunentérico), y los nervios emanan lateralmente de dos ganglios centrales principales, uno mayor **subentérico** y otro menor **supraentérico**. El lofóforo está inervado por uno o más nervios circunentéricos, mientras que del ganglio subentérico se desprenden nervios (principales y secundarios) que inervan el manto dorsal, el ventral, los músculos aductores y las inmediaciones del pedúnculo. Los nervios del manto se bifurcan radial y progresivamente para terminar a intervalos regulares junto

al margen, por lo que la sensibilidad del braquiópodo se encuentra confinada mayormente a los bordes extremos de los lóbulos del manto (Figura 10. 7). Al carecer de órganos receptores especializados, parece ser que todas las células del borde del manto comparten una propiedad indiferenciada de sensibilidad a estímulos luminosos, táctiles y químicos. La respuesta inmediata a condiciones desfavorables, es el cierre rápido y hermético de las valvas por contracción de los aductores (posteriores), un reflejo que puede ser desencadenado por la aproximación de sombras, el contacto con granos de arena o pequeños animales que nadan, o por aguas salobres, o con alta turbidez, o pobremente oxigenadas. Los inarticulados adultos difieren por la carencia de ganglio supraentérico y además, los *Lingulida* vivientes poseen nervios marginales periféricos (en el manto dorsal y ventral), y el pedúnculo en sí también se encuentra inervado. Salvo raras excepciones (craniidos, thecideidos, megathyridos), los braquiópodos vivientes poseen **setas** (cerdas quitinosas), desarrolladas a partir de folículos equidistanciados a lo largo del margen del manto, las cuales extienden la sensibilidad táctil al proyectarse más allá de los bordes de las valvas. Los braquiópodos inarticulados larvales o juveniles poseen un par de **estatocistos** (que persisten en el adulto de *Lingula*), responsables del sentido de orientación y que permiten mantener una posición óptima dentro de los sedimentos blandos que habitan. Aunque deficientemente conocidos, en

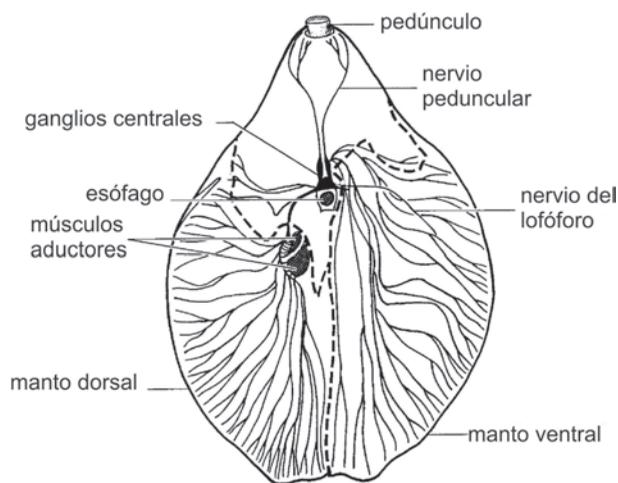


Figura 10. 7. Esquema del sistema nervioso de un articulado actual como *Magellania*. Vista dorsal, con las valvas decalcificadas, y sin el manto dorsal sobre el lado izquierdo del animal (en el dibujo, a la derecha de la línea de trazos) (tomado de Williams *et al.* 1997).

muchas larvas se han registrado además **ocelos**, que consisten en invaginaciones ectodérmicas a modo de copa, con humor vítreo y fibras nerviosas subyacentes, que sugieren capacidad fotosensible.

SISTEMA MUSCULAR

El tejido muscular de los braquiópodos se presenta como mioepitelio en el lóforo, los lóbulos del manto, el lado interno del epitelio celómico, etc. o bien, como manojos discretos de fibras musculares que controlan el movimiento de las valvas, y puede contener miofilamentos lisos o estriados. Los músculos valvares principales se encargan de la apertura (**diductores**), cierre (**aductores**) y rotación de las valvas (una respecto de la otra y también con relación al pedúnculo, o entre sí). Presentan importantes diferencias entre los braquiópodos articulados e inarticulados.

Donde los músculos principales se fijan a la pared de la conchilla, el epitelio externo interpuesto consiste en una serie de células estriadas con tonofibrillas que penetran la capa secundaria. Comúnmente, esas áreas de fijación se aprecian sobre la cara interna de las valvas, como **impresiones musculares**, deprimidas, que resultan de una tasa de secreción más lenta de la capa secundaria por el epitelio modificado (Figura 10. 8).

Debido a la ausencia de estructuras esqueléticas articulantes, los inarticulados presentan una amplia gama de movimientos posibles entre sus valvas, generalmente su sistema muscular es complejo, involucrando diversos juegos de músculos, varios de ellos implantados con recorrido diagonal entre ambas valvas. Además, la complejidad de la musculatura es mayor en los organofosfáticos (como *Lingula*, Figura 10. 8 A), que en los calcáreos (como *Novocrania*, Figura 10. 8 B).

En todos los articulados, hay un par de **músculos aductores** (u **oclusores**) responsables del cierre de las valvas al contraerse, los cuales se extienden a través del celoma, cerca de la pared anterior del cuerpo, más o menos ortogonalmente al plano comisural, y cuya línea de acción se ubica así netamente por delante del eje de articulación (Figura 10.8 D); cada uno de ellos se bifurca hacia la valva dorsal, diferenciándose un manajo posterior, de fibras estriadas (y reacción rápida), de un manajo anterior, de fibras lisas (con respuesta más lenta, pero mayor persistencia y fuerza de oclusión). Para abrir las valvas, los músculos precedentes se distienden, y se contrae otro par de

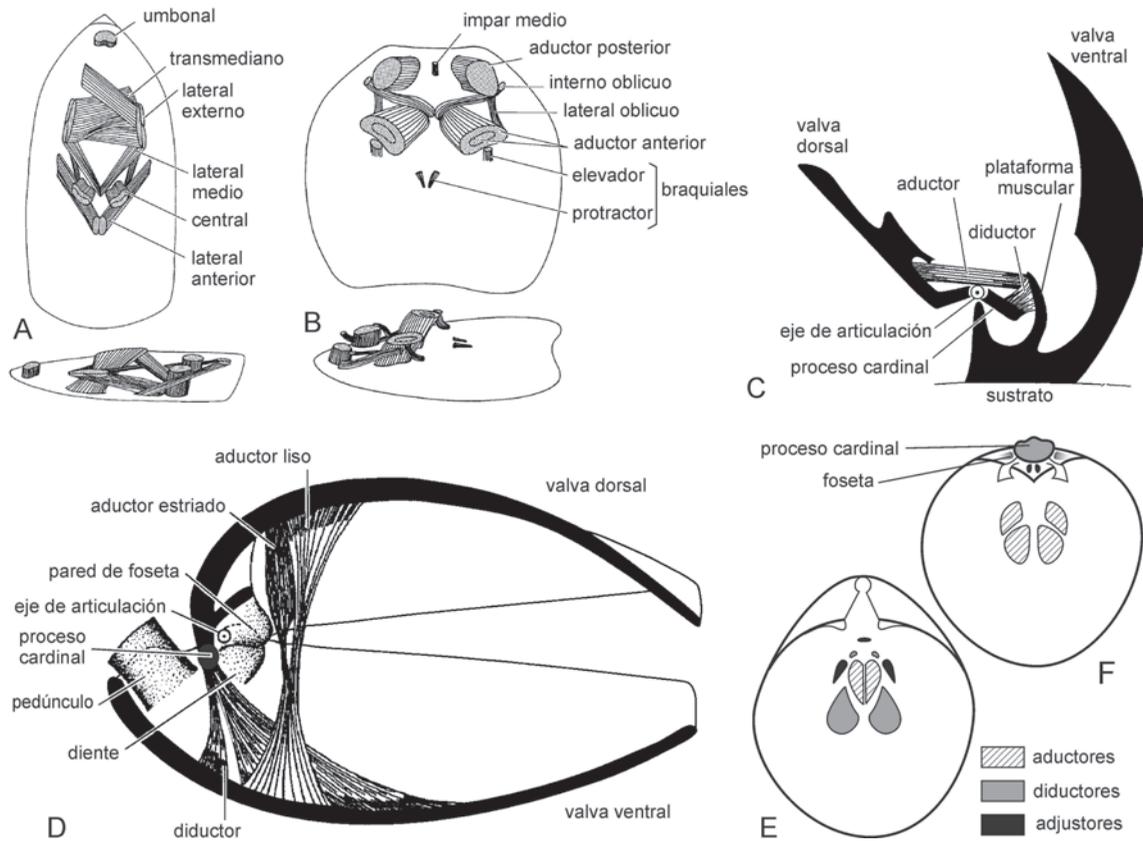


Figura 10. 8. Sistema muscular. A. vistas dorsal y lateral de un inarticulado pedunculado, con los músculos en perspectiva (*Lingula*); B. vistas dorsal y lateral de un inarticulado cementante, con los músculos en perspectiva (*Novocrania*); C. sección longitudinal de un articulado cementante, con músculos columnares insertos sobre una plataforma central elevada (*Lacazella*); D. sección longitudinal de un articulado pedunculado, con músculos tendinosos (*Calloria*); E-F. esquema de las impresiones musculares resultantes en el interior de una valva ventral (E) y dorsal (F) de un articulado semejante a D (Adaptados de Williams *et al.*, 1997 y otras fuentes)

músculos diductores (o **divaricadores**), que corren oblicuamente a través del celoma, desde el piso de la valva ventral (a ambos lados de los aductores) para converger al medio en el extremo posterior de la valva dorsal; de tal modo, su línea de acción invariablemente pasa por detrás del eje de articulación, y al fijarse comúnmente sobre el **proceso cardinal**, ello aumenta el brazo de palanca. Dicho proceso puede estar ausente, y también haber un par menor de diductores accesorios por detrás. El patrón de impresiones musculares resultante es bastante característico, como se ve en la Figura 10. 8 E, F. Este simple y eficiente sistema de dos juegos de músculos antagónicos, desarrolló además dos modificaciones evolutivas más económicas: músculos con un tramo medio tendinoso (no contraíble) de longitud variable, o bien la implantación de los músculos columnares sobre elevada del piso mediante plataformas musculares calcíticas (Figura 10. 8 C).

En los articulados, la fijación interna y los movimientos para posicionar el pedúnculo (con

respecto a la conchilla) están controlados por **músculos adjustores** (o **pedunculares**), un par dorsal, que se adhiere a alguna parte del cardinalio (generalmente, la placa charnelar) o bien al piso de la valva dorsal, otro par ventral (alineado con el eje del pedúnculo en vista lateral), que deja sus impresiones en la valva ventral por fuera de los aductores, y suelen existir además, cortos músculos pedunculares medianos, que se implantan por detrás de los segundos en el interior ventral (partiendo desde la cápsula peduncular) (Figuras 10. 3 C-E y 8 E, F).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO ONTOGENÉTICO

La mayoría de los braquiópodos son de sexos separados, si bien se conocen actualmente muy pocas especies de articulados hermafroditas. Las gónadas maduras suelen dejar marcas características sobre la superficie interior de la

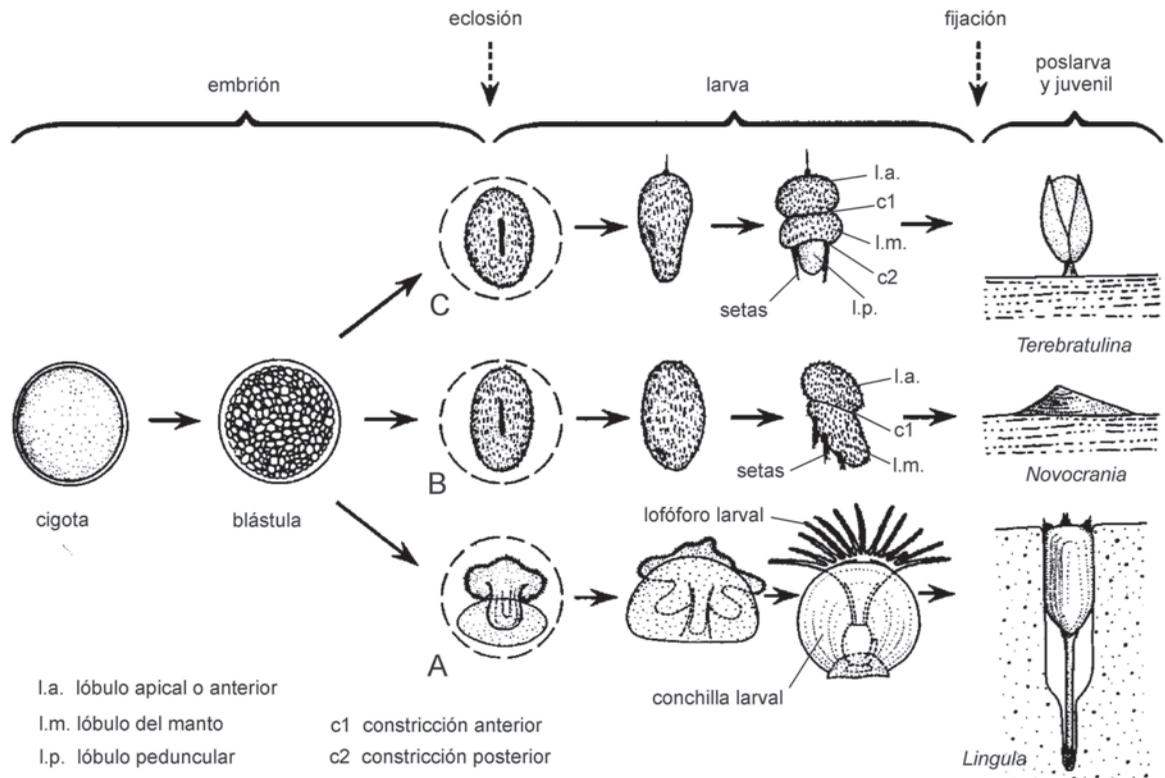


Figura 10. 9. Diagrama esquemático sintetizando el desarrollo embrionario, etapa aproximada de eclosión, y transición de larva nadadora libre a poslarva juvenil fija, para casos representativos de un linguliforme (A), un craniiforme (B) y un rhynchonelliforme (C) (tomados de Williams *et al.* 1997).

conchilla (**impresiones genitales**). La fecundación es por lo general externa, mediante la liberación de óvulos y esperma uniflagelado directamente a las aguas del mar, ya sea a lo largo de todo el año, o en un período limitado del mismo (estimulada por variaciones en la temperatura, el fotoperíodo y/o las mareas). En unas pocas especies vivientes los óvulos son fecundados en la cavidad del manto de la hembra, que luego incubaba los huevos hasta estadios larvales tempranos, ya sea dentro de dicha cavidad o de estructuras incubadoras especializadas. El patrón de clivaje inicial de la cigota es similar en todos los braquiópodos (holoblástico, igual y radial). Luego de la eclosión, la larva lleva una vida libre planctónica; en el caso de los linguliformes, posee conchilla larval, lóforo con pocos tentáculos y es planctotrófica, lo cual permite una duración de algunas semanas (Figura 10. 9 A). En cambio, dicha fase carece de conchilla y de lóforo, es lecitotrófica, y tiene existencia más breve (varias horas a pocos días), en el caso de craniiformes modernos (con una sola constricción) y rhynchonelliformes vivientes (con dos constricciones) (Figura 10. 9 B, C). Tales constricciones separan segmentos bien diferencia-

dos, el **lóbulo apical** (o anterior, que dará lugar a los órganos internos), el **lóbulo del manto** (que originará el manto y segregará la primera conchilla), y el **lóbulo peduncular** (posterior, que se convertirá en el pedúnculo). La fijación parece ser bastante selectiva, y después de ella tiene lugar una metamorfosis importante. La larva de los articulados se adhiere por el extremo del rudimento del pedúnculo, estructura que se halla bastante oculta por el lóbulo del manto (que ha crecido hacia atrás a modo de «faldón»). Luego sufre un proceso conocido como **reversión del manto**, ya que éste crece hacia adelante, y se da vuelta para englobar el lóbulo anterior (que, a su vez, empieza a transformarse en lóforo) y además se produce la secreción del **protégulo** (primera conchilla) biconvexo y la formación de largas setas marginales (Figura 10. 9).

CONCHILLA

Las valvas pareadas de los braquiópodos se cuentan entre los ejemplos de conchillas de invertebrados con registro de biomineralización más temprano.

MINERALOGÍA Y CRECIMIENTO

En las conchillas de los braquiópodos participan componentes orgánicos e inorgánicos. Entre los inarticulados, predominan los organofosfáticos, en cuya composición se asocian habitualmente compuestos orgánicos, como quitina, proteínas e incluso colágeno (que representan 30-50% del peso), interstratificados con un componente mineral dominante, carbonato-fluorapatita, en la que prima el fosfato de Ca (75-94%) sobre el de Mg; aunque se han detectado también cantidades minúsculas de sílice, como tabletas microscópicas, en algunas conchillas larvales actuales (Williams *et al.*, 1998). En los pocos inarticulados calcáreos (y con excepción de algunas formas extintas posiblemente aragoníticas) la composición es calcítica (~ 88%) con algo de carbonato de Mg (hasta 8,5%). Por su parte, en todos los articulados, la mineralogía corresponde invariablemente a calcita de bajo tenor magnesiano (95-98% carbonato de Ca y < 1,5% de Mg), muy estable (aunque se registran minoritariamente también otros elementos, como Na, Sr, Mn, Cu), y ella va acompañada por proporciones menores de moléculas orgánicas (de localización inter- e intracrystalina), tales como proteínas, lípidos y carbohidratos. A partir de biomoléculas extraídas de las conchillas actuales es posible aplicar métodos inmunológicos a fin de estimar grado de afinidad bioquímica entre diferentes taxones, los cuales pueden ser contrastados con los resultados de estudios genómicos recientes.

Cada valva crece por acreción a partir del **protégulo** o conchilla inicial (ya sea embrionaria y/o larval), carente de líneas de crecimiento; este estadio más el **bréfico** (conchilla juvenil con líneas de crecimiento) constituyen el **nódulo protegular**, que se diferencia netamente del estadio **neánico**, con el cual se inicia el desarrollo de la ornamentación carac-

terística del adulto (Figura 10. 18). El protégulo se sitúa en el **ápice** de la valva adulta y la región convexa aledaña recibe el nombre de **umbón** (Figura 10. 1 A). Sin embargo, la naturaleza pequeña y delicada del protégulo motiva que no siempre se conserve, ya que puede ser eliminado por reabsorción o desgaste ulterior (roce con el pedúnculo y/o abrasión contra el sustrato).

En diversos braquiópodos y aun en cada valva de un mismo animal, el crecimiento subsiguiente puede progresar de tres maneras diferentes:

- **holoperiférico:** el crecimiento se efectúa en forma continua a lo largo de todo el margen de la valva, de modo que en el adulto el ápice queda separado del borde, en posición más o menos subcentral (o algo excéntrico), generando una valva conoide hasta discoidal (Figura 10. 10 A). Se presenta en cualquiera de las valvas de algunos inarticulados.
- **hemiperiférico:** el crecimiento se produce en los márgenes laterales y anterior de la valva, de manera que el ápice permanece en posición pósteromediana y marginal, generando valvas de contorno espatulado hasta semicircular (Figura 10. 10 B, C). Se lo encuentra en cualquiera de las valvas de algunos inarticulados y a menudo, en las dorsales de los articulados.
- **mixoperiférico:** es una variante del holoperiférico, en el que el ápice se sitúa en posición pósteromediana, pero sobrepasando el margen charnelar; entonces la superficie posterior de una valva enfrenta e inclina anteriormente hacia la valva opuesta, generando un área triangular (plana o curvada), conocida como **área cardinal** (Figura 10. 10 D). Es característico de los articulados, presentándose invariablemente en la valva ventral (a veces también en la dorsal) y excepcionalmente, en algún inarticulado.

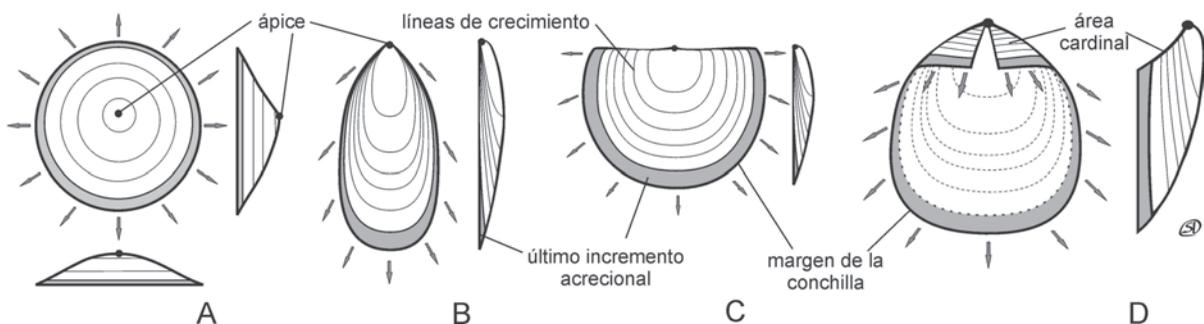


Figura 10. 10. Tipos principales de crecimiento de la conchilla (en vistas dorsales y laterales). A. holoperiférico en valva de inarticulado como un discinoideo; B-C. hemiperiférico, en valva ventral de articulado como un linguloideo (B) y valva dorsal de articulado como un órthido (C); D. mixoperiférico en valva ventral de articulado como un órthido. Las flechas indican la dirección de varios vectores de crecimiento representativos, la banda en gris denota el último incremento acrecional

Si se considera cualquier vector de crecimiento sobre la superficie de la conchilla, se lo puede resolver en tres componentes (Figura 10. 1 E): 1) anterior (paralela a la intersección de los planos sagital y comisural), 2) normal al plano comisural (en dirección dorsal o ventral), y 3) lateral (perpendicular al plano sagital). Además, el crecimiento naturalmente involucra aumento de tamaño. Mientras crece, las necesidades metabólicas del braquiópodo incrementan en función del volumen de su biomasa, en tanto que la capacidad del animal para satisfacer tales requerimientos lo hace en función de la superficie areal del lofóforo. En consecuencia, es común que los braquiópodos más grandes posean conchillas más esféricas que los menores y, dentro de una misma especie, también es habitual que experimenten cambios ontogenéticos anisométricos en la forma de su conchilla, de modo que la convexidad de las valvas (y el volumen interno) incrementan consistentemente, a medida que aumentan de tamaño (y edad). Otra tendencia similar (a reducir el volumen de la cavidad visceral con relación al de la cavidad del manto) se advierte, a grandes rasgos, en la progresión evolutiva del grado inarticulado al articulado.

ORIENTACIÓN Y MORFOLOGÍA EXTERNA

Para los fines descriptivos y su estudio, por convención, la conchilla de los braquiópodos siempre se orienta con la valva dorsal (braquial) hacia arriba, y la ventral (peduncular) abajo, independientemente de cuál haya sido la posición en vida del organismo (Figura 10. 1 D). Asimismo, se estila mencionar o calificar la condición de la valva dorsal en primer término.

Uno de los primeros rasgos que se aprecia exteriormente es el contorno de la conchilla (en vista dorsal), empleándose adjetivos de uso

corriente, con connotaciones geométricas, como: ovalado, ovoideo, espatulado, subtriangular, subpentagonal, subrectangular, semicircular, transversalmente alargado, alado, etc. También se considera el grado de convexidad relativo de las valvas, tomándose en cuenta la superficie externa en sección longitudinal (a lo largo del plano de simetría), con ambas valvas cerradas. El perfil más frecuente y generalizado es el **biconvexo**, con las variantes siguientes:

- **equibiconvexo**: ambas valvas con curvatura similar (Figura 10. 11 B).
- **dorsibiconvexo**: valva dorsal más globosa que la ventral (Figura 10. 11 A).
- **ventribiconvexo**: valva ventral más convexa que la dorsal (Figura 10. 11 C)

Otras alternativas son:

- **plano-convexo**: valva dorsal plana y ventral convexa (Figura 10. 11 D).
- **convexo-plano**: valva dorsal convexa y ventral plana (Figura 10. 11 E).
- **cóncavo-convexo**: valva dorsal cóncava y ventral convexa (Figura 10. 11 F).
- **convexo-cóncavo**: valva dorsal convexa y ventral cóncava (Figura 10. 11 G).

Ocasionalmente, una conchilla cóncavo-convexa en su sector proximal (juvenil) deviene distalmente convexo-cóncava, con sección sigmoidal, resultando un perfil **resupinado** (Figura 10. 11 H). Más raramente, por reducción brusca o cese de la componente radial de crecimiento, puede generarse una deflexión angulosa en una o ambas valvas y en direcciones opuestas o coincidentes, obteniéndose perfiles **geniculados** (Figura 10. 11 I, J).

Otro tipo de enfoque alternativo es el morfológico-teórico. Con el auxilio de técnicas de computación se generan todas las geome-

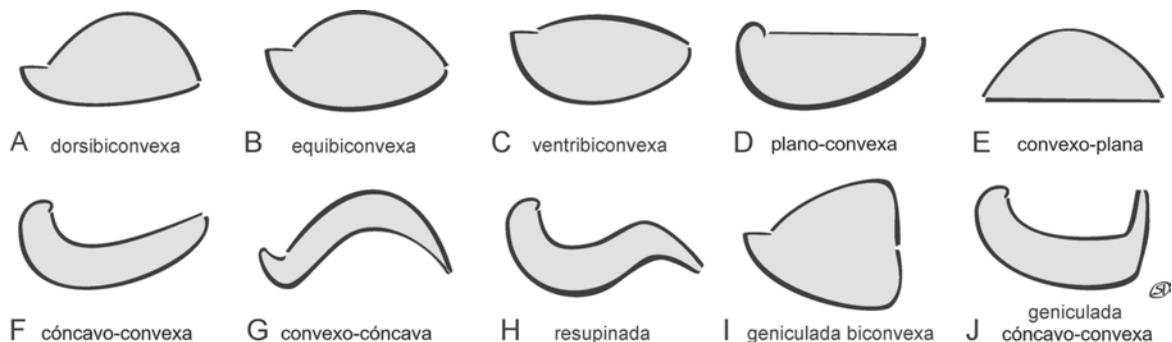


Figura 10. 11. Relación de la convexidad relativa de las valvas. Secciones longitudinales esquemáticas de conchillas orientadas con la valva dorsal hacia arriba y la parte posterior hacia la izquierda.

trías posibles que podría adoptar cada valva, asimilándolas a un cono curvado que crece según una espiral logarítmica. Tomando como marco de referencia ese amplio espectro de combinaciones hipotéticas, se analiza luego cuál es el rango de morfologías efectivamente desarrolladas y/o más frecuentes dentro de todo ese morfoespacio teórico. Esto ha sido aplicado a los braquiópodos articulados, obteniéndose resultados interesantes para apreciar las formas que caracterizan a los principales órdenes, y su probable significación adaptativa (Figura 10. 32 A; McGhee, 1980; Alexander y McGhee, 1999).

COMISURA Y ARTICULACIÓN

La línea mediante la cual ambas valvas contactan entre sí al cerrarse, se llama **comisura** (por lo general determina un **plano comisural**). Se distinguen tramos de comisura posterior, lateral y anterior. Este último es útil en la determinación taxonómica y comprende a los siguientes tipos principales:

- **rectimarginada:** comisura recta (Figura 10. 12 A), la más simple y difundida.

- **uniplegada:** comisura con un pliegue mediano dorsal y un surco ventral (Figura 10. 12 F), de la cual derivan otras complejizaciones de la serie normal (Figura 10. 12 G-I).
- **unisurcada:** comisura con un surco mediano dorsal y un pliegue ventral (Figura 10. 12 J), de la cual derivan otras complejizaciones de la serie inversa (Figura 10. 12 K-M).
- **multiplegada:** comisura con una sucesión alternada de pliegues y surcos radiales (Figura 10. 12 E), que también puede presentar otras combinaciones

Las valvas de los braquiópodos articulados se mantienen unidas posteriormente mediante **dientes** y **fosetas**, y la línea imaginaria que pasa por la base de los dientes (y es perpendicular al plano sagital) se llama **eje de articulación** o **de rotación** (Figura 10. 13); en consecuencia, al abrirse las valvas se separan más en el extremo opuesto (anterior).

Los braquiópodos inarticulados carecen de dientes, por lo que las valvas no están íntimamente vinculadas entre sí, lo que les permite una mayor amplitud de movimiento. Esta diferencia fundamental trae aparejadas otras, como en la musculatura, etc. (Cuadro 10. 1).

Cuadro 10. 1. Principales características diferenciales entre braquiópodos inarticulados y articulados.

Característica	Inarticulados	Articulados
Articulación	Sin estructuras que la limiten	Con estructuras limitantes (dientes y fosetas)
Composición	Organofosfática, o calcárea (menos común)	Siempre calcítica
Pared de la conchilla	Con canalículos (en organofosfáticos), y a veces, puntos (en algunos calcíticos)	Pared impuntuada, puntuada o bien pseudopuntuada (según el grupo)
Crecimiento de la conchilla	Holoperiférico o hemiperiférico (mixoperiférico menos frecuente)	Generalmente hemiperiférico en la valva dorsal y mixoperiférico siempre en la ventral (o aun en ambas valvas)
Estructuras calcificadas internas	Sin braquidio, ni espículas	Con o sin braquidio; manto y lofóforo a veces reforzados con espículas calcíticas
Deltirio	Nunca con deltirio expuesto	Deltirio expuesto en algún momento de la ontogenia, aunque parcial o totalmente tapado por diversas coberturas
Musculatura	Compleja, permite gran amplitud de movimientos	Simplificada, solo admite movimientos limitados (laterales casi ausentes)
Pedúnculo	Celomado (cuando presente)	No celomado (o bien atrofiado)
Desarrollo temprano	Sin reversión del manto	Con reversión del manto
Larva	Predominantemente planctotrófica y con conchilla (aun en organofosfáticos actuales), pero lecitotrófica y sin conchilla (en calcáreos modernos solamente)	Primigeniamente planctotrófica (solo en grupos primitivos) pero prevalece la lecitotrófica y sin conchilla en los avanzados (incluyendo todos los actuales)
Sistema digestivo	Completo (con ano en el adulto)	Ciego (sin abertura anal)
Sistema nervioso	Sin ganglio supraentérico	Con ganglio supraentérico

AREA CARDINAL

Se denomina **área cardinal** a la superficie en forma de triángulo isósceles desarrollada en las valvas con crecimiento mixoperiférico, que se extiende entre el umbón (como vértice) y la comisura posterior o **margen charnelar** (como base) y que está limitada lateralmente por las **aristas umbonales**.

Aquellas conchillas cuyo margen charnelar es un segmento de línea recta coincidente con el eje de articulación, se denominan **estróficas** y el área cardinal se conoce como **interárea**. Sobre ella, las líneas de crecimiento son paralelas entre sí y marcan posiciones anteriores del eje de articulación durante la ontogenia (Figura 10. 13 B). Alternativamente, cuando el margen posterior es curvado, no resulta coin-

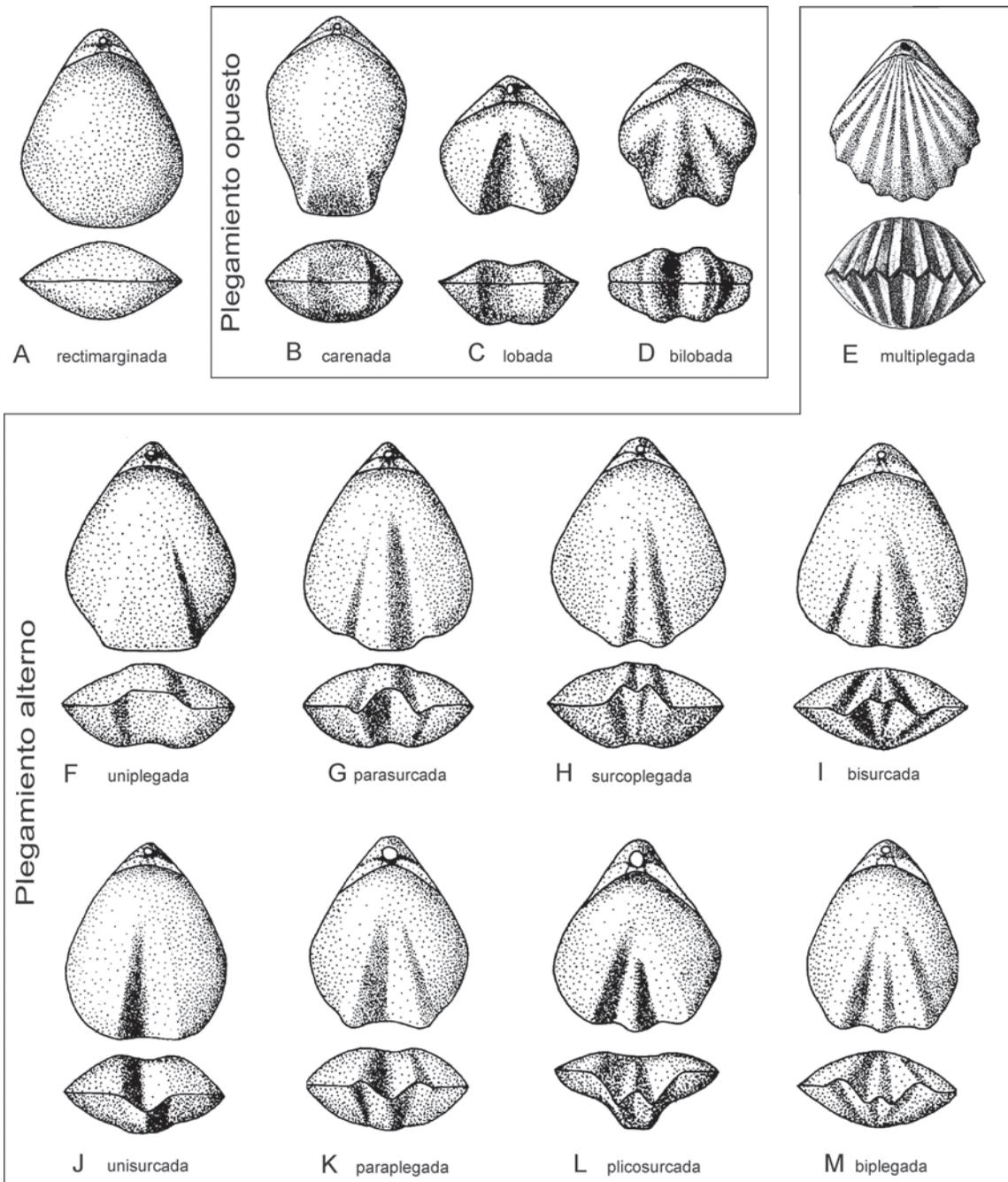


Figura 10. 12. Principales tipos de comisura anterior y de plegamiento. Esquemas de conchillas en vista dorsal (arriba) y anterior (abajo), mostrando la terminología vigente (adaptados de Williams *et al.*, 1997 y 2000).

cidente con el eje de articulación (que representa la cuerda de aquel arco) y caracteriza a las conchillas **astróficas** (o no estróficas); en tal caso se conforma un área cardinal curvada en todas direcciones, cuyas líneas de crecimiento son divergentes, denominada **palíntropo** (Figura 10. 13 A). En los inarticulados con crecimiento mixoperiférico, a dicha área se la conoce como **seudointerárea** (Figura 10. 28 A-E).

Las áreas cardinales también pueden ser calificadas según su actitud con respecto al plano comisural, dando lugar a una terminología que se resume gráficamente en la Figura 10. 14; algunos adjetivos se aplican a ambas valvas (cataclina, apsaclina, ortoclina, anaclina) y otros solamente a la dorsal (hiperclina) o a la ventral (proclina). En cuanto a la actitud del umbón ventral se emplean los calificativos: recto (apun-

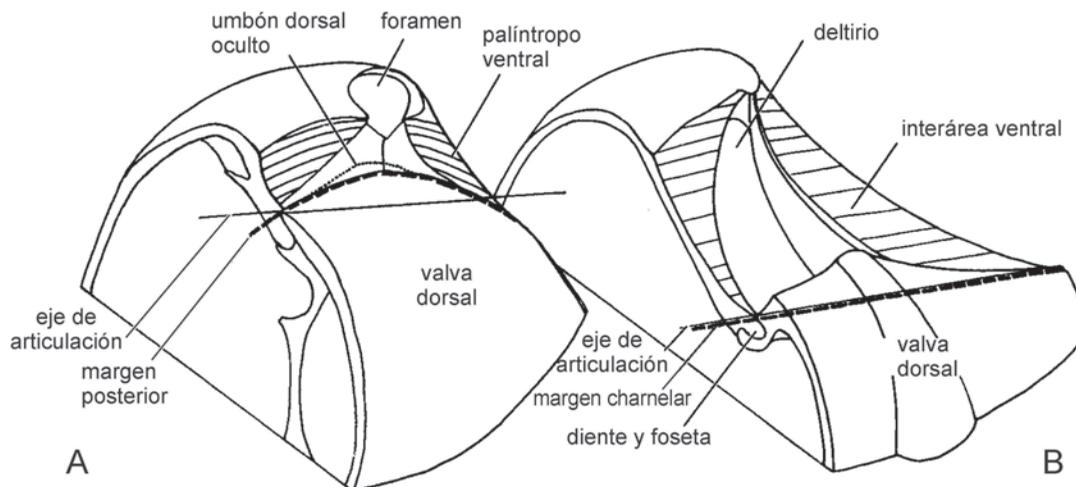


Figura 10. 13. Regiones posteriores en: A. conchillas astróficas; B. conchillas estróficas (tomado de Williams *et al.*, 1997).

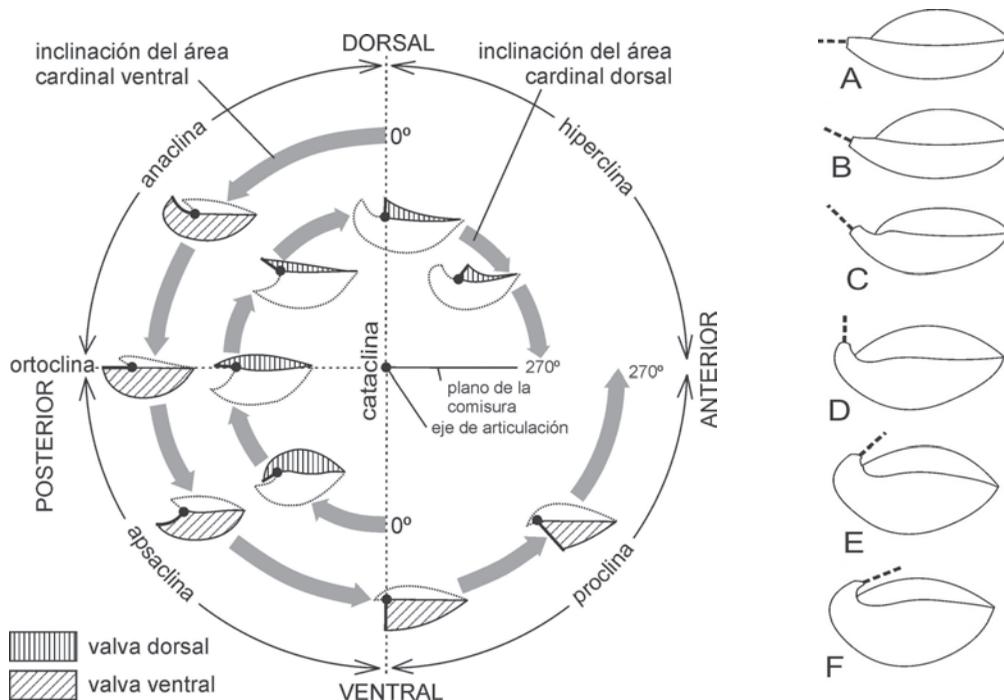


Figura 10. 14. Diagrama representando las diversas actitudes del área cardinal (inclinación con respecto al plano comisural, para cada valva) (adaptado de Williams *et al.*, 1997).

Figura 10. 15. Grados de curvatura del umbón ventral. A. recto; B. casi recto; C. subrecto; D. erecto; E. moderadamente incurvado; F. fuertemente incurvado (tomados de Williams *et al.*, 1965).

ta derecho posteriormente, continuando más o menos el plano comisural), subrecto (entre dicha posición y la siguiente), erecto (apuntando dorsalmente, subperpendicular al plano comisural), incurvado (supera los 90° llegando a apuntar hacia adelante) (Figura 10. 15 A-F).

DELTIRIO Y FORAMEN

El área cardinal ventral se halla bisectada por una escotadura mediana aproximadamente triangular (que recuerda a una Δ mayúscula), denominada **deltirio**; dicha abertura propor-

ciona espacio para que emerja el pedúnculo (en algún momento de la ontogenia), y para permitir el accionar de los músculos diductores sobre el proceso cardinal.

El deltirio se encuentra diversamente restringido por una variedad de **coberturas deltiriales** (Williams y Hewitt, 1977), consistentes en un par de **placas delticiales** (discretas o tangentes), que crecen desde los bordes hacia el centro, a veces fusionadas en un **deltidio** (con línea de unión visible) o un **sinficio** (la línea media de unión se torna imperceptible) (Figura 10. 16 A-C); tales placas están conformadas por una delgada capa primaria que suprayace

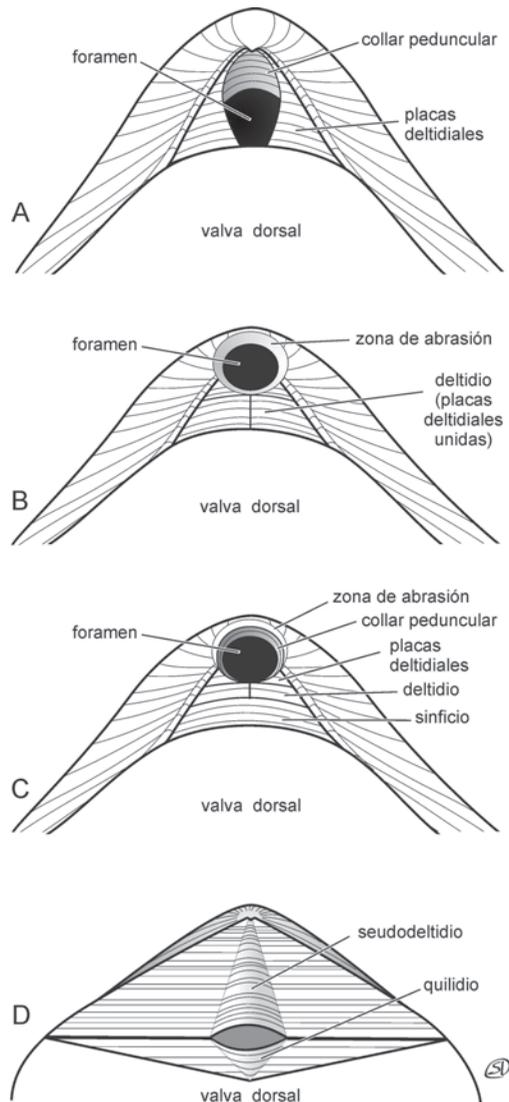


Figura 10. 16. Coberturas deltiriales. Esquemas de la región posterior de ambas valvas cerradas en vista dorsal. A. placas delticiales discretas; B. deltidio (formado por la unión de placas delticiales inicialmente discretas); C. sinficio (desarrollo ontogenético pasando por las dos condiciones precedentes); D. seudodeltidio y quilidio.

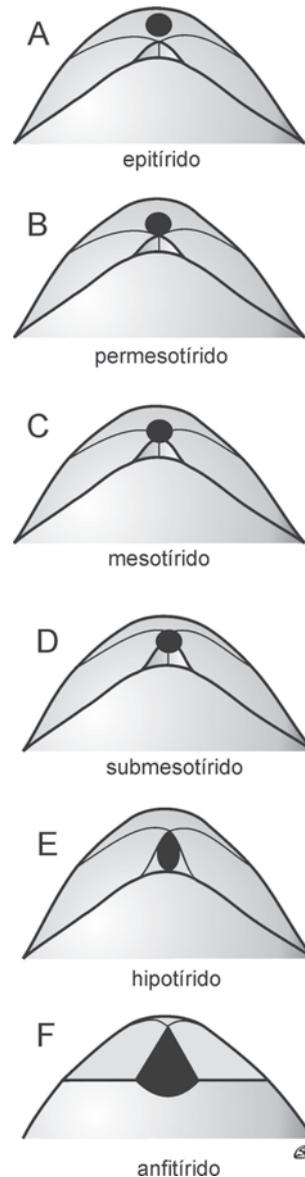


Figura 10. 17. Tipos de foramen según su posición respecto de las aristas umbonales. El foramen se representa en negro (modificado de Williams *et al.*, 1997).

a la capa secundaria fibrosa, y su secreción se produce a nivel de la unión entre el epitelio externo y el peduncular. Alternativamente, cuando el pedúnculo se atrofia, la cobertura puede constituir un elemento único, llamado **seudodeltidio**, cuyos límites laterales son apenas distinguibles, al haber sido secretado por el lóbulo mayor del epitelio externo, en continuidad con la interárea (Figuras 10. 16 D y 28 F-H). Por su parte, una escotadura equivalente sobre el área cardinal dorsal se llama **nototirio** (o deltirio dorsal), y las piezas que lo limitan pueden ser un par de **placas quilidiales** (que se extienden lateralmente), o el **quilidio**, una placa impar convexa (que se extiende desde el vértice) (Figura 10. 16 D). En el caso de algunos inarticulados que poseen pseudointeráreas, las coberturas deltiriales están representadas por sendas placas triangulares convexas llamadas, respectivamente, **homeodeltidio** (ventral) y **homeoquilidio** (dorsal) (Figura 10. 28 C, E).

Normalmente, el pedúnculo emerge a través del **foramen peduncular**, una abertura de contorno subcircular a subelíptico que parcialmente ocupa el deltirio, pero que incrementa su tamaño al crecer por reabsorción a expensas de otros sectores de la región umbonal. Los tipos de foramen se clasifican de acuerdo a su posición relativa respecto de las aristas umbonales (Figura 10. 17): el **epitirido** se sitúa por detrás de ellas, en el **mesotirido** las aristas convergen en la mitad del foramen, el **hipotirido** se localiza enteramente por delante del ángulo que forman tales aristas (las posiciones intermedias se califican como **permesotirido** y **submesotirido**), y el **anfitirido** está tan extendido

anteriormente como para erosionar también el umbón dorsal.

El epitelio externo, en su unión con el epitelio peduncular, también suele secretar en la superficie interna del umbón ventral un espesamiento anular (completo o no), el **collar peduncular**, que protege a la parte proximal del pedúnculo (Figura 10. 16 A, C).

ORNAMENTACIÓN

Los rasgos superficiales regulares de menor escala (y de origen no patológico) que exhiben exteriormente las valvas se denominan colectivamente **ornamentación** (sin que el término signifique un carácter meramente decorativo o carente de función). Se distinguen esencialmente, la ornamentación concéntrica, o **comarginal** (que acompaña subparalelamente al margen de cada valva, Figura 10. 18 A), y la ornamentación **radial** (que diverge de los umbones y es perpendicular a la precedente, Figura 10. 18 B), aunque pueden presentarse además rasgos **oblicuos** (como arrugas, Figura 10. 18 A). Aun aquellos braquiópodos cuya superficie esquelética puede parecer completamente lisa, al ser observados en detalle suelen presentar **líneas de crecimiento**, las cuales reflejan periodicidad en el proceso natural de acreción de la conchilla. Ocasionalmente, tal bandeo de crecimiento puede expresarse como lamelas, que llegan a adoptar un aspecto imbricado (como tejas), o bien aterrazado (como escalones, que revelan pausas más importantes en su crecimiento). A veces también se presen-

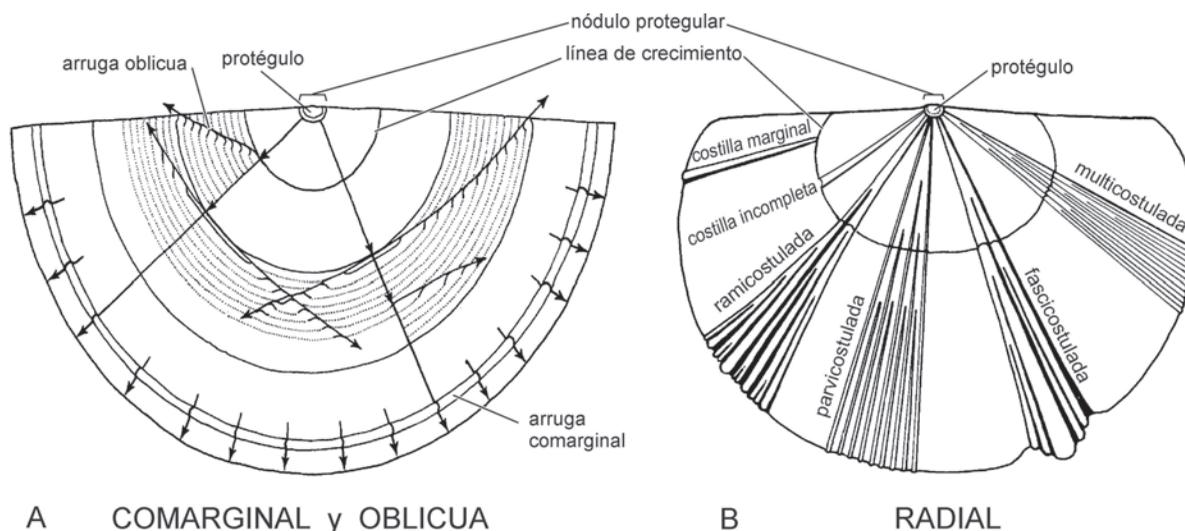


Figura 10. 18. Naturaleza de los principales elementos de ornamentación comarginal y oblicua (A) y radial (B). Esquemas sobre una valva hipotética semicircular (tomados de Williams *et al.*, 1997).

tan arrugas comarginales (que constituyen rasgos concéntricos de relieve positivo).

En cuanto a los rasgos radiales, es común que exista alternancia entre **costillas** (elementos de relieve positivo) y **surcos intercostales** (elementos de relieve negativo). Debido al inevitable aumento de perímetro derivado del crecimiento, las costillas tienden a incrementar su número hacia la periferia, ya sea por división dicotómica, intercalación o ramificación agrupada en fascículos. Además, la costulación, que habitualmente comienza a partir del nódulo protegular, puede mostrar diferentes variantes, ya sea en órdenes de magnitud (calificadas en grado decreciente como costillas, costellas y capilas), o puede quedar restringida únicamente al sector umbonal, o incluso desarro-

llarse tardíamente (solo sobre una franja marginal) (Figura 10. 18 B). Sobre el sector central o mediano de las valvas, las deflexiones radiales mayores con relieve positivo (elevaciones), se denominan **pliegues**, en tanto sus equivalentes de relieve negativo (depresiones), **surcos**, y comúnmente suelen presentarse de modo alternado entre una y otra valva (Figura 10. 12 E-M), aunque más raramente pueden hacerlo de manera opuesta (Figura 10. 12 B-D).

Otros elementos que a menudo se disponen radialmente, aunque menos difundidos en todo el phylum, son las **espinas**, de las cuales se conocen diversos tipos. Las hay marginales, asociadas a comisuras en zigzag como dispositivos protectivos adicionales (proyecciones agudas de los surcos intercostales de una valva

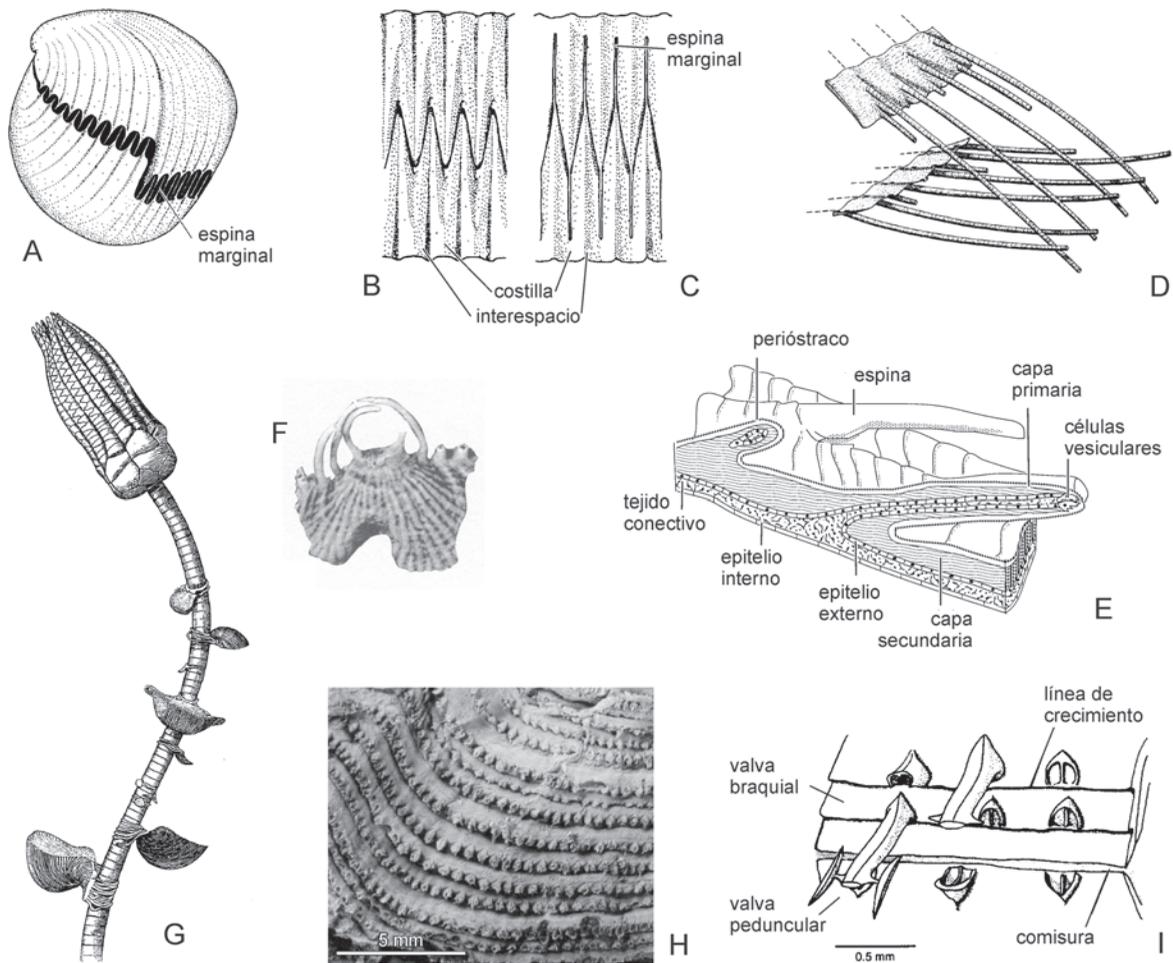


Figura 10. 19. Tipos de espinas. A-C. espinas marginales en la comisura de *Sphaerirhynchia* en vista general con las valvas entreabiertas (A) y detalles con las valvas cerradas (B. vista exterior, C. vista interior); D-E. reconstrucción de las espinas huecas de *Acanthothiris* mostrando la grilla de espinas que protege la abertura de las valvas (D) y la relación de las espinas con el manto (E); F-G. espinas de fijación en *Linoproductus*, mostrando el desarrollo de espinas cardinales arqueadas (F) y una reconstrucción de un crinoideo con conchillas adheridas de esta manera (G); H-I. espinas ornamentales formadas exclusivamente por capa primaria en espiriferidinos. Foto mostrando bases de espinas acompañando líneas de crecimiento (H), y detalle esquematizando espinas con canal doble, enteras y quebradas (I) (A-G e I. tomados de Williams *et al.*, 1997; H. foto original).

que, al cerrarse la conchilla, se alojan por debajo de las costillas de la otra, Figura 10. 19 A-C). Las hay tubulares huecas (que se proyectan desde el margen anterior, o bien del posterior, o desde la superficie valvar), algunas con presunta función sensitiva (Figura 10. 19 D, E), en tanto que otras participan en la fijación al sustrato, ya sea como estabilizadores (Figura 10. 29 O), o apéndices cementantes rizoides (Figura 10. 29 N), o «abrazaderas» umbonales convergentes (Figura 10. 19 F-G). Otras, más diminutas, están constituidas solamente por capa primaria, y representan microornamentaciones (Figura 10. 19 H, I).

DIMENSIONES

La **longitud** de la valva es la máxima distancia entre el umbón y el borde anterior, medida sobre el plano de simetría; el **ancho**, está dado por la mayor dimensión perpendicular a la longitud, entre dos puntos extremos situados sobre bordes laterales opuestos; y el **espesor** de la conchilla es la máxima distancia perpendicular a la longitud y al ancho, o al plano comisural entre puntos opuestos de ambas valvas (Figura 10. 1 A-C).

MORFOLOGÍA INTERNA. APICALIO

El **apicalio** se refiere a un conjunto de estructuras de la región posterior de la valva ventral, vinculadas principalmente con la articulación y el sistema muscular. La **dentición** de los articulados es un rasgo bastante estable, salvo cuando ha existido pérdida secundaria (incluso puede ser sustituida por una hilera de pequeños dentículos de tamaño parejo). Típicamente consta de un par de **dientes** situados en la valva ventral, a ambos lados de la base del deltirio, que se proyectan anteriormente justo por delante del eje de rotación. Evolutivamente se distinguen dos clases de dientes:

- **deltiodontes**: simples proyecciones del margen posterior ventral que crecen por mera adición de material distalmente (dejando tras de sí un par de trazas divergentes, flanqueando el deltirio); son más sencillos y primitivos, y menos resistentes a la desarticulación *postmortem* (Figura 10. 20 A).
- **cirtomatodontes**: bulbosos o incluso a modo de gancho, combinan secreción y reabsorción diferencial para crecer (adoptando formas más complejas y desarrollando típicamente un surco que los separa del margen

posterior); son más derivados y proporcionan un encastre más ajustado con las fasetas, requiriendo mayor esfuerzo para que las valvas sean desarticuladas (Figura 10. 20 B).

A veces los dientes pueden estar reforzados por **placas dentales** (láminas de capa secundaria que se extienden entre cada diente y el piso de la valva ventral); entre dichas placas y normalmente a ellas puede haber una **placa deltirial** deprimida, confinada a los límites del deltirio (Figura 10. 20 C) y quizás homóloga del collar peduncular.

Además, entre las placas dentales, en posición sagital y perpendicularmente al piso de la valva, puede existir una elevación laminar compuesta por capa secundaria, el **septo medio ventral**. En algunos grupos, se presentan asimismo **plataformas musculares**, de diversa

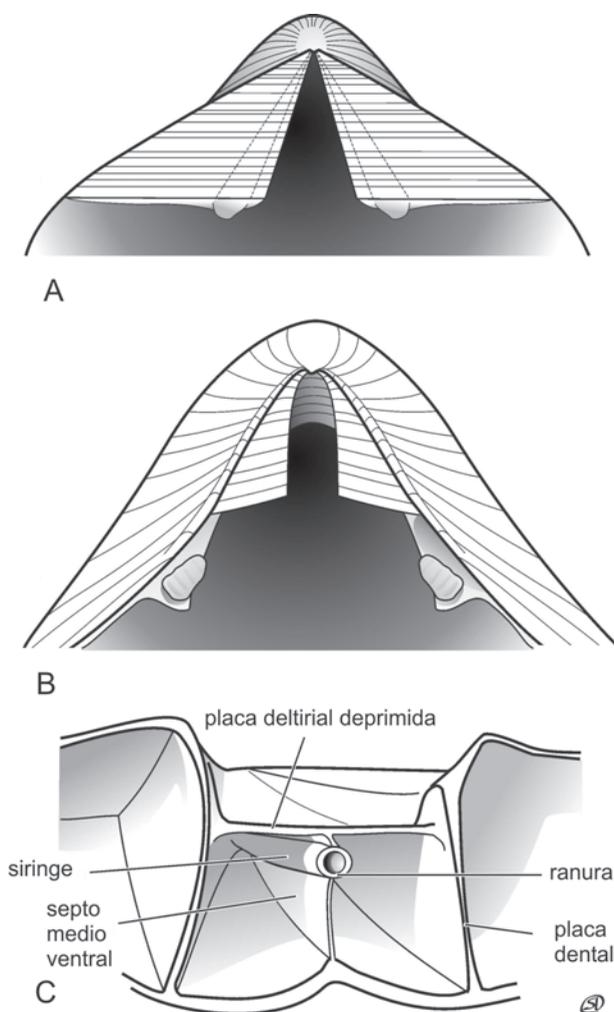


Figura 10. 20. Dientes y estructuras asociadas. A. dientes deltiodontes; B. dientes cirtomatodontes, C. siringe y placas dentales.

forma, a modo de placas calcáreas fusionadas ya sea al piso de la valva, o al septo medio (Figura 10. 8 C). Según el grupo, técnicamente pueden aplicarse diferentes términos, tales como: espondilio, hemiespondilio, seudoespondilio, etc. Ocasionalmente, aparece (ligada al septo medio, o pendiendo de la placa deltrial) una estructura impar, tubular, con ranura ántero-ventral, llamada **siringe**, la cual es probable que pueda haber servido para implante muscular (Figura 10. 20 C).

CARDINALIO

El **cardinalio** abarca un conjunto de estructuras internas de la región póstero-mediana de la valva dorsal, relacionadas con la articulación, el sistema muscular y el sostén del lofóforo (Figura 10. 21). Comprende: al **proceso cardinal**, elevación central sobre el extremo posterior dorsal, de forma variable (a menudo consta de una superficie de adherencia o **mióforo**, asentado sobre una **columna**, pero si ésta falta es sésil); sirve para la inserción de los músculos diductores, a los que proporciona brazo de palanca (Figura 10. 8 C, D). Lateralmente y justo por delante del eje de rotación, se ubican las **fosetas dentales**, un par de depresiones (limitadas por sendas crestas externa e interna) en

las cuales se alojan los dientes de la otra valva. Por dentro de las crestas internas y hacia el medio se extienden las **placas charnelares** (sus porciones externa e interna, separadas a cada lado de las bases crurales) en las que habitualmente se fijan los músculos ajustores dorsales. Desde las bases crurales se proyectan hacia el interior un par de procesos calcáreos que sirven de soporte al lofóforo (o al braquidio), llamados **cruras**, o **braquióforos** (proyecciones similares asociadas al borde interno de las fosetas dentales). Sobre el plano sagital, también puede desarrollarse una elevación laminar compuesta por capa secundaria, el **septo medio dorsal** (a veces, en su lugar puede haber apenas una cresta o **miofragma**). Otras estructuras no siempre presentes son: el **cruralio** (plataforma muscular formada por convergencia de las placas crurales) y el **septalio** (que semeja una bifurcación posterior del septo medio) (Figura 10. 21 B).

BRAQUIDIO

El **braquidio** es una estructura delicada, a modo de cinta, constituida fundamentalmente por calcita fibrosa, que pende en continuidad de las cruras y cuya función es dar mayor sostén al lofóforo. Se conocen dos clases principa-

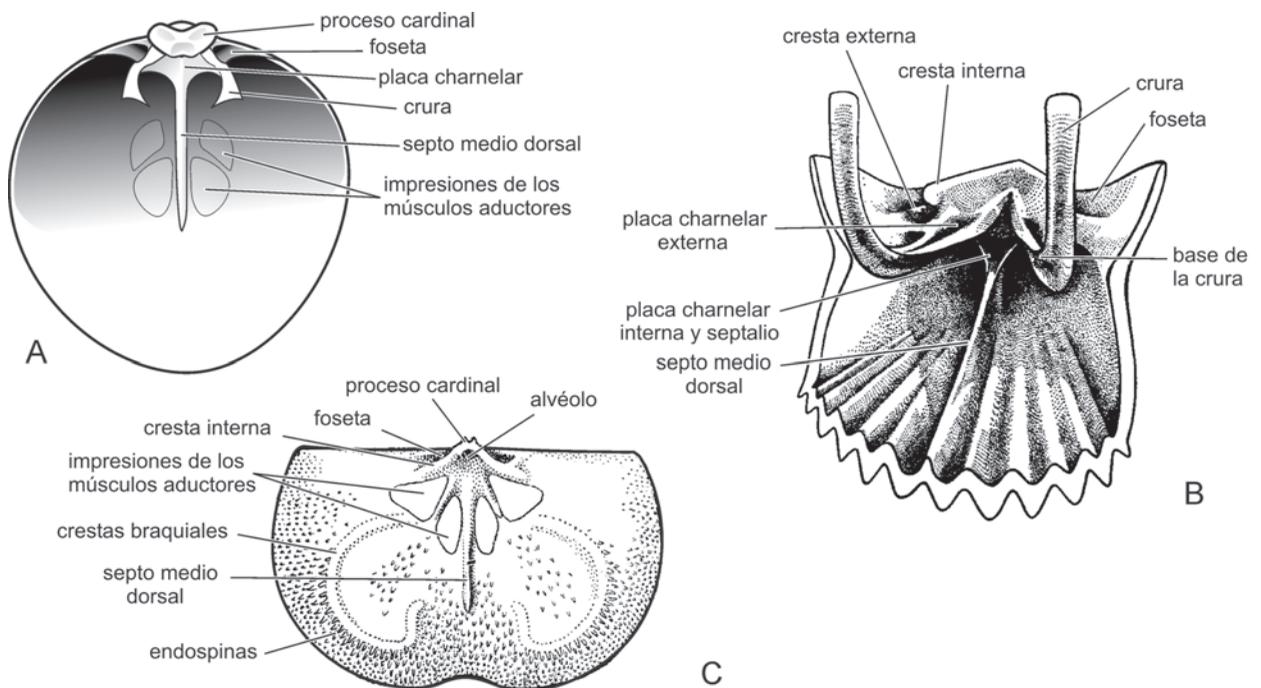


Figura 10. 21. Estructuras presentes en el cardinalio. A. un Terebratulida; B. un Rhynchonellida; C. un chonetidino (B. adaptado de Johnson y Westbroek, 1971; C. de Muir-Wood, 1962).

les: **en espiral** y **en bandeleta** (*loop*). Los braquidios espiralados están compuestos por un par de ramas o **espiralios**, cada uno de ellos conforma una helicoide tridimensional con envolvente cónica, y comúnmente ambas ramas están unidas transversalmente en la zona media por un **yugo** o procesos yugales. Se distinguen varios tipos, según los vértices de los conos apunten hacia el plano de simetría o dorsalmente (**atripoide**, Figura 10. 22 C, D), hacia los márgenes laterales, a ambos lados, o ventrolateralmente (**atiroide**, Figuras 10. 22 A, B y 30 I), y hacia el ángulo póstero-lateral o el interior del umbón ventral (**espiriferoide**, Figuras 10. 22 E y 30 J2).

El tipo de braquidio en bandeleta más simple, característico de formas paleozoicas, es el **acuminado**, con un par de ramas descendentes, poco curvadas, que convergen anteriormente a modo de ojiva y en la unión puede desarrollar una placa puntiaguda (Figura 10. 22 F). El tipo **deltiforme**, también simple, posee las ramas descendentes divergentes y unidas por una banda transversa; suele ser corto, y nunca se une al septo medio dorsal, aunque los ángulos laterales pueden proyectarse frontalmente (Figura 10. 22 G, H). Más largo y complejo es el **teloforme**, con mayor desarrollo de las ramas descendentes, que se repliegan (hacia atrás) continuándose en las ramas ascendentes, conectadas entre sí por la ban-

da transversa (Figura 10. 22 I, J; para terminología adicional, véanse Richardson, 1975, Williams *et al.*, 2006).

En aquellos braquiópodos carentes de braquidio, el lofóforo estaba sostenido directamente por la extremidad distal de las cruras (como en los Rhynchonellida), o de los braquióforos (en otros más primitivos) o bien, acompañaba el recorrido de las crestas braquiales, como en muchos estrofomenados (Figura 10. 21 B, C).

MICROESTRUCTURA

El tegumento de los braquiópodos vivos consiste en una epidermis más todas las capas protectoras que ésta secreta. La más exterior es el **perióstraco**, de naturaleza exclusivamente orgánica, dentro del cual se distinguen una **capa basal**, acompañada por **infraestructuras** (a menudo de naturaleza vesicular) que la subyacen y a veces, por **superestructuras** (ausentes en lingúlidos, craniidos, rhynchonellidos, thecideidos) que la suprayacen (Figura 10. 23 C). Muy raramente se halla fosilizado, aunque se conoce un remarkable ejemplo del Cretácico Tardío de Francia. A continuación y por debajo del perióstraco se ubican las **capas biomineralizadas**, comprendiendo una **externa** (o **primaria**), y otra más variable **interna**

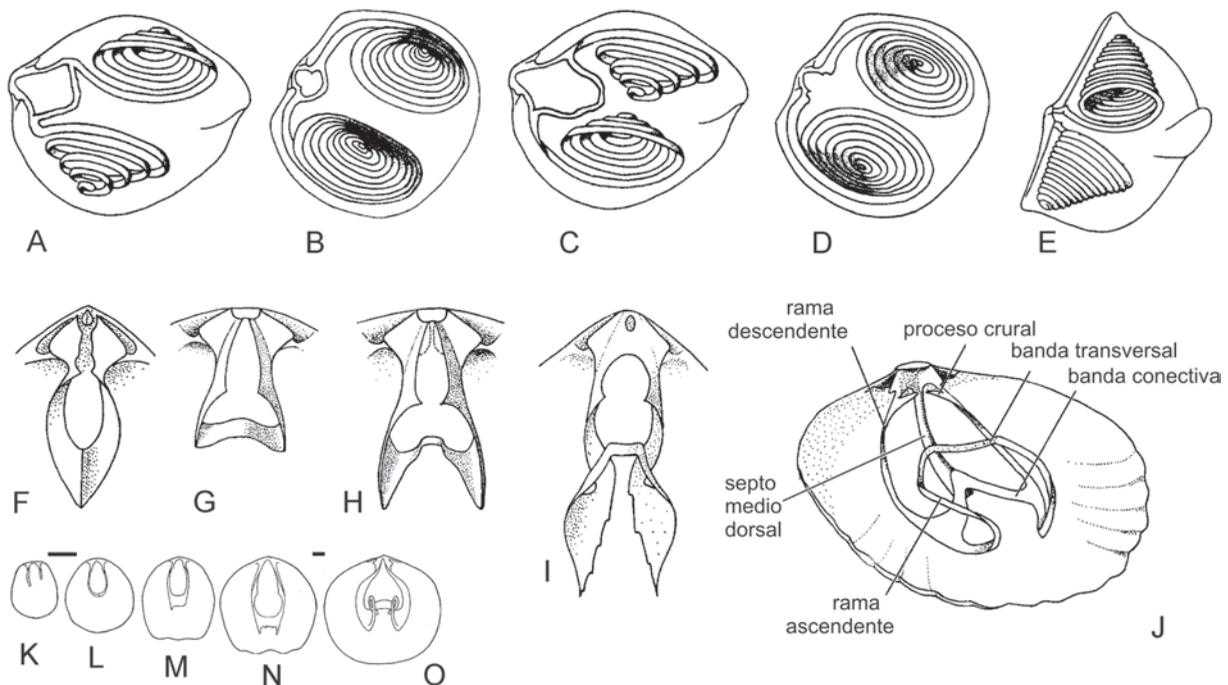


Figura 10. 22. Tipos de braquidio. A-E. braquidios espiralados: atiroides (A-B), atripoides (C-D), espiriferoide (E); F-J. braquidios en bandeleta: acuminado (F), deltiformes (G-H), teloformes (I-J); K-O. ontogenia del braquidio atripoide de *Protozyga* (nótese que una pérdida de las espiras en O, daría lugar a una bandeleta deltiforme; escala variable K-L vs. M-O, barra = 0,2 mm, siempre) (tomados de Williams *et al.*, 1965 y 1997).

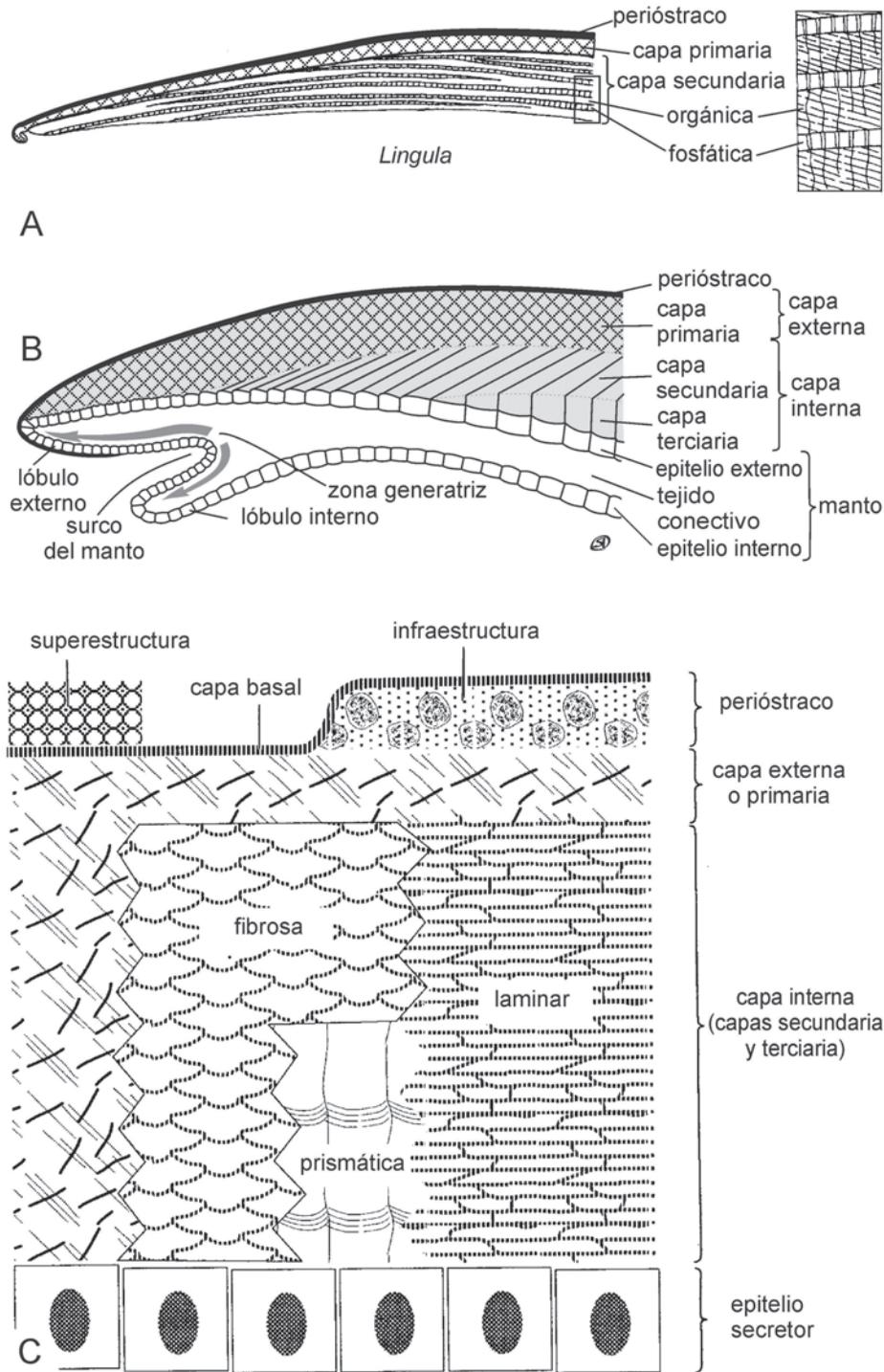


Figura 10. 23. Estructura general de la conchilla; en todos los casos el exterior de la valva se ha dibujado hacia arriba. A. corte transversal de la conchilla cerca de la comisura en un inarticulado linguloideo mostrando las capas primaria y secundaria (con capas orgánicas y fosfáticas alternadas); B. corte longitudinal de la conchilla calcítica cerca de la comisura en un articulado terebratuloido, mostrando la relación entre la conchilla y el manto, y la migración de las células epiteliales externas durante la secreción de sucesivos componentes orgánicos y biominerales (periostraco > capa primaria > capa secundaria > capa terciaria); C. representación esquemática de la sucesión de los principales componentes de la conchilla de los braquiópodos calcíticos (en corte transversal) (adaptados de Williams *et al.*, 1965 y 1997 y otras fuentes).

(que incluye siempre una **capa secundaria**, más una **terciaria**, cuando presente, Figuras 10. 23 C y 24 C). En los inarticulados organofosfáticos (Figura 10. 23 A), la capa externa es apatítica, microgranular, de unos 40 μm de espesor, en tanto la interna es organofosfática laminar, con alternancia estratiforme recurrente de láminas membranosas (quitinoproteicas) y de apatita (compacta, en mosaico, o botrioidal). En los braquiópodos calcáreos, la capa externa es calcítica cristalina, normalmente granular o acicular, incrementando su espesor a razón de unos 12 μm por cm de longitud superficial. La capa interna es siempre calcítica (en todos los articulados e inarticulados craniados), y la fábrica secundaria más característica y dominante es de **calcita fibrosa** (Figura 10. 23 B, C). Cada fibra se halla envuelta por una vaina proteica y el conjunto se dispone en un ángulo agudo con respecto a la superficie, lo cual da lugar a patrones típicos en el mosaico interior y en la sección

transversal (Figura 10. 24 A, B). Las otras fábricas alternativas son la **tabular**, integrada por plaquitas subparalelas separadas entre sí por membranas proteináceas interconectadas, con crecimiento espiralado (en inarticulados craniados), y la **laminar entrecruzada**, con cada lámina formada por listones contiguos alineados (en articulados estrofomenados) (Figura 10. 23 C). Algunos articulados llegan a desarrollar una capa más interna llamada **terciaria**, cuya fábrica es calcítica **prismática**, perpendicular, y responde a una repentina y significativa modificación (reversible) del régimen de secreción (Figuras 10. 23 B, C y 24 C).

PERFORACIONES DE LA PARED DE LA CONCHILLA

Se conocen varios tipos de perforaciones: en los inarticulados lingulados existen disminu-

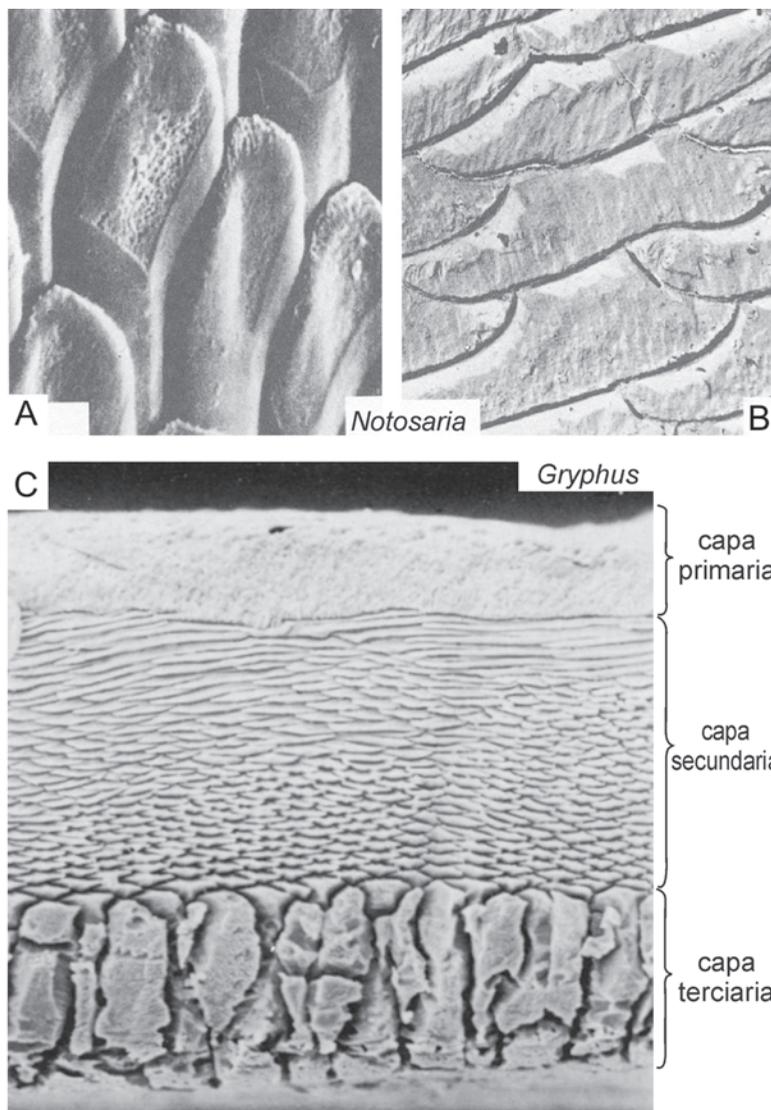


Figura 10. 24. Microestructura de la conchilla. Microfotografías tomadas con microscopio electrónico de barrido. A-B. fibras de la capa secundaria del interior de la valva de un Rhynchonellida actual, en mosaico (A. x 1500 aprox.), y en sección transversal (B. x 3000 aprox.); C. corte longitudinal algo tangencial con el exterior de la valva hacia la parte superior, mostrando la superposición de capas primaria, secundaria y terciaria de un Terebratulida actual, x 375 (A-B. tomados de Williams, 1968; C. tomado de Alvarez *et al.*, 1985).

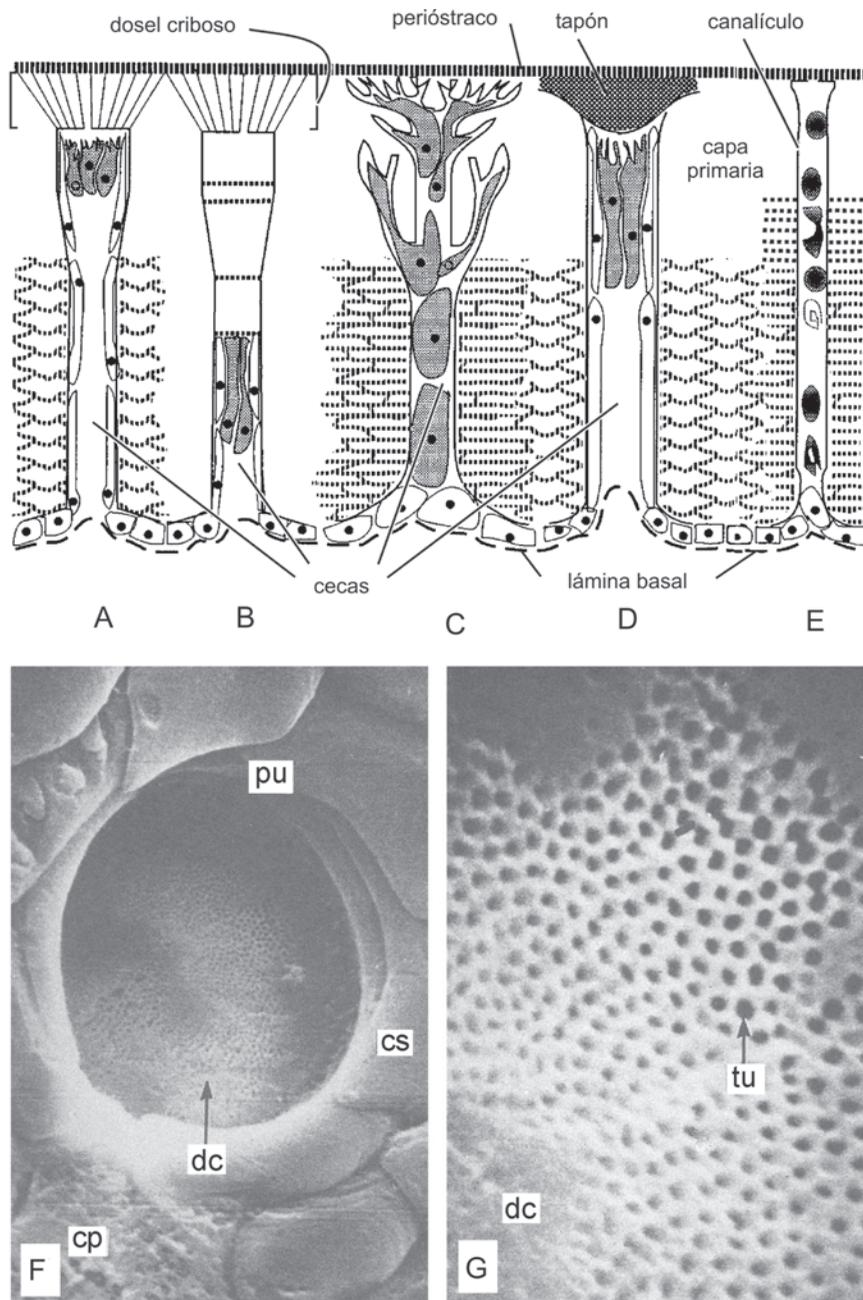


Figura 10. 25. Tipos de perforaciones de las conchillas de los braquiópodos. A-E. esquema generalizado de los distintos tipos de puntos; el exterior de la valva se encuentra hacia arriba: A. endopunto con dosel criboso en un terebratulídeo, cecae con células de almacenamiento en posición distal dentro del lumen; B. endopunto con dosel criboso en un thecideidino, cecae con células de almacenamiento restringidas a la porción proximal del lumen; C. punto ramificado en un craniídeo, cecae con células de almacenamiento en todo el lumen; D. punto de un punctatrípedo, con tapón formado por infraestructuras del perióstraco (inferido); E. canalículo en lingúlidos y discínidos sin extensiones del manto; F-G. microfotografías tomadas con microscopio electrónico de barrido (*Calloria*): F. punto (pu) visto desde el interior de la conchilla, capa secundaria (cs), capa primaria (cp) y al fondo se distingue el dosel criboso (dc), x 1800 aprox.; G. detalle del dosel criboso (dc) perforado por túbulos (tu), x 8000 aprox. (tomados de Williams *et al.*, 1997 y de Owen y Williams, 1969).

tos **canaliculos**, que atraviesan toda la pared pero no alojan ninguna extensión del manto, solo incluyen cuerpos secretados, y cuyo diámetro es menor a $1\ \mu\text{m}$ (Figura 10. 25 E). Difundida entre los articulados, es la presencia de **endopuntos**, de 5 a $40\ \mu\text{m}$ de diámetro (Figura 10. 25 F y A-D), que alojan evaginaciones del manto llamadas **cecas**, y a su alrededor las fibras calcíticas se deflecan a modo de conos perforados apuntando al exterior. Las cecas son extensiones papilosas del manto, tubulares, subcilíndricas, que llegan casi al exterior, conectándose con el perióstraco mediante un manojito de túbulos en forma de brocha, el cual atraviesa un delgado **dosel criboso** de capa primaria (Figura 10. 25 A, B y F, G). Las cecas actúan como centros de almacenamiento de secreciones del manto (también se han propuesto presuntas funciones respiratorias o de inhibición de epibiontes). Otras dos variantes son

puntos ramificados distalmente (como en craniados) o bien, con supuestos tapones de perióstraco (como en atrypídeos) (Figura 10. 25 C, D). Se denominan **seudopuntos** a ciertas microestructuras a modo de «cono en cono», que apuntan internamente y terminan en sendas protuberancias para la inserción de tonofibrillas del manto, llamadas **endospinas** (Figuras 10. 26 A, B y 21 C). Los tipos básicos de seudopuntos son: **sin taléola** (común en estrofomenados primitivos), con las rosetas de láminas dispuestas cónicamente y carentes de núcleo con relleno distinto, y **con taléola** (común en estrofomenados evolucionados), los cuales poseen como núcleo una barra o tarugo de calcita microgranular, oblicua, llamada **taléola**, que suele disolverse diagenéticamente, y de allí deriva el nombre (fueron incluso interpretados como puntos calcificados, a mediados del siglo XIX). También se reconocen

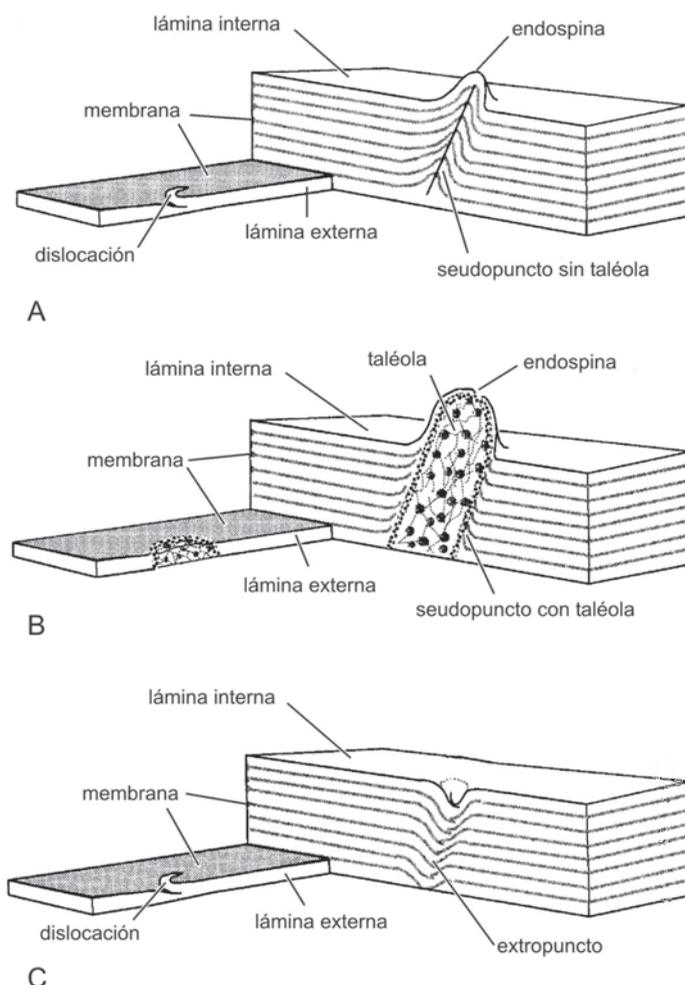


Figura 10. 26. Seudopuntos, dibujos esquemáticos con la superficie interna de la valva hacia arriba (y detalle de una lámina con dislocación espiral incipiente). A. seudopunto sin taléola; B. seudopunto con taléola; C. extropunto (tomados de Williams y Brunton, 1993).

extropunctos (en ciertos orthotetidinios afines a *Schuchertella*), muy similares a los primeros, pero los conos están deflectados hacia fuera, formando depresiones crateriformes del lado interno (Figura 10. 26 C).

Si no poseen ninguna de las estructuras antes mencionadas, se califica a la pared como **impunctuada**.

SISTEMÁTICA

La sistemática de los braquiópodos se fundamenta en el conocimiento de sus estructuras internas. Por esta razón, se debe recurrir a la preparación del material aplicando técnicas mecánicas (algunas más sofisticadas, como los aparatos que actúan por percusión, corrientes abrasivas, o ultrasonidos, otras veces mediante sustancias moldeables como el caucho sintético), o bien químicas (como el ataque controlado con ácidos diluidos para liberar de rocas calcáreas a fósiles quitinofosfáticos o silicificados).

Sin embargo, uno de los métodos más empleados con los braquiópodos que presentan ambas valvas cerradas, es someterlos al pulido seriado combinado con replicación en película de acetato (*peels*), lo cual permite obtener un registro permanente ilustrable de «secciones seriadas» (habitualmente transversales, pero que también pueden ser longitudinales).

El adecuado conocimiento de los rasgos internos de las valvas es fundamental para comprender cómo funcionaba el animal y para ayudar en su identificación taxonómica. En muchos casos, se conocen braquiópodos que son externamente similares entre sí, pero que difieren marcadamente en sus respectivas estructuras internas. Tales pares se denominan **homeomorfos**, y puede haber ejemplos dentro de una misma familia, o bien entre distintos órdenes, y en casos extremos, entre representantes de diferentes phyla como algunos richthofenioideos (braquiópodos Productida), con hippuritoideos (bivalvos rudistas) y ciertos corales Rugosa (cnidarios anthozoos). El grado de similitud externa involucrado en este fenómeno (Buckman 1895; Haas y Simpson, 1946; George, 1962; Manceñido, 1983) puede llegar a ser tal, que induzca a confusión a un naturalista poco experto. Además, se habla de homeomorfía **isócrona** cuando los organismos son coetáneos, como *Abyssothyris* y *Neorhynchia* (ambos actuales y abisales), o bien **heterócrona**, si corresponden a edades disímiles, como *Tetractinella* (Triásico Medio) y *Cheirothyris* (Jurásico Tardío) (Figura 10. 27 A, B).

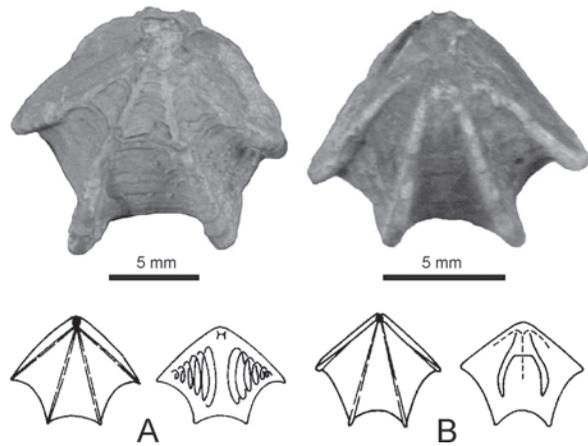


Figura 10. 27. Homeomorfía. A. *Tetractinella* (un atirido triásico, portador de espiralios internamente); B. *Cheirothyris* (un terebratulido jurásico, portador de bandeleta internamente) (fotos originales).

La historia de la clasificación de los braquiópodos ha sido muy bien sintetizada por Muir-Wood (1955). Desde que, inspirado en propuestas previas de autores como Deshayes, Owen o Bronn, Huxley (1869) adoptara las clases Inarticulata y Articulata, esa división bipartita se mantuvo firmemente arraigada hasta años recientes, en que se reconoció que los primeros no representan un agrupamiento filogenéticamente homogéneo y que tal distinción refleja más bien, niveles de organización dentro del phylum. La tendencia actual (Williams *et al.*, 1996, 1997-2006), hace hincapié en el patrón de biomineralización de la pared, y ha llevado a discriminar 3 subphyla, a saber: **Linguliformea** (abarcan básicamente un par de clases con conchilla organofosfática de grado inarticulado), **Craniiformea** (una única clase con conchilla calcárea de grado inarticulado) y **Rhynchonelliformea** (5 clases con conchilla calcítica de grado articulado).

El Cuadro 10. 2 sintetiza el esquema clasificatorio de los Brachiopoda adoptado en este capítulo.

PHYLUM BRACHIOPODA

Invertebrados celomados, solitarios, bivalvos; bilateralmente simétricos según un plano de simetría mediano, perpendicular a la superficie de separación entre ambas valvas; conchilla organofosfática u organocarbonática, integrada por una valva ventral (o peduncular), habitualmente la mayor, y una valva dorsal (o braquial), ambas revestidas interiormente por el manto, extensión de la pared del cuerpo penetrada por extensiones canalíferas del

Cuadro 10. 2. Sistemática del Phylum Brachiopoda

Phylum Brachiopoda	
Subphylum Linguliformea	Orden Productida
Clase Lingulata	Suborden Chonetidina
Orden Lingulida	Suborden Productidina
Superfamilia Linguloidea	Suborden Strophalosiidina
Superfamilia Discinoidea	Suborden Lyttoniidina
Orden Acrotretida	Clase Rhynchonellata
Orden Siphonotretida	Orden Protorthida
Clase Paterinata	Orden Orthida
Orden Paterinida	Suborden Orthidina
Subphylum Craniiformea	Suborden Dalmanellidina
Clase Craniata	Orden Pentamerida
Orden Craniida	Suborden Syntrophiidina
Orden Craniopsida	Suborden Pentameridina
Orden Trimerellida	Orden Rhynchonellida
Subphylum Rhynchonelliformea	Orden Atrypida
Clase Chileata	Orden Athyridida
Clase Obolellata	Orden Spiriferida
Clase Kutorginata	Suborden Spiriferidina
Clase Strophomenata	Suborden Spiriferinidina
Orden Strophomenida	Orden Thecideida
Suborden Strophomenidina	Orden Terebratulida
Suborden Orthotetidina	Suborden Terebratulidina
Orden Billingsellida	Suborden Terebratellidina

celoma (esquizocélico o enterocélico); normalmente portando un ribete marginal de setas quitinosas; con lofóforo dibraquiado y canal alimentario con ano o sin él; sistema nervioso subepitelial con ganglio principal subentérico; con un par (o a lo sumo dos) de metanefridios; mayormente dioicos, marinos, fijados al sustrato por un pedúnculo, o un acolchado cuticular, o secundariamente cementados o libres. Cámbrico Temprano-Holoceno.

SUBPHYLUM LINGULIFORMEA

Formas generalizadas con conchillas inarticuladas, organofosfáticas, desarrolladas sin la reversión del manto; larvas siempre planctotróficas con valvas variablemente ornamentadas; pedúnculo emergente entre las valvas o suprapicalmente, tracto digestivo con ano; lofóforo inicialmente provisto de un tentáculo medio que se pierde durante el desarrollo; tentáculos en doble hilera durante toda la ontogenia. Cámbrico Temprano-Holoceno.

CLASE LINGULATA

Conchilla larval lisa o foveolada (*pitted*); lóbulos del manto dorsal y ventral completamente separados en el adulto; setas marginales for-

mando hileras continuas a lo largo del borde del manto; pared posterior del cuerpo habitualmente bien desarrollada; musculatura compuesta por aductores posteriores únicos o pareados, 3 o 4 pares de músculos oblicuos y aductores anteriores pareados; mecanismo hidráulico para la apertura de las valvas (intervienen músculos en la pared del cuerpo). Sistema digestivo abierto, recurvado y con el ano situado anteriormente; sistema nervioso con un solo ganglio subentérico y nervios periféricos del manto; gónadas confinadas a la cavidad del cuerpo; estatocistos en larvas y en adultos; canales del manto con vasos laterales a veces bifurcados (aunque a menudo sin bifurcar), y con vasos terminales dirigidos periféricamente hacia el medio (Figura 10. 6 A, B). Cámbrico Temprano-Holoceno.

Orden *Lingulida*

Valva ventral poco convexa; microornamentación poslarval foveolada; impresión muscular umbonal bisectada por la del nervio peduncular; el pedúnculo emerge entre las valvas (surco) o bien por un foramen. Cámbrico-Holoceno.

Superfamilia *Linguloidea*. Valvas con pseudo-interáreas y área visceral bien definida en la mitad posterior, por lo común con crecimiento hemiperiférico, subequivalvas, poco convexas, ápice marginal; conchilla larval mayormente

lisa, excepcionalmente foveolada. Seis pares de músculos dispuestos simétricamente. Infaunales pedunculados. Ejemplos: *Lingula*, *Lingularia*, *Obolus*, *Broeggeria*, *Glottidia* (Figura 10. 29 A). Cámbrico-Holoceno.

Superfamilia Discinoidea. Valvas con crecimiento holoperiférico, generalmente convexo-planas, ápice subcentral; abertura peduncular en la valva ventral; conchilla larval comparativamente grande, lisa, subcircular o transversalmente ovalada. Epifaunales pedunculados. Ejemplos: *Discinisca*, *Pelagodiscus*, *Orbiculoidea*, *Oehlertella* (Figura 10. 29 B). Ordovícico-Holoceno.

Orden Acrotretida

Fuertemente inequivalvos; valva ventral subcónica con foramen apical pequeño; valva dorsal operculiforme, con ápice excéntrico e internamente con característico septo medio triangular portando una plataforma; conchilla larval pequeña y foveolada. Ejemplos: *Acrotreta*, *Hadrotreta*, *Torynelasma* (Figuras 10. 28 A y 29 C). Cámbrico Temprano-Devónico.

Orden Siphonotretida

Conchilla inequivalva, habitualmente ventri-biconvexa, con espinas huecas; carenate de microornamentación foveolada (ni larval, ni poslarval); valva ventral con creci-

miento mixoperiférico u holoperiférico; foramen apical circular a subtriangular, parcialmente ocluido por una placa que puede continuarse como un tubo peduncular interno. Ejemplos: *Siphonotreta*, *Siphonobolus*, *Multispinula* (Figura 10. 28 B). Cámbrico Medio-Devónico Temprano.

CLASE PATERINATA

Conchilla larval con pústulas; margen cardinal estrófico sin setas, posiblemente asociado con fusión de los lóbulos del manto; músculos aductores dorsales pareados; sistema de canales del manto generalmente con vasos genitales sin ramas terminales, raramente con canales radiales. Cámbrico Temprano-Silúrico Temprano.

Orden Paterinida

Valva ventral convexa a hemicónica, con pseudointerárea dividida por deltirio triangular cubierto por homeodeltidio (o sin él); valva dorsal levemente convexa, con pseudointerárea dividida por nototirio amplio cubierto por homeoquilidio. Ejemplos: *Paterina*, *Cryptotreta*, *Micromitra* (Figura 10. 28 C). Cámbrico Temprano-Silúrico Temprano.

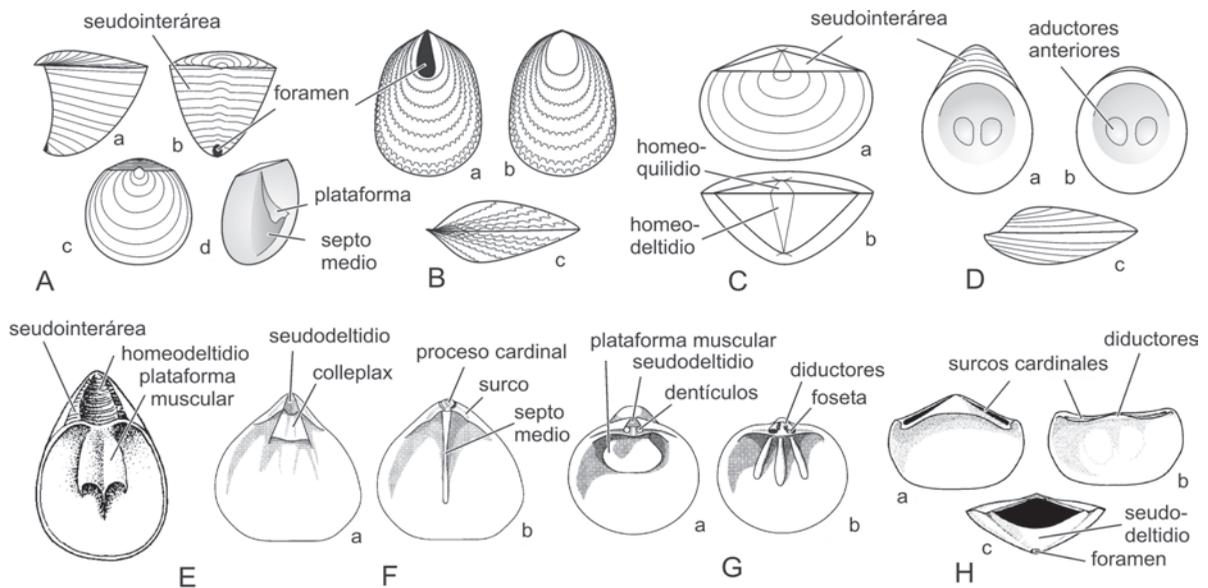


Figura 10. 28. Ejemplos selectos de inarticulados y grupos primitivos transicionales a articulados (representados en el Paleozoico Temprano). A. Acrotretida (basado en *Torynelasma*), vistas exteriores, lateral (a), posterior (b) y dorsal (c) e interior dorsal, oblicua (d); B. Siphonotretida (basado en *Multispinula*), vistas exteriores, ventral (a), dorsal (b) y lateral (c); C. Paterinida (basado en *Micromitra*), vistas exteriores, dorsal (a) y posterior (b); D. Craniopsida (basado en *Lingulapholis*), vistas interior ventral (a), interior dorsal (b) y exterior lateral (c); E. Trimerellida (basado en *Trimerella*) vista interior ventral; F. Chileata (basado en *Eodictyonella*) vistas interiores, ventral (a) y dorsal (b); G. Obolellata (basado en *Oina*) vistas interiores, ventral (a) y dorsal (b); H. Kutorginata (basado en *Kutorgina*) vistas interior ventral (a), interior dorsal (b) y posterior externa (c) (adaptados de Williams *et al.*, 2000, de Clarkson, 1979 y de otras fuentes).

SUBPHYLUM CRANIIFORMEA

Conchillas inarticuladas calcíticas, pared laminar (tabular); valvas desarrolladas sin la reversión del manto; larvas primigeniamente planctotróficas (en el Paleozoico Temprano), pero lecitotróficas sin conchilla desde mediados del Mesozoico; pared posterior del cuerpo completa, pedúnculo no desarrollado, valva ventral fijada por el epitelio larval; sistema muscular con un único par de oblicuos internos y con músculos laterales externos pareados, fijados anteriormente a la pared del cuerpo; tracto digestivo más o menos axial, con ano; lofóforo inicialmente con un tentáculo medio que se pierde durante el desarrollo, tentáculos en doble hilera solamente en los estadios de crecimiento postrocólofos; ganglios pareados desarrollados; sistema de canales del manto con vasos terminales periféricos solamente, normalmente con canales radiales alojando gónadas (Figura 10. 6 C, D). Cámbrico Temprano-Holoceno.

CLASE CRANIATA

Misma caracterización que el subphylum. Cámbrico Temprano-Holoceno.

Orden Craniida

Ambas valvas con crecimiento holoperiférico, generalmente convexo-planas o biconvexas, con ápice subcentral; valva dorsal siempre calcificada y puntuada, la ventral a veces sin capa secundaria (o solo de perióstraco), sin deltirio ni abertura peduncular en la valva ventral. Por lo común cementantes. Ejemplos: *Novocrania*, *Petrocrania*, *Crania* (Figura 10. 29 D). Ordovícico Temprano-Holoceno.

Orden Craniopsida

Conchillas equibiconvexas, contorno oval elongado a subcircular, con ápice excéntrico hasta marginal posterior; seudointeráreas y plataformas viscerales presentes o ausentes; siempre calcíticas e impuntuadas. Cementantes o liberosésiles. Ejemplos: *Craniops*, *Lingulapholis* (Figura 10. 28 D). Cámbrico-Carbonífero Temprano.

Orden Trimerellida

Conchillas grandes, gruesas, inequibiconvexas, hasta globosas; probablemente aragoníticas; ambas valvas generalmente lisas y con crecimiento mixoperiférico; homeodeltidio cóncavo en el centro de la seudointerárea ventral; articulación singular, mediante una placa charnelar dorsal y foseta cardinal ventral; con platafor-

mas musculares conspicuas en una o ambas valvas. Liberosésiles, umbón hacia abajo. Ejemplos: *Trimerella*, *Palaeotrimerella* (Figura 10. 28 E). Ordovícico Temprano-Silúrico Tardío.

SUBPHYLUM RHYNCHONELLIFORMEA

Conchillas articuladas calcíticas, básicamente fibrosas; el manto experimenta reversión embrionaria en los grupos avanzados; línea charnelar formada por el margen cardinal posterior de las valvas secretado por lóbulos del manto fusionados; las estructuras de articulación, constan esencialmente de un par de dientes ventrales y fosetas dorsales a cada lado de una escotadura mediana del margen cardinal (deltirio y nototirio, respectivamente); pedúnculo relleno por tejido conectivo, normalmente desarrollado de un rudimento, ocupando el área deltirial y controlado por músculos ajustores; músculos aductores agrupados, normalmente situados pósteromedialmente, diductores flanqueando los aductores en la valva ventral, insertados en la región nototirial dorsalmente; tracto digestivo sin ano; lofóforo sin tentáculo medio, tentáculos en doble hilera en los estadios de crecimiento postrocólofos; lofóforo sostenido en los grupos superiores por extensiones calcíticas de la línea charnelar dorsal ya sea en forma de cruras, espiralios o bandeletas; sistema de canales del manto de ramificación muy variable, alojando gónadas, sin senos marginales. Cámbrico-Holoceno.

CLASE CHILEATA

Conchillas biconvexas y estróficas (salvo contadas excepciones), con crecimiento mixoperiférico en la valva ventral y hemiperiférico en la dorsal; umbón ventral con perforación que se agranda anteriormente y suele estar restringido posteriormente por una placa (**colleplax**); los músculos oblicuos internos se implantan en la parte apical dorsal; canales del manto dispuestos radialmente. Ejemplos extrasudamericanos: *Chile*, *Matutella*, *Isogramma*, *Eodictyonella* (Figura 10. 28 F). Cámbrico Temprano-Pérmico.

CLASE OBOLELLATA

Conchillas biconvexas, con pared foliada impuntuada; crecimiento hemiperiférico (o casi)

en ambas valvas, interáreas bajas, deltirio normalmente cubierto por pseudodeltidio cóncavo, raramente convexo, o abierto, flanqueado por un par de denticulos ventrales bastante rudimentarios; músculos oblicuos internos cuyo implante dorsal es póstero-mediano; probable larva planctotrófica. Ejemplos: *Obolella*, *Naukat*, *Trematobolus*, *Oina* (Figura 10. 28 G). Cámbrico Temprano-Medio.

CLASE KUTORGINATA

Conchillas ventribiconvexas, estróficas, con capa secundaria fibrosa, crecimiento mixoperiférico en ambas valvas; deltirio triangular ancho y alto, cubierto por pseudodeltidio convexo; umbón ventral subcónico con foramen apical redondo y pequeño; sin proceso cardinal ni verdaderos dientes o fosetas, estructuras articulares incipientes en los bordes de las interáreas; exteriormente lisos o radialmente costulados; comisura anterior casi siempre rectimarginada. Ejemplos extrasudamericanos: *Yorkia*, *Nisusia*, *Kutorgina* (Figura 10. 28 H). Cámbrico Temprano-Medio.

CLASE STROPHOMENATA

Conchillas con capa secundaria laminar «entrecruzada», excepcionalmente fibrosa en linajes ancestrales; comúnmente pseudopunctuadas (con o sin taléolas), o extropunctuadas (algunos orthotetidinos), o impunctuadas (solo en los más primitivos); conchillas de contorno y perfil variable (especialmente entre los Productida), aunque muy comúnmente plano-convexo a débilmente cóncavo-convexo (en los Strophomenida); charnela estrófica, comúnmente con interárea ventral moderada a alta e interárea dorsal reducida; deltirio y nototirio variablemente cubiertos por pseudodeltidio y quilidio; foramen supra-apical universal, aunque puede perderse en los adultos o en taxones estratigráficamente de menor antigüedad (algunos cementados umbonalmente); espinas tubulares únicamente desarrolladas en los Productida neopaleozoicos; dientes deltidiodontes simples (transversales o en punta) pero a veces atrofiados hasta perderse (como en estrofeodóntidos y productidinos posfamenianos), fosetas dentales por lo común definidas por crestas poco prominentes; bases dorsales de los músculos diductores insertadas sobre la plataforma nototirial o normalmente sobre un proceso cardinal prominente de mor-

fología variada, bases ventrales fijadas lateralmente a las impresiones de los aductores situadas centralmente; raramente con soportes para el lofóforo, ya sea a modo de braquióforos o crestas dorsales sobreelevadas; sistema de canales del manto con vasos genitales sin ramas terminales, a veces solo con canales radiales (pobresamente conocido en grupos de menor antigüedad, Figura 10. 29 H1); larva presumiblemente planctotrófica. Cámbrico Medio-Pérmico, ?Triásico.

Orden Strophomenida

Conchillas inequivalvas, estróficas, con interáreas variablemente desarrolladas, vestigiales o aun ausentes; sin espinas, ni braquidio. Ordovícico-Pérmico.

Suborden Strophomenidina

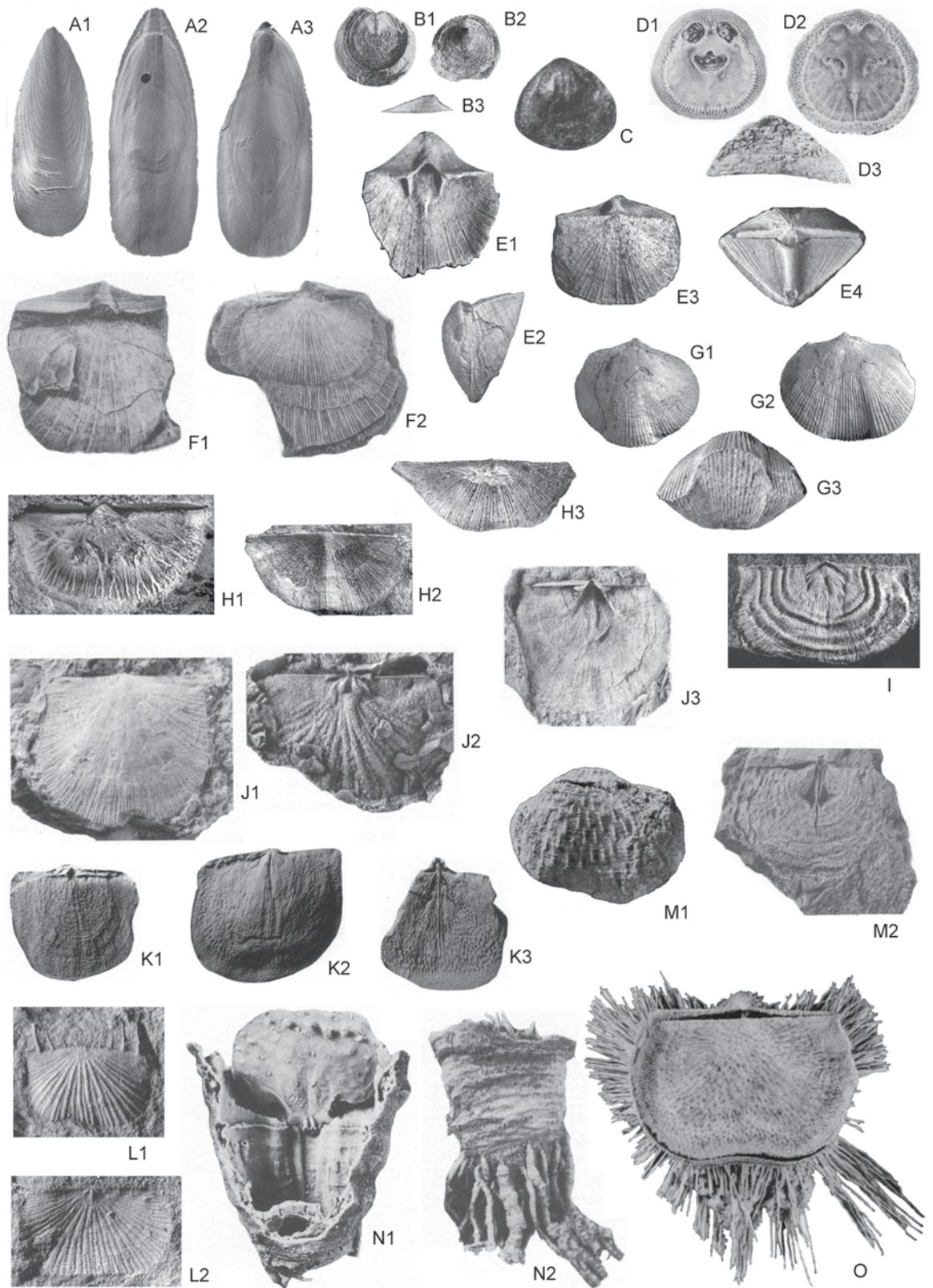
Conchillas pseudopunctuadas; exteriormente con costillas radiales densas y/o constricciones (arrugas) concéntricas; interáreas moderadas a reducidas; proceso cardinal bífido o trifido. Liberosésiles semiinfaunales o epifaunales. Ejemplos argentinos: *Ahtiella*, *Eostropheodonta*, *Castellaroina*, *Leptella*, *Huacoella*, *Sowerbyella*, *Taffia* (Figura 10. 29 H-J). Ordovícico-Carbonífero.

Suborden Orthotetidina

Conchillas ventribiconvexas, plano-convexas o resupinadas; con pseudopuntos sin taléolas, o deflectados hacia afuera (extropunctuados), algunos impunctuados; interáreas y pseudodeltidio bien desarrollados; proceso cardinal prominente, bilobulado a bifurcado; dientes ventrales conspicuos, comúnmente con placas dentales; exteriormente con costillas radiales o arrugas concéntricas. Por lo general cementantes (algunos semiinfaunales hincados). Hay quienes consideran este grupo como un orden independiente. Ejemplos sudamericanos: *Bicuspina*, *Triplesia*, *Streptorhynchus*, *Tapajotia*, *Derbyia*, *Schuchertella* (Figura 10. 29 F, G). Ordovícico-Pérmico.

Orden Productida

Conchillas cóncavo-convexas, plano-convexas hasta cónicas, comúnmente con reborde (*trail*); espinas sobre una o ambas valvas, raramente restringidas a la región cardinal o ausentes; placas dentales ausentes; proceso cardinal prominente bilobulado, con mióforos variados hundidos; crestas braquiales por lo común presentes; canales del manto raramente marcados; pared laminada y pseudopunctuada con taléolas. Ordovícico-Pérmico, ?Triásico.



Suborden Chonetidina

Conchillas típicamente cóncavo-convexas (excepto alguna plano-convexa o resupinada), con interáreas en ambas valvas; pocas espinas tubulares sobre las aristas umbonales ventrales, dirigidas posteriormente; crestas braquiales débiles (o ausentes); exteriormente lisas o con débiles costillas radiales (o comarginales). Epifaunales, posiblemente necto-bentónicos. Ejemplos sudamericanos: *Amosina*, *Chonostrophia*, *Pleurochonetes*, *Notiochonetes*, *Neochonetes*, *Sanjuanetes*, *Chilenoconetes*, *Rugosochonetes*, *Tivertonia* (Figura 10. 29 K, L). Ordovícico Tardío-Pérmico, ?Triásico Temprano

Suborden Productidina

Conchillas con típicas espinas tubulares huecas, invariablemente presentes sobre la valva ventral, y comúnmente también sobre la dorsal; a veces con arrugas concéntricas. Interáreas ausentes o muy reducidas; dentición atrofiada hasta ausente; proceso cardinal dirigido posterior o póstero-dorsalmente (no ventralmente); crestas braquiales reniformes confinadas al sector póstero-mediano. Muy especializados para vida libre semiinfaunal. Ejemplos sudamericanos: *Buxtonioides*, *Costatumulus*, *Linoproductus*, *Piatnitzkya*, *Levipustula*, *Waagenoconcha* (Figura 10. 29 M, O). Devónico-Pérmico, ?Triásico.

Suborden Strophalosiidina

Conchillas con interáreas en la valva ventral o en ambas; generalmente fijos por la ventral; el perfil a veces llega a ser cónico; la dentición puede retenerse o atrofiarse; proceso cardinal

dirigido ventralmente o póstero-ventralmente (nunca dorsalmente); crestas braquiales habitualmente extendidas hasta los márgenes del disco. Bentónicos sésiles, cementantes (o con espinas radicales). Ejemplos: *Heteralosis*, *Cooperina*, *Richthofenia*, *Cyclacantharia* (Figura 10. 29 N). Devónico-Pérmico.

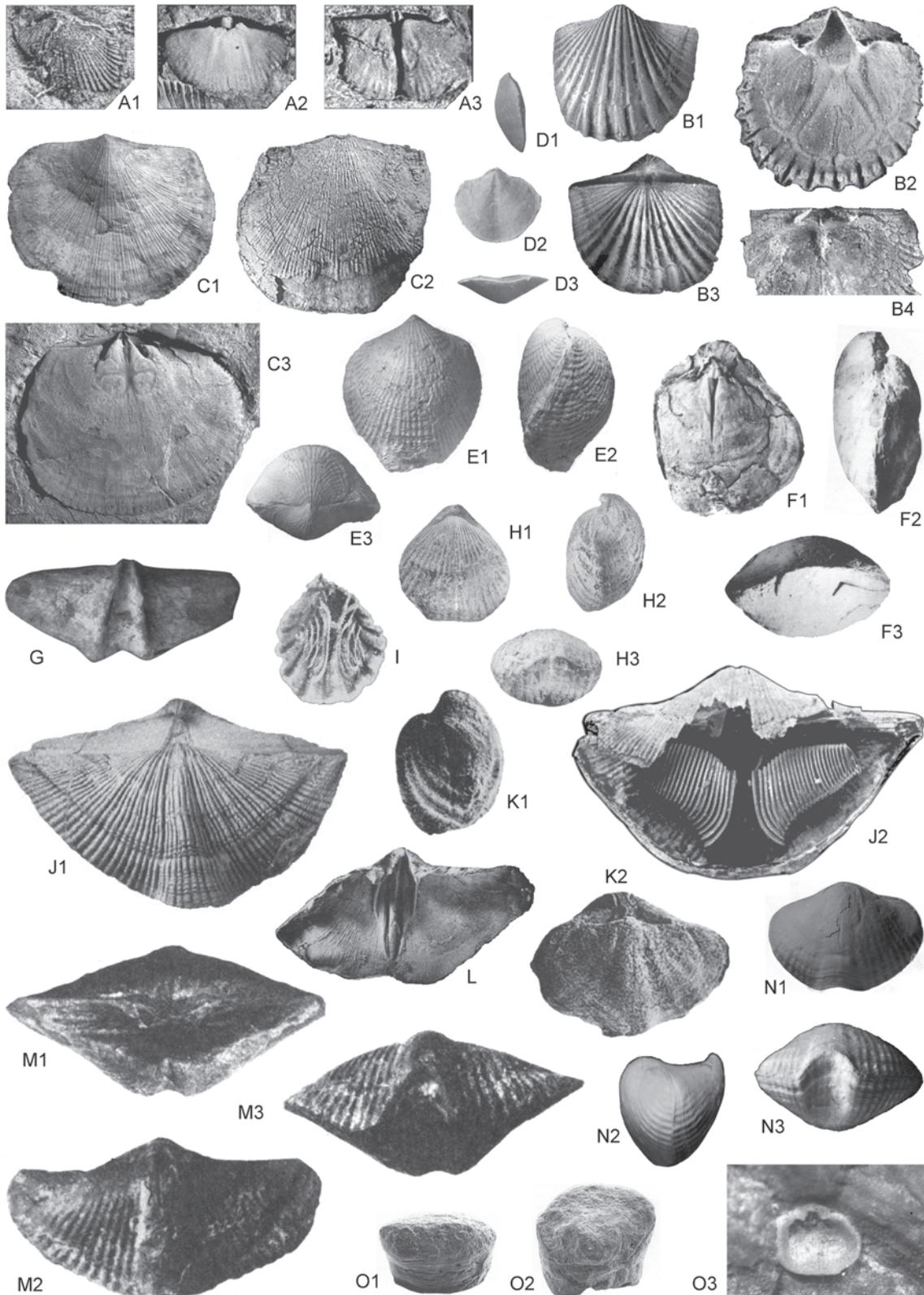
Suborden Lyttoniidina

Conchillas marcadamente inequivalvas, cóncavo-convexas a plano-convexas, con margen charnelar corto; valva dorsal de morfología «aberrante», exterior vestigial, parte interna modificada y expandida en una placa braquial multilobulada peculiar que semeja un lofóforo pticólofo complejo; se aloja dentro de la valva ventral, que carece de interárea, presentando en cambio una solapa posterior reflejada; estructuras de articulación mal definidas; proceso cardinal básicamente bilobulado a veces deformado o anquilosado; sin espinas radicales. Ejemplos: *Leptodus*, *Eolyttonia*. Carbonífero-Pérmico.

Orden Billingsellida

Conchillas cóncavo-convexas a biconvexas, estrólicas, con capa secundaria fibrosa o laminar, impunctuada (o raramente pseudopunctuada); interárea ventral bien desarrollada, con deltirio triangular cubierto por pseudodeltidio convexo complementario del quilidio; dientes deltiodontes con placas dentales diversamente dispuestas; comisura anterior rectimarginada a levemente uniplegada. Ejemplos argentinos: *Atelelasma*, *Martellia*, *Pinatotoechia*, *Tritoechia* (Figura 10. 29 E). Cámbrico Medio-Ordovícico Tardío.

Figura 10. 29. Ejemplos de diversos órdenes de inarticulados y estrofomenados. A. *Glottidia antarctica*, Eoceno, Península Antártica, vistas exterior ventral (1), interior ventral (2) e interior dorsal (3), x 1,5; B. *Orbiculoidea baldisi*, Devónico Inferior, Precordillera de San Juan, vistas interior ventral (1), exterior dorsal (2) y lateral (3), x 1; C. «*Acrotreta*» *iruyensis*, Ordovícico Inferior (Tremadociano), Salta, vista exterior, x 5 aprox.; D. *Crania craniolaris*, Cretácico Superior (Senoniano), Escania, Suecia, vistas interior ventral (1), interior dorsal (2) y lateral (3), x 2; E. *Tritoechia* spp., Ordovícico Medio (Llanvirniano), Precordillera de San Juan, *T. azulensis*, vista interior ventral (1), x 1,5, *T. inaequicostata*, vistas exteriores, lateral (2), dorsal (3) y posterior (4), x 2; F. *Streptorhynchus inaequioratus*, Pérmico Inferior, Precordillera de San Juan, vistas exteriores dorsales (1-2), x 1; G. *Bicuspina riojana*, Ordovícico Superior (Caradociano), Precordillera de San Juan, vistas exteriores, dorsal (1), ventral (2) y anterior (3), x 2; H. *Ahtiella argentina*, Ordovícico Medio (Llanvirniano), Precordillera de San Juan, molde interno ventral, mostrando impresiones vasculares (1), vistas exteriores ventral (2) y dorsal (3), x 2; I. *Leptaena trifida*, Ordovícico Superior (Ashgilliano), Precordillera de San Juan, molde interno dorsal x 2; J. *Castellaroia fascifer*, Silúrico Superior (Ludlow), Precordillera de San Juan, vistas exterior dorsal (1), e interiores dorsal (2) y ventral (3), x 1,5; K. *Rugosochonetes pascualsolei*, Carbonífero (Serpukhoviano-Bashkiriano), Precordillera de San Juan, moldes externo dorsal (1) e internos dorsal (2) y ventral (3), x 2 aprox.; L. *Amosina fuertensis*, Silúrico Superior (Ludlow-Prídoli), Precordillera de San Juan, vistas exteriores ventral (1) y dorsal (2), x 4; M. *Levipustula levis*, Carbonífero (Serpukhoviano-Bashkiriano), Chubut, vista exterior ventral (1) y molde interno dorsal (2), x 1 aprox.; N. *Cyclacantharia kingorum*, Pérmico Medio (Guadalupiano), Texas, EE.UU., valvas silicificadas, mostrando interior ventral y dorsal (1), ventral con frente quebrado, x 1,5, y exterior lateral (2), con espinas radicales, x 1; O. *Waagenoconcha abichi*, Pérmico Superior, Paquistán, valvas silicificadas, vista exterior dorsal mostrando delicadas espinas estabilizantes, x 1,25 (A. tomados de Emig y Bitner, 2005; B. de Méndez-Alzola y Sprechmann, 1972; C. de Castellano, 1964; D. J. N. O. de Williams *et al.*, 1997-2000; E. G. H. I. de Benedetto, 2003; K. de Taboada 2004; 2004; L. de Benedetto *et al.*, 1992; M1. de Amos, 1979; restantes fotos de los autores).



CLASE RHYNCHONELLATA

Conchillas biconvexas, estróficas o astróficas, con capa secundaria fibrosa, impuntuadas o endopuntuadas; articuladas mediante dientes deltoidodotes o cirtomatodotes, con fosetas reforzadas por braquióforos o soportadas por placas fosetales o charnelares, las que pueden converger para formar un septalio o un cruralio; abertura peduncular como deltirio abierto o bien foramen redondeado; áreas cardinales y nototirio por lo común vestigiales o ausentes, aunque amplias en algunos grupos especializados; menos comúnmente, las placas dentales pueden converger para formar una plataforma pósteromediana (espondilio); las impresiones ventrales de los músculos aductores están flanqueadas o rodeadas por las impresiones ventrales de los diductores y ajustores situadas lateralmente; impresiones dorsales de los músculos aductores petaloides o agrupadas y cuadrupartitas; cruras presentes y a menudo prolongadas como espiralios o bandeletas; sistema de canales del manto variable (algunos patrones típicos en Figura 10. 6 E-H); larva planctotrófica en varios grupos primitivos (del Cámbrico), pero lecitotrófica sin conchilla en otros más avanzados (desde el Silúrico en adelante). Cámbrico-Holoceno.

Orden Protorthida

Conchillas pequeñas inequivalvas, ventribiconvexas (a plano- o dorsibiconvexas), estróficas, semicirculares a elongadas transversalmente; crecimiento mixoperiférico en ambas valvas, con deltirio y nototirio abiertos; dientes deltoidodotes rudimentarios, con crestas dentales; pared impuntuada. Ejemplos argen-

tinios: *Skenidiooides*, *Protoskenidiooides* (Figura 10. 30 A). Cámbrico Temprano-Devónico Tardío.

Orden Orthida

Conchillas biconvexas, subequivalvas, semicirculares o semielípticas, estróficas; crecimiento mixoperiférico en ambas valvas; deltirio subapical, comúnmente abierto para el paso del pedúnculo (al igual que el nototirio); dientes simples, deltoidodotes, normalmente con placas dentales; campo muscular ventral impreso; con proceso cardinal simple, pero sin braquidio; exteriormente con costillas radiales abundantes. Epifaunales, pedunculados o libres. Cámbrico Temprano-Pérmico Tardío. La pared impuntuada o puntuada permite reconocer dos subórdenes: Orthidina (Cámbrico Temprano-Devónico Temprano) y Dalmanellidina (Ordovícico-Pérmico Temprano), respectivamente. Ejemplos argentinos: entre los primeros, *Archaeorthis*, *Ffynnonia*, *Monorthis*, *Nanorthis*, *Paralenorthis*, *Kvania* y entre los segundos, *Dalmanella*, *Destombesium*, *Hirnantia*, *Onniella*, *Tissintia*, *Trucizetina* (Figura 10. 30 B, C).

Orden Pentamerida

Conchillas marcadamente inequivalvas y fuertemente biconvexas; impuntuadas; estróficas o astróficas, generalmente línea cardinal corta; lisas o con costillas radiales; plataformas internas para la implantación de los músculos; dientes deltoidodotes; sin braquidio (o muy rudimentario). Pedunculados o de vida libre (semiinfaunal). Cámbrico Temprano-Devónico. Según sean predominantemente estróficos con espondilio sésil, o astróficos con espondilio elevado sobre el septo medio, res-

Figura 10. 30. Ejemplos de diversos órdenes de rhyntonellados predominantemente estróficos. A. *Skenidiooides kayseri*, Ordovícico Inferior (Arenigiano), sistema de Famatina, La Rioja, exterior ventral (1) y moldes internos ventral (2) y dorsal (3), x 4 aprox.; B. *Paralenorthis vulgaris*, Ordovícico Medio (Llanvirniano), Precordillera de San Juan, exteriores ventral (1) y dorsal (3) e interior ventral (2) con impresiones vasculares y dorsal (4), x 3; C. *Hirnantia sagittifera*, Ordovícico Superior (Ashgilliano), Precordillera de San Juan, exteriores ventral (1) y dorsal (2) y molde interno dorsal (3), x 1 aprox.; D. *Australina jachalensis*, Silúrico Superior (Ludlow), Precordillera de San Juan, exteriores lateral (1), dorsal (2) y anterior (3), x 2; E. *Atryparia instita*, Devónico Medio (Eifeliano), Alemania, exteriores dorsal (1), lateral (2) y posterior (3), x 1; F. *Meristelloides riskowskii* Devónico Medio (Eifeliano), Bolivia, exteriores dorsal (1), lateral (2) y anterior (3), x 1 aprox.; G. *Clavigera* sp., Triásico Superior (Noriano-Rhetiano), Atacama, Chile, exterior dorsal, x 1; H. *Homoeospira evax*, Silúrico Medio (Wenlock), Indiana, EE.UU., exteriores dorsal (1), lateral (2) y anterior (3), x 1; I. *Hustedia* sp., Pérmico Inferior, Bolivia, valva silicificada, mostrando interior y braquidio, x 1; J. *Gyospirifer condor*, Pérmico Inferior, Bolivia, exterior dorsal (1) y valvas silicificadas, mostrando interior y braquidio (2), x 1; K. *Tomiopsis harringtoni*, Pérmico Inferior, Sierras Australes de Buenos Aires, exteriores lateral (1) y dorsal (2), x 1,25; L. *Kitakamithyris septata*, Carbonífero (Serpukhoviano-Bashkiriano), Precordillera de San Juan, interior ventral (1), x 1; M. *Septosyringothyris keideli*, Serpukhoviano-Bashkiriano, Precordillera de San Juan, exteriores posterior (1) dorsal (2) y anterior (3), x 0,7; N. *Callospiriferina tumida ericensis*, Jurásico Inferior (Pliensbachiano-Toarciano), San Juan, exteriores dorsal (1), lateral (2) y anterior (3), x 1; O. *Ancorellina ageri*, Jurásico Inferior (Pliensbachiano), Neuquén, vistas externas anterior (1) y posterior (2), ambas x 10, e interior ventral (3) *in situ* sobre coral x 5,5 (A-C, tomados de Benedetto, 2003; D, E, F, H. de Williams *et al.*, 2002; I, J. de Kozłowski, 1914 y de Cooper y Grant, 1976; K-M. de Amos, 1979; 01-2. de Baker y Manceñido, 1997; restantes fotos de los autores).

pectivamente, se reconocen 2 subórdenes: Syntrophiidina (Cámbrico Temprano-Devónico Temprano) y Pentameridina (Ordovícico Tardío-Devónico Tardío). Ejemplos: *Rugostrophia*, *Punastrophia*, *Syntrophia*, *Camerella*, *Sieberella*, *Conchidium* (Figura 10. 31 A, B).

Orden Rhynchonellida

Conchillas biconvexas, astróficas, con umbón ventral rostrado, subcirculares a subtriangulares; habitualmente con pliegue dorsal y surco ventral; área cardinal típicamente reducida, limitada a la valva ventral. Con costillas radiales comúnmente fuertes (aunque a veces finas) o excepcionalmente casi lisas; normalmente impuntuadas; interior ventral típicamente con dientes cirtomatodotes y placas dentales; interior dorsal a menudo con septo medio; solo cruras, lofóforo muy simple, espiralado. Casi siempre epifaunales, con pedúnculo funcional. Ejemplos argentinos: *Ancillotoechia*, *Australocoelia*, *Clarkeia*, *Rostricellula*, *Sanjuania*, *Stenoscisma*, *Furcirhynchia*, *Gibbirhynchia*, *Tetrahynchia*, *Rhynchonelloidea*, *Torquirhynchia*, *Thurmannella*, *Plicirhynchia*, *Patagorhynchia* (Figura 10. 31 C-E). Ordovícico Temprano-Holoceno.

Orden Atrypida

Conchillas fuertemente biconvexas a dorsibiconvexas, normalmente astróficas, impuntuadas; palíntropo pobremente desarrollado o ausente; comisura variable (recta, con pliegue dorsal y surco ventral, o a la inversa); lisos o con costillas radiales más bien delicadas; dientes cirtomatodotes, placas dentales cortas o ausentes; braquidio espiral con los ápices hacia el medio o el dorso. Ejemplos americanos: *Australina*, *Protozyga*, *Atrypa*, *Atryparia* (Figura 10. 30 D, E). Ordovícico Temprano-Devónico.

Orden Athyridida

Conchillas fuertemente biconvexas a ventribiconvexas, astróficas (raramente estróficas); generalmente impuntuadas (en dos subórdenes, en el otro, puntuadas), pueden tener capa terciaria prismática; palíntropo de desarrollo variable, hasta muy reducido; foramen meso-a permesotírido; comisura con pliegue dorsal y surco ventral o casi recta; con costillas radiales (a veces pocas pero fuertes) o bien lisos; dientes cirtomatodotes, con placas dentales (salvo formas derivadas); braquidio espiral con los ápices hacia lados opuestos (o ventrolateralmente como excepción). Pedúnculo funcional (a veces reducido). Ejemplos sudamericanos: *Meristelloides*, *Hindella*, *Clavigera*, *Homoeospira*, y de otros continentes: *Tetractinella*, *Retzia* (Figuras 10. 27 A y 30 F-I). Ordovícico Tardío-Jurásico Temprano.

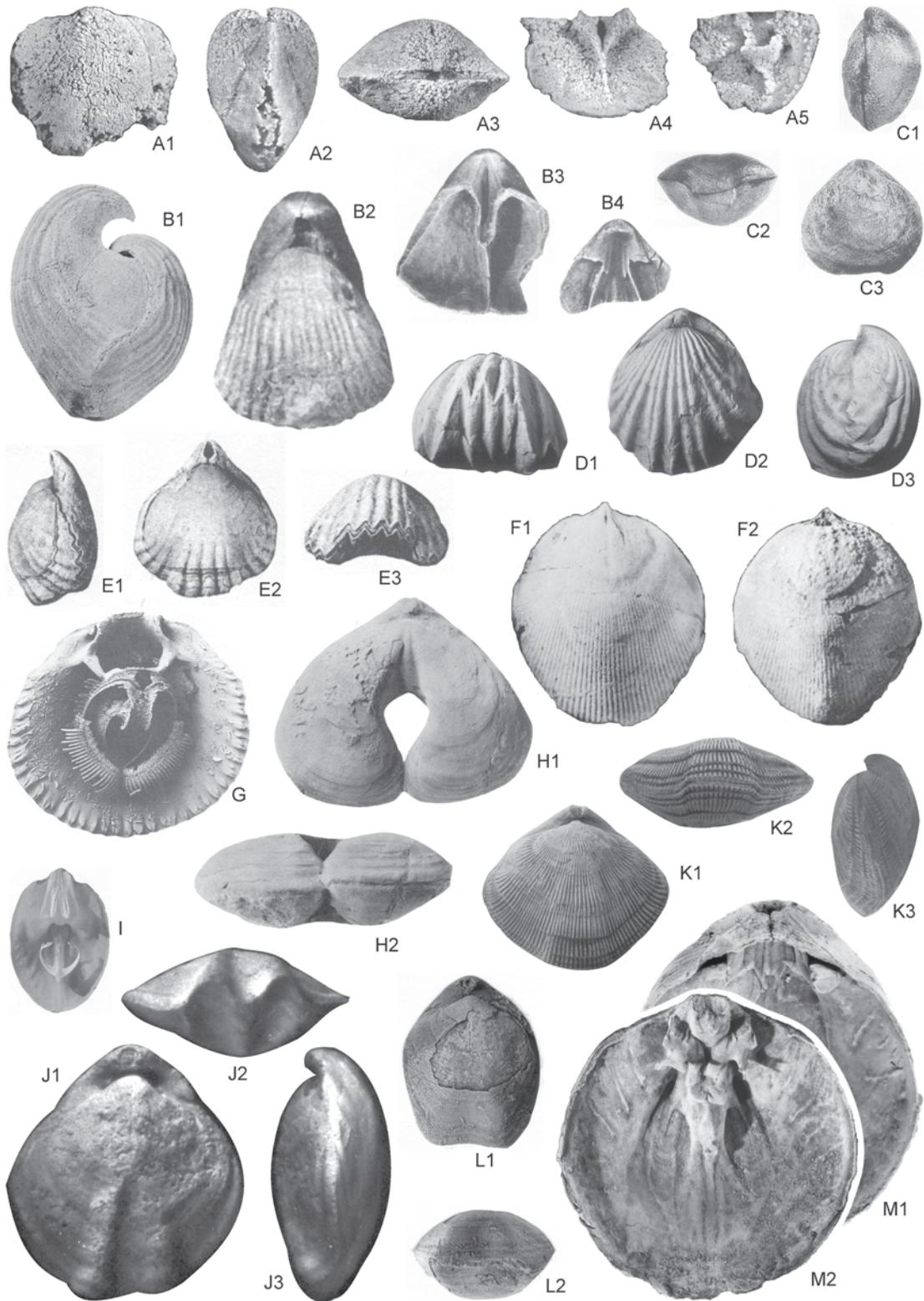
Orden Spiriferida

Conchillas fuertemente biconvexas, estróficas, típicamente alargadas transversalmente; interáreas muy bien desarrolladas, a veces la ventral muy extensa; deltirio triangular con coberturas variadas; pliegue dorsal y surco ventral, flancos con costillas radiales (o casi lisos); dientes cirtomatodotes, con placas dentales presentes o ausentes; braquidio espiral con ápices hacia el ángulo posterior. Pedúnculo inicialmente funcional, solía atrofiarse en el adulto. Ordovícico Tardío-Jurásico Temprano.

Suborden Spiriferidina

Impuntuados. Ejemplos sudamericanos: *Australospirifer*, *Alispirifer*, *Gyospirifer*, *Neospirifer*, *Trigonotreta*, *Tomiopsis*, *Kitakamithyris*, *Torynifer*, *Crurithyris* (Figura 10. 30 J-L). Ordovícico Tardío-Triásico.

Figura 10. 31. Ejemplos de diversos órdenes de rhynchonellados predominantemente astróficos. A. *Syntrophia sanjuanina*, Ordovícico Inferior (Tremadociano), Precordillera de San Juan, exteriores ventral (1), lateral (2) y posterior (3), e interiores dorsal (4) y ventral (5), x 1,5; B. *Conchidium bilocularis*, Silúrico (Wenlock-Ludlow), Gotland, Suecia, exteriores lateral (1), dorsal (2) e interiores ventral (3) y dorsal (4), x 1 aprox.; C. *Sanjuania dorsisulcata*, Carbonífero Inferior (Tournasiano), Precordillera de San Juan, exteriores lateral (1) anterior (2) y dorsal (3), x 1 aprox.; D. *Gibbirhynchia dereki*, Jurásico Inferior (Sinemuriano), Mendoza, exteriores anterior (1), dorsal (2) y lateral (3), x 2; E. *Plicirhynchia plicigera*, Eoceno, Patagonia, Santa Cruz, exteriores lateral (1), dorsal (2) y anterior (3), x 1,5; F. *Pleurothyrella knodi*, Devónico, Bolivia, exteriores ventral (1) y dorsal (2), x 1,2; G. *Terebratulina unguicula*, Holoceno, costa oeste de EE.UU, interior dorsal mostrando cardinalio y espiculación del lofóforo, x 5,5 aprox.; H. *Pygites diphyoides*, Cretácico Inferior (Berriasiano), Francia, exteriores dorsal (1) y anterior (2), x 1; I. *Bouchardia rosea*, Holoceno, Rio de Janeiro, Brasil, interior dorsal mostrando cardinalio y braquidio, x 2; J. *Peristerothyris columbiniformis*, Jurásico Inferior (Pliensbachiano), Neuquén, exteriores dorsal (1), anterior (2) y lateral (3), x 1,5; K. *Ruegenella* sp., Cretácico Superior (Maastrichtiano), La Pampa, exteriores dorsal (1), anterior (2) y lateral (3), x 2; L. *Zeilleria* sp., Jurásico Inferior (Pliensbachiano), Mendoza, exteriores dorsal (1), y anterior (2), x 1; M. *Pachymagas gigantea*, Plioceno, Patagonia, Santa Cruz, interiores ventral (1) y dorsal (2), x 1 (A. tomados de Benedetto, 2003; B, C, E, G, H, I. de Williams *et al.*, 1995, 1997, 2002; F. de Isaacson, 1977; restantes fotos de los autores).



Suborden Spiriferinidina

Puntuados. Hay quienes consideran esta distinción con rango de orden. Ejemplos argentinos: *Spiriferina*, *Callospiriferina*, *Septosyringothyris*, *Zugmayerella* (Figura 10. 30 M, N). Devónico Temprano-Jurásico Temprano.

Orden Thecideida

Conchillas inequivalvas, ventribiconvexas, estróficas; interárea ventral y pseudodeltidio bien desarrollados; generalmente lisas (raramente con ornamentación radial); proceso cardinal prominente; dientes cirtomatodontes, sin placas dentales. Comúnmente tuberculadas internamente y con plataforma muscular ventral; septo medio dorsal simple, dividido o más complejo. Cementantes. Ejemplos: *Thecidellina*, *Lacazella*, *Ancorellina* (Figura 10. 30 O). Triásico Tardío-Holoceno.

Orden Terebratulida

Conchillas inequivalvas, biconvexas, normalmente astróficas, de contorno subcircular a suboval; generalmente lisas (o bien con ornamentación radial), con comisura anterior variable; foramen apical y con placas deltidiales o sinficio; dientes cirtomatodontes, placas dentales presentes o ausentes; braquidio en bandeleta; pared puntuada, pueden tener capa terciaria prismática. Pedúnculo funcional. Devónico Temprano-Holoceno.

Suborden Terebratulidina

Braquidio por lo común corto, deltiforme o acuminado, nunca unido al septo medio (normalmente ausente). Ejemplos: *Gryphus*, *Chlidonophora*, *Nucleata*, *Pygope*, *Pygites*; argentinos: *Cryptonella*, *Scaphiocoelia*, *Pleurothyrella*, *Lobothyris*, *Peristerothyris*, *Telothyris*, *Liothyrella*, *Terebratulina*, *Abyssothyris* (Figura 10. 31 F-H, J). Devónico Temprano-Holoceno.

Suborden Terebratellidina

Braquidio largo, hasta teliforme, vinculado al septo medio dorsal (o a un pilar septal en algún momento de su ontogenia) por uno o dos pares de bandas conectivas (que luego pueden ser reabsorbidas). Ejemplos: *Terebratalia*, *Calloria*, *Cheirothyris*, *Pumilus*, *Fallax*, *Magas*, *Megathiris*, también argentinos: *Terebratella*, *Magellania*, *Bouchardia*, *Zeilleria*, *Ruegenella*, *Iheringithyris*, *Pachymagas*, *Gmelinmagas* (Figuras 10. 27 B y 31 I, K-M). Triásico Temprano-Holoceno.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los braquiópodos fósiles constituyen un grupo particularmente apropiado para el análisis de fenómenos y procesos paleoecológicos, por diversas razones: abundancia en rocas fanerozoicas de casi todas las edades, presencia en diferentes facies sedimentarias, susceptibilidad a las diferencias ambientales, a menudo reflejadas en las sedimentitas portadoras, caracteres esqueletarios capaces de registrar aspectos fisiológicos relacionados con su modo de vida y supervivencia de representantes actuales que proporcionan evidencias cruciales acerca de hábitos tanto esperables como extraordinarios (Ager, 1968).

Se considera que todos los braquiópodos vivos son estenohalinos, y que requieren salinidades normales y estables. A partir de su ausencia en el Mar Báltico (mientras que están bien representados en el Mar del Norte), durante largo tiempo se supuso que los articulados no soportarían salinidades inferiores al 30 ‰, pero se ha comprobado que *Terebratalia* prospera al 19 ‰ en aguas costeras de la Columbia Británica (Canadá). También se conocen excepciones entre los inarticulados, muchos linguloides revelan una tolerancia pasiva (ligada a su modo de vida particular), además de un grado considerable de eurihalinidad fisiológica (como en *Glottidia*). En cuanto a su tolerancia en el pasado, por evidencias indirectas (como las derivadas de las facies sedimentarias y de otros organismos asociados), se infiere la existencia de formas que pudieron haber soportado condiciones hipersalinas (algunos pentaméridos), e hiposalinas (ciertos terebratúlidos y espiriféridos).

Respecto de la temperatura, no se conocen muy bien los rangos de tolerancia térmica de las especies individuales, si bien se advierte que numerosos casos presentan una distribución muy localizada, y muchos soportan aguas frías (0° C) en la actualidad. También se ha señalado que los organofosfáticos están mejor representados en aguas someras intertropicales, mientras que los calcáreos (tanto articulados como inarticulados) son más comunes en aguas templadas, y cuando se presentan en bajas latitudes, lo hacen a mayores profundidades (acompañando la termoclina) o bien su tamaño es muy pequeño (micromórficos). Sin embargo, no siempre habría sido así, ya que durante el Paleozoico se han detectado familias que estuvieron aparentemente restringidas a una franja circuntropical (como los Richthofenioidea arrecifales), y también se han reconocido gradientes de diversidad, con disminución paulatina ha-

cia los paleopolos en el Pérmico. De todos modos, en general el grado de tolerancia de los braquiópodos a las fluctuaciones de salinidad y temperatura, sería menor que el de los bivalvos.

Se ha señalado que los braquiópodos consumen poco oxígeno (los inarticulados menos aún que los articulados). Ello se debería, en parte, al escaso volumen de sus tejidos, pero también a una elevada eficiencia, lo que les ha valido el calificativo de **organismos minimalistas**. Dicho consumo también varía según la dirección de las corrientes, lo cual da lugar a que desarrollen una orientación preferencial del plano comisural, oblicuamente respecto de ellas. Algunos braquiópodos llegan incluso a soportar breve exposición subaérea, y también se ha demostrado experimentalmente, que ciertos terebratulidos son capaces de sobrevivir más de dos semanas en condiciones anóxicas (debiéndose su muerte al envenenamiento por SH_2 acumulado, antes que por asfixia).

La captura de alimentos, como se ha dicho, la realiza el lofóforo, y todos los braquiópodos conocidos son suspensívoros. Dentro de esa gran categoría, se los asimila a suspensívoros por impacto, dado que la estructura colectora es laxa y actúa interceptando las corrientes alimenticias, cuyo flujo laminar minimiza la pérdida de energía por turbulencia. Por un lado, utilizan energía metabólica para que los cilios laterales de los tentáculos generen débiles corrientes internas, pero, siempre que pueden, los braquiópodos epifaunales además, se orientan de manera que la hidrodinámica del régimen de flujo ambiental incrementa la acción ciliar, y se evita la recirculación de agua ya filtrada. El desarrollo de surco y pliegue medianos en cada valva contribuye a una separación efectiva de corrientes inhalantes y exhalantes.

Una ventaja de los braquiópodos, con relación a la efectividad de un órgano filtrante de malla fija (como la lamelibranquia de los bivalvos), es que gracias a su lofóforo laxo, y a la capacidad de selección de sus cilios frontales, pueden manipular (o dejar pasar de largo) partículas inorgánicas indeseadas, sin que se congestione y obstruya la estructura.

De todos modos, los braquiópodos viven típicamente en aguas límpidas y la velocidad de depositación de sedimentos de grano fino constituye un factor limitante importante, ya que solo los linguloideos son capaces de soportar eventos de sedimentación catastrófica.

Aunque la fijación mediante pedúnculo otorga una resistencia a la tracción equivalente a la del biso para los bivalvos, presenta la clara

desventaja que, una vez desprendido del sustrato no puede volverse a adherir al mismo. Aunque el desprendimiento en sí no sea una causal directa de muerte (se ha visto que sobreviven en acuario), una conchilla libre, sometida a movimientos de bamboleo y rodamiento, es incapaz de evitar que ingrese sedimento al entreabrir sus valvas. Ello ha restringido notoriamente la colonización de ambientes de alta energía hidrodinámica, salvo algunos inarticulados patelliformes cementantes, puesto que los pedunculados solo llegan a estar presentes en microhábitats protegidos, más calmos, enclavados en un entorno de aguas agitadas. Con respecto a la batimetría, las especies actuales son más abundantes sobre las plataformas continentales, siendo escasas aquellas que habitan la franja intermareal (caso de muchos linguloideos en Asia, Australia o América del Norte, o de algunos Rhynchonellida y Terebratulida en Nueva Zelanda). En ambientes epíricos del Mediterráneo, se ha comprobado que la zonación batimétrica de poblaciones de *Gryphus vitreus* responde a una combinación del grado de pendiente de la plataforma y las velocidades de corrientes del fondo. Hay además especies batiales (que viven sobre el talud) y algunas estrictamente abisales (registradas entre los 3500 y 6200 m de profundidad), pero no se conoce ninguna hadal. En relación con el pasado, se advierte que, en conjunto, los braquiópodos articulados han disminuido su frecuencia en las comunidades de aguas someras desde fines del Paleozoico y Mesozoico (sirviendo como ejemplo los representantes del orden Rhynchonellida). Dicho desplazamiento hacia sitios con menor competencia (profundidades oceánicas, cavernas submarinas), es atribuible al efecto de la revolución marina mesozoica (con durófagos más eficaces), de modo que los braquiópodos fueron progresivamente reemplazados por organismos mejor adaptados para vivir en fondos blandos (como los bivalvos sifonados).

La relación con el sustrato es de suma importancia, pues se considera que el amplio espectro de morfologías esqueléticas desarrolladas a partir de un plan bivalvado básico, relativamente simple, a lo largo de la historia evolutiva del phylum, refleja una diversidad de soluciones adaptativas para habitar de modo fijo o libre, ya sea sobre el sustrato o dentro del sedimento (Figuras 10. 32 y 33).

La casi totalidad de los braquiópodos vivientes son eminentemente bentónicos, constituyendo una rara excepción alguno pelágico (como el inarticulado *Pelagodiscus*). En general, las larvas son rugofílicas y fotonegativas, y

habitualmente se fijan sobre una variada gama de sustratos, tales como rocas, clastos, restingas, conchillas, otros organismos (ya sea congéneres o bien bivalvos, tunicados, briozoos, escafópodos, gastrópodos, sabeláridos, etc.), además de objetos artificiales (botellas, ánforas, piezas de mármol, cubiertas de caucho, etc.), y muy excepcionalmente, incluso en sedimentos pelíticos inconsolidados.

Entre los de hábito epifaunal fijo (**fixosésiles**), la inmensa mayoría corresponde al pedunculado simple o **plenipedunculado**, característico de los Rhynchonellida, Terebratulida y Discinoidea actuales (además muchas formas fósiles, Figuras 10. 32 A y 33 B2), siendo más raro el **rizopedunculado**, cuyo pedúnculo con delgadas prolongaciones como raicillas les permite arraigarse en fangos abisales con foraminíferos (ciertos Terebratulida como *Chlidonophora* o *Abyssothyris*, Figura 10. 32 B); en ambos casos el modo de vida se correlaciona con un foramen bien desarrollado. Un grado de fijación al sustrato más íntimo y permanente lo constituyen los **cementantes**, ya sea que se adhieran directamente por toda su valva ventral (como los Craniida, Figura 10. 32 C), o por la región umbonal ventral (como los Thecideida, Figura 10. 30 O3), a veces con la presencia suplementaria de espinas radicales (muchos estrofalosiidinos, incluyendo *Richthofenia* y *Cyclacantharia*, Figuras 10. 29 N y 32 D) o de perforaciones cosquinoideas (entre los orthotetidinios, Figura 10. 32 E); la atrofia temprana del pedúnculo queda reflejada en la ausencia de abertura peduncular. En otros casos, el sostén efímero que brindaba un pedúnculo juvenil emergente a nivel supraapical, era luego reemplazado por el desarrollo de **espinas umbonales convergentes** que, al abrazarse a algún elemento subcilíndrico apropiado (como la columna de algún pelmatozoo), permitían a ciertos productidinos sobreelevarse considerablemente respecto de la interfase agua/sedimento (Figuras 10. 19 F, G y 32 F)

Dentro de la categoría epifaunal, también pudieron llevar vida libre (**liberosésiles**), descansando sencillamente apoyados o **posados** sobre la superficie del fondo. Algunos rasgos adaptativos para tal modo de vida, dignos de mención, serían: el desarrollo de un área cardinal ventral muy alta y casi plana, ampliando la base de sustentación para conservar la comisura subperpendicular al fondo (*Syringospira*, *Mediospirifer*, *Cyrtina*, Figuras 10. 32 G y 33 B4), o de extremos laterales mucronados (extensiones agudas, más o menos largas) que contribuyeron a la estabilización con igual actitud (*Mucrospirifer*, *Eleutherokomma*, Figura 10. 32

H), o de contrapesos que ayudaran a mantener la comisura subparalela al sustrato pero separada de éste (estrofomenidinos no geniculados y unos pocos terebratulidos, habitantes de fangos, Figuras 10. 32 I y 33 B1). Quizás un grado mayor de independencia respecto del sustrato (**hemisésil nectobentónico**) pudo haber sido alcanzado por numerosos chonetidinos: sus valvas delgadas livianas, el perfil longitudinal hidrodinámico, la posesión de peculiares espinas huecas proyectadas desde el margen posterior podrían haber significado un hábito **hidroeyectante** (Figura 10. 32 J, K), mediante la expulsión de chorros de agua por contracción rítmica alternante de músculos aductores y diductores (según la interpretación de Rudwick, 1970). Tratándose de un grupo extinto, ello se ha inferido por analogía con bivalvos pectínidos, aunque no todos los autores adhieren a esa imaginativa propuesta.

Formas de vida libre se conocen además dentro de la categoría semiinfaunal, a menudo **posadas** en el fondo, semihundidas, pero conservando la porción funcional de la comisura por encima del sustrato blando. Entre las estrategias más comunes se contarían: morfología cóncavo-convexa, con perfil longitudinal geniculado y contorno semicircular (como *Rafinesquina*) que permitía la subsistencia en fangos arcillosos tixotrópicos, saturados de agua (Figura 10. 32 L); morfología plano-convexa a cóncavo-convexa, suplementada por espinas estabilizantes, tubulares, proyectadas desde la valva ventral en todas direcciones, ofreciendo resistencia al hundimiento al distribuir la presión sobre un área mayor y proporcionarles anclaje en sustratos inconsolidados de grano fino (como la mayoría de los productidinos, Figuras 10. 29 O y 32 M); morfología subesférica, con ambas valvas muy globosas, umbón fuertemente curvado apuntando hacia abajo, foramen fuertemente reducido, capacitados para permanecer semiinmersos con el plano comisural subperpendicular al sustrato (típico de Pentamerida, y excepcional entre algunos Rhynchonellida y Terebratulida, Figuras 10. 32 N y 33 B3). Otros braquiópodos habrían desarrollado un modo de vida **hincados**, subverticalmente en el sedimento, mediante sus valvas ventrales muy alargadas, subpiramidales o cónicas, con las dorsales operculiformes (como *Onychotreta*, *Gemellaroiia*, o *Cyndalia*), guardando analogía con los bivalvos pínidos (Figura 10. 32 O).

La categoría infaunal fue alcanzada en plenitud solo por algunos inarticulados, entre ellos los linguloideos, que presentan adaptaciones peculiares como: largo pedúnculo celomado,

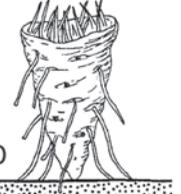
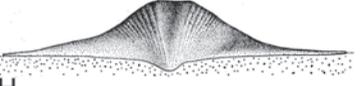
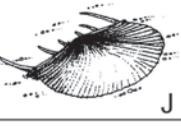
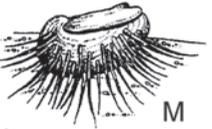
BENTÓNICOS	EPIFAUNALES	FIXOSÉSILES (FIJOS)	Pedunculados	plenipedunculados	A 	B 
				rizopedunculados		
			Cementantes	por valva ventral	C 	D 
				con espinas radiciformes		
				con perforaciones cosquinoideas	E 	F 
			Espinass umbonales convergentes			
	LIBEROSÉSILES (LIBRES)	Posados o Apoyados	sobre área cardinal	G 		
			extremos laterales mucronados	H 		
			comisura subhorizontal	I 		
	HEMISÉSILES	Nectobentónicos	hidroeyectantes	J 	K 	
SEMI-IFAUNALES	LIBEROSÉSILES (LIBRES)	Posados	cóncavo-convexos	L 	M 	
			anclados con espinas estabilizantes			
		subesféricos	N 	O 		
Hincados						
IFAUNALES	SEDENTARIOS O HEMISÉSILES	con pedúnculo inerte (cuasi-ifaunales)		P 	Q 	
		con pedúnculo celomado				

Figura 10. 32. Principales formas de vida de los braquiópodos y su relación con el sustrato (adaptado de varias fuentes).

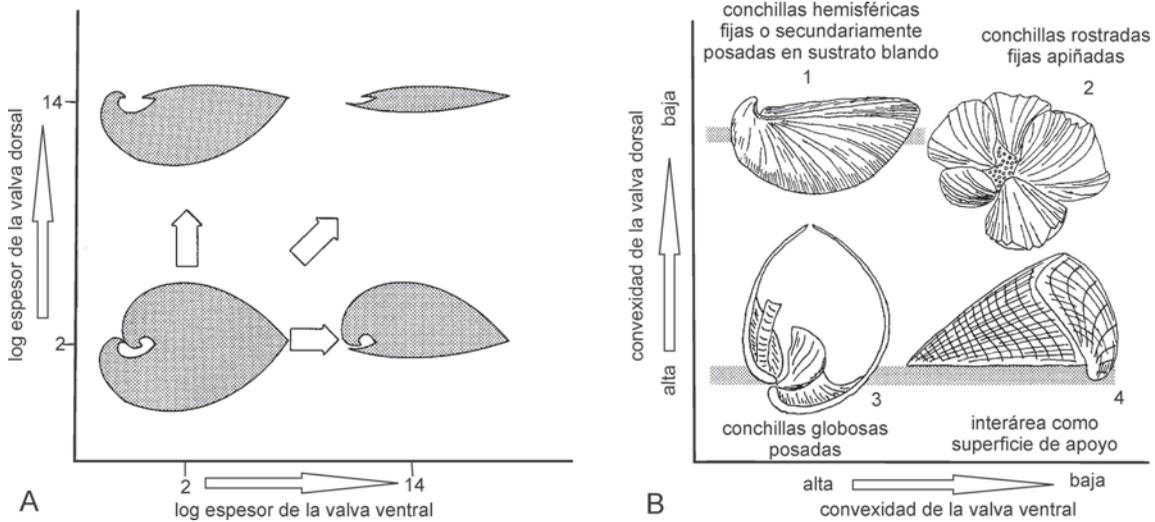


Figura 10. 33. Estrategias de estabilización de la conchilla en relación con el morfoespacio teórico. A. ejemplos de morfologías hipotéticas (generadas por computadora); B. distribución de cuatro configuraciones características (con distintas combinaciones de convexidad valvar), correspondientes a (1) un Terebratulida liberosésil con comisura subhorizontal (*Magas*), (2) un Rhynchonellida epifaunal plenipedunculado (*Rhynchotrema*), (3) un Pentamerida semiinfaunal subesférico (*Sieberella*) y (4) un Spiriferida epifaunal liberosésil apoyado sobre su área cardinal (*Syringospira*) (tomado de McGhee, 1980).

vermiforme, altamente contráctil, emergiendo posteriormente entre ambas valvas, las cuales son delgadas y subequivalentes; setas marginales densas, las anteriores más largas, que se reúnen para formar seudosisifones (dos inhalantes laterales y uno exhalante central); musculatura compleja que les permite mover las valvas a modo de tijera para penetrar a través del sedimento en caso de exhumación u obrupción; de tal manera son capaces de recuperar su posición vital activa, dentro de una excavación elongada, con el eje ántero-posterior subvertical, y el extremo frontal de las setas enrasado con (o apenas asomando de) la interfase agua/sedimento (Figura 10. 32 Q). Para hacer frente a circunstancias adversas del medio, también pueden reaccionar cerrando herméticamente sus valvas y retrayéndose hasta ocupar temporariamente una ubicación pasiva intermedia algo más profunda. Dichas habilidades se encontraban presentes ya en los representantes cámbricos del grupo, y habrían contribuido a su pancronismo (valiéndoles el mote de «fósiles vivientes» con que se los suele ver calificados en diversas publicaciones, véase Emig, 1983).

Entre los articulados, el mayor grado de inmersión en el sustrato se ha detectado en ciertos terebratellidinos **cuasi-infaunales** con pedúnculo inerte, cuya valva ventral subcarenaada se orienta hacia arriba y posee un umbón con forma de embudo que se proyecta hacia abajo, el plano comisural se dirige oblicuamen-

te dentro del sedimento bioclástico de grano grueso, al igual que el pedúnculo semirígido en forma de vara, provisto distalmente de algunos cortos procesos, maniobrado interiormente por músculos especializados, implantados en un robusto cardinalio. Tales características dotan al organismo de cierta motilidad, al valerse del pedúnculo a modo de pértiga para lograr desplazamientos ascendentes limitados (ejemplificado por *Anakinetica*, Figura 10. 32 P, y quizás también *Bouchardia*).

LOS BRAQUIÓPODOS Y SUS SIGNOS DE ACTIVIDAD

Dado el carácter predominantemente sedentario de los braquiópodos, las estructuras biogénicas generadas por ellos sobre sustratos sedimentarios son bastante escasas. Las formas infaunales de inarticulados pueden dejar típicas excavaciones subperpendiculares a la estratificación, denominadas *Lingulichnus* (o su sinónimo *Lingulichnites*), con su parte superior en forma de lengua y un sector basal tubiforme, de menor diámetro (Hakes, 1976; Szmuc *et al.* 1976). Por su parte, los articulados fijos por el pedúnculo a conchillas u otros sustratos duros suelen producir, mediante el extremo papiloso, una marca característica compuesta por hoyuelos submicroscópicos dispuestos radialmente, llamada *Podichnus* (Bromley y Surlyk, 1973).

PALEOBIOGEOGRAFÍA

El conocimiento de las faunas sudamericanas de braquiópodos cámbricos es un tanto precario como para generalizaciones paleogeográficas significativas.

El Ordovícico marcó un momento de auge de los braquiópodos, cuyos patrones de distribución paleobiogeográfica a nivel global, y en relación con las reconstrucciones paleocontinentales, son bien conocidas (Williams, 1973; Harper y Sandy, 2001). A nivel local, Benedetto (2003), reconoció las afinidades laurénticas de las faunas precordilleranas y célticas de las famatinianas.

El Silúrico representó un período de provincialismo relativamente bajo para los braquiópodos a nivel mundial, con predominio de faunas cosmopolitas, si bien diversos autores han reconocido un cierto grado de endemismo wenlockiano-ludloviano para las altas paleolatitudes evidenciado por la fauna de *Clarkeia*, base de un biocorema (provincia o reino) afrosudamericano (ex provincia «malvinocáfrica silúrica»), que abarcó las cuencas epicratónicas andinas (del Lago Titicaca al sur), además de cuencas intracratónicas amazónicas y del noroeste de África, y persistió hasta el Lochkoviano temprano (Berry y Boucot, 1972; Boucot y Johnson, 1973; Cocks y McKerrow, 1973; Benedetto y Sánchez en Copper y Jin, 1996; Boucot y Blodgett en Brunton *et al.*, 2001).

El Devónico significó otro intervalo de apogeo, en el cual se acentuó el provincialismo de los braquiópodos desde el Pragiano al Emsiano a escala global, reconociéndose varias provincias: la Renana y la Tasmaniana se habrían ubicado en proximidades del paleoecuador, la Uraliana al norte, y las Appalachiana y Malvinocáfrica al sur del mismo. En el ámbito sudamericano, se registró la máxima diferenciación de la provincia Malvinocáfrica (*sensu* Richter, elevada a reino por autores más recientes), que abarcó faunas de Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay, cuenca de Paraná (Brasil), islas Malvinas, Antártida, Sudáfrica, Ghana, Guinea y Sahara central, es decir, ocupó áreas peripolares australes en tiempos emsianos tempranos, mientras que con posterioridad, tal provincialismo (de límites fluctuantes) tendió a disminuir alcanzándose elevados niveles de pandemismo en el Famenniano (Cocks y McKerrow, 1973; Boucot, 1974).

Para los tiempos neopaleozoicos, desde los estudios de Amos (1979) y Amos y Sabbatini (1969) se han advertido marcadas similitudes faunísticas con Australia. En un contexto paleobiogeográfico global, se cuenta con el esquema provincial delineado por Archbold

(1983, y posteriormente desarrollado por él con diversos colaboradores) para el reino Gondwánico. Dentro de éste, se distinguen las provincias Austrazéana (este de Australia, Tasmania, Nueva Zelanda) y Westraliana (oeste y noroeste de Australia) sobre el Gondwana oriental, y en el occidental, la Andina (Precordillera argentina, Chile, Bolivia, Perú) y la Paratina (Sierras Australes, sur del Brasil, Sudáfrica). Un análisis aplicando técnicas numéricas computarizadas a la distribución de géneros de braquiópodos en el Pérmico de América del Sur, ha revelado heterogeneidad entre las faunas andinas del norte y del sur (Hanger en Copper y Jin, 1996; Harper y Sandy, 2001).

Luego de la dramática extinción masiva de fines del Pérmico, el registro de faunas marinas triásicas sudamericanas es muy limitado (Sandy, 2001) y confinado a pocas localidades de Chile, Perú, Colombia, y en Argentina solo se conocen braquiópodos en depósitos retianos del sudoeste de la provincia de Mendoza. Analizadas en el contexto paleobiogeográfico mundial bosquejado por Dagys (1993), las faunas noriano-retianas de Chile-Argentina muestran características Maorianas (es decir, Noteles), en tanto las Pacífico-orientales estarían representadas en Perú, y en Colombia ya aparecen influencias tethyanas-perigondwánicas (Manceñido, 2002).

Durante el Jurásico, la región andina jugó un papel pivotante entre las faunas de altas latitudes y las de Europa, donde los reinos Boreal y Tethyano estaban bien diferenciados ya en tiempos eojurásicos (Ager, 1973). Las faunas de braquiópodos hettangiano-sinemurianas del oeste argentino, un tanto empobrecidas, revelan afinidades con especies maorianas y se tornan más diversas en el Pliensbachiano, cuando denotan estrechas relaciones con taxones celto-suabos. Las vinculaciones translongitudinales australes a través del Paleopacífico pudieron verse favorecidas por rutas migratorias disponibles bordeando la periferia del Gondwana, aunque también debió tener lugar cierta dispersión translatitudinal a lo largo del Pacífico oriental. En determinados momentos, como el Pliensbachiano temprano y el Toarciano temprano, se han evidenciado marcadas afinidades con faunas de braquiópodos bien representadas en la península Ibérica y Provenza, que en algunos casos se extendieron hacia los Cárpatos-Balcánides, o al norte de África. Para explicar tales vías de intercambio (entre el Pacífico oriental y el Tethys occidental) se ha invocado la existencia de una conexión marina somera intermitente denominada **Corredor Hispánico**. Durante el

Jurásico Medio y Tardío, en el hemisferio norte se mantuvo la distinción entre faunas tethyanas y boreales, diferenciándose mejor las etiópicas sobre el margen meridional del mar de Tethys. El grueso de los braquiópodos aalenianos y bajocianos de los Andes presenta afinidades genéricas con los del oeste de Europa (Tethys septentrional), además de ciertos componentes endémicos. Para el Bathoniano y Calloviano, persistieron las afinidades genéricas con faunas del Tethys septentrional, en tanto se incorporaron géneros también representados en el Tethys meridional (Manceñido, 2002).

El registro de braquiópodos cretácicos sudamericanos es bastante escaso, y por lo que se conoce para el Cretácico Temprano de Argentina, Chile y Colombia, además de géneros pandémicos se advierten elementos con afinidades tethyanas, circumpacíficas y posiblemente también australes incipientes. Para el Cretácico Tardío, los géneros registrados en Colombia, noreste del Brasil y norte de Patagonia revelan vinculaciones con faunas de Europa y Asia central, probablemente favorecidas por la apertura y progresivo ensanchamiento del Atlántico sur; en tanto pueden detectarse indicios de la provincia Circun-Indo-Atlántica en Antártida y quizás hasta en Patagonia austral (Manceñido, 2002).

En el Cenozoico, las faunas del hemisferio austral se caracterizaron por el gran desarrollo de los Terebratellidae y Bouchardiidae (Sandy, 2001). Ambas familias estuvieron bien representadas en Patagonia, desarrollando un considerable grado de endemismo a nivel genérico. Las relaciones entre las faunas terciarias de braquiópodos de América del Sur, Antártida, Nueva Zelanda y Australia ameritan estudios adicionales. De hecho, la incidencia de importantes acontecimientos geológico-oceanográficos, como el establecimiento de la corriente circunantártica (a mediados del Oligoceno, hace unos 30 m.a.) ha sido crucial (Manceñido y Griffin, 1988). Como producto de su influencia, se ha advertido una retracción progresiva hacia el norte en la distribución de ciertos géneros termosensibles, como *Bouchardia* y *Glottidia*.

En los mares epicontinentales de Argentina están actualmente representados los géneros *Novocrania*, *Terebratella*, *Magellania*, *Aneboconcha*, *Liothyrella*, *Terebratulina*, *Platidia*, *Eucalathis*, *Goniobrochus*. En aguas antárticas y subantárticas se registran además *Compsothyris*, *Macandrevia*, *Platidia*, *Syntomaria*, *Dyscritosia*, *Acrobrochus*, *Abyssothyris*, *Cryptopora* (Cooper, 1982; Roux y Bremec, 1996; etc.).

BIOESTRATIGRAFÍA

Es sabido que los braquiópodos, al igual que otros organismos bentónicos, suelen ser también útiles, a escala local y regional, como fósiles guías y para correlaciones estratigráficas, resultando apropiados bajo ciertas circunstancias, como en algunas facies marinas donde otros indicadores bioestratigráficos de mayor resolución pueden escasear o estar ausentes. En territorio argentino, se han propuesto biozonaciones formales para los siguientes intervalos: Cámbrico-Ordovícico, Silúrico, Carbonífero-Pérmico, Triásico Tardío-Cretácico Tardío.

El creciente conocimiento de las faunas del Paleozoico Temprano, desde los clásicos aportes de Castellaro (1964, 1967), ha dado lugar a la proposición de esquemas de zonación para determinadas épocas y áreas. Tomando en cuenta elementos faunísticos relevantes como los órtidos, protórtidos, estrofomenidinos y billingséllidos, se han distinguido hasta una docena de zonas o asociaciones características para los lapsos Ordovícico Temprano a Tardío cuspidal de Precordillera y Cámbrico Tardío a Ordovícico Tardío basal del noroeste argentino (Benedetto 2002, 2005; etc). Mientras que, para el Silúrico precordillerano, se han denominado dos zonas, mayormente sobre la base de representantes de los órdenes Rhynchonellida, Atrypida y Strophomenida, de acuerdo a Amos (en Berry y Boucot, 1972).

Las bases de la bioestratigrafía del Paleozoico Superior de Argentina, fundamentada en los braquiópodos, fueron establecidas también por Amos (1964, 1981) y en Amos y Roller (1965), continuándose con diversas contribuciones de sus discípulos, que posibilitan la discriminación de una serie de biozonas, dentro del intervalo Carbonífero-Pérmico Temprano, tanto en Precordillera como en la cuenca Tepuel-Genoa, basadas principalmente en productidinos y chonetidinos, con el auxilio de orthotetidinos, rhynchonéllidos, espiriféridos (*s.l.*); si bien existen ciertas divergencias de opiniones en cuanto al alcance y equivalencia temporal en detalle de las unidades locales con la escala internacional, su utilidad es innegable, y algunos autores las combinan con datos de moluscos (Simanauskas y Sabattini, 1997; Taboada, 1997, 2004; etc.).

Para el Mesozoico, a partir de la biozonación con braquiópodos elaborada para el Jurásico Inferior de la cuenca neuquina por Manceñido (en MacKinnon *et al.*, 1990), se ha ido ampliando el esquema zonal (cuya aplicabilidad es extensible a comarcas vecinas, como Patagonia o los Andes chilenos) para abarcar también te-

renos infra- y suprayacentes. Los grupos más importantes utilizados para tal fin son los Rhynchonellida y los terebratulidinos, complementados a veces por algunos terebratellidinos y aun espiriferinidinos. Las unidades bioestratigráficas reconocidas en la sucesión comprenden una restringida al Triásico cuspidal, quince distribuidas a lo largo del Jurásico y un par más en el Cretácico (Riccardi *et al.* 2000, 2004).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Los braquiópodos se cuentan entre los primeros metazoos y son los primeros lofoforados que aparecen en el registro paleontológico. A pesar de la intensa búsqueda en depósitos Vendianos de diversas regiones del mundo, no se han encontrado braquiópodos fósiles anteriores al Cámbrico Temprano (Tommotiano), y todos los presuntos registros precámbricos son considerados altamente dudosos (Rowell, 1971).

En el enfoque tradicional, se concibe que los braquiópodos habrían evolucionado a partir de un ancestro lofoforado precámbrico, tipo forónido. Es decir un celomado trisegmentado, con protosoma poco desarrollado (que se fue atrofiando), un par de metanefridios, un tracto digestivo recurvado con el ano por fuera de un lofóforo con una sola hilera de tentáculos dispuestos en anillo alrededor de la boca (ubicada centralmente), y con larva presuntamente planctotrófica. Mediante un interesante análisis de las interdependencias biomecánicas, se ha modelado un desarrollo secuencial gradual de estadios funcionalmente viables, cuyos orígenes se remontan hasta un antecesor annelideano provisto de sistema hidráulico metamérico, pasando por un estadio tipo forónido (con pérdida de metamería posterior y desplazamiento del ano anteriormente), seguido de otras etapas transicionales hipotéticas que incorporan sucesivamente un repliegue periférico anterior (marginado con setas) donde retraer la corona de tentáculos, el desarrollo de ranuras laterales (para mejorar el flujo), y finalmente, la adquisición de un par de valvas, generándose así un braquiópodo inarticulado tipo linguloideo; de allí en más, su transformación en un articulado requiere un desarrollo creciente de las interáreas, de una bisagra fija (dientes y fosetas), migración hacia atrás y simplificación de la musculatura para apertura y cierre de las valvas, liberando así mayor espacio interior para el lofóforo (Gutmann *et al.*, 1978). Sin embargo, el planteo de Nielsen (1995), que quizás muy precozmente en la filogenia, la embriogénesis del braquiópodo prototípico

haya experimentado una flexura transversal al medio, de modo que la valva braquial sería homóloga de la mitad ántero-dorsal, y la peduncular lo sería de la mitad póstero-dorsal de sus ancestros, merece ser tenido en cuenta. Ello hasta podría conciliarse con las modernas evidencias genómico-moleculares (que señalan afinidades estrechas con moluscos dentro de los protostomados), en cuyo caso, ciertas formas basales enigmáticas del Cámbrico (como *Mickwitzia*), admitirían ser interpretadas como «eslabones perdidos» de un remoto vínculo con moluscoides primitivos (como tommótidos o coeloescleritóforos). Además, si se considera que los forónidos (cuya simpleza podría ser derivada, en vez de primaria) estarían más estrechamente emparentados con los braquiópodos linguliformes que con los rhynchonelliformes, y se evalúa seriamente la posibilidad de que en los orígenes las valvas puedan haber sido construidas por aglutinación, es evidente que subsisten todavía numerosas facetas controvertidas a ser compatibilizadas previo a lograr integrar una hipótesis unificada satisfactoria.

En todo caso, el registro refleja que la radiación cámbrica del phylum, tal vez producto de condiciones ecológicas con presiones de selección muy bajas, parece haber sido bastante abrupta, e involucrando una disparidad estructural importante (Figura 10. 28), aunque pocas de esas formas tan divergentes hayan sido numéricamente abundantes, y varias de ellas se extinguieran tempranamente en el Paleozoico.

Salvo contados planteos de una posible derivación polifilética a partir de más de un ancestro desprovisto de conchilla, actualmente existe un amplio consenso para considerar a los braquiópodos como un grupo mono- y holofilético (Williams y Hurst, 1977; Dutro y Boardman, 1981; Rowell, 1982). Se han realizado desde entonces diversos análisis filogenéticos, considerando como grupo externo a los forónidos (agregando a los briozoos, a veces), los cuales han servido para evidenciar que la falta de articulación representaría un rasgo plesiomórfico, y los inarticulados (a diferencia de los articulados) constituirían un agrupamiento parafilético (Rowell, 1982; Calzada, 1986; Carlson en MacKinnon *et al.*, 1990; Popov *et al.*, 1993; Holmer *et al.*, 1995; Carlson y Leighton en Brunton *et al.*, 2001, etc.). Sin embargo, los distintos cladogramas obtenidos no necesariamente coinciden internamente (hasta alguno muestra inarticulados monofiléticos), de modo que las relaciones entre los principales grupos difieren en detalle según los autores

(Figura. 10. 34). Varias de esas diferencias o indefiniciones se relacionan con la selección de caracteres utilizados (e influencia de aquellos no preservables en el registro fósil), y con la evolución en mosaico que habrían experimentado los grupos representados en la radiación del Paleozoico Temprano, e involucrados en la transición inarticulados/articulados. Así, por ejemplo, los Acrotretida han sido redefinidos (restringiéndolos a formas extintas, organofosfáticas, con valva ventral subcónica y dorsal con septo medio) y separándolos netamente de otros inarticulados con crecimiento holoperiférico, como los Discinoidea (organofosfáticos), los Craniida y los Craniopsida (ambos calcáreos); algo análogo ha ocurrido con los Obolellida (que son calcíticos y pueden llegar a desarrollar un par de denticulos), apartados de los Siphonotretida (*s.s.*, organofosfáticos, portadores de espinas huecas) con los que se los reunía anteriormente. Por su parte, los Paterinida poseen crecimiento mixoperiférico en ambas valvas pero carecen de articulación y son de pared organofosfática, mientras que los Kutorginata poseen morfología muy similar pero con pared calcítica, las interáreas están interrumpidas por una abertura deltoidal protegida parcialmente, los surcos articulares son solo estructuras incipientes, pero carecen de proceso cardinal y podrían haber tenido un ano funcional. También recuerdan a paterínidos algunos Chileata, estróficos, carentes de elementos de articulación, portadores de perforación umbonal ventral generada por reabsorción de la pared calcítica, pero con proceso cardinal (Figura 10. 28).

A partir de los Billingsellida, en el Cámbrico Tardío se habrían originado por un lado, los Orthotetidina (cuya capa secundaria es laminar, compartiendo pseudodeltidios y quilidios semejantes, pero con proceso cardinal hipertrofiado), y por otro los Strophomenina (seudopuncuados, cóncavo-convexos), próximo al límite Cámbrico-Ordovícico. A su vez, de antecesores estrofomeninidos (semejantes a *Aegiromena*), descenderían mediante la adquisición de espinas huecas, los Chonetidina (con tales estructuras limitadas a las aristas umbonales y dirigidas hacia atrás), durante el Ordovícico Tardío (Ashgilliano) y, tempranamente en el Devónico, el resto de los Productida (con espinas más ampliamente distribuidas y variablemente dirigidas), ya sea desde un ancestro chonetidino, o a partir de un estrofomenoideo tipo *Leptaenisca* (Williams y Hurst, 1977).

Resulta razonable que, próximo a la base del Cámbrico, algún linaje de Kutorginata (pare-

cido a *Nisusia*) habría dado origen sucesivamente a los Protorthida (con espondilio primitivo) y a los Orthida (con dientes deltoidales, placas dentales separadas y desarrollo de proyecciones simples para sostén del lofóforo).

Se considera que los Pentamerida derivarían de algún Orthida generalizado impuncuado (a menos que se retrotraiga a un ancestro entre los Obolellata), mediante progresiva reducción del margen charnelar estrófico, incremento de la globosidad y arqueamiento del umbón ventral, desarrollo de un espondilio casi sésil y luego soportado por un septo medio ventral cada vez más alto. Ello es coherente con la sucesiva aparición de los subórdenes Syntrophiidina en el Toyoniano y Pentameridina en el Ashgilliano medio. Se interpreta además que los primeros serían parafiléticos (Carlson, 1993; Copper y Jin, 1996), ya que de un ancestro syntrophiidino cercano a *Porambonites* también habrían derivado, como grupo hermano de camerelloideos + pentamerinidos, los primeros Rhynchonellida (presentes ya en el Llanvirniano), exitoso orden que luego se diversificara marcadamente en el Devónico, nuevamente en el Pérmico y también en el Jurásico (Savage en Copper y Jin, 1996; Manceñido y Owen en Brunton *et al.*, 2001).

En cuanto a los órdenes portadores de espiralio, autores como Rudwick (1970) o Wright (1979), entre otros, han planteado diversos esquemas que involucrarían derivación polifilética, con los grupos astróficos más vinculados a los Rhynchonellida, y los estróficos surgiendo directamente de algún Orthida, lo cual implica la generación reiterada e independiente de espiralios calcificados. En cambio, si se prioriza la aparición de espiralio como novedad evolutiva singular, y se subordinan su diversificación ulterior y el desarrollo del tipo de margen charnelar, se arriba a interpretaciones compatibles con monofilia (Williams y Hurst, 1977). Los Rhynchonellida ya se hallaban establecidos cuando se registran los más antiguos Atrypida (en el Llandeilliano), y la innovación fundamental requerida para transformar aquéllos en éstos sería una cinta calcificada que acompañe y sostenga al lofóforo espiral. Dicha estructura, inicialmente planoespiral y con menos de una vuelta, habría luego evolucionado en los restantes atrípidos, agregando más vueltas, con el ápice del espiralio apuntando al centro al principio y después rotando a una orientación dorsomediana o aun francamente dorsal. Los Athyridida más antiguos, que datan del Caradociano, eran lisos, biconvexos, con espiralios dirigidos hacia los lados, siendo relativamente sencillo,

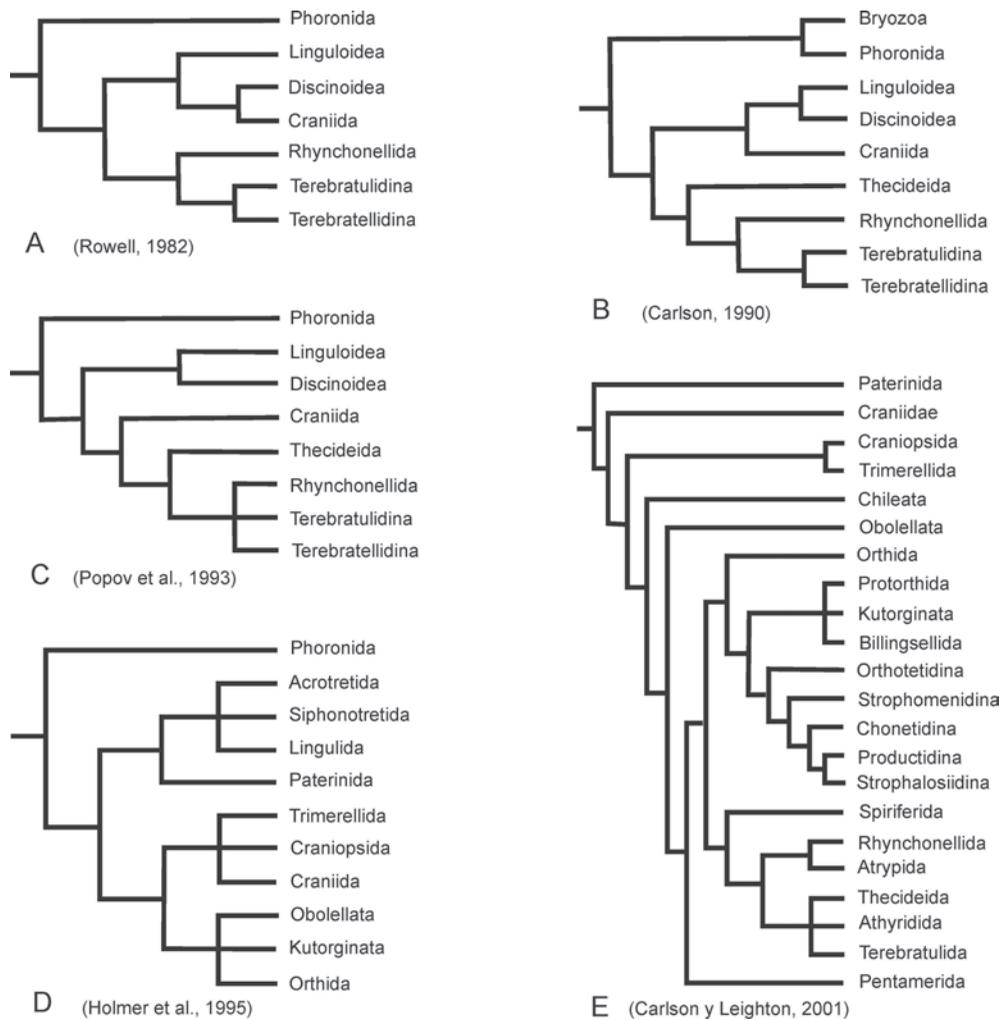


Figura 10. 34. Relaciones filogenéticas representadas mediante diversos cladogramas, considerando grupos actuales exclusivamente (A-C), grupos paleozoicos (D) y grupos de inarticulados y articulados tanto extintos como vivientes (E). A. elaborado por Rowell (1982) a partir de 16 caracteres (de la conchilla y partes blandas); B. elaborado por Carlson (ver MacKinnon *et al.*, 1990) aplicando el programa PAUP (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*) a una matriz de varias decenas de caracteres (esqueletarios, anatómicos blandos y del desarrollo); C. elaborado por Popov *et al.* (1993) aplicando el programa PAUP a una matriz de 29 caracteres (de la conchilla y partes blandas); D. elaborado por Holmer *et al.* (1995) aplicando el programa PAUP a una matriz de 46 caracteres (de la conchilla y partes blandas); E. elaborado por Carlson y Leighton (ver Brunton *et al.*, 2001) aplicando el programa PAUP a una matriz de 45 caracteres morfológicos (reponderados). Para facilitar la comparación, en todos los casos se han respetado las relaciones topológicas originarias, aunque los esquemas han sido redibujados y adaptados de modo que los nombres de los grupos coincidan con los empleados en este capítulo.

a partir de un espiralio ancestral planoespiral (y portador de yugo), que cada ápice, en vez de converger, pase a alejarse del plano sagital (hasta hay algún género de asignación discutida a uno u otro orden). La evolución ulterior dentro de los athyrididos incluyó a grandes rasgos una complejización de las estructuras yugales, del cardinalio, la adquisición de puntos (en un solo suborden), conservando la orientación dominante de los espiralios (o dirigiéndose, a lo sumo, ventrolateralmente, en otro suborden). Por su parte, la derivación de los

Spiriferida podría haberse producido a partir de un Orthida impunctado (tipo *Platystrophia*), o de un Rhynchonellida primitivo con interáreas, o de un Athyridida (tipo *Meristella*), o de un Atrypida con braquidio simple (planoespiral, o casi). Las notables similitudes de tamaño y morfología (conchilla astrófica, tipo de comisura, ontogenia del braquidio, cardinalio, carencia de yugo) entre los más antiguos *Eospirifer* (del Ashgilliano medio) y ciertos atrypidos del Caradociano-Ashgilliano (como *Cyclospira*), tenderían a favorecer la última alternativa. Ello supon-

dría modificaciones menores: progresiva eversión póstero-lateral del espiralio, aparición de estrías radiales finas externamente, en tanto la conchilla estrófica uniplegada (tan típica del orden) se habría desarrollado así secundariamente (Copper y Gourvennec en Copper y Jin, 1996; Williams *et al.*, 2006).

Se ha sugerido que los Terebratulida, con braquidio en bandeleta simple, habrían derivado de los Atrypida, por vía pedomórfica a partir de alguna forma ancestral similar a *Cyclospira* (Williams y Hurst, 1977), mediante pérdida de los espiralios con retención del yugo (homólogo de la rama transversa de una bandeleta deltiforme, Figura 10. 22 K-O). Sin embargo, el primer registro de un terebratuloideo devónico está separado de los últimos protozyginos por un hiato stratigráfico de unos 40 m.a., y se requiere la adquisición de puntuación, septo medio y placas dentales. Como alternativa plausible, surge su derivación de los Athyridida, a partir de un ancestro semejante a *Retzia* entre el Silúrico Tardío y el Devónico Temprano. Ellos han sido parcialmente coetáneos de los primeros terebratulidos, con quienes comparten rasgos generales de su morfología externa y ornamentación, posesión de septo medio dorsal, tipo de placa charnelar y placas dentales, además de ser puntuados, por lo que constituyen mejores candidatos ancestrales para los cambios pedomórficos antedichos (pérdida de espiralios y retención del yugo). Tal estrecha relación se vería corrobora-

da en algunos cladogramas recientes (Copper y Gourvennec en Copper y Jin, 1996).

Una de las cuestiones más polémicas de la evolución de los braquiópodos concierne al origen de los Thecideida (el último orden en aparecer en el registro, en tiempos norianos). Entre las diversas hipótesis propuestas, hay quienes los vinculan con estrofomenados cementantes, ya sea a partir de algún estrofalosiidino (como *Cooperina*), o de formas emparentadas con *Davidsonia* (aunque hoy ubicado entre los Atrypida); alternativamente, podrían estar relacionados pedomórficamente con terebratulidos, o bien con espiriferídeos. La forma de tazón, la capacidad de cementación (con atrofia total del pedúnculo), las crestas braquiales bilobuladas, serían más fáciles de atribuir a convergencia, mientras que la dentición circomatodonte, rasgos del cardinalio y capa secundaria fibrosa atravesada por puntos con dosel criboso, serían indicadores filogenéticos más confiables, por lo que se ha argumentado en favor de una descendencia espiriferóide, con *Thecospira* (y géneros afines del Triásico Tardío) como nexa. De todos modos, subsiste incertidumbre en cuanto a la filiación de un grupo hermano concreto, y la evolución ulterior del orden exhibe al parecer fenómenos heterocrónicos, tanto pedomórficos (estructura de la conchilla), como peramórficos (morfología del septo medio dorsal) combinados en un mosaico complejo (Williams y Hurst, 1977; Jaecks en Brunton *et al.*, 2001).

BIBLIOGRAFÍA

- Ager, D.V. 1968. Brachiopod palaeoecology. *Earth Science Reviews* 3 (1967): 157-179.
- Ager, D.V. 1973. Mesozoic Brachiopoda. En: A. Hallam (Ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier Publ. Co., Amsterdam. pp. 431-436.
- Alexander, R.R. y McGhee, G.R. 1999. Brachiopoda. En: E. Savazzi (Ed.), *Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton*. John Wiley & Sons, New York. pp. 369-440.
- Alvarez, F., Curry, G.B. y Brime, C. 1985. Contribución al estudio comparativo de la estructura y crecimiento de la concha de braquiópodos actuales y fósiles. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo* 15: 211-217.
- Amos, A.J. 1964. A review of the marine Carboniferous stratigraphy of Argentina. *Proceedings XXII International Geological Congress (New Delhi), Section 9, Gondwana*: 53-72.
- Amos, A.J. 1979. *Guía Paleontológica Argentina. Parte I. Paleozoico. V-VI. Faunas Carbónicas y Pérmicas*. Publicación del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (1979), 159 pp.
- Amos, A.J. 1981. Correlación de las Formaciones Carbónicas y Pérmicas marinas de Argentina. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 53 (2): 347-356.
- Amos, A.J. y Rolleri, E.O. 1965. El Carbónico marino en el valle Calingasta-Uspallata (San Juan-Mendoza). *Boletín de Informaciones Petroleras* 368: 50-71.
- Amos, A.J. y Sabattini, N. 1969. Upper Paleozoic faunal similitude between Argentina and Australia. *Gondwana Stratigraphy, IUGS Symposium, Buenos Aires 1967, UNESCO Earth Science Publications* 2: 235-248.
- Archbold, N.W. 1983. Permian marine invertebrate provinces of the Gondwanan Realm. *Alcheringa* 7: 59-73.
- Baker, P.G. y Manceñido, M.O. 1997. The morphology and shell microstructure of the thecideidine brachiopod *Ancorellina ageri* from the Lower Jurassic of Argentina. *Palaeontology* 40 (1): 191-200.
- Benedetto, J.L. 2002. The Ordovician brachiopod faunas of Argentina: chronology and biostratigraphic succession. En: F. G. Aceñolaza (Ed.), *Aspects of the Ordovician System in Argentina. INSUGEO, Serie Correlación Geológica* 16: 87-105.

- Benedetto, J.L. (Ed.) 2003. *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba. 560 pp.
- Benedetto, J.L. 2005. Hacia un esquema bioestratigráfico de alta resolución para el Cámbrico superior-Ordovícico del noroeste de Argentina basado en filozonas de braquiópodos rhynchonelliformes. *Actas XVI Congreso Geológico Argentino* 3: 371-378.
- Benedetto, J.L., Racheboeuf, P.R., Herrera, Z., Brussa, E. y Toro, B.A. 1992. Brachiopodes et Biostratigraphie de la Formación de Los Espejos, Siluro-Dévonien de la Précordillère (NW Argentine). *Geobios* 25: 599-637.
- Berry, W.B.N. y Boucot, A.J. 1972. Correlation of the South American Silurian rocks. *The Geological Society of America, Special Paper* 133: 1-59. Boulder.
- Boucot, A.J. 1974. Silurian and Devonian Biogeography. En: C. A. Ross (Ed.), *Paleogeographic provinces and provinciality*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication 21: 165-176.
- Boucot, A.J. y Johnson, J.G. 1973. Silurian Brachiopods. En: A. Hallam (Ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier Publ. Co., Amsterdam. pp. 59-65.
- Bromley, R.G. y Surlyk, F. 1973. Borings produced by brachiopod pedicles, fossil and recent. *Lethaia* 6 (4): 349-365.
- Brunton, C.H.C., Cocks, L.R.M. y Long, S.L. (Eds.). 2001. *Brachiopods Past and Present*. Taylor & Francis, The Systematics Association Special Volume 63, 441 pp.
- Buckman, S.S. 1895. The Bajocian of the Mid-Cotteswolds. *Quarterly Journal of the Geological Society* 51 (3): 388-462.
- Calzada, S. 1986. Sobre la clasificación del filum Brachiopoda. *Trabajos del Museo Geológico del Seminario de Barcelona* 221: 21-24.
- Camacho, H.H. 1966. *Invertebrados Fósiles*. EUDEBA, Manuales. Buenos Aires. 707 pp.
- Carlson, S.J. 1993. Phylogeny and evolution of 'pentameride' brachiopods. *Palaeontology* 36 (4): 807-837.
- Castellaro, H. 1964. *Guía Paleontológica Argentina. Parte I. Paleozoico. I-II. Faunas Cámbricas y Ordovícicas*. Publicación del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (1963). 167 pp.
- Castellaro, H. 1967. *Guía Paleontológica Argentina. Parte I. Paleozoico. III-IV. Faunas Silúricas y Devónicas*. Publicación del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (1966). 165 pp.
- Cecca, F. y Westermann, G.E.G. 2003. Towards a guide to palaeobiogeographic classification. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 201 (1/2): 179-181.
- Clarkson, E.N.K. 1979. *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. G. Allen & Unwin. Londres. 323 pp.
- Cocks, L.R.M. y McKerrow, W.S. 1973. Brachiopod distributions and faunal provinces in the Silurian and Lower Devonian. *Special Papers in Palaeontology* 12: 291-304.
- Cooper, G.A. 1982. New brachiopods from the southern Hemisphere and *Cryptopora* from Oregon (Recent). *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 41: 1-43.
- Cooper, G.A. y Grant, R.E. 1976. Permian Brachiopods of West Texas, IV. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 21 (1): 1923-2286; (2): 2287-2608.
- Copper, P. y Jin, J. (Eds.). 1996. *Brachiopods*. A.A. Balkema, Rotterdam. 373 pp.
- Dagys, A.S. 1993. Geographic differentiation of Triassic brachiopods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 100 (1/2): 79-87.
- Duméril, A.M.C. 1806. *Zoologie analytique, ou méthode naturelle de Classification des animaux*. Paris. 344 pp.
- Dutro, J.T. y Boardman, R.S. (Eds.). 1981. *Lophophorates. Notes for a short course*. University of Tennessee, Department of Geological Sciences, Studies in Geology 5: 251 pp.
- Emig, C.C. 1983. Sur les relations du panchronisme avec les conditions écologiques: le cas des Lingules (Brachiopodes, Inarticulés). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 108 (3-4): 558-561. Paris.
- Emig, C.C. y Bitner, M.A. 2005. *Glottidia* (Brachiopoda: Lingulidae) from the Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica. *Palaeontology* 48 (2): 423-431.
- George, T.N. 1962. The concept of Homoeomorphy. *Proceedings of the Geologist's Association* 73 (1): 9-64.
- Gutmann, W.F., Vogel, K. y Zorn, H. 1978. Brachiopods: biomechanical interdependences governing their origin and phylogeny. *Science* 199: 890-893.
- Haas, O. y Simpson, G.G. 1946. Analysis of some phylogenetic terms, with attempts at redefinition. *Proceedings of the American Philosophical Society* 90 (5): 319-349.
- Hakes, W.G. 1976. Trace fossils and depositional environments of four clastic units, Upper Pennsylvanian megacyclothems, northeast Kansas. *Paleontological Contributions, University of Kansas* 63: 1-46. Kansas.
- Harper, D.A.T. y Sandy, M.R. 2001. Paleozoic brachiopod biogeography. *Paleontological Society Papers* 7: 207-222.
- Holmer, L.E., Popov, L.E., Bassett, M.G. y Laurie, J. 1995. Phylogenetic analysis and ordinal classification of the Brachiopoda. *Palaeontology* 38 (4): 713-741.
- Huxley, T.H. 1869. *An introduction to the classification of animals*. J. Churchill & Sons, Londres. 147 pp.
- Isaacson, P. 1977. Devonian stratigraphy and brachiopod paleontology of Bolivia. Parts A-B. *Palaeontographica* A 155 (5-6): 133-192; 156 (4-6): 168-217.
- Johnson, R.G. y Westbroek, P. 1971. Cardinalia terminology of Rhynchonellid brachiopods. *Geological Society of America Bulletin* 82 (6): 1699-1701.
- Kozłowski, R. 1914. Les brachiopodes du Carbonifère supérieur de Bolivie. *Annales de Paléontologie* 9 (1-2): 1-100.
- MacKinnon, D.I., Lee, D.E. y Campbell, J.D. (Eds.). 1990. *Brachiopods through Time*. A. A. Balkema, Rotterdam. 447 pp.
- Manceñido, M.O. 1983. A new terebratulid genus from western Argentina and its homoeomorphs (Brachiopoda, Early Jurassic). *Ameghiniana* 20 (3-4): 347-365. Buenos Aires.
- Manceñido, M.O. 2002. Paleobiogeography of Mesozoic brachiopod faunas from Andean-Patagonian areas in a global context. *Geobios, Mémoire Spécial* 24: 176-192. Lyon.
- Manceñido, M.O. y Griffin, M. 1988. Distribution and palaeoenvironmental significance of the genus *Bouchardia* (Brachiopoda, Terebratulidina): its bearing on the Cenozoic evolution of the South Atlantic. *Revista Brasileira de Geociências* 18 (2): 201-211.

- McGhee, G.R. 1980. Shell geometry and stability strategies in the biconvex Brachiopoda. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1980 (3): 155-184.
- Méndez-Alzola, R. y Sprechmann, P. 1972. Algunas orbiculoideas devónicas de la Precordillera de San Juan, Rep. Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26 (4): 517-525.
- Muir-Wood, H.M. 1955. *A History of the classification of the Phylum Brachiopoda*. British Museum (Natural History), Londres. 124 pp.
- Muir-Wood, H.M. 1962. On the morphology and classification of the brachiopod suborder Chonetoidea. *British Museum (Natural History), Monograph*: 1-132.
- Nielsen, C. 1995. *Animal Evolution: interrelationships of the living Phyla*. Oxford Univ. Press, Oxford. 465 pp.
- Owen, G. y Williams, A. 1969. The caecum of articulate brachiopoda. *Proceedings of the Royal Society of London B* 172: 187-201.
- Popov, L.E., Bassett, M.G., Holmer, L.E. y Laurie, J. 1993. Phylogenetic analysis of higher taxa of Brachiopoda. *Lethaia* 26 (1): 1-5.
- Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O. y Ballent, S.C. 2000. El Jurásico y Cretácico de la Cordillera Principal y la Cuenca Neuquina. Bioestratigrafía. En: R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina; Servicio Geológico Minero Argentino, Anales* 29: 419-432.
- Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O. e Iglesia Llanos, M.P. 2004. The Triassic/Jurassic boundary in the Andes of Argentina. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 110 (1): 69-76.
- Richardson, J.R. 1975. Loop development and the classification of terebratellacean brachiopods. *Palaeontology* 18 (2): 285-314.
- Richardson, J.R. 1981. Brachiopods and pedicles. *Paleobiology* 7 (1): 87-95.
- Roux, A. y Bremec, C. 1996. Brachiopoda collected in the western South Atlantic by R/V Shinkai Maru cruises (1978-1979). *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 10: 109-114.
- Rowell, A.J. 1971. Supposed pre-Cambrian brachiopods. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 3: 71-79.
- Rowell, A.J. 1982. The monophyletic origin of the Brachiopoda. *Lethaia* 15 (4): 299-307.
- Rowell, A.J. y Grant, R.E. 1987. Phylum Brachiopoda. En: R. S. Boardman, A. H. Cheetham y A. J. Rowell (Eds.), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 445-496.
- Rudwick, M.J.S. 1970. *Living and fossil brachiopods*. Hutchinson University Library, London. 199 pp.
- Ruppert, E.E. y Barnes, R.D. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. Sexta Edición, McGraw-Hill Interamericana, Mexico. 1114 pp.
- Sandy, M.R. 2001. Life beyond the Permian-Mesozoic-Cenozoic brachiopod biogeography, paleoecology and evolution. *Paleontological Society Papers* 7: 223-247.
- Simanaukas, T. y Sabattini, N.S. 1997. Bioestratigrafía del Paleozoico Superior marino de la Cuenca Tepuel-Genoa, provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 34 (1):49-60.
- Szmuc, E.J., Osgood, R.G. y Meinke, D.W. 1976. *Lingulichnites*, a new trace fossil genus for lingulid brachiopod burrows. *Lethaia* 9 (2): 163-167.
- Taboada, A.C. 1997. Bioestratigrafía del Carbonífero marino del valle de Calingasta-Uspallata, provincias de San Juan y Mendoza. *Ameghiniana* 34 (2): 215-246.
- Taboada, A.C. 2004. Braquiópodos y bioestratigrafía del Carbonífero del Cordón del Naranjo (subcuenca Calingasta-Uspallata), Argentina. *Ameghiniana* 41 (3): 405-422.
- Williams, A. 1968. A history of skeletal secretion among articulate brachiopods. *Lethaia* 1 (3): 268-287.
- Williams A. 1973. Distribution of brachiopod assemblages in relation to Ordovician palaeogeography. *Special Papers in Palaeontology* 12: 241-269.
- Williams A. y Brunton, C.H.C. 1993. Role of shell structure in the classification of the orthotetidine brachiopods. *Palaeontology* 36 (4): 931-966.
- Williams A. y Hewitt, R.A. 1977. The delthyrial covers of some living brachiopods. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 197: 105-129.
- Williams A. y Hurst, J.M. 1977. Brachiopod evolution. En: A. Hallam (Ed.), *Patterns of evolution, as illustrated by the fossil record*. Elsevier Publ. Co., Amsterdam. pp. 79-121.
- Williams, A. et al. 1965. Brachiopoda. En: R.C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence. Vol. 1: 1-521; Vol. 2: 523-927.
- Williams, A. et al. 1997-2006. Brachiopoda. En: R. L. Kaesler (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Revised*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence. Vol. 1: 1-539 (1997); Vol. 2: 1-423 (2000); Vol. 3: 424-919 (2000); Vol. 4: 921-1688 (2002); Vol. 5: 1689-2320 (2006).
- Williams, A., Carlson, S.J., Brunton, C.H.C., Holmer, L.E. y Popov, L.E. 1996. A supra-ordinal classification of the Brachiopoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 1171-1193.
- Williams, A., Cusack, M. y Buckman, J.O. 1998. Chemico-structural phylogeny of the discinoid brachiopod shell. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 353: 2005-2038.
- Wright, A.D. 1979. The origin of the spiriferidine brachiopods. *Lethaia* 12 (1): 29-33.

Todas las figuras reproducidas del *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Williams et al. 1965, 1997, 2000, 2002) por cortesía The Geological Society of America y The University of Kansas (© 1965, 1997, 2000, 2002), y las de *Palaeontology* por cortesía de The Palaeontological Association (© 1993, 1997, 2005).