

PALEONTOLOGÍA



Editorial
Pueblo y Educación

Este libro,
en tus manos de estudiante,
es instrumento de trabajo
para construir tu educación.
Cúrdalo.

Compilación y adaptación: Ing. Jorge de Huelbes Alonso

Diseño: Sonia Acosta Milián
María Elena Gil Mc Beath
Ilustración: Lic. Lucía Palma Gneco
Ivy Leonard Hernández
Marta Rodríguez Núñez
Pedro Scull

© Ministerio de Educación Superior, 1986
© Editorial Pueblo y Educación, 1986

EDITORIAL PUEBLO Y EDUCACIÓN
Calle 3ra. A No. 4605, entre 46 y 60,
Playa, Ciudad de La Habana

SNLC: CU 01.12780.2

La publicación de esta obra como texto provisional responde al interés conjunto de la Editorial Pueblo y Educación y el Ministerio de Educación Superior de satisfacer, en mayor medida, la edición de los libros de texto que están siendo elaborados por autores cubanos y, en algunos casos, traducidos por especialistas también cubanos.

En este propósito se conjugan tres objetivos de gran importancia: el crecimiento de las necesidades docentes por el surgimiento de nuevas especialidades y disciplinas; la disminución de los plazos en que se logre el completamiento de las asignaturas con carencia de textos; la conveniencia —por evidentes razones económicas— de que obras con mayor calidad en sus aspectos editoriales y poligráficos se editen sobre la base de su validación previa en la práctica.

Hay que señalar que la concepción del texto provisional implica una mayor flexibilidad en los indicadores de calidad de la obra terminada y una adecuación del trabajo editorial, el cual no puede ser exhaustivo.

El libro de texto provisional cuyo contenido y su correspondencia con el programa de estudio están avalados por comisiones de especialistas, resulta de utilidad para estudiantes y profesores, y su publicación constituye, además de un estímulo a sus autores o traductores, el punto de partida para su perfeccionamiento en futuras ediciones.

La Paleontología es una ciencia acerca de la cual se ha escrito poco en español, lo que provoca grandes dificultades para la impartición de esta disciplina en los centros de enseñanza superior. Además, los textos existentes están escritos en lenguas extranjeras y en la mayoría de los casos no se ajustan a nuestros programas.

Si a esto agregamos que los pocos textos editados en español tampoco se adaptan a nuestros planes de estudio, está claramente determinada la necesidad de la confección de un texto apropiado, ajustado a los objetivos y al alcance que tiene la asignatura Paleontología en el curriculum de la especialidad de Geología y Exploración de Yacimientos, en el Instituto Superior Minero Metalúrgico de Moa.

Por las razones expuestas, este texto se ha confeccionado con fines estrictamente docentes, encauzado por los canales que establece un determinado programa de estudios, con alcances limitados y precisos. En aquellos casos en que el interés docente no ha estado al nivel de lo establecido generalmente para la mayoría de los textos de Paleontología, se le ha dado prioridad al aspecto docente en el sentido de que sirva fundamentalmente como guía a estudiantes que, en nuestra opinión, deben poseer sólo determinados conocimientos de esta disciplina.

Hemos utilizado como principal fuente de información los folletos del doctor Vaclav Housa y del licenciado Waldo Hamel Núñez, publicados por la antigua Escuela de Ingeniería geológica de la Universidad de Oriente en 1968 y de los cuales hemos extraído capítulos que por su redacción y contenido se ajustan a los objetivos de nuestro curso.

Los capítulos Cordados y Desarrollo del mundo vegetal, fueron escritos por el compilador, especialmente para el presente texto, utilizando como fuente de información algunos libros de Zoología, Paleontología y Geología histórica.

En general, el texto está profusamente ilustrado, lo que facilita el estudio de los contenidos sobre la base de que el alumno desarrolle una buena memoria visual, muy necesaria en esta disciplina. El enfoque filosófico del libro es dialéctico materialista, expresado de forma general al explicar la evolución orgánica como una de las formas de movimiento de la materia, lo que no sucede en otros textos de área capitalista, que ofrecen un enfoque netamente teológico a cuestiones que competen a esta ciencia.

Finalmente, deseamos expresar nuestro agradecimiento, en primer lugar, al doctor Vaclav Housa por el trabajo desarrollado en Cuba, sin el cual la confección de este texto hubiera resultado muy difícil. También ha sido muy importante la ayuda del departamento de Ciencias Geológicas Básicas, en especial al licenciado Jorge Cobiella y al ingeniero Félix Quintas, quienes han aportado útiles y atinados consejos, y por último, agradecemos la cooperación de todas aquellas personas que de una forma u otra han hecho posible la confección del libro.

Jorge de Huelbes Alonso

Primera parte. PALEONTOLOGÍA GENERAL

Capítulo 1. La paleontología como ciencia	1
1.1 Posición de la Paleontología en las ciencias naturales	1
1.2 Paleontología y Geología	2
1.3 Paleontología y Biología	3
1.4 Breve historia del desarrollo de la Paleontología	3
1.5 Utilidad de la Paleontología	4
1.6 Ramas de la Paleontología	4
Capítulo 2. Los organismos y su evolución orgánica	6
2.1 Origen común de animales y vegetales	6
2.2 La vida en la Tierra	6
2.3 Registro geológico incompleto	7
2.4 Evolución orgánica	7
2.5 La evolución como fenómeno general	8
2.6 Pruebas de la evolución	9
2.7 Teorías acerca de la evolución	11
2.8 Filogenia y ontogenia	11
Capítulo 3. Sistemática	13
3.1 Sistemática y sus ramas	13
3.2 Clasificación	13
3.3 Clasificación del reino animal	16
3.4 Nomenclatura	18
3.5 Reglas de la nomenclatura científica	18
3.6 Abreviaturas latinas utilizadas en sistemática	22
Capítulo 4. Paleoeología	23
4.1 Factores ecológicos fundamentales	23
4.2 La paleoeología y sus objetivos	24
4.3 Ramas de la paleoeología	24
4.4 Ambientes	25
4.5 Conjuntos principales de organismos vivos	28
4.6 Conjuntos de restos de organismos	29
4.7 Clasificación de los conjuntos de organismos fósiles	30
4.8 Otros términos paleoeológicos importantes	31

Capítulo 5. Fossilización	32
5.1 Fossilización de los restos orgánicos	32
5.2 Concepto de fósil	33
5.3 Principales tipos de fósiles	33
Capítulo 6. Uso de los fósiles	38
6.1 Empleo de los fósiles en estratigrafía	38
6.2 Los fósiles y la paleogeografía	40
6.3 Los fósiles y la paleobiogeografía	40
6.4 Los fósiles y la paleoclimatología	41
6.5 Geocronología	41
6.6 Tabla geocronológica	42
Capítulo 7. Métodos de estudio e investigación paleontológica	45
7.1 Recomendaciones para la realización del muestreo	45
7.2 Métodos de preparación de las muestras paleontológicas	46
7.3 Técnicas e instrumentos de investigación	49
Segunda parte. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA	
Capítulo 8. Protozoos	51
8.1 <i>Phylum Protozoa</i> (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)	51
8.2 Sistemática	51
8.3 Orden <i>Foraminiferida</i> (Cámbrico-Reciente)	55
8.4 Descripción del organismo	55
8.5 Reproducción y ontogénesis	55
8.6 Materiales y dimensiones de las testas	58
8.7 Formas de las testas	59
8.8 Abertura	65
8.9 Esculturas en la superficie de la testa	67
8.10 Orientación y dimensiones de las testas	68
8.11 Sistemática	69
8.12 Clase <i>Actinopoda</i> (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)	87
8.13 Subclase <i>Radiolaria</i> (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)	87
8.14 <i>Subphylum Ciliophora</i> (Devónico-Reciente). Clase <i>Ciliata</i> . Suborden <i>Tintinnina</i>	89
Capítulo 9. Poríferos y arqueociátidos	95
9.1 <i>Phylum Porifera</i> (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)	95
9.2 Descripción del organismo	96
9.3 Esqueleto	97
9.4 Sistemática	101
9.5 <i>Phylum Archaeocyatha</i> (Cámbrico Inferior-Cámbrico Medio)	103
Capítulo 10. Celenterados	105
10.1 <i>Phylum Coelenterata</i> (Precámbrico-Reciente)	105
10.2 Descripción del organismo	107
10.3 Reproducción	108
10.4 Sistemática	108

Capítulo 11. Vermes, briozoos y braquiópodos	125
11.1 Grupos de <i>phyla Vermes</i> (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)	125
11.2 Sistemática	125
11.3 <i>Phylum Annelida</i> (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)	126
11.4 <i>Phylum Bryozoa</i> (Cámbrico?, Ordovícico-Reciente)	128
11.5 Sistemática	128
11.6 <i>Phylum Brachiopoda</i> (Cámbrico-Reciente)	131
11.7 Descripción del organismo vivo	131
11.8 La concha	133
11.9 La charnela	136
11.10 Sistemática	136
Capítulo 12. Moluscos	138
12.1 <i>Phylum Mollusca</i> (Cámbrico-Reciente)	138
12.2 Sistemática	140
12.3 Clase <i>Polyplacophora</i> (Cámbrico-Reciente)	140
12.4 Clase <i>Gastropoda</i> (Cámbrico-Reciente)	141
12.5 Descripción del organismo vivo	142
12.6 Desarrollo larval	145
12.7 La concha	145
12.8 Sistemática	151
12.9 Clase <i>Bivalvia</i> (Cámbrico-Reciente)	157
12.10 Descripción del organismo vivo	158
12.11 La concha	161
12.12 El ligamento	166
12.13 La charnela	167
12.14 Morfología de la superficie interna de las valvas	171
12.15 Elementos esculturales de la superficie externa de las valvas	172
12.16 Orientación de la concha	173
12.17 Diferencias principales entre las conchas de los bivalvos y las de los braquiópodos	173
12.18 Sistemática	174
12.19 Clase <i>Cephalopoda</i> (Cámbrico-Reciente)	177
12.20 Descripción del organismo vivo	178
12.21 Sistemática	180
Capítulo 13. Artrópodos	198
13.1 <i>Phylum Arthropoda</i> (Cámbrico-Reciente)	198
13.2 Sistemática	200
13.3 <i>Subphylum Trilobitomorpha</i> (Cámbrico-Pérmico)	200
13.4 <i>Subphylum Chelicerata</i> (Cámbrico-Reciente)	208
13.5 <i>Subphylum Crustacea</i> (Cámbrico-Reciente)	210
13.6 <i>Subphylum Tracheata</i> (Devónico-Reciente)	216
Capítulo 14. Equinodermados	218
14.1 <i>Phylum Echinodermata</i> (Cámbrico-Reciente)	218
14.2 Sistemática	221
14.3 <i>Subphylum Pelmatozoa</i> (Cámbrico-Reciente)	221
14.4 <i>Subphylum Eleutherozoa</i> (Cámbrico-Reciente)	227
Capítulo 15. Hemicordados y Metazoos. Incertae-Sedis	236
15.1 <i>Phylum Hemichordata</i> (Cámbrico-Reciente)	236
15.2 Clase <i>Tentaculita</i> (Ordovícico?, Silúrico-Devónico)	242

15.3 Clase <i>Hyolitha</i> (Cámbrico-Pérmico)	243
15.4 Clase <i>Conodonta</i> (Cámbrico-Triásico, Cretácico)	244
Capítulo 16. Cordados. Desarrollo del mundo vegetal	245
16.1 <i>Phylum Chordata</i> (Ordovícico-Reciente)	245
16.2 Sistemática	245
16.3 <i>Subphylum Vertebrata</i> (Ordovícico-Reciente)	246
16.4 Sistemática	247
16.5 Superclase <i>Agnatha</i> (Ordovícico-Reciente)	247
16.6 Clase <i>Ostracodermi</i> (Ordovícico-Devónico)	248
16.7 Clase <i>Cyclostomata</i> (Reciente)	248
16.8 Superclase <i>Gnathostomata</i> (Silúrico-Reciente)	249
16.9 Clase <i>Placodermi</i> (Silúrico-Pérmico)	249
16.10 Clase <i>Chondrichthyes</i> (Devónico-Reciente)	250
16.11 Clase <i>Osteichthyes</i> (Devónico-Reciente)	251
16.12 Clase <i>Amphibia</i> (Devónico-Reciente)	254
16.13 Clase <i>Reptilia</i> (Carbonífero-Reciente)	258
16.14 Clase <i>Aves</i> (Jurásico-Reciente)	267
16.15 Clase <i>Mammalia</i> (Triásico-Reciente)	270
16.16 Primates	281
16.17 Homínidos del Pre-Pleistoceno y Pleistoceno Temprano	283
16.18 Homínidos del Pleistoceno Medio	284
16.19 Homínidos del Pleistoceno Tardío	285
16.20 Plantas precámbricas y paleozoicas	286
16.21 Plantas mesozoicas	291
16.22 Plantas cenozoicas	294
Bibliografía	296

CAPÍTULO 1

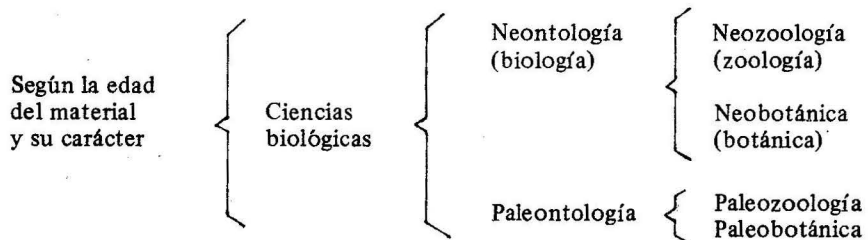
La Paleontología como ciencia

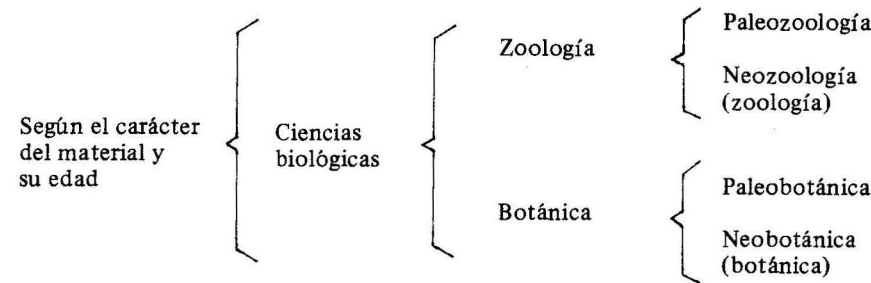
La Paleontología (del griego *palaios*, antiguo, *ontos*, ser, y *logos*, estudio o tratado), es la ciencia que estudia la vida de las épocas geológicas pasadas en todos sus aspectos, y los seres vivos, tanto animales como vegetales, que existieron en épocas geológicas pasadas y cuyos restos denominados *fósiles*, quedaron en las rocas de la corteza terrestre.

1.1 Posición de la Paleontología en las ciencias naturales

La Paleontología, por ocuparse del estudio de la vida, pertenece al grupo de las ciencias biológicas. La biología es la ciencia que se ocupa de los seres vivos y puede ser dividida desde dos puntos de vista: neontología, según la edad del material, la cual abarca la vida reciente, y paleontología que comprende la vida de épocas geológicas pasadas. En lugar de neontología, corrientemente se utiliza la denominación simple de biología. Según el carácter del material que estudia, podemos dividir la biología en zoología, que se refiere a los animales, y botánica que estudia las plantas. Estas dos últimas ramas podemos dividir las, según la edad del material, en paleozoología y neozoología (en lugar de este término, se utiliza la denominación zoología), o paleobotánica y neobotánica (en lugar de este término se utiliza la denominación de botánica).

Veamos, en forma esquemática, cómo es la organización general de esta división:





Las características propias de la Paleontología permiten que podamos considerarla como el punto de enlace entre la biología y la geología, y no exactamente dentro de ninguna de ellas. Por lo tanto, para poder analizar correctamente los problemas que nos plantea la Paleontología, debemos considerar los datos aportados por ambas ciencias.

1.2 Paleontología y Geología

La Paleontología estudia la vida de épocas geológicas pasadas, y por lo tanto, puede establecer la historia de la vida en la Tierra. Esto es muy importante para la Geología histórica, la cual investiga el desarrollo, la historia de la Tierra, desde que se formó como planeta hasta nuestros días, y para la estratigrafía, que estudia la disposición y los caracteres de las rocas sedimentarias y estratificadas. Durante el transcurso de la historia de la Tierra cambió también la vida; en cada época geológica vivieron determinados organismos y los sedimentos que se formaron contenían solamente los restos de esos organismos, conservados como fósiles, de forma que como la Paleontología conoce la historia de la vida orgánica también puede, según los restos de los organismos, decir en qué tiempo se formaron las rocas sedimentarias que los contienen. Sin la Paleontología sería imposible, no solamente la determinación de la edad de las rocas, sino también su correlación.

La Paleontología estratigráfica, y especialmente la micropaleontología estratigráfica, tiene gran importancia para la búsqueda de yacimientos minerales en las rocas sedimentarias, porque pueden determinar la edad de las rocas del núcleo de las perforaciones, según fósiles generalmente microscópicos. Así, a partir de la Paleontología se puede establecer la columna estratigráfica de cada región, y a su vez, realizar posteriormente las correlaciones entre esas columnas, pues se considera que las formaciones sedimentarias que tienen fósiles iguales son de la misma edad. Además, debe considerarse que la correcta identificación de los fósiles es muy importante para evitar errores en las correlaciones y en la reconstrucción de la historia de la vida y sus variaciones.

La escala del tiempo que ofrece la Paleontología es siempre una escala relativa. Sólo con los datos absolutos obtenidos por estudio de los productos de desintegración de los elementos radiactivos podemos decir, más o menos exactamente, la edad absoluta de las épocas geológicas. Aparte de algunos métodos modernos de identificación de la edad de las rocas, que hasta ahora son muy costosos y complicados, la Paleontología clasifica como el método más importante, el más simple y también el más económico para la determinación de la edad de las rocas, y no sólo acerca de la edad, sino también ofrece mucha información acerca de las condiciones del origen de ellas.

1.3 Paleontología y Biología

Entre la Paleontología y la Biología existen relaciones muy estrechas, pues ambas ciencias estudian los organismos. La Paleontología estudia los organismos, que vivieron en épocas geológicas pasadas, y la Biología, los vivientes. En las rocas sedimentarias se conservan solamente restos de los organismos; en general, sólo los elementos esqueléticos, conchas, etcétera.

Para comprender bien lo que representan dichos restos, la Paleontología debe estudiar las partes blandas de los organismos, y debe, por tanto, estudiar también los organismos recientes. La Biología (que como sabemos se divide en zoología y botánica), puede responder a muchos problemas referentes a ecología, sistemática y morfología, por lo que la Paleontología y la Biología "trabajan" con un sistema de organismos y una nomenclatura de especies, géneros, etc., con una nomenclatura morfológica y ecológica. Ambas ciencias se complementan en el estudio de los organismos.

La Paleontología moderna insiste mucho en el estudio de las condiciones actuales en que viven los organismos cuyos restos se presentan también como fósiles (actualismo o uniformitarismo). Basada en las condiciones actuales y en las asociaciones de los organismos de hoy, busca hallar los elementos para el mejor conocimiento de las condiciones que existieron en épocas geológicas pasadas, según los conjuntos de organismos fósiles. El ejemplo más simple es el arrecife coralino. Los arrecifes coralinos de hoy se forman solamente en aguas claras de concentración salina normal o ligeramente mayor (no más del 30%), en aguas tropicales calientes y de poca profundidad. Según este hecho, podemos suponer que los arrecifes coralinos de épocas geológicas pasadas se formaron en las mismas condiciones que las actuales, o por lo menos, en condiciones muy similares.

1.4 Breve historia del desarrollo de la Paleontología

Desde los tiempos prehistóricos, el hombre conoce la existencia de los fósiles. En la mente de un hombre primitivo los fósiles no podían tener otro significado que el de objetos con propiedades mágicas, los cuales usaban como amuletos y que es posible encontrar actualmente en algunas tumbas prehistóricas.

Las primeras ideas sobre los fósiles se formularon en la Grecia antigua. Sabemos, por los escritos de historiadores como Ovidio, Estrabón y Herodoto, que en las enseñanzas de la Escuela pitagórica se encontraban ideas correctas en cuanto al significado y origen de los fósiles. Sin embargo, predominaron ideas erróneas como las de Aristóteles, según el cual los fósiles podían surgir de las sustancias inorgánicas, de modo espontáneo.

En toda la Edad Media prevalecieron las ideas de Aristóteles, hasta pleno siglo XVII en que comenzaron a tomar auge ideas más lógicas y coherentes. Anteriormente, en el siglo XV, Leonardo de Vinci desarrolló ideas correctas en cuanto al origen y significado de los fósiles, pero no recibió apoyo a sus planteamientos.

La concepción paleontológica moderna comienza a desarrollarse en el siglo XVIII (Edad Moderna), con las teorías enunciadas por Buffon, Cuvier (Padre de la Paleontología), Lamarck, y finalmente Darwin, quien con su teoría de la selección natural demostró que los organismos actuales proceden de la evolución de organismos anteriores.

El hecho de que Darwin descubriera que las especies de animales y plantas no han sido siempre iguales a las que conocemos ahora, en el siglo XIX dio un fuerte

impulso a los trabajos paleontológicos, pues los investigadores se esforzaron por hallar pruebas que demostraran la evolución de las especies, y por tanto, la evolución de la vida. No tardó en aparecer un impresionante registro que documentaba en lo fundamental el paso, de la vida simple, a formas cada vez más complejas, y que mostraba, sin lugar a dudas, que los organismos o grupos de organismos son eslabones en una larga cadena, donde cada eslabón procede de organismos progenitores (ascendencia), y da lugar a su vez, con el tiempo, a organismos diferentes (descendencia). Así pues, la Paleontología, al probar en la práctica la evolución orgánica, proporciona una de las premisas científico naturales que condicionaron el triunfo de una concepción materialista-dialéctica del mundo, el marxismo-leninismo.

1.5 Utilidad de la Paleontología

Desde el punto de vista científico, la Paleontología descifra y da a conocer el origen y la evolución de la vida en nuestro planeta, creando las bases para el estudio de la posible vida en otros mundos, ayudando este modo a la zoología y a la botánica en el establecimiento de sus relaciones sistemáticas, pues les ofrece la descendencia de unos grupos de organismos de otros, y sus relaciones.

Desde un punto de vista económico, esta ciencia es una indicadora de la edad de las rocas sedimentarias que contienen fósiles (paleontología estratigráfica), y permite de este modo la búsqueda de distintos yacimientos minerales (sobre todo petróleo), estableciendo las distintas columnas estratigráficas que se utilizan en las correlaciones entre las diferentes zonas y regiones. Además, los fósiles son, en muchos casos, muy buenos indicadores paleoecológicos, es decir, nos proporcionan una valiosa información sobre las condiciones que existieron en el lugar donde ellos quedaron fosilizados.

Según lo expuesto anteriormente, se reconoce la ayuda que le brinda la Paleontología a otras ciencias como la geología histórica, la estratigrafía, la petrografía, la paleogeografía, la paleoclimatología, la sedimentología, en fin, a casi todas las ciencias geológicas, y de ello se deriva su ayuda a la economía y a la ciencia.

1.6 Ramas de la Paleontología

Conocida la materia que estudia la Paleontología, y en rasgos aproximados, la problemática de su trabajo, es posible ampliar los detalles acerca de las ramas fundamentales de esta ciencia. Según la clasificación explicada en el epígrafe 1.1, la paleozoología y la paleobotánica tienen sus respectivos objetos de estudio. La paleozoología (zoopaleontología), estudia los animales de las épocas geológicas pasadas y todo lo que está relacionado con ellos. La paleobotánica (fitopaleontología o paleofitología), estudia las plantas de las épocas geológicas pasadas y todo lo relacionado con ellas.

Desde el punto de vista de su estructura, la Paleontología está dividida en Paleontología general y Paleontología sistemática. La Paleontología general se dedica al estudio de problemas generales, como el origen de los fósiles, los métodos de su recolección y descripción, la historia de la Paleontología, etc. También a la Paleontología general pertenecen ramas como la paleoecología, los problemas generales de la evolución, la paleobiogeografía, la paleoicnología y otros. La Paleontología sistemática estudia la morfología y la filogenia de los organismos, construyendo su sistema natural. También a la Paleontología sistemática pertenece la nomenclatura.

Desde el punto de vista práctico, la Paleontología puede clasificarse como micropaleontología y macropaleontología. La micropaleontología estudia los restos microscópicos de los organismos fósiles, es decir, los microfósiles, principalmente los organismos unicelulares fósiles, y los restos microscópicos de organismos pluricelulares, como las conchas de ostrácodos, espículas de esponjas, mandíbulas de gusanos, restos de holoturioideos y otros. La macropaleontología se dedica al estudio de los restos macroscópicos de organismos fósiles, es decir, los macrofósiles.

Gran importancia económica tiene la Paleontología estratigráfica o bioestratigrafía, que trata acerca de la distribución de los fósiles en las rocas sedimentarias en el tiempo, para determinar su edad relativa y realizar su correlación estratigráfica.

Según el grupo de organismos fósiles estudiados, o según la problemática especial estudiada, se distinguen dos ramas de la Paleontología: paleohistología y paleoicnología. La paleohistología, es la que trata lo relacionado con los tejidos de seres que vivieron en épocas geológicas anteriores. En casos excepcionales, se han conservado estos tejidos con una delicadeza tal que ha permitido realizar con ellos los mismos estudios que con los actuales. El estudio de huellas, pistas y rastros dejados por los organismos de épocas geológicas anteriores, y que se han conservado como fósiles sobre superficies de estratificación, es la actividad de la paleoicnología. Esta parte de la Paleontología investiga, además, la clase de animal que los produjo y en qué condiciones se formaron. En otras ocasiones se estudian los conductos dejados por animales que atravesaban los estratos.

Existen otras ramas de la Paleontología dedicadas al estudio de asuntos más particulares. Por ejemplo, la paleoecología, se dedica al estudio de las relaciones entre los organismos fósiles y el medio en que vivieron y la paleopatología, cuya misión es estudiar las anomalías patológicas observadas en los fósiles, deduciendo su posible derivación de enfermedades.

Además, están la paleoteratología, que trata de las anomalías y monstruosidades de los organismos fósiles, la paleobiografía, que estudia la distribución geográfica de los seres vivos en el transcurso de los tiempos geológicos, buscando las razones de su distribución actual, las migraciones sufridas en el tiempo y en el espacio, y la paleoantropología, que trata acerca del estudio de los restos humanos fósiles.

La paleomastología, es la parte dedicada al estudio de los mamíferos fósiles y la paleomalacología, trata especialmente del estudio de los moluscos fósiles; ambas también clasifican como disciplinas de las cuáles depende la Paleontología.

El estudio de las esporas contenidas en el carbón, y de los granos de polen contenidos en los sedimentos, en la turba, etc., se debe a la paleopalynología. En los últimos años, esta ciencia ha adquirido un gran desarrollo, pudiendo llegarse a interesantes conclusiones paleoclimáticas, así como de la distribución de los bosques en el tiempo. En algunos casos, ha sido posible también obtener conclusiones estratigráficas.

La bioestratonomía es la parte de la Paleontología que se ocupa del estudio de las posiciones que adoptan los fósiles en los estratos, para conocer las condiciones que las produjeron y la tafonomía, se dedica al estudio de los procesos que dieron lugar a la formación de los conjuntos o yacimientos de fósiles; además, estudia los restos orgánicos desde el momento de su muerte hasta su sepultación en la roca y los procesos de fosilización.

Por último, están la actuopaleontología y la paleofaunística. La primera aplica las observaciones de los organismos recientes a los organismos fósiles para aclarar algunos fenómenos observados en ellos. Es un método moderno y se utiliza ampliamente en las investigaciones paleoecológicas, bioestratónicas y tafonómicas. La paleofaunística es la parte de la Paleontología que estudia la historia de la evolución de las distintas faunas fósiles.

El término paleobiología es obsoleto y se recomienda no usarlo. Anteriormente se utilizaba como sinónimo de paleoecología o paleontología.

CAPITULO 2

Los organismos y su evolución

Actualmente habitan la Tierra una enorme variedad de organismos, y en los tiempos geológicos pasados vivieron muchas otras formas que se extinguieron. Estos organismos difieren entre sí por su tamaño, estructura, modo de vida, y muchos otros rasgos. Comúnmente los seres vivos se dividen en animales y vegetales. De forma aproximada se admite que todos los organismos pueden clasificarse en una de estas dos categorías.

2.1 Origen común de animales y vegetales

El mundo de los organismos lo dividimos en dos reinos: el animal y el vegetal. Algunos organismos inferiores (unicelulares) parecen ser realmente intermedios entre estos dos reinos, por ejemplo la *Euglena*, unicelular y microscópica, se mueve y captura el alimento como los animales, pero tiene clorofila como las plantas. Es representante de un grupo de organismos, los flagelados, donde la distinción no es siempre fácil y segura. Algunos autores suponen que los flagelados representan el grupo del que proceden ambos reinos, animales y vegetales. Hay otros autores que ven tal grupo en las algas primitivas, porque los animales necesitan para su nutrición compuestos orgánicos y para su respiración oxígeno, por lo que no pueden existir sin vegetales que produzcan los compuestos orgánicos a partir de los inorgánicos. Además, parece que todo el oxígeno atmosférico es de origen orgánico (como el producto de la fotosíntesis de los vegetales).

Posiblemente los primeros animales surgieron de organismos celulares de extremo carácter primitivo, con rasgos de ambos grupos. A lo largo de la historia de la Tierra, estos dos grupos se desarrollaron de forma independiente hasta nuestros días. Los organismos actuales que tienen rasgos de ambos grupos, como por ejemplo la *Euglena*, no representan los primitivos antepasados comunes de ambos grupos, sino que son los descendientes de estos antepasados que se transformaron también durante la historia de la Tierra.

2.2 La vida en la Tierra

Hoy se conoce aproximadamente 1 250 000 especies de animales vivientes, y continuamente se descubren muchas otras. También de las plantas se conocen más

de 350 000 especies vivientes, y muchas otras se describen cada día. Los animales fósiles son mucho menos conocidos que los vivientes porque los distintos grupos de animales no tienen las mismas condiciones para fosilizarse en los sedimentos.

Mientras que, por ejemplo, los bivalvos tienen valvas duras muy adecuadas para la fosilización, y viven en el fondo de los mares o lagos prácticamente en los sedimentos, hay otros organismos, por ejemplo los gusanos y los insectos, que no tienen ninguna parte del cuerpo adecuada para la fosilización en condiciones normales, y además viven frecuentemente en ambientes no propicios para fosilizar. La mayoría de las especies vivientes pertenecen a insectos y gusanos (más de 1 000 000), mientras que los bivalvos forman solamente una pequeña parte de este número. Veamos cómo puede expresarse esta diferencia entre el número de especies:

Artrópodos (sobre todo insectos)	Otros invertebrados	Cordados
1 000 000	200 000	50 000

2.3 Registro geológico incompleto

Los animales actualmente vivientes sólo constituyen una parte pequeña de una amplia y continua población que ha estado habitando la Tierra durante cientos de millones de años. Los datos de los fósiles son fragmentarios. Los restos son más completos y numerosos en las rocas de períodos geológicos recientes, mientras que en las formaciones más antiguas son más escasos y menos perfectos, a causa de que las rocas han sufrido intensas deformaciones como consecuencia de los movimientos tectónicos, y en muchos casos han sido metamorfisadas.

Parece que la posibilidad de que un organismo que tiene concha o esqueleto conveniente para la fosilización sea realmente fosilizado, es de uno en un millón. Las condiciones para la preservación de los restos de los organismos no son siempre convenientes, y por lo tanto, en muchas épocas geológicas no tenemos ningún resto orgánico. También faltan en el registro geológico muchas partes de la evolución de diversos grupos de organismos y existen también varios grupos de los cuales no se conocen restos fósiles.

Muchas especies actualmente existentes se encuentran como fósiles, demostrando que también vivieron en épocas geológicas anteriores. Los fósiles demuestran que en el pasado existieron ciertos grupos como los dinosaurios y los ammonites, que alcanzaron gran preponderancia y posteriormente se extinguieron por completo. Otros, como por ejemplo los peces celacántidos, tienen pocos sobrevivientes actuales.

Algunos restos fósiles son completos, pero muchos son fragmentarios, y todos los fósiles conocidos constituyen solamente una fracción de las numerosas especies animales y vegetales que vivieron en el pasado. Es posible que algunas especies o grupos no se hayan conservado nunca como fósiles, por tener el cuerpo blando o porque vivieron en lugares donde no fue posible la fosilización. Numerosos fósiles han sido destruidos por la alteración de las rocas o por la erosión, y muchos de los que actualmente existen en el interior de las grandes masas rocosas o en las profundidades marinas, son prácticamente inaccesibles.

2.4 Evolución orgánica

Como evolución orgánica entendemos las sucesivas y graduales transformaciones toleradas por los organismos (animales y plantas) a través del tiempo, de modo tal que una especie o conjunto de especies pueden dar origen a otros grupos de organismos que llegan a tener características morfológicas diferentes y constituyen especies distintas (incapaces de reproducirse entre sí) a las que le precedieron.

¿Cómo se originó la vida?

Existen varias teorías para explicar el origen de la vida. La más aceptada por la mayoría de los científicos es la llamada *naturalista*, la cual postula que en alguna época del pasado remoto la temperatura y la humedad fueron apropiadas para la vida. Los elementos químicos se habían combinado en sustancias complejas, pero no vivientes.

A partir de estas sustancias complejas, posiblemente en condiciones que desde entonces no se han vuelto a repetir, ocurrió el paso vital a las moléculas de proteínas capaces de reproducirse por sí mismas. Esta sustancia (el protoplasma), después se convirtió en unidades (células) que contenían partes diferenciadas (las plantas más primitivas o los animales). La primera sustancia viva, presumiblemente, utilizó sustancias inorgánicas para su alimentación, como las bacterias autótrofas que elaboran su propio alimento. Posteriormente, con el desarrollo de la clorofila, plantas como las algas verdes unicelulares constituyeron un medio (la fotosíntesis) para emplear la energía solar, y se convirtieron en alimento para los animales (protozoos simples). Una vez alcanzada esta fase, las células pudieron comenzar a formar agregaciones, primero de unidades iguales y posteriormente se diferenciaron para formar tejidos con diferenciación del trabajo, como ocurre en los organismos superiores.

¿Dónde se originó la vida?

Puesto que muchos de los animales más sencillos e inferiores son acuáticos o marinos, que las células y los líquidos del cuerpo de todos los animales contienen sales (cloruro de sodio y otras), es posible inferir que la vida comenzó en los océanos. Los primeros restos de animales se hallan todos en rocas de origen marino. Después, algunos organismos marinos invadieron las aguas dulces y la tierra firme. Algunos grupos de estos últimos habitantes se han convertido en marinos secundariamente, como los tiburones y peces óseos primitivos, los plesiosaurios y otros reptiles extinguidos, ballenas, focas y sirénidos, entre los mamíferos vivientes.

¿Cuándo se originó la vida?

Un cálculo estimado sitúa el origen de la Tierra hace unos 5 000 millones de años. Se calcula que las rocas sedimentarias más antiguas tienen más o menos 3 800 millones de años, y las primeras que contienen numerosos restos de animales se formaron probablemente hace unos 600 millones de años (comienzos del Cámbrico). Como que entonces ya estaban diferenciados muchos grupos de animales de anatomía y estructura bastante elevadas, es posible que la vida se iniciara hace unos 2 500 millones de años aproximadamente.

Este cálculo se hace retrocediendo en el tiempo, es decir, basado en la velocidad experimental de la evolución y en la edad de la Tierra, calculando el tiempo que debe haber sido necesario para llegar desde la primera manifestación de vida hasta la vida organizada del Cámbrico. Por otra parte, se ha encontrado restos de carbón (grafito) en rocas sedimentarias muy antiguas (precámbricas), con más de 1 800 millones de años, los cuales pueden ser restos orgánicos, ya que ese carbón mostró un origen claramente orgánico.

Ahora bien, no está probado que sea *in situ*, y el carbón puede estar presente en esas rocas por migración desde rocas más jóvenes.

2.5 La evolución como fenómeno general

Los datos reunidos por los astrónomos indican que las estrellas, el sistema solar, y otros sistemas existentes en el universo, han experimentado cambios graduales (evolución cósmica). En la superficie de la Tierra existen numerosas pruebas de una evolución geológica gradual que se manifiesta a través de la elevación y posterior

erosión de las masas continentales, el transporte de partículas por las aguas para formar sedimentos y los cambios seculares climáticos.

Los animales actualmente vivientes y las numerosas especies extinguidas representadas por los fósiles, constituyen una gran variedad de formas progresivamente más complejas, desde los protozoos unicelulares hasta los invertebrados y vertebrados superiores. Según los biólogos, la historia de los animales y las plantas sobre la Tierra ha constituido un proceso de continua evolución orgánica, que ha producido las especies existentes hoy día. La doctrina de la evolución orgánica admite que los organismos existentes son los descendientes modificados, pero directos, de otras especies que vivieron en épocas geológicas anteriores. Se admite que los procesos evolutivos todavía operan, por lo que es posible estudiarlos experimentalmente.

2.6 Pruebas de la evolución

Y Son varias las pruebas de la evolución de los organismos en el tiempo. Podemos mencionar las pruebas que aporta la *morfología comparada*, que busca las relaciones de descendencia entre los organismos basada en la comparación de sus estructuras (fig. 2.1), distinguiendo aquellos órganos que son análogos, es decir, que realizan la misma función, pero que no tienen origen común (por ejemplo, las alas de los insectos y las alas de las aves), de los órganos homólogos que sí poseen un origen común (como las alas de las aves y las alas de los murciélagos). y

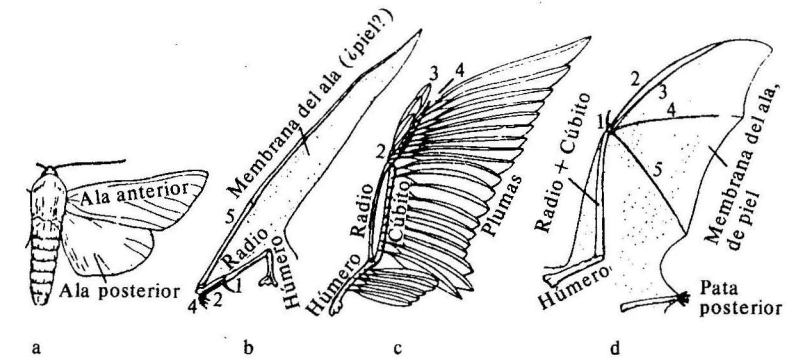


Fig. 2.1 Analogía entre las alas de los insectos: a) sin esqueleto interno y de los vertebrados (con esqueleto), de igual función, pero de distinto origen. Homología de los huesos de las alas de los vertebrados, todos derivados de un tipo común de organización de la extremidad anterior de los vertebrados terrestres, pero con diversas modificaciones: b) pterodáctilo (reptil extinguido) con el 5º dedo alargado; c) ave, en la que faltan los dedos 1º y 5º, el 3º y el 4º están parcialmente soldados; d) murciélago con los dedos del 2º al 5º alargados. (Según Storer y Usinger, 1961.)

Y También existen las pruebas aportadas por la *fisiología comparada*, que busca semejanzas básicas en propiedades físicas y químicas de los diversos líquidos orgánicos, como son, la estructura de la oxihemoglobina, del suero sanguíneo, de las hormonas producidas por las glándulas de secreción interna, etc. La *embriología comparada* también aporta pruebas decisivas en favor de la evolución al demostrar que el desarrollo embrionario de todos los animales es igual en las primeras etapas,

y que esta semejanza aumenta a medida que avanzamos desde grupos inferiores hasta grupos superiores (fig. 2.2).

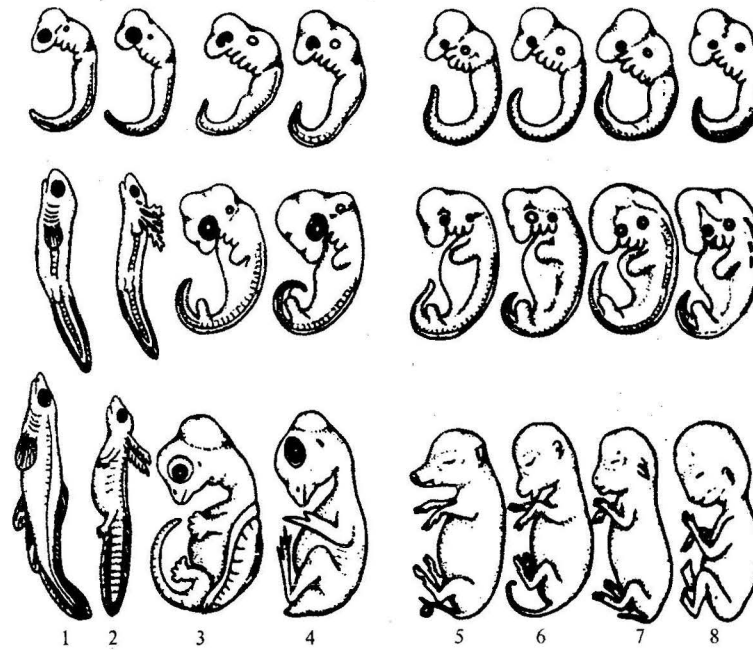


Fig. 2.2 Serie de embriones de vertebrados en tres estadios de desarrollo sucesivos y comparables. Arriba: todos se asemejan mucho en la primera fase; centro, la diferenciación es evidente, pero los cuatro mamíferos (de la derecha) son completamente semejantes; abajo, posteriormente se hacen evidentes las distintas características de cada uno de ellos; 1) pez; 2) salamandra; 3) tortuga; 4) pollo; 5) cerdo; 6) toro; 7) conejo; 8) hombre. (Según Haeckel, 1891.)

Las pruebas paleontológicas de la evolución son en verdad decisivas, pues entre todos los argumentos en favor de las teorías evolutivas, la Paleontología aporta uno de los más poderosos: los que se refieren al estudio de los restos fósiles de los organismos antiguos encontrados en las diferentes formaciones geológicas.

En general, puede decirse que el estudio de los fósiles en las diferentes etapas de la historia de la Tierra muestra la evolución de los organismos, desde los más simples hasta los más complejos, aunque no se tienen índices tangibles de los primeros seres vivos que existieron, por considerarse que se trataba de formas totalmente primitivas carentes de partes duras que pudieran conservarse en el estado fósil.

La Paleontología puede seguir el desarrollo de los diferentes grupos taxonómicos en el curso de los tiempos geológicos y apreciar su evolución observando cuáles caracteres se modifican, de modo tal que se pueden formar verdaderas series paleontológicas. Estas series paleontológicas constituyen documentos de inestimable valor en apoyo de las teorías evolucionistas, pues en ellas es posible seguir paso a paso los caracteres que van cambiando en el tiempo. Entre las series paleontológicas más completas y conocidas podemos citar la del caballo y la del elefante, las cuales explicaremos con más detalles en el capítulo vertebrados.

2.7 Teorías acerca de la evolución

Las teorías creacionistas admiten que los organismos se han originado por un agente sobrenatural que los dotó de todos los rasgos antes indicados. Las teorías evolucionistas postulan que desde que la vida apareció en la Tierra la evolución ha sido continua, y que los organismos más recientes derivan de las formas más antiguas, por variaciones grandes o pequeñas de la herencia inducidas por el ambiente, o por procesos que se desarrollan dentro de los organismos. Los procesos evolutivos se consideran muy lentos, y por tanto, difíciles de comprobar experimentalmente.

Las teorías creacionistas fueron seguidas por científicos tales como Linneo, Cuvier, Agassiz, Owen y otros. Buffon (francés, 1707-1788) fue el primer biólogo moderno que descartó el concepto de la creación especial. Lamarck (francés, 1744-1829) creó la primera teoría general de la evolución, la cual actualmente tiene pocos partidarios por no tener pruebas seguras a su favor.

Charles Darwin (inglés, 1809-1882), creó una teoría que es aceptada por los biólogos modernos como la mejor explicación general de la evolución. Darwin fue un cuidadoso naturalista dotado de una amplia visión. Su libro *Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural* fue una de las obras más importantes del siglo XIX.

La esencia de la teoría de Darwin es que en los animales y vegetales que se reproducen sexualmente no existen dos individuos (excepto los gemelos univitelinos) iguales exactamente. Los individuos de una misma especie tienen distinto tamaño, proporciones, color, estructura interna y externa, fisiología y hábitos.

Todas las formas de vida tienen la capacidad de reproducirse rápidamente. Por ejemplo, la mosca de los frutales *Drosophila* completa su ciclo vital de huevo a huevo en 10 o 14 días y cada hembra puede poner 200 huevos o más. En 40 o 50 días, si sobrevivieran y se reprodujeran todas, llegarían a ser 200 millones. En un verano su número sería astronómico.

Otro ejemplo es el elefante, pues Darwin consideró que el elefante se reproduce a los 30 años y vive unos 100 años, produciendo cada hembra seis descendientes. En 750 años habrían unos 19 millones de elefantes vivientes.

Esto conforma una *lucha por la existencia*. Los individuos que presentan variaciones poco adaptadas a las condiciones naturales son eliminados, mientras que aquellos que las presentan favorables continuarán existiendo y reproduciéndose. Estas variaciones dependen exclusivamente de mutaciones que ocurren en los cromosomas de los organismos y no de los hábitos o características adquiridos por los padres.

Según Darwin, en la lucha por la existencia los individuos con variaciones ligeramente favorables que le permiten afrontar las condiciones de la vida con más éxito sobreviven y se reproducen. Este proceso fue denominado por Darwin *selección natural*. En las generaciones sucesivas, el proceso continuaría y tendría como consecuencia una progresiva adaptación de los animales a su ambiente.

La teoría de Darwin tal y como él la creó, no está acorde con algunos hechos descubiertos posteriormente, sin embargo, es aceptada casi universalmente. Las interpretaciones modernas basadas en los nuevos conocimientos se conocen como *neodarwinismo*.

2.8 Filogenia y ontogenia

La evolución de los organismos, su cambio en el tiempo, la evolución de las especies, se denominó *evolución filogenética* o *filogénesis*. El desarrollo de un

individuo, desde el huevo hasta el ejemplar adulto se denomina *desarrollo ontogénico* u *ontogénesis*. La evolución filogenética de los organismos la estudia una ciencia independiente, la filogenia, que se encarga de establecer la historia de las ramas filogenéticas y los principios según los cuales se rige su evolución. La ontogenia estudia el desarrollo de los individuos durante su desarrollo ontogénico y sus principios.

CAPÍTULO 3

Sistemática

Uno de los principales objetivos de la Paleontología, es obtener una perspectiva de todos los organismos que vivieron en épocas geológicas pasadas y por eso es necesario un medio para agrupar los organismos para su estudio. Los organismos pueden ser agrupados de diferentes formas, por ejemplo, los organismos que viven en el mar, en la tierra, en el aire, etc., o los organismos que hacen daño al hombre, otros que son utilizados por el hombre o son indiferentes para él. También podemos agruparlos de acuerdo con la presencia de concha o ausencia de ella.

Los primeros biólogos empleaban estos caracteres, pero el progreso de los conocimientos ha demostrado que este sistema incluía a muchos animales y vegetales que diferían en los aspectos más fundamentales. La ciencia moderna trata de establecer un *sistema natural*, y se basa en las relaciones genealógicas. En cada grupo sistemático deben estar solamente los organismos que tienen origen filogenético común.

Para descubrir las relaciones genealógicas se utilizan todos los datos disponibles, tales como estructura, morfología, distribución y otros.

3.1 Sistemática y sus ramas

La parte de la ciencia que trata de establecer un sistema natural de organismos se denomina *sistemática*. La sistemática posee tres ramas muy bien definidas: la *clasificación*, que ordena los organismos en grupos, la *nomenclatura*, que se ocupa de las reglas de la denominación científica de los organismos, y la *taxonomía*, que estudia las reglas teóricas de la sistemática. Es necesario aclarar que algunos autores utilizan incorrectamente el término taxonomía como sinónimo de sistemática.

3.2 Clasificación

La clasificación filogenética trata de ubicar a los organismos en grupos según su parentesco filogenético. Trabaja solamente con grupos de organismos, como géneros, especies, subespecies, hasta la población. Un ejemplar puede ser colocado

solamente en un grupo de organismos semejantes. Esta operación se denomina identificación.

El grupo natural de organismos más pequeño que existe es la *populación*. La población es un grupo de organismos de una especie que viven en un lugar limitado donde las condiciones son favorables, y tienen entre sí reproducción sexual permanente. Por ejemplo, todos los individuos de ciertas especies de moluscos terrestres, que viven solamente en las rocas calcáreas de un mogote aislado en rocas no calcáreas, forman una población aislada. Los individuos de cada población pueden reproducirse solamente con los individuos que viven en su mogote.

Los individuos de estas dos poblaciones pertenecen a la misma especie, porque proceden de antepasados comunes, son morfológicamente indistinguibles unos de otros, y son capaces de cruzarse mutuamente, pero sólo de modo potencial, porque a causa de la *isolación* (separación espacial), pierden la capacidad de cruzarse. Por lo tanto, ambas poblaciones pueden distinguirse gradualmente hasta formar dos subespecies o especies, pues pierden simultáneamente la capacidad de cruzarse. Este proceso es muy largo (depende de la velocidad de la evolución) y dura, en general, varios millones de años. Generalmente, la isolación entre las poblaciones no es tan completa, pues los moluscos, por ejemplo, pueden propagarse en las patas de las aves, en los maderos durante las tempestades, etcétera.

Algunas especies (principalmente de animales que pueden moverse, forman grandes poblaciones. Por ejemplo, cierta especie de ave (tiñosa), forman en toda la isla de Cuba una población continua.

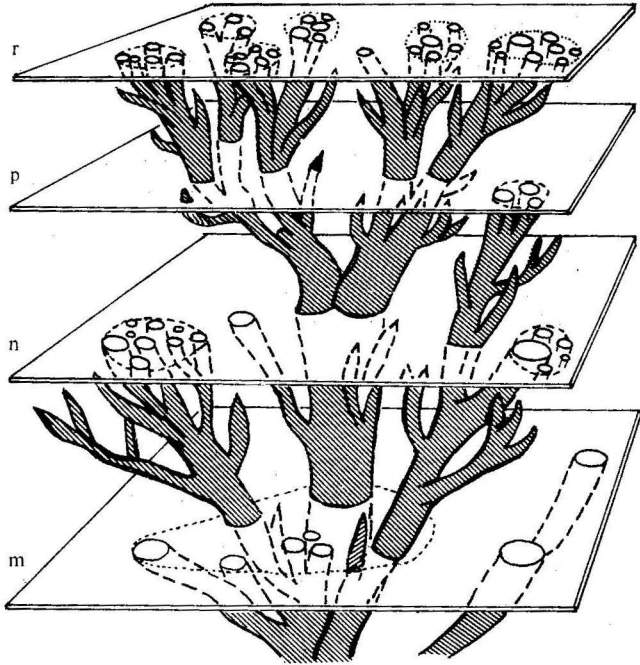


Fig. 3.1 Una parte del "árbol de la vida". El esquema muestra algunas ramas principales y muchas ramas de menor importancia. Cada rama corresponde a una categoría taxonómica: la base del sistema es la especie, varias especies forman una familia, etcétera. Los planos m, n, p, r representan las capas de los sedimentos en la corteza terrestre, en los cuales se conservaron los restos de ramas particulares. En el espacio entre los planos falta la sedimentación y no se conservaron fósiles. (Según Moore, Lalicker y Fischer, 1952.)

Todas las poblaciones de los mismos organismos forman una *especie*. La especie es la unidad básica de la clasificación biológica y está constituida por un grupo natural de organismos que son parientes muy cercanos y se pueden cruzar corrientemente. Los individuos de una especie proceden todos de antepasados comunes; están relacionados "por la sangre", y pueden cruzarse entre sí para producir descendencia fértil, con parecido a sus padres.

Dos o más especies que tengan cierto número de caracteres comunes constituyen un *género*. A su vez, los géneros con algunos caracteres comunes se agrupan en una *familia*, las familias en *órdenes*, los órdenes en *clases*, y estas en *phyla*. El conjunto de todos los *phyla* constituye el *reino* (existen dos reinos, el animal y el vegetal). El esquema de la clasificación es como un árbol que tiene muchos botones (partes terminales de las ramas donde crecen hojas, flores, frutas y nuevas ramas, las cuales representan las distintas especies) con uno o muchos en cada rama (géneros), varias ramificaciones en la rama de orden superior (familias), dos más de estas en las ramas mayores (órdenes), etc., hasta el conjunto de un árbol (reino) (fig. 3.1).

La línea jerárquica de la clasificación filogenética tiene siete grupos o categorías fundamentales:

ESPAÑOL	INGLÉS	LATIN	EJEMPLO
Reino	Kingdom	Regnum	Animalia
Phylum	Phylum	Phylum	Chordata
Clase	Class	Classis	Mammalia
Orden	Order	Ordo	Carnívora
Familia	Family	Familia	Canidar
Género	Genus	Genus	Canis
Especie	Species	Species	Canis familiaris

La diversidad de los organismos es tan grande que los grupos fundamentales (solamente) no son suficientes para la clasificación completa de cada especie. El aumento del número de grupos se puede alcanzar añadiendo el prefijo *super*, para los inmediatamente superiores al grupo fundamental y los prefijos *sub* e *infra* para los inmediatamente inferiores al grupo fundamental. Esta línea jerárquica completa tiene 19 grupos o categorías taxonómicas:

Reino	Infraclase	Familia
Subreino	Superorden	Subfamilia
Phylum	Orden	Género
Subphylum	Suborden	Subgénero
Superclase	Infraorden	Especie
Clase	Superfamilia	Subespecie
Subclase		

Este número de grupos es suficiente para la clasificación de los organismos. El uso de los grupos fundamentales es obligatorio, pero el uso de otros grupos depende del grado de diversificación o conocimiento de los grupos de organismos estudiados.

Como se comprende de lo dicho anteriormente, las unidades taxonómicas (taxones) son grupos concretos de organismos vivos o fósiles, que consideramos como grupos a nivel de cualquier categoría taxonómica. Por ejemplo, *Mollusca* (moluscos), *Crustacea* (crustáceos), *Equus* (caballo), *Reystonea regia* (palma real), etcétera.

3.3 Clasificación del reino animal

El reino animal se divide en 23 *phyla*. Para la paleontología tienen importancia fundamental los que ofrecen restos duros para la fosilización. Los *phyla* que no se conocen en estado fósil están marcados con (ϕ), mientras que los marcados con (+) están extinguidos (figs. 3.2 y 3.3).

- A. Subreino *Protozoa*: Protozoos, animales unicelulares
Phylum Protozoa: Protozoos, animales unicelulares
- B. Subreino *Metazoa*: Metazoos, animales pluricelulares
Phylum Perifera: Poríferos, esponjas ✓
 (+) *Phylum Archaeocyatha*: Arqueociátidos ✓
Phylum Coelenterata: Celenterados ✓
 (φ) *Phylum Ctenophora*: Ctenóforos ✓
 Grupo de *Phyla Vermes*: Gusanos ✓
 (φ) *Phylum Plathelminthes*: Platelminotos, gusanos planos
 (φ) *Phylum Nemertea*: Nemertinos, gusanos cintiformes

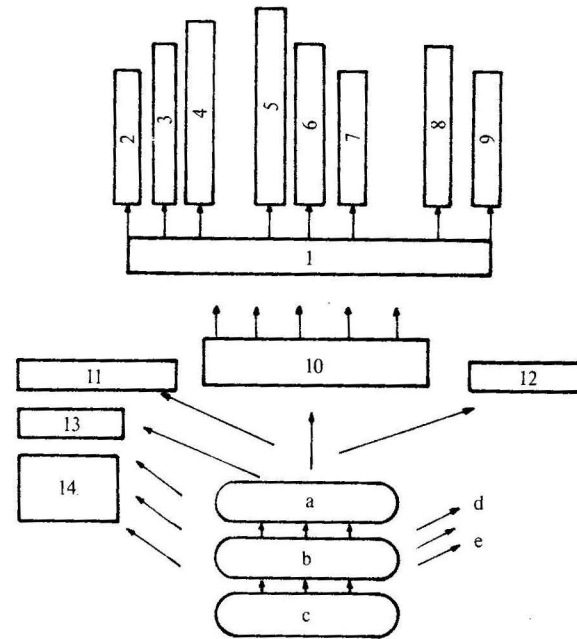


Fig. 3.2 Esquema de la evolución de los animales: 1) Vermes; 2) Chordata; 3) Hemichordata; 4) Echinodermata; 5) Protarthropoda; 6) Arthropoda; 7) Mollusca; 8) Brachiopoda; 9) Bryozoa; 10) Coelenterata; 11) Archacocysthata; 12) Ctenophora; 13) Porifera; 14) Protozoa: a) unicelulares coloniales; b) unicelulares primarios, c) organismos precelulares, d) vegetales, e) algas.

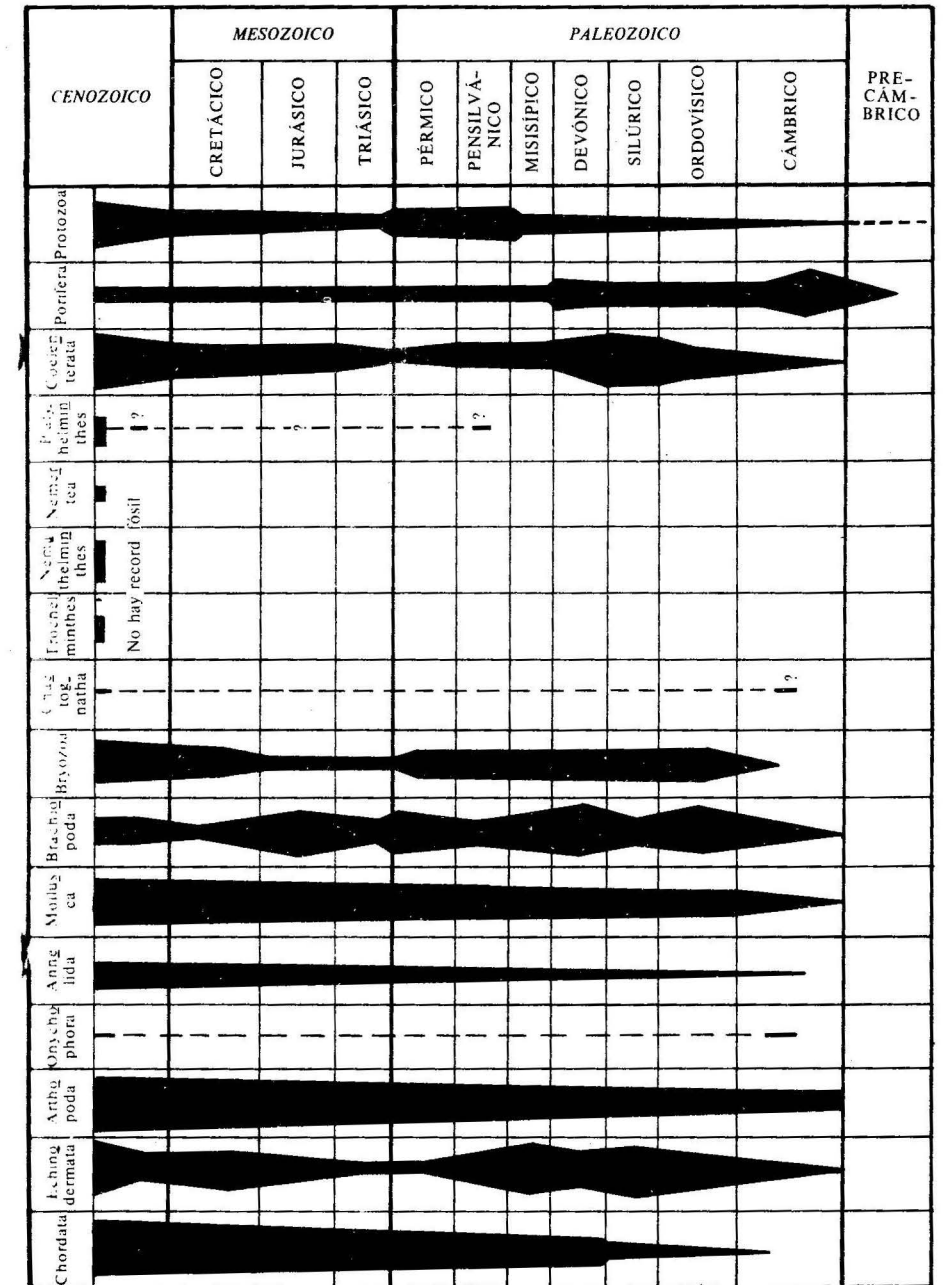


Fig. 3.3 Distribución de varios *phyla* de animales. (Según Snrock y Iwennore, 1953.)

- (φ) *Phylum Nemathelminthes*: Nematelmintos
- (φ) *Phylum Gordiacea*: Gordiáceos
- (φ) *Phylum Acanthocephala*: Acantocéfalos
- (φ) *Phylum Kinorhyncha*: Kinorrincos
- (φ) *Phylum Trochelminthes*: Troquelmintos
- (φ) *Phylum Chaetognatha*: Quetognatos, gusanos saeta
- Phylum Phoronida*: Forónidos
- *Phylum Annelida*: Anélidos, gusanos segmentados
- *Phylum Bryozoa*: Briozoos
- *Phylum Brachiopoda*: Braquiópodos
- *Phylum Mollusca*: Moluscos
- Phylum Protarthropoda*: Protartropodos
- Phylum Arthropoda*: Artrópodos, animales de patas articuladas
- Phylum Echinodermata*: Equinodermados
- Phylum Hemichordata*: Hemicordados
- Phylum Chordata*: Cordados.

Los *phyla* desde *Plathelminthes* hasta *Annelida*, pertenecen al grupo de *phyla* *Vermes*, es decir, a los gusanos.

El reino vegetal se divide en 15 *phyla*, de los cuales se conocen restos fósiles en todos los casos. No detallamos la división en *phyla* del reino vegetal, por ser la paleobotánica mucho menos importante para Cuba que la paleozoología.

3.4 Nomenclatura

Cada país tiene sus propios nombres, comunes o vulgares, para designar a los organismos. Dentro de un mismo país, una especie puede recibir diferentes nombres comunes, por ejemplo, las diferentes variedades y razas de perros, vacas, caballos, etc., los cuales pertenecen todos a una misma especie (por ejemplo, cebú, Holstein, y otras). También el macho, la hembra, y los individuos jóvenes reciben nombres especiales, como vaca, toro, ternero, caballo, yegua y potro. Por consiguiente, entre personas de distintos países e incluso dentro de un mismo país, son fáciles las confusiones.

Hasta el siglo XVIII, los manuscritos y la mayoría de los libros se escribían o se imprimían en latín. Cuando se comenzaron a imprimir los libros en el lenguaje de cada país, se conservó el latín para las descripciones técnicas y los nombres de los organismos, pero estos nombres eran largas frases descriptivas, útiles pero complicadas. Por ejemplo, un ave que vive en EE.UU. recibía el nombre de *Turdus minor cinereus* – *albus non maculatus*; este nombre significa tordo pequeño gris-blanco sin manchas.

Cuando Linneo comenzó su obra titulada *Sistema natural* describió y dio nombre a todos los animales, plantas y minerales conocidos en su época, utilizando concisas descripciones latinas. Comenzó con nombres largos, pero posteriormente los contrajo hasta que en su décima edición (1758) ya empleó solamente dos nombres, uno genérico y otro específico. Linneo llamó por ejemplo al pato salvaje *Anas platyrhynchos*, al gorrión *Passer domesticus*, etcétera.

3.5 Reglas de la nomenclatura científica

Existiendo tantos animales y siendo muy numerosos los sistemáticos que trabajan en su descripción en diferentes países, se han presentado algunas confusiones

en la nomenclatura. Se ha dado el mismo nombre a organismos diferentes (homonomia), y nombres diferentes al mismo organismo (sinonimia). Linneo empleó algunas reglas de nomenclatura y luego se establecieron otras, hasta que el Congreso Internacional de Zoología de 1898 creó una comisión permanente para preparar un Código Internacional de Nomenclatura Zoológica y decidir sobre los casos difíciles.

Las reglas (código) fueron adoptadas en 1901, y con algunas modificaciones, han contribuido a estabilizar de modo notable la nomenclatura zoológica. El código se refiere a los nombres, desde las superfamilias hasta las subespecies. La nomenclatura científica botánica es independiente y tiene su código, por el cual debe regirse la paleobotánica. Como la significación de la paleobotánica en Cuba, es mucho menor que la de la paleozoología, sólo detallaremos algunas partes del Código Internacional de la Nomenclatura Zoológica.

Los principales artículos de este código (extractados), son los siguientes:

Nomenclatura zoológica

La nomenclatura zoológica es el sistema de nombres científicos usados para los taxones de animales vivos o extinguidos. Es independiente de otros sistemas de nomenclatura (botánica y bacteriológica).

En cuanto al punto de partida, se reconoce como fecha inicial del sistema de nomenclatura binominal el 1.º de enero de 1758, fecha convencional de la publicación de la décima edición de la obra *Sistema natural*, de Carlos Linneo.

Número de palabras en los nombres de los animales

El nombre de un taxón situado en un rango superior al grupo especie es uninominal. Ejemplo: *Rotaliidae* – familia de foraminíferos.

El nombre de una especie es binominal. El nombre de una subespecie es trinominal. Ejemplos: *Ammobaculites armasi* – foraminífero bentónico; *Chelonia mydas mydas* – tortuga verde.

El nombre de un subgénero debe colocarse entre paréntesis cuando se utiliza en combinación con el nombre genérico o el nombre específico, y no se considera como parte de la designación binominal en el caso de especies, o de la designación trinominal en el caso de subespecies. Ejemplos: *Brachidentes (Hornomya) exastus* – mejillón de la zona intercontinental del Mar Caribe; *Lenticulina (marginulinopsis) densicostata* – foraminífero reciente de la Isla Culebra.

Criterios de publicación

El nombre científico es válido (y también cada operación de nomenclatura) solamente cuando está publicado en alguna revista o en un libro. Las publicaciones (informes científicos) mimeografiadas no tienen valor, ni los informes mecanografiados solamente.

Criterios de utilidad de los nombres

El nombre científico, para que sea válido, debe ser:

- a) publicado después del año 1758;
- b) latino o latinizado;
- c) acompañado de la descripción, definición o indicación (indicación es la referencia bibliográfica sobre la descripción, definición o ilustración publicada antes);
- d) acompañado de la designación del tipo.

Sobre la fecha de publicación

La fecha de publicación del nombre científico del taxón, si se menciona, se escribe después del nombre del autor y se separa con una coma.

El nombre de la especie tiene, en fin, las partes siguientes: nombre genérico, nombre específico, nombre del autor (coma) y fecha (año solamente). Ejemplos: *Calpionella alpina* Lorenz, 1901; *Globigerinatella insueta* Cushman et Stainforth, 1945.

Sobre la validez de los nombres

Ley de prioridad. El nombre válido de un taxón es el nombre utilizable más antiguo que se le ha aplicado, a menos que este nombre haya sido invalidado por alguna de las disposiciones del código, en uso de sus poderes plenarios. Los nombres invalidados pasan a formar la sinonimia del taxón, son nombres "ocupados" y por lo tanto no pueden utilizarse de nuevo.

Sobre la formación y corrección de los nombres

Todos los nombres zoológicos deben ser palabras latinas o latinizadas. No se permite el uso de marcas diacríticas, apóstrofes o diéresis en la formación de un nombre zoológico científico y quienes revisen estos materiales deben eliminar tales signos gramaticales del nombre original. El uso del guión se permite sólo cuando se utiliza una palabra compuesta en la cual el primer elemento es una letra latina usada para indicar un carácter del taxón. Ejemplo: *Astroscopus y-graecum* -pez eléctrico marino de las aguas venezolanas.

Escritura de los nombres

Los nombres de los taxones incluidos en el grupo familia y en el grupo género deben escribirse con letra inicial mayúscula: los del grupo especie con minúscula (sin excepción).

Se recomiendan las siguientes terminaciones para los taxones que se especifican a continuación:

Superfamilia: (*oidea*)

Familia: (*idae*)

Subfamilia: (*inae*)

Tribu: (*ini*).

Los nombres de especies o subespecies formados según nombres de personas deben terminar en (i) si dicha persona es hombre, o en (ae) si la persona es mujer. Ejemplos: *cuvieri*, *marianae*, *jimenezi*, *richterae*.

Propiedades del autor

El autor (o autores) de un nombre científico es la persona (o personas) que primero lo publiquen, en forma tal que satisfaga los requisitos contenidos en el Código Internacional de la Nomenclatura Zoológica.

El cambio de grado taxonómico dentro de la esfera del grupo (familia, género o especie), no influye en la propiedad del autor. Ejemplos: Si la familia *Calpionellidae* Bonet, 1956, es ascendida a superfamilia, el autor sigue siendo el mismo, quedando el nombre como sigue: *Calpionelloidea* Bonet, 1956. Si el nombre de la familia *Tetranchidae* hay que modificarlo como *Tetranchidae*, es una enmienda, pero el autor sigue siendo el mismo.

Referencias de los autores

El nombre del autor no forma parte del nombre del taxón, y su cita en publicaciones posteriores es opcional. Cuando se menciona el nombre del autor original, este sigue al nombre específico sin emplear tipos de imprenta especial ni signos de puntuación entre ambos nombres. Ejemplo: *Strombus gigas* Linnaeus, 1758.

Nueva forma

Si el nombre específico o subespecífico fue descrito originalmente dentro de un género dado y posteriormente transferido a otro, el nombre del autor del taxón debe ser encerrado entre paréntesis al citarlo. Si se desea citar también el nombre del revisor, debe mencionarse después del paréntesis. Ejemplos: La especie *Mya perna* Linnaeus, 1758, fue transferida al género *Perna*, por lo que debe citarse como *Perna perna* (Linnaeus, 1758). Si se desea citar también el nombre del revisor debe escribirse entonces *Perna perna* (Linnaeus, 1758) Retzius, 1788. Corrientemente no se cita el nombre del revisor.

Homonimia

La homonimia es la identidad ortográfica de dos o más nombres utilizables que denominan especies distintas de un mismo género, o entidades taxonómicas distintas dentro del grupo género o dentro del grupo familia.

La ley de la homonimia expresa que cualquier nombre que sea homónimo de un nombre científico válido y establecido con anterioridad en zoología, debe ser remplazado por otro.

Concepto de los tipos

Cada taxón tiene su tipo, un ejemplar para el grupo especie, una especie para el grupo género o un género para el grupo familia.

Todos los ejemplares de una especie no son completamente iguales. Cada especie tiene su variabilidad. Los límites de una especie (especialmente de una paleoespecie), un género o una familia, son subjetivos y su concepción depende del grado de conocimiento del taxón; también depende de la opinión de los sistemáticos, que no suelen estar acordes; por esa razón, cada taxón tiene su tipo. El tipo de la especie es un ejemplar cuyas características son típicas para esta especie.

La concepción de la especie puede ser, por tanto, estrecha o amplia, pero el tipo de la especie tiene que estar en cada concepción entre los límites de la especie. El tipo del género es una especie tipo, y solamente las especies semejantes a la especie tipo pueden estar en este género. El volumen del género depende, naturalmente, de la opinión de los sistemáticos y puede variar según sus criterios; sus límites están alrededor de la especie tipo, pero en cada concepto de género, la especie tipo tiene que estar dentro de los límites del género.

Tipo es el ejemplo clásico de cada taxón, y el concepto de los tipos garantiza la estabilidad de la sistemática.

Tipos para el grupo familia

El tipo de cada taxón en el grupo familia es el género (género tipo), en el cual se basa la designación del taxón.

El zoólogo, o el paleontólogo, que establezca un nuevo taxón del grupo familia, debe elegir un ejemplar como género tipo.

Tipos para el grupo especie

El tipo de una especie o subespecie es un ejemplar único. Puede ser un ejemplar original o un ejemplar de una serie típica (holotipo, lectotipo o neotipo). En la serie típica están todos los ejemplares en los cuales el autor basa la nueva especie (o subespecie).

Holotipo. Es un ejemplar de la serie típica (o el ejemplar único conocido) designado o considerado como tipo por el autor de la especie en la fecha de publicación de la descripción original. Todos los otros ejemplares de la serie típica son *parati-*

pos. *Sintipo* es cada uno de los ejemplares de la serie típica. Se recomienda que todo autor al establecer una nueva especie, seleccione un ejemplar como holotipo.

Lectotipo. Si alguna especie no tiene seleccionado el tipo, cada zoólogo o paleontólogo puede designar uno de los sintipos como *lectotipo*. *Lectotipo* es, pues, un ejemplar seleccionado por descripción subsecuente a partir de una serie típica, para servir como ejemplar tipo.

Neotipo. Es un ejemplar designado por descripción subsecuente para remplazar al holotipo, cuando el material tipo original de una especie se ha extraviado o destruido sin duda alguna.

3.6 Abreviaturas latinas utilizadas en sistemática

Las publicaciones taxonómicas tienen como objeto la comunicación científica internacional. Los autores deben preferir el uso del latín para aclarar el material de la nomenclatura científica. Se considera útil presentar una serie de términos latinos muy utilizados en la sistemática por los taxónomos.

ABREVIATURA	PALABRA	SIGNIFICADO
<i>aff.</i>	<i>affinis</i>	Posee afinidad <i>con</i> , pero no es idéntico <i>a</i>
<i>cf.</i>	<i>confer</i>	Debe ser comparado <i>con</i>
<i>ex. aff.</i>	<i>ex affinis</i>	De afinidad
<i>ex. gr.</i>	<i>ex grup</i>	Del grupo de
<i>gen. n.</i>	<i>genus novum</i>	Género nuevo
<i>gen. et sp. n</i>	<i>genus et specie nove</i>	Género y especie nueva
<i>nom. dub.</i>	<i>nomen dubium</i>	Nombre de un taxón no identificable por la diagnosis original, ni por el examen del material tipo.
<i>nom. nov.</i>	<i>nomen novum</i>	Nombre nuevo
<i>nom. nud.</i>	<i>nomen nudum</i>	Nombre sin designación (sin indicación, definición o descripción)
<i>nov.</i>	<i>novum</i>	Nuevo
<i>sensu</i>	<i>sensu</i>	Según (referencia a un autor)
<i>s. l.</i>	<i>sensu lato</i>	En sentido amplio
<i>s. s.</i>	<i>sensu stricto</i>	En sentido estricto
<i>sp.</i>	<i>specie</i>	Especie
<i>spp.</i>	<i>species</i>	Especies
<i>sp. n.</i>	<i>specie nova</i>	Especie nueva
<i>subgen.</i>	<i>subgenus</i>	subgénero
<i>subsp.</i>	<i>subspecie</i>	subespecie

CAPÍTULO 4

Paleoecología

Los animales y las plantas están influenciados por un conjunto de factores denominados ecológicos, entre los cuales podemos citar los factores físicos, químicos, biológicos y geológicos.

Todos ellos actúan combinadamente sobre los organismos, ejerciendo influencia en su adaptación a los diferentes ambientes.

4.1 Factores ecológicos fundamentales

Factores físicos

Entre estos podemos citar, como principales, la temperatura, la luz solar, la presión del agua y la profundidad. Como puede observarse, todos estos factores están íntimamente relacionados entre sí pues el aumento de la profundidad del mar disminuye la temperatura y aumenta la presión, así como que a mayor profundidad hay menor cantidad de luz solar. Todos estos factores influyen en mayor o menor grado en la distribución de los organismos, puesto que no todos pueden adaptarse a los diferentes ambientes.

Factores químicos

Entre estos factores están principalmente, la salinidad del agua, la cantidad de gases y minerales disueltos, el pH, etc. La salinidad elevada no permite la presencia de muchos organismos y puede influir en la constitución del esqueleto de los animales (concha y otros); también hay organismos adaptados a las aguas dulces, salobres o saladas. Hay gases que no permiten la vida de muchos organismos (SH₂) y otros que la favorecen (oxígeno). El contenido elevado de minerales disueltos (carbonato de calcio, por ejemplo) facilita el desarrollo de las conchas gruesas y la abundancia de organismos. El pH causa también variaciones en la adaptación de los organismos, no permitiendo la vida a unos y facilitándosela a otros.

Factores biológicos

Influyen en la distribución de los organismos como factores biológicos el alimento, los enemigos, las enfermedades, la simbiosis, las posibilidades de reproduc-

ción, la lucha por la vida y las asociaciones. Donde hay mucho alimento, la vida será abundante, y viceversa, por ejemplo, en las zonas costeras la vida es más abundante que en las pelágicas y abisales porque, entre otros factores, existe mayor abundancia de alimento (algas, etc.). Los enemigos frenan el desarrollo de algunos animales y no los dejan vivir; también las enfermedades eliminan muchos individuos. Las diferentes asociaciones de organismos actúan unas sobre otras, ayudándose a veces mutuamente.

Factores geológicos

Entre los factores de tipo geológico podemos citar la naturaleza del fondo, las corrientes marinas y submarinas, y otros. En cuanto a la naturaleza del fondo, es evidente que no se encontrarán las mismas especies en fondos rocosos que en fondos arenosos o arcillosos. Las elevaciones del fondo sirven de barrera contra las corrientes, las cuales arrastran a los organismos que no viven fijos, e incluso, a los que viven fijos. Las corrientes trasladan el alimento de unas zonas a otras, posibilitando la vida en diversas regiones.

De la adaptación de los distintos organismos a los diferentes ambientes, surgen diversas asociaciones. Estas asociaciones, conjuntamente con todo el conjunto de características del fondo en ese lugar representadas en las rocas sedimentarias, constituyen lo que llamamos las diferentes facies. *Facies* es el conjunto de caracteres litológicos y paleontológicos de una roca, pudiendo dividirse en los términos *litofacies*, cuando se refiere a la composición petrográfica y litológica de una roca, y *biofacies* cuando se refiere a su contenido paleontológico.

4.2 La paleoecología y sus objetivos

La parte de la biología que estudia las relaciones entre los organismos recientes y el medio en que viven se denomina ecología. La parte de la paleontología que estudia las relaciones entre los organismos fósiles y el medio en que vivieron se denomina paleoecología. De los organismos que vivieron en épocas geológicas pasadas, la paleoecología puede estudiar sólo sus restos (fósiles). Del ambiente en que vivieron estos organismos, la paleoecología encuentra solamente, en algunos casos, la roca en que descansan los fósiles.

En muchos casos, la roca en que descansan los restos fósiles no representa el ambiente en que ellos vivieron, pues pudieron ser transportados a otro lugar con condiciones ecológicas completamente diferentes, donde los organismos no pudieron vivir.

La paleoecología trata de explicar todos los influjos del ambiente sobre los organismos fósiles, las huellas de los organismos, el origen de los conjuntos de fósiles que se encuentran en las rocas sedimentarias y por último, determinar las condiciones (físicas, químicas, biológicas y geológicas) en que dichos organismos vivieron.

4.3 Ramas de la paleoecología

La rama de la paleoecología que estudia las asociaciones originales de los organismos fósiles en relación con su ambiente de vida se denomina paleosinecología (la sinecología estudia lo mismo en las asociaciones de organismos recientes). La rama de la paleoecología que estudia solamente las relaciones de cierto taxón (frecuentemente una especie o un género con su ambiente de vida), se denomina paleoautecología (la autecología estudia lo mismo en los organismos recientes).

La paleoecología también interviene en algunas otras ramas semejantes de la paleontología. Por ejemplo, la bioestratonomía estudia la posición de los fósiles en las rocas, y muchas veces esta posición coincide con la que tenían en vida los organismos, siendo la paleoecología la encargada de mostrar las pruebas de esa posición.

También la tafonomía, que estudia entre otras cosas la formación de los conjuntos de los restos de organismos fósiles, se interesa mucho por las asociaciones originales de los organismos, las cuales son la materia del estudio paleosinecológico. Para la paleobiogeografía, la paleoecología tiene una significación primordial, pues la distribución de los organismos está limitado, en primer lugar, por factores ecológicos como los citados anteriormente.

Los resultados de la paleoecología los utiliza, por ejemplo, la geología histórica, para reconstruir las condiciones que existieron sobre la Tierra en épocas geológicas pasadas y resolver algunas tareas paleogeográficas. La paleoecología debe buscar, por esa razón, los criterios para descifrar lo más acertadamente posible todos los fenómenos de las rocas sedimentarias, los cuales son la clave para determinar las condiciones existentes durante la formación de la roca en la época en que vivieron los organismos (cuyos restos se encuentran en las rocas).

Gran ayuda ofrece la actuopaleontología, que estudia los procesos de fosilización actuales, el transporte de los restos de los organismos, y los lugares de deposición de estos. Todas estas cuestiones las necesita aclarar la paleoecología en estado fósil, tomando como base lo que sucede en la actualidad. Los resultados y datos obtenidos en los ambientes recientes, la paleoecología los aplica después al estudio de los organismos fósiles.

4.4 Ambientes

La parte de la tierra que contiene a los organismos vivientes se conoce como biosfera. En esta capa, relativamente delgada, existen muchos lugares grandes y pequeños apropiados para la vida de plantas y animales. En términos generales puede decirse que existen dos ambientes fundamentales: el marino y el continental.

El medio marino

Los océanos, mares y golfos cubren en la época reciente aproximadamente el 71 % de la superficie terrestre. Las condiciones en el medio marino son relativamente estables. Sus características físicas son:

- a) temperaturas desde 32 °C en los trópicos hasta 2,2 °C en algunas regiones polares, pero raramente con una oscilación anual superior a ± 5 °C en un mismo lugar;
- b) los gases disueltos varían con la temperatura y con la profundidad;
- c) el contenido en sales presenta un promedio de 3,5 %;
- d) la profundidad media de los océanos es de unos 4 000 m;
- e) la luz penetra hasta una profundidad de 200 m, llegando algunas trazas hasta los 900 m. Por debajo de los 900 m hay oscuridad total.

Los animales marinos poseen representantes de todos los *phyla* (los *phyla* *Brachiopoda*, *Ctenophora*, *Chaetognatha*, y *Echinodermata*, son exclusivamente marinos). Las especies e individuos son más abundantes cerca de la costa y cerca de la superficie del mar, mientras que su número decrece con la profundidad, aunque algunos se hallan en las mayores profundidades.

La flora marina necesita para su vida la luz con bastante intensidad y por eso el límite inferior de ampliación de la flora marina está a una profundidad de alrededor de 100 m. A mayores profundidades, la flora marina viviente prácticamente desa-

parece, existiendo sólo algunos restos de plantas que son arrastrados a esas profundidades por las corrientes.

Como consecuencia de las distintas condiciones de vida en las diferentes profundidades del mar, las asociaciones faunísticas varían. Por esa razón, en el mar es posible distinguir varias zonas faunísticas o batimétricas, también denominadas zonas bióticas marinas. Las zonas más importantes del fondo marino son las siguientes:

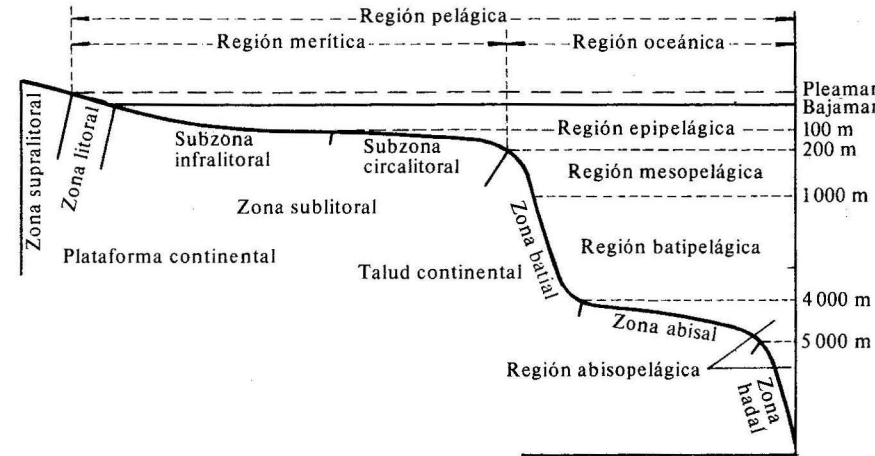


Fig. 4.1 Esquema de las diferentes zonas bióticas marinas. (Según Ager, 1966.)

Zona supralitoral. Comprende la superficie de la costa sobre la marea alta o pleamar donde sin embargo es posible observar la influencia del agua marina. Las partes más bajas de esta zona son bañadas por las olas de agua salada durante cada marea alta o durante las marejadas. Las partes superiores de esta zona son salpicadas por el agua marina solamente durante las marejadas. Los organismos que viven en esta zona tienen que soportar condiciones de vida extraordinariamente difíciles.

Zona litoral. Está comprendida dentro de la oscilación normal de las mareas, cubierta por el agua salada y expuesta al aire alternativamente dos veces al día.

Zona sublitoral. Comprende el fondo marino entre la línea de la marea baja y la profundidad de 200 m. Esta zona cubre la superficie de la plataforma continental y según la profundidad y la distancia a la costa podemos dividirla en dos subzonas, la *infralitoral* que comprende el fondo marino entre la línea de la marea baja hasta una profundidad de 100 m donde hay por lo general plantas y bruscos cambios faciales, y la *circalitoral*, que comprende el fondo marino desde la profundidad de 100 m hasta la profundidad de 200 m, es decir, hasta el borde de la plataforma continental. Los cambios faciales aquí son menos bruscos y las plantas son raras o faltan completamente.

Zona batial. Comprende el fondo marino que forma la superficie del talud continental, es decir, el fondo desde el borde de la plataforma continental (desde una profundidad de 200 m aproximadamente) hasta el pie del talud continental (la isobatial de los 4 000 m).

Zona abisal. Cubre las enormes superficies del fondo de los océanos en las grandes profundidades (cerca de 4 000 y 5 000 m).

Zona hadal. Comprende el fondo oceánico en las profundidades mayores de 5 000 m, es decir, las depresiones del fondo y las grandes fosas oceánicas.

Todo el espacio de las aguas oceánicas forma el *ambiente pelágico*. Las regiones más importantes de ese espacio se detallan a continuación.

Región nerítica. Ocupa el espacio de todas las aguas marinas sobre la plataforma continental, desde el fondo hasta la superficie del mar.

Región oceánica. Comprende las aguas oceánicas sobre el talud continental y sobre el fondo oceánico profundo. Según la profundidad se divide en *región epipelágica* (desde la superficie hasta 200 m de profundidad), *región mesopelágica* (desde los 200 m hasta los 1 000 m de profundidad), *región batipelágica* (desde 1 000 m hasta 4 000 m de profundidad) y la *región abisopelágica* (desde los 4 000 m en adelante).

Los límites de las zonas y regiones dependen, sobre todo, de la configuración de los límites de la plataforma y del talud continental. Las profundidades mencionadas son las medias para la época reciente y en varios lugares del mundo pueden ser diferentes. En algunos lugares falta la subzona circalitoral porque el talud continental comienza en profundidades menores de 100 m. Las profundidades de los límites de las zonas cambiaron también durante las épocas de regresiones y transgresiones del mar, locales o mundiales (como por ejemplo, en el Cretácico Superior o en el Mioceno, así como también durante las oscilaciones del nivel del mar en el Cuaternario).

Medio continental

Ocupa la parte de la superficie de la Tierra que no está cubierta por el mar (cerca del 29% de su superficie). Este medio está constituido por continentes e islas, o sea, por la tierra y las aguas dulces corrientes, estancadas y heladas. En los continentes e islas, la interacción de numerosos factores físicos, climáticos y biológicos da lugar a una amplia variedad de condiciones ecológicas.

En la superficie de la tierra firme, la fosilización es poco frecuente porque falta la sedimentación o es muy poca, y por lo general los cuerpos de los organismos quedan expuestos a la acción combinada de agentes físicos, químicos y biológicos (bacterias, etc.), que los destruyen sin dejar rastro de su existencia. Solamente en los lugares donde hay sedimentación (sobre todo en los lagos de agua dulce), hay mayor posibilidad de fosilización.

El medio de las aguas dulces difiere del medio marino por su distribución discontinua, su menor volumen, profundidad, mayor variabilidad en temperatura, contenido de gases, sales, penetración de la luz, turbidez, movimiento y desarrollo de las plantas. Los principales ambientes de agua dulce son las aguas corrientes y estancadas (ríos, lagos, pantanos y marismas), que pueden ser permanentes o temporales. Los lagos grandes suministran un ambiente más estable que las aguas corrientes; poseen una zona de sedimentación, flora y fauna planctónica, nectónica y bentónica.

El medio salobre comprende aquellas zonas donde se mezclan las aguas saladas del mar con las aguas dulces de los ríos. El número de especies de animales capaces de vivir en las aguas salobres es relativamente más pequeño que los de agua dulce o los de agua con salinidad normal.

El medio palustre comprende los pantanos y las ciénagas, y en general, es un medio poco propicio para la fosilización animal en virtud de sus difíciles condiciones para la vida. Sin embargo, es una gran fuente de plantas fósiles, pues estas sí abundan mucho en este medio donde las condiciones son propicias para el tipo de fosilización que ellas requieren. De este medio provienen las zonas de turba, hulla, etcétera, las cuales no son más que grandes acumulaciones de árboles y plantas carbonizadas.

4.5 Conjuntos principales de organismos vivos

Los organismos que pueden vivir en agua salada, o en agua dulce, son los más abundantes como fósiles, y por lo tanto, resulta interesante conocer su clasificación desde el punto de vista ecológico. Esta clasificación es la siguiente:

Plancton. Está formado por los organismos que flotan en el agua. La mayoría de estos organismos no se pueden mover activamente. Algunos pueden tener pequeños movimientos propios, pero no pueden desplazarse libremente a grandes distancias, siendo arrastrados por las corrientes de agua, el oleaje y los vientos. En su mayor parte, los organismos del plancton son muy pequeños o microscópicos, *microplancton*, como las plantas microscópicas (diatomeas y otras), los protozoos, pequeños crustáceos, larvas de varios moluscos, etc., pero hay también organismos más pequeños (menos de 0,05 mm) que forman el *nannoplancton*. Por otra parte podemos dividir también el plancton en *zooplancton* o plancton animal y *fitoplancton* o plancton vegetal. Las conchas de los organismos planctónicos forman en algunas zonas de los océanos la parte más importante de los sedimentos (lodo de radiolarios, lodo de globigerinas, etcétera).

Necton. Está formado por los animales que nadan libremente en el agua por su propio esfuerzo. Entre ellos figuran los peces, cefalópodos (como los calamares), tortugas, ballenas y otros. De los animales fósiles pertenecieron al necton los ictiosaurios y otros reptiles acuáticos. Los restos de los organismos nectónicos, después de muerto el ejemplar, van al fondo del mar, donde se mezclan con los restos de organismos planctónicos y bentónicos. Muchas veces los restos de los organismos nectónicos son transportados a grandes distancias por las corrientes marinas (por ejemplo, las conchas de los cefalópodos), y se depositan en el fondo de lugares donde ellos no vivieron.

Bentos. Está formado por aquellos organismos que viven en el fondo de mares, lagos o ríos. Entre ellos se encuentran, por ejemplo, muchos moluscos (gasterópodos, bivalvos), gusanos, crustáceos, foraminíferos, corales, equinodermos, etc. Para la Paleontología, el bentos posee gran importancia. Los organismos que viven fijos al fondo forman el bentos *sesil* (bentos fijo), los que tienen la facultad de desplazarse sobre el fondo pertenecen al bentos *vagil* (bentos móvil). Los organismos del bentos *sesil* que viven fijos a organismos del bentos móvil y se desplazan con ellos (por ejemplo, las esponjas fijas a caparazones de cangrejos, las anémonas de mar que viven fijas a caracoles dentro de los cuales vive el cangrejo *Pagurus* conocido como ermitaño y otros), forman el *epibentos vagil*. También es posible separar el bentos en *fitobentos* y *zoobentos*.

Según la naturaleza del fondo podemos distinguir varios tipos de bentos. El bentos *supralitoral* está formado por algunas especies que pueden soportar las condiciones de vida extraordinariamente graves de este medio (intenso calor solar, alternancia de tiempos secos y tiempos de hundimiento en agua salada, y tiempos de agua dulce durante las lluvias. Por esa causa en este ambiente viven solamente pocas especies, pero con gran cantidad de individuos. Este ambiente se encuentra poco representado en estado fósil.

El bentos *litoral* está representado por los organismos que viven entre las líneas de las mareas y que están expuestos alternativamente al aire y cubiertos por el mar, dos veces en el día. También están expuestos a la fuerte acción del oleaje, que les proporciona mucho alimento y oxígeno. En la zona litoral se distinguen varias partes, según la naturaleza del fondo (arena, roca y barro) que tienen fauna y flora bentónicas completamente distintas. La población litoral es densa, encontrándose en mucha cantidad los protozoos (algunos foraminíferos), muchos artrópodos (sobre todo crustáceos), muchos moluscos (en primer lugar gasterópodos). La mayo-

ría de estos organismos viven fijados al fondo, y en estado fósil son muy poco conocidos.

El bentos *sublitoral* se puede encontrar en estado fósil con bastante frecuencia y es el ambiente más importante para la Paleontología. Está formado por los organismos que viven debajo del nivel de las mareas hasta una profundidad de unos 200 m. A este bentos pertenecen todos los organismos bentónicos de las plataformas continental e insular. En esta zona, el agua está bien oxigenada, calentada con luz solar abundante, y con mucho alimento. La densidad de la población sublitoral (que incluye las plantas) es la mayor, existiendo en ella prácticamente todos los grupos importantes de animales. En los niveles superiores de la zona sublitoral, cerca de la costa, donde el mar es poco profundo (zona infralitoral), es destacable la influencia del oleaje que transporta los restos de organismos, pues resulta ser el factor más importante en la formación de los conjuntos de dichos organismos. Prácticamente ningún conjunto fósil de esta zona (con excepción de casos especiales), se encuentra fosilizado en el estado en que vivieron, sin mezcla con otros restos de organismos que vivieron en otro lugar o sin algunos otros componentes que fueron transportados de otro lugar. En los conjuntos de restos orgánicos de la zona sublitoral pueden estar mezclados también restos de organismos planctónicos o bentónicos.

El bentos *batial* está formado por los organismos que viven en la zona batial, o sea, en el talud continental, donde el agua está tranquila, es progresivamente más fría y hay poca o ninguna luz. La cantidad de organismos es menor que en la zona sublitoral y faltan las plantas. Los restos orgánicos permanecen en el lugar donde vivió el animal y se desplazan solamente con todo el sedimento por efecto de las corrientes turbias. Los fósiles son muy frecuentes en los productos de las corrientes turbias.

En los bentos *abisal* y *hadal*, las condiciones de vida son muy duras porque el agua está siempre fría y quieta, la oscuridad es completa y hay escasez de oxígeno. Los animales que viven aquí son pequeños en su mayoría (no existen plantas), son ciegos o con ojos grandes, y en algunos casos, poseen órganos productores de luz. Este bentos se conoce muy poco en estado fósil.

En el bentos, en fin, algunos gusanos, equinodermos, moluscos y crustáceos se arrastran por la superficie. Muchos gusanos, algunos equinodermos y moluscos bivalvos son minadores, mientras que muchas especies de hidroideos, anémonas, corales, briozoos, moluscos, etc., son sedentarios y viven fijos a varios objetos.

4.6 Conjuntos de restos de organismos

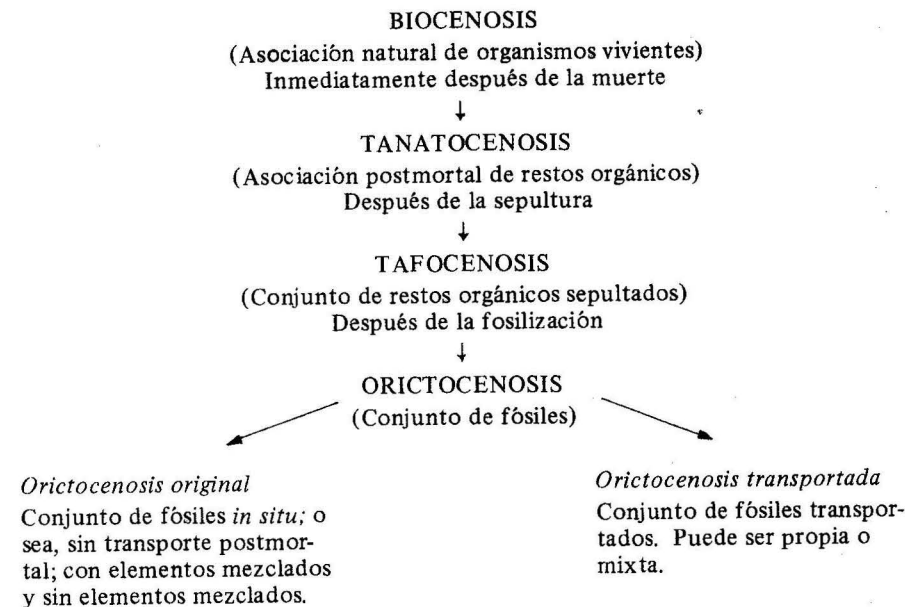
Los conjuntos de fósiles en las rocas de la corteza terrestre no representan fielmente, en ningún caso, las asociaciones originales de los organismos. En primer lugar, faltan los restos de los organismos que no tienen partes convenientes para la fosilización (por ejemplo, bacterias, la mayoría de los gusanos, insectos, algas, etc.). De los organismos que tienen partes duras (esqueletos o conchas), se conserva sólo un número limitado, pues la mayoría son destruidos antes de la fosilización.

Solamente en casos excepcionales, los restos de los organismos descansan en la roca sedimentaria en el lugar donde ellos vivieron y en su posición original. Generalmente, los restos de los organismos quedan sujetos al transporte durante el cual muchos de ellos son destruidos o dañados. Durante el transporte se efectúa, además, la selección según la forma, la resistencia, el tamaño, la composición y otros aspectos, de los restos transportados. El resultado de estos procesos son los conjuntos de restos de organismos en los cuales es posible encontrar juntos restos de organismos que vivieron en zonas diferentes y a veces muy alejados.

La asociación natural de organismos vivientes se denomina *biocenosis*. Cada conjunto de restos fósiles de organismos en las capas de rocas se denomina *orictocenosis*. La formación de la orictocenosis es un proceso complicado. Por ejemplo, en cierto lugar del fondo marino de la zona sublitoral, pueden hallarse no solamente los restos de los organismos que originalmente vivieron allí (restos de la biocenosis), sino también los restos de organismos que vivieron en las capas del agua y del aire circulantes por ese lugar (restos que cayeron allí); también pueden encontrarse restos procedentes de otros lugares del fondo sublitoral, del litoral e incluso de la tierra firme o agua dulce, que pueden ser transportados a ese lugar por las corrientes o por algunos organismos. En algunos casos se mezclan también restos de organismos con diferente edad procedentes de rocas destruidas en la costa, o en la zona sublitoral. Está claro que para conocer las cualidades paleoecológicas bajo las cuales se formó la roca (biofacie), es necesario distinguir los restos de los organismos que descansan en su lugar de vida, de los restos que fueron transportados hacia allí.

4.7 Clasificación de los conjuntos de organismos fósiles

La clasificación de los conjuntos de organismos fósiles está basada en la presencia o en la ausencia de transporte postmortal. Es posible construir un esquema como el siguiente:



La *orictocenosis original* (conjunto original de fósiles) está integrada solamente por restos de organismos que están sepultados en el lugar donde vivieron. Como ejemplo podemos citar la orictocenosis de las aguas tranquilas en el fondo de algunos golfos marinos. En la orictocenosis original aparecen con frecuencia restos de organismos que proceden de las capas de agua y de aire que están encima de ese lugar (foraminíferos y otros organismos planctónicos). Estos restos en la orictocenosis original reciben el nombre de elementos mezclados, y por eso es posible distin-

guir la *orictocenosis original sin elementos mezclados* que es un caso muy raro, y de la *orictocenosis original con elementos mezclados*, que es un caso frecuente.

La *orictocenosis transportada* (conjunto de fósiles transportados), a su vez se puede dividir según el origen de los restos orgánicos que la componen. Tenemos la *orictocenosis transportada propia*, la cual está integrada solamente por restos de una biocenosis original, fosilizada por lo general en el ambiente original y sin mezcla con otras biocenosis. Como ejemplo tenemos algunas facies en los arrecifes coralinos, orictocenosis de las playas sin mezclas con los restos de otras biocenosis, etc. La *orictocenosis transportada mixta*, que está integrada por restos de organismos que vivieron en diversos ambientes contemporáneos, es un caso también frecuente, como lo indican la mayoría de los conjuntos de fósiles de los sedimentos originales cerca de la costa, a causa de la influencia del transporte provocado por las olas. En algunos casos, la orictocenosis transportada mixta presenta algunos fósiles mezclados que provienen de rocas sedimentarias de la costa (foraminíferos, moluscos, etc.). A estos fósiles se les denomina *exóticos*.

4.8 Otros términos paleoecológicos importantes

Biomasa. Es el peso (o el volumen) de los organismos por unidad del medio (m^2 del fondo, cm^3 de agua y otros).

Biotopo. Lugar (geográfico) con propiedades determinadas y convenientes para la vida.

Epifauna. Todos los animales que viven en la superficie del fondo.

Infaua. Todos los animales que viven enterrados en el sedimento.

Habitat. Conjunto de condiciones climáticas, geográficas y ecológicas, que concurren en un determinado sitio conformando las características bióticas de los organismos que allí viven.

CAPÍTULO 5

Fosilización

Después de muerto, cualquier ser orgánico animal o vegetal se destruye en un tiempo más o menos corto por la acción combinada de agentes mecánicos (oleaje, corrientes y vientos), químicos (principalmente procesos de oxidación y reducción) y biológicos (acción de microorganismos), o el cuerpo muerto sirve de comida a otros animales. Estos procesos, por lo general conducen a la completa desaparición de todos los restos de cuerpos muertos en un tiempo relativamente corto. Para que esto no ocurra es necesario que los restos orgánicos queden rápidamente incluidos en un material protector que los aisle del contacto con el oxígeno y los proteja de la acción de los agentes destructores. Pero aun así, las partes blandas del cuerpo de los organismos rara vez se conservan. Sólo las partes esqueléticas (las más duras del cuerpo) son las que por lo general componen los fósiles.

En términos generales puede decirse que las formas acuáticas tienen mayor posibilidad de fosilizarse que las formas terrestres. El cadáver de un mamífero terrestre es destruido rápidamente por los animales carnívoros y por las larvas de los insectos, de modo tal que desaparecen las partes blandas del cuerpo y quedan solamente las partes duras (el esqueleto), que están sujetas a las influencias atmosféricas. Por último, se destruyen las partes más duras del cuerpo del mamífero muerto, sus dientes.

En el mar viven también carnívoros que destruyen rápidamente las partes blandas de los cadáveres de los peces u otros animales marinos, pero las partes duras que quedan tienen mayores posibilidades de fosilizarse que en las superficies de la tierra firme, ya que pueden ser cubiertas rápidamente por el sedimento. Como resultado, en las partes del mar donde falta la sedimentación o esta es muy lenta (por ejemplo, en un litoral de fondo rocoso), la mayoría de los restos orgánicos son destruidos completamente antes de que puedan ser cubiertos por el sedimento. En las partes del fondo marino donde la sedimentación es más rápida (en los golfos), llegan a fosilizarse mayor cantidad de restos orgánicos.

5.1 Fosilización de los restos orgánicos

El proceso de fosilización de los restos orgánicos requiere un conjunto de condiciones; entre ellas están:

1. Después de la muerte del organismo, su resto debe ser cubierto rápidamente por

el sedimento o algún otro material protector que lo aisle de la acción de agentes destructores.

2. El sedimento que cubra al resto orgánico debe tener características físicas favorables. En términos generales, los sedimentos de granulometría fina son siempre más apropiados que los de granulometría gruesa, pues estos últimos trituran los restos y no los cubren tan perfectamente como los sedimentos de grano fino.
3. Las características químicas del sedimento tienen que ser favorables respecto a la composición química del resto orgánico. Por ejemplo, las conchas de los moluscos, que en su mayoría están compuestas por carbonatos, se destruyen rápidamente en la turba porque son atacadas por los ácidos de esta, mientras que el polen es destruido en sedimentos carbonatados por la inapropiada composición química de estos sedimentos.
4. Los restos orgánicos deben tener partes convenientes para la fosilización, es decir, partes esqueléticas como conchas, caparazones, espículas, placas, huesos, y otros.
5. Por último, es importante que la temperatura, la presión y las soluciones minerales en la roca sean convenientes, no sólo durante la fosilización propia, sino también durante todas las épocas posteriores.

5.2 Concepto de fósil

Como fósil podemos considerar solamente los restos que ofrecen una prueba evidente de la existencia de algún organismo en épocas geológicas pasadas; ahora bien, estos restos de animales o vegetales tienen que brindarnos alguna información sobre las características de los organismos a los que ellos pertenecieron en otro tiempo. La roca formada por numerosas partes esqueléticas de organismos (como la caliza organógena) no es un fósil, pero cada pequeña parte de esta roca, que tiene algunos rasgos de la estructura de la concha o del esqueleto del organismo de que procede, es indudablemente un fósil. Un fósil tiene que formarse como resultado de procesos naturales y conservarse en las rocas de la corteza terrestre.

Es evidente que un fósil tiene que tener edad, pero ¿dónde están los límites entre los restos recientes y los restos fósiles? ¿son fósiles por ejemplo, los restos humanos de más de mil años? Los restos de épocas geológicas anteriores son, indudablemente, fósiles, pues los restos de la época geológica reciente (Holoceno) los designamos como restos subfósiles (restos que no sobrepasan los 8 000 años). Por esa razón los huesos humanos de mil años o más, así como los huesos de animales u otros restos del Holoceno son restos subfósiles.

Como fósil podemos definir entonces todo resto o huella de un organismo que se ha conservado en las rocas sedimentarias de épocas geológicas pasadas, mediante el proceso de fosilización. El fósil es una prueba evidente de la existencia de ese organismo, y puede dar alguna información acerca de su cuerpo (forma, estructura, escultura, etcétera).

Los fósiles no son solamente los restos de los cuerpos propios de los organismos, sino también sus huellas o alguna muestra de su actividad vital. Así, son fósiles también las huellas de las patas de las aves o de los mamíferos fósiles, los tubos que dejan los gusanos fósiles, los coprolitos (excrementos fósiles), las huellas de la actividad penetradora de los organismos, todas las pistas de origen orgánico y otros.

5.3 Principales tipos de fósiles

Los fósiles pueden presentarse de diversas formas. Las principales son: restos no transformados, restos transformados, moldes, huellas o pistas de los organismos, productos de la alimentación de los organismos, y otros restos.

Restos no transformados (fósiles propios)

Son los restos del cuerpo mismo (o alguna parte de él) de los organismos fósiles no transformados o transformados muy poco, sin descomposición de la materia original (fig. 5.1 b, h). Estos restos pueden estar consolidados por algunas sustancias minerales que se infiltran completamente dentro de todo el resto (intuscrustación, como por ejemplo, la intuscrustación de algunos huesos con sílice o los restos conservados en sal o en petróleo), o se precipitan solamente en su superficie (incrustación).

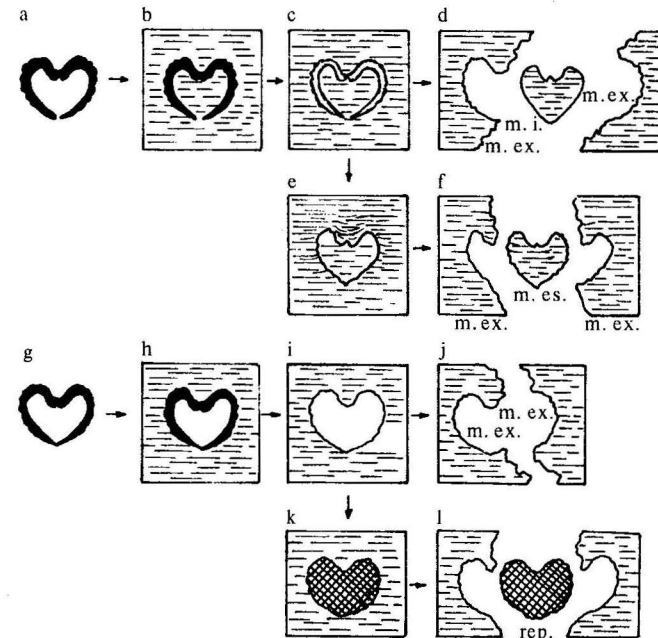


Fig. 5.1 Esquema que muestra el origen de los moldes y su réplica.

A este grupo pertenecen casos excepcionales de conservación de los animales completos. Sus cuerpos quedaron incluidos en materiales asépticos como el asfalto, el petróleo, la sal, las resinas, la turba, o congelados. Tal es el cuerpo casi completo del *Mamonteus primigenius* (mamut), que se ha conservado en el subsuelo helado de Berezovka, en Siberia.

En Galitzia (Polonia) fueron hallados los restos del cuerpo del rinoceronte *Coelodonta antiquitatis*, con las partes blandas fosilizadas en sal y petróleo, pero todos estos casos son muy raros y excepcionales.

Sin embargo, hay muchos fósiles comunes que son restos no transformados, por ejemplo, la mayoría de los dientes fósiles, muchas conchas de moluscos cuaternarios, terciarios y más viejos, en los que la materia original de la concha (en la mayor parte de los casos, carbonato de calcio) no está recristalizada, disuelta o reemplazada por otra materia.

Restos transformados

En sus estructuras originales gran número de fósiles presentan transformaciones que pueden ser de diversos tipos y alcanzar varios grados. La *carbonización* es

una transformación mediante la cual una sustancia orgánica, animal o vegetal, rica en carbono (celulosa o quitina), se altera durante la fosilización por reducciones químicas sucesivas, desprendiéndose metano, dióxido de carbono y agua, con la consiguiente concentración de carbono.

Otra transformación frecuente es la *recristalización*. El carbonato de calcio del cual están constituidas las conchas y esqueletos de muchos organismos puede existir en dos formas cristalinas: como mineral calcita o como mineral aragonito. En forma de calcita (en las conchas de muchos moluscos, la mayoría de los foraminíferos, los esqueletos de algunos caracoles, todos los equinodermos y otros), es estable y se conservan generalmente sin transformar, perteneciendo, por lo tanto, al grupo de los restos no transformados. En forma aragonito (en las conchas de algunos moluscos, de algunos foraminíferos y de algunos corales) es menos estable, se conserva menos en estado fósil y tiende, durante la fosilización, a transformarse en calcita. Salvo pequeñas alteraciones de volumen, no hay otras muestras en la superficie de un fósil que haya sufrido este proceso.

Muchas veces ocurre un proceso de transformación denominado *reemplazo*. Este proceso va acompañado de una serie de transformaciones químicas que reemplazan, molécula a molécula, los componentes del cuerpo del organismo muerto por otros minerales, generalmente calcita, sílice y pirita. Esta transformación depende, en parte, de la composición original del resto orgánico, y por otra parte, de las condiciones fisicoquímicas que existieron durante el proceso de fosilización. En relación con la clase de mineral que reemplaza a la materia original de que estaba constituido el resto orgánico, se distinguen varias modalidades, siendo las más frecuentes la *calcificación*, que es el reemplazo por carbonato de calcio, (como es el caso de las espículas de esponjas silíceas, en las cuales la sílice se sustituye por calcita), la *silicificación*, que es el reemplazo por sílice (muy frecuente en los troncos fósiles de coníferas y palmáceas, los cuales aparecen silicificados), y la *piritización*, que es el reemplazo por pirita (común en los foraminíferos, graptolitos y algunos moluscos). También existe el reemplazo por limonita (limonitización) que es más raro que los anteriores, y toda un conjunto de minerales reemplazantes, como glauconita, fosforita, vivianita, dolomita y otros, que provocan reemplazos sólo en casos excepcionales.

Moldes

Cuando el resto de algún organismo (la concha de un bivalvo, por ejemplo) está enterrado en el sedimento, este se aprieta contra la superficie de la concha rellena también, por lo general, todas las cavidades internas y externas del resto. Las impresiones del resto fósil en la roca en la cual está sepultado se denominan *moldes*. La impresión de la superficie externa del resto en la roca se denomina *molde externo* (fig. 5.1 m.ex., d, j, l f y fig. 5.2 c, e, m. ex.).

Si el sedimento penetró también en las cavidades internas del resto, la impresión de su superficie interna en la roca se denomina *molde interno* (fig. 5.1 d, m. i. y fig. 5.2 c, e, m. i.).

Muchos restos orgánicos sepultados en las rocas pueden ser disueltos completamente por corrientes de agua que circulan en el sedimento (fig. 5.1 c, i y fig. 5.2 b). La cavidad que queda en el sedimento se puede rellenar posteriormente con materia mineral nueva, la cual puede rellenar solamente el hueco del antiguo resto orgánico, formándose en este caso un vaciado (fig. 5.2 d, e, vac.).

En algunos casos, las cavidades internas del fósil están vacías (el sedimento, por diversas causas, no ha podido penetrar en ella), de modo que si se disuelve también el resto fósil, en el sedimento se forma una cavidad limitada por la superficie del molde externo. Si alguna sustancia mineral rellena esta cavidad, se forma la réplica (fig. 5.1 sentido de g hasta h, i, k, l, rep.).

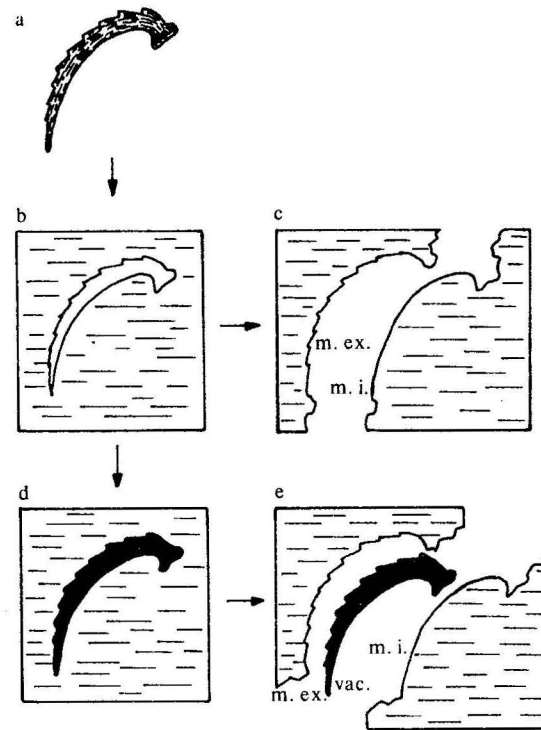


Fig. 5.2 Esquema que muestra el origen de los vaciados.

En otros casos, el resto del organismo es disuelto completamente durante los procesos diagenéticos que ocurren en el sedimento, el cual era plástico todavía. En estos, el molde externo se puede apretar al interno, de modo que la escultura de la superficie del molde externo se puede imprimir en la superficie del molde interno. En esos casos se forma un *molde interno escultural* (fig. 5.1, sentido a, b, c, e, f, m. es.).

Huellas o pistas de los organismos

A este grupo pertenecen los rastros y las huellas que dejan los animales al pasar por la superficie del fondo marino u otra superficie conveniente. Con frecuencia, se conservan rastros sobre la superficie de estratificación de las rocas sedimentarias. Las huellas más importantes son las de reptación producidas por animales (generalmente gusanos o moluscos) que se arrastran sobre la superficie del fango o de la arena. También pertenecen a este grupo los conductos formados por el paso de animales, los cuales muchas veces se conservan fósiles, rellenos por lo general de una materia algo distinta a la que forma la roca. En este grupo hay que incluir también las habitaciones de organismos penetradores o perforadores (*Vioa*, *Pholas*, *Teredo*, y otros) así como huellas dejadas por otros organismos. La rama de la paleontología que estudia las huellas o pistas se denomina paleoicnología.

Productos de la alimentación de los organismos

Este grupo pertenece, en primer lugar, a los *coprolitos*, que son excrementos fósiles. Su importancia estriba, por una parte, en que demuestran la existencia de

los organismos que los produjeron, e incidentalmente, en la posible deducción de determinadas características anatómicas de su tubo digestivo, y por otra, en la posibilidad de conocer mediante su análisis o su estudio microscópico las sustancias de que se alimentaban. Los *gastrolitos* son piedras que ingieren algunos animales (aves, reptiles y mamíferos) y que permanecen en su estómago para la mejor pulverización de la comida.

Otros restos

Aquí se incluyen varios restos, como los huevos de las aves, las perlas fósiles, la resina fósil (pero no los restos de organismos conservados en ella) el caucho fósil, y otros. También incluimos en este grupo los restos problemáticos que por determinadas causas no podemos incluir en los grupos antes mencionados.

CAPÍTULO 6

Uso de los fósiles

Cada resto orgánico, cada ejemplar fósil, es un documento del complicado viaje de la evolución orgánica. Cada ejemplar es un eslabón de la cadena de cierta rama filogenética; es el producto de una evolución anterior y es la base para la evolución futura. Desde este punto de vista cada fósil es un documento único e irreparable.

6.1 Empleo de los fósiles en estratigrafía

En estratigrafía, el uso de los fósiles es muy importante. A causa de que los organismos han sufrido en el transcurso del tiempo geológico una evolución continua, la fauna y la flora en ese tiempo cambiaron y por eso cada era geológica, período geológico y época geológica, tuvo sus organismos característicos, que con respecto a los organismos de la época anterior eran más avanzados en su evolución, pero que comparados con los de la siguiente son a su vez menos avanzados. Esta realidad es la base de la columna bioestratigráfica.

Entre los grupos de organismos fósiles existieron algunos en los cuales el cambio morfológico durante su evolución fue lento, de modo que sobrevivieron mucho tiempo sin grandes transformaciones. Sin embargo, existieron otros grupos en los cuales el cambio morfológico durante el tiempo geológico fue muy rápido. Los eslabones de estas ramas evolutivas (especies y géneros) caracterizan muchas veces tiempos geológicos muy cortos, siendo estos fósiles muy importantes para la estratigrafía, donde se les denomina *fósiles índices o guías*.

Para su uso práctico en estratigrafía, el fósil índice o guía debe tener las siguientes características:

- a) encontrarse exclusivamente en un nivel estratigráfico determinado en todas las regiones donde esté presente. Esto quiere decir que debe tener una distribución estratigráfica restringida;
- b) tener una distribución geográfica relativamente amplia;
- c) tener poca dependencia facial (es decir, depender poco de la profundidad, de las características del fondo, etcétera);

d) ser abundante;

e) ser fácilmente determinable.

Por estas características, los buenos fósiles índices son por lo general los animales, pues tienen la facultad de moverse, lo que amplía grandemente su distribución. Buenos fósiles índices son, por lo general, los belemnites, la mayoría de los ammonites, algunos braquiópodos, muchos foraminíferos (formas planctónicas en general y algunas bentónicas) y otros.

Es importante destacar que las formas con vida de fondo (bentónicas) que tienen una distribución ecológica muy restringida, son por lo general malos fósiles índices en lo que respecta a la cronología, pero tienen un gran valor como indicadores paleoecológicos. Por el contrario, las formas flotantes (planctónicas) ampliamente distribuidas desde el punto de vista geográfico, son generalmente índices de gran valor para correlaciones a distancia en lo que respecta a la edad.

En algunos casos pueden servir como fósiles índices organismos cuya aparición depende de migraciones de gran amplitud, mediante las cuales determinadas especies invaden áreas geográficas que no ocupaban con anterioridad. Su migración puede causar, además, la desaparición de otros organismos que no pueden coexistir con ellos por diversas causas. Como ejemplos podemos mencionar la unión de los continentes de América del Sur y América del Norte en el Plioceno, lo que provocó que la fauna de América del Norte penetrara en el continente suramericano y causara la desaparición de muchos grupos de animales que no podían coexistir con los inmigrantes nuevos. La desaparición de la fauna original y la aparición de elementos nuevos es un límite brusco y evidente en el Plioceno de la América del Sur.

Los fósiles índices hacen posible la correlación (fig. 6.1). Una de las principales leyes de la estratigrafía, la ley de la igualdad de los fósiles, plantea que en estratos de igual edad se encuentran fósiles iguales. Desde el punto de vista paleoecológico es necesario hacer objeciones a la aplicación mecánica de esta ley, porque no se tiene en cuenta la variación ecológica. Por ejemplo, la orictocenosis en un arrecife coralino está constituida por una fauna completamente distinta a la que compone la orictocenosis de los mangles, estando separadas unas de otras por solo unos cientos de metros, teniendo en cuenta que ambas faunas indican la misma edad.

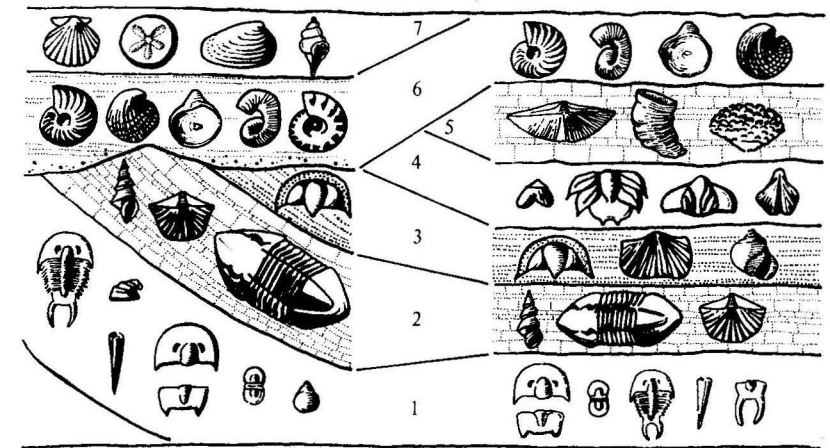


Fig. 6.1 Los fósiles como indicadores estratigráficos. La figura muestra las posibilidades de correlación entre dos columnas estratigráficas. (Según Moore, Lalicker y Fischer, 1952.)

También en algunos casos, por ejemplo en Cuba, la fauna del Plioceno y la del Cuaternario son las mismas, o casi las mismas, mientras que en el resto del mundo, en general, durante el Cuaternario ocurrieron grandes transformaciones en el clima, por lo que las faunas y las floras experimentaron cambios notables. En Cuba, estas alteraciones no fueron tan fuertes y la fauna y la flora permanecieron iguales, siendo casi los mismos fósiles de los estratos del Plioceno, Pleistoceno y Holoceno, así como los de los estratos que se forman actualmente. Por eso es necesario conocer los fósiles equivalentes, es decir, los fósiles que siendo distintos por su adaptación facial, tienen la misma o aproximadamente la misma edad, o al menos vivieron en una época común.

6.2 Los fósiles y la paleogeografía

La paleogeografía estudia la configuración de las tierras y los mares en épocas geológicas anteriores a la actual, y las condiciones geográficas que prevalecieron en ellas. Una de las principales fuentes de información para la paleogeografía son los fósiles. Todos los organismos están adaptados a cierto ambiente, y los conjuntos de fósiles nos facilitan las informaciones sobre el carácter del ambiente (mar, agua dulce, profundidad del mar, comunicaciones entre los mares o entre los continentes e islas y otros). En estas investigaciones es muy importante tener siempre en cuenta que los conjuntos de organismos fósiles (orictocenosis) no representan fielmente a las asociaciones originales (biocenosis). Por ejemplo, conocemos conchas de gasterópodos terrestres en muestras de sedimentos recientes del fondo del Mar Caribe, a profundidades de 1 800 m y a una distancia de más de 20 km de la costa, claro que con una tafocenosis de organismos marinos recientes. Al contrario, el viento puede transportar caparazones de equinodermos, conchas de moluscos marinos, y huesos de peces marinos, a decenas de kilómetros en el interior de los continentes. Por lo tanto, las investigaciones paleogeográficas basadas en los fósiles, tienen que ir a la par de las investigaciones paleoecológicas.

6.3 Los fósiles y la paleobiogeografía

La paleobiogeografía estudia también la distribución geográfica de los seres vivos en el transcurso de los tiempos geológicos, buscando con ello las razones de su distribución actual, y las migraciones sufridas por ellos en el tiempo y en el espacio. El proceso de las migraciones obedece a muy variadas causas, siendo las más importantes los cambios climáticos y la abertura de nuevas zonas despobladas. Como ejemplo de migración por cambios climáticos podemos citar el movimiento hacia el sur de las faunas de América del Norte y Eurasia durante las glaciaciones, y hacia el norte durante los períodos interglaciares, mientras que un ejemplo claro de migración por la abertura de una nueva zona despoblada lo constituye la penetración de la fauna de América del Norte en América del Sur durante el Pleistoceno, a consecuencia de la formación de un puente intercontinental nuevo.

Es muy importante tener en cuenta la posible migración de las especies para poder interpretar correctamente algunos fenómenos, como es el caso de encontrar en diferentes lugares las mismas especies, pero con una distribución estratigráfica distinta, como sucede con *Trigonia* (bivalvo), que en Europa y América del Norte es un fósil índice del Mesozoico, sin embargo falta en el Terciario, mientras que en Australia es abundante también en el Terciario y viven allí hasta el Reciente. También algunos foraminíferos que en Europa son índices del Oligoceno, por haber migrado hacia América y existido en diferentes períodos en uno u otro lugar, pueden crearnos confusiones.

Las investigaciones paleobiogeográficas están relacionadas muy estrechamente con las investigaciones paleoecológicas. Algunos grupos de organismos, durante las épocas geológicas cambiaron completamente su ambiente. En el Paleozoico y en el Mesozoico vivieron (con abundancia) en los mares poco profundos, algunos decápodos (*Erionidae* y otros), crinoideos, algunos moluscos (monoplacóforos y otros). En la época Reciente, los representantes de estos grupos no existen en los mares poco profundos, viven sólo en las zonas muy alejadas de la costa.

6.4 Los fósiles y la paleoclimatología

La paleoclimatología estudia el cambio de los climas durante las épocas geológicas pasadas. Los fósiles son indicadores muy precisos de la temperatura del ambiente, por lo que son utilizados (algunos de ellos, por ejemplo, los rostros de belemnites) para la determinación de la temperatura absoluta del ambiente fósil (paleotemperatura) por análisis de la relación $O^{18} - O^{16}$ (O^{18} es un isótopo no radioactivo del oxígeno). Esta relación aumenta con la temperatura, reflejando la misma que existía cuando el animal vivía. Los resultados obtenidos hicieron posible la construcción del gráfico del cambio de la temperatura de los mares de Europa central durante el Jurásico y el Cretácico. Con este método es posible apreciar también los cambios anuales de temperatura.

6.5 Geocronología

La geocronología es una rama muy moderna de las ciencias, que se dedica a la asignación de una edad, en años, a las diferentes rocas de los períodos antiguos de la Tierra. Basa sus métodos en los estudios de geología, zoología, botánica, física, y en algunas otras ramas de estas ciencias, combinando los métodos de todas ellas para obtener conclusiones satisfactorias. Los métodos que utiliza la geocronología sirven para calcular, tanto las edades absolutas como las edades relativas de las rocas. Dichos métodos pueden ser estratigráficos, sedimentológicos, paleontológicos, radioactivos (físicos) y otros.

Los métodos estratigráficos y sedimentológicos se basan fundamentalmente en la velocidad y en el ritmo de la sedimentación, así como en otros fenómenos geológicos. Estos métodos no son muy precisos y con ellos se calcula la edad relativa de las rocas. Los métodos radioactivos (físicos) son los únicos que permiten calcular las edades absolutas de las rocas a partir de las desintegraciones que sufren algunos elementos presentes en ellas. Estos estudios se realizan, fundamentalmente, en rocas ígneas, pudiéndose citar entre los métodos más utilizados, los del uranio, el torio, el rubidio, el helio, etc. El carbono 14 se utiliza para determinar la edad absoluta de los fósiles relativamente jóvenes, pues su período de semidesintegración es muy corto, y sólo es posible utilizarlos prácticamente hasta el Pleistoceno, puesto que la proporción $C^{14} - C^{12}$ disminuye rápidamente al aumentar la edad del fósil.

Los métodos paleontológicos son los que más interesan; sirven para determinar las edades relativas de las rocas basados en los fósiles que estas contienen. Esta edad relativa se calcula en virtud de la comparación de las rocas de edad desconocida con rocas a las cuales se les ha calculado la edad absoluta por métodos físicos y que están en relación íntima con ellas, es decir, sobreyacentes, subyacentes o en contactos diversos. Relacionando los diferentes puntos de la columna a los cuales se les ha calculado la edad absoluta, y comparando con ellos a las rocas con los fósiles, se ha establecido una serie cronológica típica. Se entiende entonces por edad relativa de un estrato su posición en la serie, de modo que será más joven que los

subyacentes y más viejo que los sobreyacentes. Si se estudia la fauna y la flora característica de un estrato o roca y se compara con los estratos-tipos, se puede asignar la edad correspondiente a dicho estrato.

6.6 Tabla geocronológica

La tabla geocronológica es la serie típica que tiene la división en años del tiempo geológico, es decir, el tiempo por el que ha pasado la Tierra, desde su origen como planeta, hasta nuestros días.

Por no haberse encontrado en Cuba sedimentos del Paleozoico, ni del Triásico, no se expone la división detallada de estos grupos. La tabla 1 sólo aparece detallada desde el Jurásico, ya que las rocas más viejas encontradas en Cuba hasta el momento pertenecen a esa edad. La tabla está estructurada en unidades geocronológicas.

Tabla 1

GEOCRONOLOGÍA DETALLADA PARA CUBA, CON SU DURACIÓN EN AÑOS (EN MILLONES DE AÑOS)

Era (Grupo)	Período (Sistema)		Época (Serie)	Edad (Piso)	Duración hasta la actua- lidad
C E N O Z O I C A <					

M E S O Z O I C A	Cretá- cico (K) 60	Superior (K ₂)	Maestrichtiano		130	
			Senoniano	Campaniano		
				Santoniano		
				Coniaciano		
				Turnoniano		
			Cenomaniano			
			Albiano			
			Aptiano			
		Inferior (K ₁)	Neocomiano	Barremiano		
	Hauteriviano					
	Valanginiano					
	Berriasiano					
	Jurá- sico (J) 50		Superior (Malmiano) (J3)	Tithoniano		180
		Kimmeridgiano				
		Oxfordiano				
Medio (Doggeriano) (J2)		Calloviano				
		Bathoniano				
		Bajociano				
Inferior (Liásico) (J1)		Aaleniano				
		Toarciano				
		Pliensbachiano				
		Sinemuriano				
	Hettangiano					
Triásico (T) 50	Superior (T3)		230			
	Medio (T2)					
	Inferior (T1)					
P A L E O Z O I C A 370	Pérmico (P) 40			270		
	Carboní- fero (C) 80			350		
	Devónico (D) 50			400		
	Silúrico (S) 40			440		
	Ordoví- cico (O) 60			500		
	Cámbrico (C) 100			600		
Precám- brico	Proterozoico					
	Arqueozoico					
Origen de la vida (cerca de 2 500)						
Origen de la Tierra (cerca de 5 000)						

gicas que miden el tiempo geológico en años, tales como la Era, el Período, la Época, y la Edad. A cada una de estas unidades geocronológicas le corresponde un equivalente cronoestratigráfico. Las unidades cronoestratigráficas tales como el Grupo, el Sistema, la Serie y el Piso, representan los espesores de rocas depositadas durante cada una de las unidades geocronológicas. Por ejemplo, durante la Era Paleozoica se depositó un determinado espesor de rocas que en su conjunto forman el Grupo Paleozoico; durante el período Carbonífero se formó el Sistema Carbonífero, y así sucesivamente (tabla 1).

CAPÍTULO 7

Métodos de estudio e investigación paleontológica

Para poder utilizar los datos aportados por las muestras paleontológicas en todo su valor, así como para poder hacer un buen estudio paleontológico, es necesario realizar de una manera adecuada la recolección de los fósiles. Esto parece muy simple, pero hay un conjunto de reglas que debemos tener en cuenta para la recolección de macrofósiles y microfósiles.

La recolección de muestras con fósiles, o más simplemente, el muestreo, la realiza el geólogo (o paleontólogo) empleando para ello la piqueta (o martillo de geólogo), cincheles y navajas, o con la mano directamente. A veces puede ser necesario el uso de picos o mandarrias si las rocas poseen una dureza apreciable.

7.1 Recomendaciones para la realización del muestreo

Precisar bien la localización de las muestras

Esto es de suma importancia y debe hacerse refiriéndolas en el mapa a puntos fijos (poblaciones, puntos topográficos, etc.), expresando las coordenadas de la cuadrícula, la numeración de la hoja del mapa, la profundidad si son muestras de pozos, etcétera.

Hacer una buena descripción del afloramiento

Aquí deben especificarse todas las observaciones realizadas, tales como características de los estratos, estructuras presentes, rumbo y buzamiento de las capas, morfología del afloramiento y de la zona. Es conveniente también hacer un esquema del afloramiento con la situación de la muestra, y si es posible, fotografiar el afloramiento. Todo esto se hace para aclarar relaciones geológicas y paleontológicas, y por si es necesario volver al lugar del muestreo.

Buscar los fósiles

Lógicamente, los fósiles no están distribuidos uniformemente en las rocas, pues como ya hemos dicho, ellos se concentran en función de determinados factores ambientales (factores ecológicos), lo que obliga a una búsqueda cuidadosa.

No romper los ejemplares

Esto tiene valor en el caso de los macrofósiles, pues como se comprenderá, es más fácil identificar ejemplares completos que fragmentos de ellos.

Recoger las muestras in-situ

Los fósiles deben ser tomados en el lugar donde fueron depositados originalmente. Los ejemplares que proceden de cantos redondos, sueltos, etc., son muy peligrosos, pues pueden causar graves confusiones en las determinaciones de las edades.

Colocar las muestras en sacos adecuados

Estos sacos pueden ser de tela o de cualquier otro material, pero deben poseer un cierre apropiado para evitar la pérdida de los fósiles.

Evitar las contaminaciones

En las muestras con microfósiles es posible que se produzcan mezclas si no se tiene un control riguroso con los sacos donde se introducen las muestras. En el caso de usar los sacos por segunda vez, deben sacudirse y limpiarse bien, y si es posible, usarlos al revés.

Numerar todas las muestras

Las muestras se numeran con el fin de no confundirlas. El mismo número debe coincidir con la numeración de la libreta de campo, y si es posible, se debe introducir en el saco un papel con los datos referentes a la localidad y afloramiento, por si se extravía la libreta de campo, lo que debe evitarse.

Recoger material abundante

Está determinado que mientras más material se tenga, más detallado y profundo pueda ser el estudio que se haga. Además, no se debe fijar nuestra atención solo en los mejores fósiles (fósiles de museo), pues estos no son tan abundante y a veces no se encuentran distribuidos de forma continua en todos los estratos. Por lo tanto, se deben recoger fósiles buenos y malos, enteros y fragmentarios, obteniendo el material de todas las capas y no de una parte de ellas. Además, para poder realizar estudios cuantitativos (biométricos), es imprescindible disponer de un número considerable de ejemplares fósiles.

7.2 Métodos de preparación de las muestras paleontológicas

La mayor parte de las veces los fósiles no pueden estudiarse tal y como se encuentran en las rocas. Los microfósiles necesitan su extracción y concentración antes del estudio con el microscopio, y los macrofósiles hay que extraerlos, limpiarlos, a veces hay que hacer moldes y armarlos si se rompen. Los fósiles, mientras mejor preparados estén, permiten un estudio mejor.

Hay una gran cantidad de operaciones, manipulaciones y métodos que se aplican a los fósiles con vistas a su estudio. Estas operaciones pueden clasificarse en cinco grupos: con macrofósiles, con microfósiles, con ambos grupos, por métodos químicos, y otros métodos especializados.

Con macrofósiles

La primera operación que se realiza con los macrofósiles es su extracción, para la cual, como ya expresamos, se utilizan la piqueta o martillo de geólogo, los cincos, las navajas, las mandarrías, los martillos neumáticos, etc.; en algunos casos puede

extraerse sólo con la mano. Después de extraídos los microfósiles, hay que limpiarlos, para lo cual es posible utilizar cepillos (de cerdas duras o blandas, según la dureza y la consistencia de los fósiles), un chorro fuerte de agua convenientemente dirigido, o en ocasiones los dedos. Cuando las partículas extrañas están muy adheridas al fósil es posible utilizar una fresadora (con cepillo o sin él) una aguja de percusión eléctrica o revólveres neumáticos pequeños.

En los últimos tiempos, para la limpieza de los macrofósiles se está utilizando con éxito el método del ultrasonido, que consiste en introducir los fósiles en una cubeta con agua (cubeta de ultrasonido) a la cual se hacen llegar vibraciones de frecuencia superior a 20 000 ciclos por segundo mediante un transductor. Estas ondas ultrasónicas producen efectos mecánicos intensos que desprenden las partículas adheridas al fósil mediante el fenómeno de la cavitación, que consiste en la rápida formación de burbujas microscópicas que explotan, originando grandes presiones. Es necesario aclarar que este método sólo ofrece buenos resultados cuando existen diferencias apreciables de consistencia entre el fósil y los materiales que lo cubren, pues si no existe esta condición, las ondas ultrasónicas no ejercen acción diferencial entre el fósil y su recubrimiento. El método es particularmente efectivo para fósiles cubiertos por materiales margosos y arcillosos.

Por último, no siempre se encuentran réplicas idénticas de los organismos; generalmente se hallan los moldes negativos, para lo cual es necesario hacer un vaciado en yeso, plastilina, u otro material conveniente, para hacer los moldes positivos y así poder estudiar las estructuras de los fósiles directamente.

Con microfósiles

Primeramente es necesario extraer los microfósiles de las rocas en que ellos se encuentran para después concentrarlos, clasificarlos y estudiarlos. Para la extracción es imprescindible desintegrar las rocas que los contienen. Para esto se pueden utilizar solamente los dedos, en los casos de rocas muy deleznales, frotando la roca sumergida en agua. Si no se puede aplicar este método por tener la roca mucha cohesión, podemos calentarla en un horno (si son arcillas no deben pasar de los 98 °C, pues se cocinan y luego es imposible tratarlas), o a la llama del mechero, y después sumergirla bruscamente en agua, dando a veces como resultado que las diferencias de contracción y dilatación rompen y desintegran la roca. A esta forma se le puede llamar *método térmico*. A veces, hirviendo la roca en agua durante varios minutos, se desintegra completamente; a este se le puede llamar *método de ebullición*.

Si la roca es resistente a estos métodos simples, se pueden aplicar otros métodos como el de la gasolina blanca, la alternancia de calor y congelación, o el de las soluciones cristalinas. El método de la gasolina blanca consiste en romper la muestra en pedazos de 2 a 3 cm, para luego ponerlos a secar en una estufa (preferiblemente de vacío) hasta extraerles todo el agua de su interior (la temperatura no debe pasar de los 100 °C); seguidamente se sumergen los pedazos en gasolina blanca, de forma que queden cubiertos totalmente por ella. Cuando los fragmentos absorben gasolina, es decir, cuando ya no burbujan más, se sacan de la gasolina y se introducen en un recipiente con agua hasta ser cubiertos totalmente por esta. A causa de la diferencia de densidad entre ambos líquidos se producen presiones en todas direcciones dentro de los poros de la roca, pues el agua desplaza a la gasolina dando como resultado la desintegración de la roca. A veces la roca tiene mucha cohesión entre las partículas y este método no da resultado, siendo necesario emplear uno más fuerte.

El método de la alternancia de calor y congelación consiste en hervir la roca previamente desintegrada en pedazos pequeños, y luego someterla a una intensa congelación (hasta -20 o -30 °C). Después, hervir y repetir el proceso según sea necesario. Lo que sucede es que al calentar la roca en agua, esta debe penetrar profundamente en ella, y luego al enfriarla por debajo de -4 °C, el agua pasa a ser

hielo, aumentando 10 % su volumen y provocando presiones en los poros de la roca que la desintegran y la desmenuzan completamente.

Otro método eficaz como el anterior es el de las soluciones cristalinas. Este consiste en sumergir la muestra desmenuzada en una solución saturada y caliente de una sal apropiada (por ejemplo, sulfato de sodio o glauquerita), la cual aumenta mucho el volumen al cristalizar, para luego dejarla enfriar lentamente en reposo hasta la temperatura ambiente (o si es necesario, más baja) de modo que cristalice el exceso de sal disuelta. Al producirse la cristalización en el interior de la roca, sucede algo parecido a lo acontecido con los métodos anteriores, y la roca se desintegra por la acción mecánica que ejercen los cristales de la sal al formarse dentro de los poros de la roca.

Cuando la roca esté desintegrada hay que eliminarle las partículas constantes (partículas arcillosas), para lo cual hay que proceder al lavado de la muestra. El lavado puede realizarse por decantación y por tamizado.

El lavado por *decantación* consiste en introducir en agua el producto desintegrado de la muestra, se revuelve y se deja sedimentar unos segundos. Después se decanta el agua con la suspensión de arcilla, repitiéndose este proceso hasta que el agua salga clara, lo que significa que en el fondo del recipiente quedaron los fósiles y las partículas gruesas, las cuales se eliminan con otros métodos (concentración).

El lavado por *tamizado* consiste en colocar el producto desintegrado de la muestra en un tamiz de malla muy fina (200 mallas), el cual solo dejará pasar la arcilla, para luego rociarlo con agua suavemente (preferiblemente con una ducha) a la vez que se agita el tamiz. De esta forma solo se eliminará la arcilla y algunos fósiles muy pequeños, que se recuperan por otros métodos. Así sobre el tamiz solo quedarán los fósiles y las partículas mayores del rango de 200 mallas.

Una vez eliminada la arcilla, tenemos que eliminar las demás partículas que no son fósiles, es decir, *concentrar los fósiles*. Esta operación se realiza satisfactoriamente utilizando líquidos pesados como tetrabromoetano, tetracloruro de carbono, cloruro de cinc, etc., con los cuales se aprovecha la diferencia de peso específico entre los fósiles (los cuales, por lo general, son huecos y pesan menos) y las demás partículas. El método es muy sencillo y consiste en introducir el producto lavado (previamente secado en una estufa u horno) en soluciones convenientemente preparadas en cuanto a densidad, para luego recoger por decantación el concentrado de fósiles de la parte superficial. Siempre se debe analizar la parte hundida, pues puede haber fósiles que por tener alta densidad pueden ir al fondo.

Por último, se puede decir que este concentrado tiene tanto microfósiles grandes como otros muy pequeños, por lo que su estudio en estas condiciones es difícil a causa de la diferencia de tamaño. Para eliminar esta dificultad, se puede clasificar *por tamaños* a los microfósiles, introduciendo el concentrado en el tamiz superior de una serie descendente de tamices (por ejemplo, de mallas 80, 60, 40 y 20) quedando en cada tamiz un rango determinado de tamaño de los fósiles.

Operaciones que se realizan en ambos grupos

Cuando las rocas son tan duras que no pueden extraerse de ellas los fósiles por los métodos anteriormente citados, es necesario estudiarlos de otra forma. Como no pueden estudiarse los fósiles completos, es decir, en sus tres dimensiones, es necesario recurrir a una serie de cortes que pueden tener distinto carácter. A veces se confeccionan *secciones pulidas* de las rocas que contienen fósiles para estudiarlos a simple vista (en el caso de macrofósiles) o bajo el microscopio (si son microfósiles) mediante luz reflejada.

Se estudian también los fósiles con mucha frecuencia en *secciones delgadas*, las cuales se observan en el microscopio a trasluz. Estos dos tipos de cortes mencionados muchas veces son imprescindibles, puesto que la determinación de algunos

fósiles se hace en base a su estructura interna, la cual solo puede observarse en estos cortes, que muchas veces es necesario orientarlos perpendicular, longitudinal, tangencial u oblicuamente al fósil, para poder estudiarlo con la precisión necesaria.

Otra forma de estudiar los fósiles presentes en rocas duras es mediante la película de laca (*lack film*), la cual no es más que una fina capa de lona de colodión y fosfato de triclosilo, en acetato de butilo y xilol, que se aplica con un pincel fino sobre la superficie pulida de la roca después de haber sido atacada por reactivos convenientes (ácidos) para destacar la morfología en relieve. Se pasan varias capas a medida que cada una se seca, y por último, levantándola por un borde se extrae la película de laca, la cual tiene el relieve de la superficie de la roca. Después, esta película se puede montar en una sección delgada, con bálsamo de Canadá, para su estudio a trasluz, lo que tiene como ventaja observar a veces estructuras no visibles en los cortes ya citados, pues el relieve está en función de su resistencia a la acción de los reactivos, los que a su vez están en relación con la morfología del fósil. El método de la película de laca se aplica en los casos de restos fósiles resistentes a la acción de los ácidos, tales como pequeños vertebrados (peces, anfibios y reptiles), artrópodos y vegetales, que por su composición química (fosfato de calcio, quitina, celulosa, lignina, etc.), son muy útiles para este tipo de trabajo.

También la cubeta de ultrasonido (de la cual hicimos mención), puede utilizarse para macrofósiles y microfósiles, pues las vibraciones ultrasónicas limpian la superficie de un macrofósil y disgregan una marga que contiene microfósiles.

Métodos químicos

Estos métodos consisten simplemente en aprovechar las diferencias entre la composición de los fósiles y la roca que los contiene, para extraerlos mediante la destrucción de esta aplicando reactivos convenientes. Hay casos en que la roca es calcárea y los fósiles son silíceos (radiolarios, algunos foraminíferos, poríferos, etc.), aplicándose entonces a la roca algunos ácidos como el clorhídrico, el acético, el carbónico u otros. Cuando la roca es arcillosa o margosa y los fósiles son calcáreos, se pueden separar mediante la aplicación de hidróxidos de sodio o de potasio. Existen otros casos, pero la cuestión fundamental es buscar siempre el reactivo conveniente.

Otros métodos especializados

Estos métodos se refieren a la extracción de determinados grupos de organismos, como por ejemplo polen y esporas fósiles, los conodontos y los histeriscófididos y nannofósiles, que requieren técnicas especiales y complicados instrumentos de laboratorio.

7.3 Técnicas e instrumentos de investigación

Este epígrafe se refiere a las distintas técnicas, aparatos y métodos que se utilizan para el estudio de los fósiles. Estos métodos, técnicas y aparatos, presentan una gran variedad, por lo que mencionaremos solo aquellos más conocidos y más utilizados.

En primer lugar, como ya hemos expresado, los macrofósiles pueden estudiarse a simple vista muchas veces, pues en gran número de casos las partes morfológicas más importantes para la sistemática se destacan de ese modo. En el caso de los microfósiles, generalmente, basta con estudiarlos con el microscopio *estereoscópico*, después de haber sido preparados convenientemente. En los casos en que haya sido necesario confeccionar secciones delgadas, los fósiles (tanto macrofósiles como microfósiles) se estudian con el microscopio *biológico*, y muchas veces con el microscopio

pio polarizante, en el cual se destacan en algunos casos estructuras cristalinas importantes.

Muchas veces, también para destacar determinadas estructuras, e incluso para poder verlos y fotografiarlos, sobre todo con los microfósiles más pequeños, se utiliza el *contraste de fase* en el microscopio biológico. Esto se obtiene mediante aditamentos que tienen ciertos microscopios de mayor precisión y calidad.

Los fósiles pueden estudiarse, desde el punto de vista de su resistencia a la corrosión, por determinados reactivos, y es aquí donde podemos aplicar con éxito la película de laca, de la cual se hizo mención anteriormente y que se observa con el microscopio biológico.

A veces es necesario usar aumentos muy grandes en los microscopios, utilizándose entonces los *objetivos de inmersión*, e incluso en algunos fósiles muy pequeños el microscopio electrónico, que permite estudiar las estructuras submicroscópicas de los microfósiles.

Con los rayos X se viene trabajando desde hace tiempo con el fin de obtener radiografías de los fósiles que nos permitan ver su estructura interna sin tener que hacer cortes de ellos. También la espectroscopia se utiliza en el estudio de la composición química de los fósiles.

A veces, por lo opaco del carbonato de calcio, del cual están constituidos numerosos fósiles (en especial microfósiles) es necesario *transformar la calcita en fluorita*, para hacerlos traslúcidos y poder estudiar así algunas estructuras internas y externas. Esto se logra por la acción del ácido fluorhídrico sobre la calcita.

Cuando por la sequedad de la superficie de la concha de un fósil (sobre todo en microfósiles), o por su naturaleza aglutinada o arenácea, no podemos observar en detalle las estructuras (suturas, poros y canales), resulta beneficioso sumergir los fósiles en medios clarificadores como el agua, el alcohol, la glicerina, los aceites y otros, los cuales penetran en todos los pequeños poros y hacen resaltar detalles que antes no se observaban, dándoles una transparencia distinta.

En las secciones delgadas, a causa de su pequeño espesor en ocasiones no se destacan bien las estructuras, siendo necesario *colorearlas* o *teñirlas* para poder estudiarlas mejor pues unas partes absorben más color que otras.

Otra forma de estudiar los fósiles es mediante la *fotografía*, la cual nos ayuda en ocasiones a ver fósiles que se “escapan” en la observación con el microscopio y a destacar estructuras invisibles a la luz natural. La fotografía se ha convertido en un requisito indispensable para la literatura paleontológica, la cual ya no puede existir sin ella. Mediante la aplicación adecuada de ciertos colorantes como el cloruro de amonio (agente blanqueador), el carbón (agente oscurecedor), el nitrato de plata (de una coloración parda o negra) etc., se pueden obtener muy buenos contrastes en las fotos. Si fotografiamos los fósiles con luz infrarroja y filtro negro, con una película sensible especial, logramos detallar estructuras invisibles con luz ordinaria, al igual que si utilizamos luz ultravioleta.

Para la delimitación de las especies es necesario muchas veces realizar un conjunto de medidas a los fósiles (biometría). Estas deben hacerse siempre de forma estadística, pues de esa forma se conocen las variaciones que pueden tener los individuos de una misma especie entre sí y después sacar los promedios.

Por último, para que los trabajos científicos paleontológicos no pierdan parte de su valor y para que puedan ser consultados cada vez que sea necesario, los fósiles después de estudiados deben ser *almacenados* cuidadosamente, y controlados en un registro de situación en el almacén, preservándose de su destrucción o deterioro. Para esto se utilizan sacos de telas adecuados, cajas y otros medios (en el caso de macrofósiles), y plaquitas numeradas o sin numerar, sobres de papel especial, etc. (para los microfósiles).

CAPÍTULO 8

Protozoos

Son animales cuyo cuerpo está formado por una sola célula (unicelulares) la cual contiene uno o más núcleos rodeados de citoplasma. Las células de los protozoos se diferencian de las células de los organismos pluricelulares por su completa independencia, pues una célula tiene que realizar todos los procesos de la vida. Es por esa razón que su morfología es complicada, presentando en muchos casos orgánulos (órganos celulares) que realizan determinados procesos vitales y que funcionalmente son análogos a los sistemas de los animales pluricelulares.

8.1 Phylum protozoa (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)

Los protozoos, en su mayor parte, son animales de tamaño microscópico. Son conocidos más de 30 000 protozoos diferentes y el número de sus individuos es superior al de todos los demás animales. Muchos viven y nadan libremente, otros son sedentarios, y en ambas categorías los hay coloniales. En las colonias de protozoos, los ejemplares son de la misma forma; no hay presencia de tejidos ni de órganos especializados para algún proceso determinado (como el caso de las colonias de los animales pluricelulares) (fig. 8.1).

La mayoría de los protozoos no tienen concha, solamente la poseen algunos grupos que son de enorme importancia para la Paleontología.

8.2 Sistemática

La sistemática de los protozoos se basa en las propiedades de sus órganos de movimiento, en la morfología del núcleo y en el modo de reproducción. Según estos caracteres, el *phylum* se divide en dos *subphyla* y siete clases.

Phylum Protozoa (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente).

Subphylum Plasmodroma (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente).

Clase *Flagellata* (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente).

Clase *Rhizopoda* (Cámbrico-Reciente).
 Clase *Actinopoda* (Precámbrico, Cámbrico-Reciente).
 Clase *Sporozoa* (Reciente).
 Clase *Cnidosporidia* (Reciente).
 Subphylum *Ciliophora* (Devónico-Reciente).
 Clase *Ciliata* (Devónico-Reciente).
 Clase *Suctoria* (Reciente).

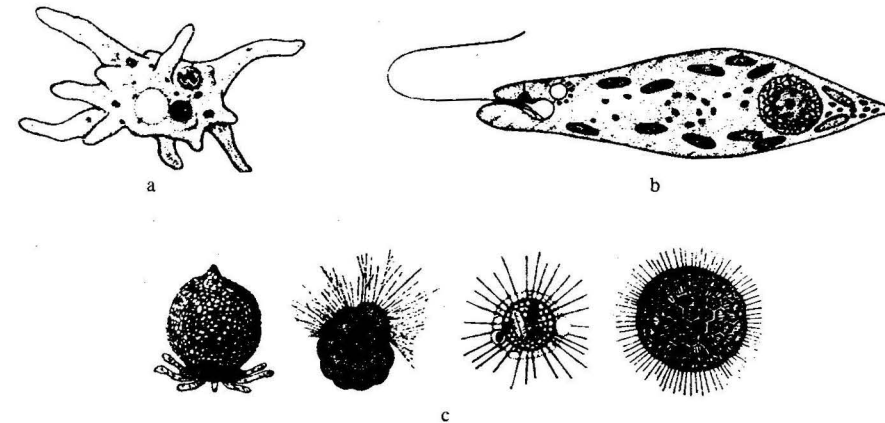


Fig. 8.1 Representantes y estructuras de varios protozoos: a) Estructura de una *Amoeba* (un rizópodo, sin testa); b) Estructura de una *Euglena viridis* (un flagelado de vida libre); c) Representantes de varios órdenes de plasmodios con testa. (Según Storer y Usinger, 1961.)

Subphylum Plasmodroma (Precámbrico?. Cámbrico-Reciente)

Los plasmodios son protozoos cuyos órganos locomotores son pseudópodos, flagelos (o carecen de ellos). Pueden poseer más de un núcleo, pero todos son de la misma clase.

Clase Flagellata (Precámbrico?. Cámbrico-Reciente)

Los flagelados son plasmodios que poseen uno o muchos flagelos para la locomoción. Desde el punto de vista evolutivo, podemos distinguir dos grupos según su modo de alimentación: un grupo con nutrición autótrofa (por fotosíntesis, como las plantas) y otro grupo con nutrición heterótrofa (a base de sustancias orgánicas); es por esto que la clase se divide en dos subclases: subclase *Phytoflagellata* (Cámbrico-Reciente) y subclase *Zooflagellata* (Reciente).

Tienen mucha importancia los fitoflagelados del suborden *Coccolithophorida* (Jurásico-Reciente). La testa está formada por placas calcáreas características denominadas *cocolitos* (fig. 8.2). Los cocolitos se dividen, según su forma, en discolitos (sin perforación central) y tremalitos (con perforación central). Los tremalitos,

según la longitud del tubo central, se dividen en placolitos, con un tubo central breve, y rhabdolitos, con un tubo central largo (fig. 8.3).

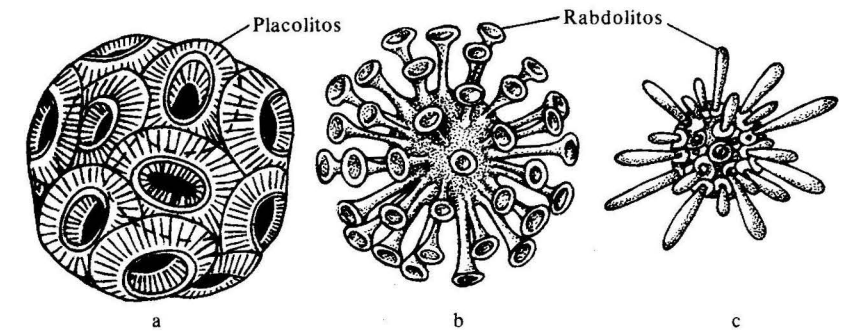


Fig. 8.2 Varios representantes del suborden *Coccolithophorida*: a) *Coccolithus pelagicus* Willich, con la testa formada por placolitos; b) *Discosphaera thomsoni* Ostenfeld, con la testa formada por rhabdolitos; c) *Rhabdosphaera claviger* Murray et Blackmann, con la testa formada por rhabdolitos. (Según Delflandre, de Spinar, 1960.)

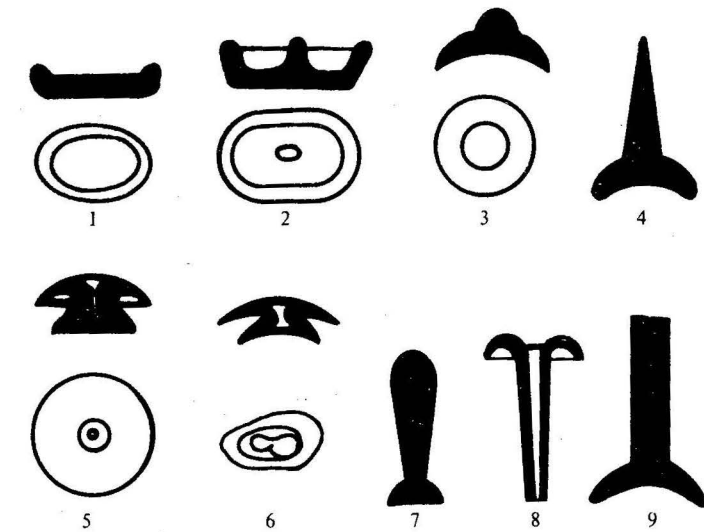


Fig. 8.3 Varias formas de cocolitos: (1-4) discolitos (sin perforación central); (5-9) tremalitos con perforación central: (5-6) placolitos; (7-9) rhabdolitos. (Según Delflandre, de Spinar, 1960.)

Los cocolitofóridos poseen una importancia estratigráfica creciente, pues las investigaciones han demostrado que son muy buenos fósiles índices. La mayoría de los cocolitofóridos viven en mares cálidos y su investigación moderna se realiza con el microscopio electrónico.

Algunos autores incluyen dentro del suborden *Coccolithophorida* al género *Nannocanus* Kamptner, 1931 (Tithoniano Superior-Cretácico Inferior), que según otros autores es *incertae-sedis* (grupo con incertidumbre sistemática). Son microfósiles muy pequeños en forma de cono largo y truncado, o como una piña. Poseen, además, una perforación central en forma de tubo (fig. 8.4), y se encuentran muchas especies en el Cretácico Inferior de Cuba (Formación Artemisa).

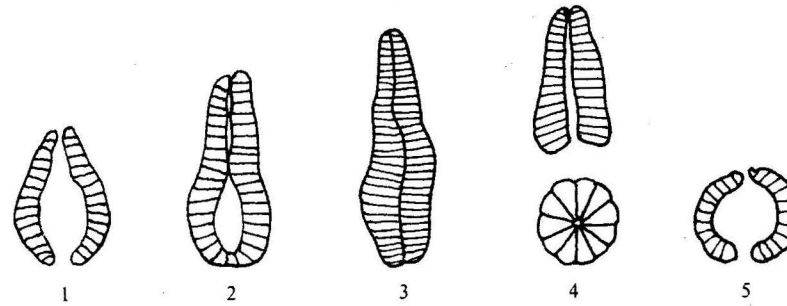


Fig. 8.4 Algunas especies de *Nannocanus* Kamptner. Cortes en secciones delgadas, Cretácico Inferior: 1) *N. wassalli* Bronnimann; 2) *N. colomi* (Lapparent); 3) *N. bermudezi* Bronnimann; 4) *N. steinmanni* Kamptner; 5) *N. globulus* Bronnimann. (1300 x). Según Bronnimann, en Furrázola-Bermúdez, 1964.)

Clase Rhizopoda (Cámbrico-Reciente)

Los rizópodos son plasmódromos cuyos órganos locomotores son prolongaciones protoplasmáticas (seudópodos) de forma diversa, pero sin filamento central. De los siete órdenes que forman esta clase, uno de ellos, el orden *Foraminifera* (foraminíferos) forma uno de los grupos más importantes para la Paleontología. Los representantes de los otros seis órdenes se unen en un grupo artificial denominado *Thecamoebae* (tecamebas), ya que no es posible incluirlos en esos diferentes órdenes por estar basada la sistemática sólo en los seudópodos (fig. 8.5).

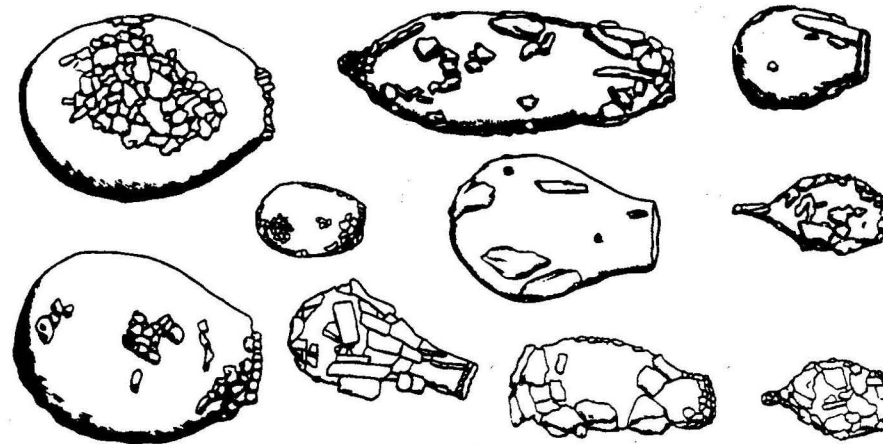


Fig. 8.5 Ejemplos de testas aglutinadas de varios representantes recientes del grupo *Thecamoebae* de Venezuela. (Según Van Oye, de Spinar 1960.)

8.3 Orden Foraminiferida (Cámbrico-Reciente)

Los foraminíferos son rizópodos que poseen una testa simple o dividida en cámaras, de origen secretórico, o formada por material extraño (aglutinada), con una o varias aberturas. Su reproducción es cíclica, alternándose una generación sexual con otra asexual.

Para la Paleontología, los foraminíferos forman el grupo más importante dentro de los protozoos. La mayoría vive en el mar, muchos en agua salobre, y se conocen algunos casos raros que habitan en aguas dulces. En el mar viven en su mayoría, como bentos, mientras que solamente algunos (unas 26 especies en los mares recientes) son pelágicos. Los foraminíferos habitan en mares y océanos desde el Cámbrico y sus testas se han acumulado como depósitos de fondo. Aproximadamente el 35 % del fondo de los océanos actuales está cubierto por fango o barro de foraminíferos, formado por las testas de ciertas formas pelágicas, particularmente del género *Globigerina*. En estratigrafía son también muy importantes los foraminíferos (por ejemplo, en la prospección de petróleo), puesto que muchos son muy buenos fósiles índices, tanto las formas planctónicas o pelágicas como algunos foraminíferos grandes. Los foraminíferos, además, proporcionan información de tipo paleoecológica, ya que son en general fósiles de facies (formas bentónicas), cuyas asociaciones determinan muy bien las condiciones ecológicas del fondo del mar.

8.4 Descripción del organismo

El cuerpo está formado por una célula que está colocada dentro de una testa que presenta una o varias cámaras. Las paredes de las cámaras pueden estar perforadas (por muchos poros o forámenes pequeños) o tener una o algunas aberturas principales. Por estas aberturas o perforaciones el protoplasma se extiende a través de la superficie externa de la testa, donde forma varios seudópodos largos, filamentosos o reticulados (fig. 8.6) que sirven para interceptar el alimento (algas microscópicas y otras).

Paralelamente con el crecimiento del organismo, este protoplasma externo va aumentando de volumen y secreta una cubierta aconchada adherida a la primera cámara. Este proceso se repite varias veces hasta formarse un grupo de cámaras que componen la testa completa. Cada cámara está separada de las restantes por medio de un tabique con una o más aberturas, a través de las cuales las partes en que se divide el protoplasma se comunican unas con otras.

8.5 Reproducción y ontogénesis

El ciclo de reproducción de los foraminíferos se caracteriza por la alternancia de dos generaciones (fig. 8.7). En la *generación sexual* el individuo se forma por la unión de dos esporas (gametos). Esta unión denominada, huevo o cigote (fig. 8.7 k) forma la cámara inicial de la testa (prolóculo) y después las otras cámaras. El prolóculo, en relación con toda la testa de esta generación, es muy pequeño, y por eso a esta generación se la llama *microsférica*, igual que a toda la testa.

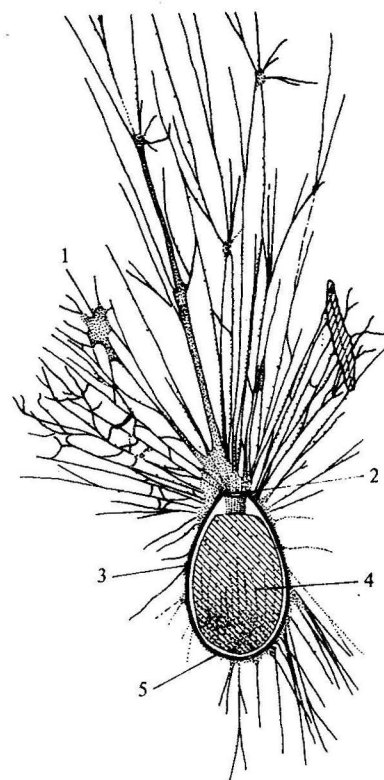


Fig. 8.6 Un foraminífero reciente, en el cual pueden observarse sus partes fundamentales:
1) pseudópodos anastomosados; 2) abertura; 3) testa; 4) eudoplasma; 5) ectoplasma. (Según Shrock y Twenhofel, 1953.)

Este individuo tiene en su citoplasma, ya desde su inicio, muchos núcleos (fig. 8.7 a). En la madurez, el protoplasma se retira de la testa y se divide en gran cantidad de piezas esféricas, cada una con un núcleo (fig. 8.7 b, b'). Este es el inicio de la *generación asexual*, porque cada pieza esférica forma el prolóculo de una testa y después las otras cámaras (fig. 8.7 d, e, f). Sin embargo, este prolóculo, en relación con toda la testa, es grande, por lo que recibe el nombre de *generación macrosférica*; toda la testa también es macrosférica. Este individuo tiene en su citoplasma solamente un núcleo hasta su edad madura, donde este se divide en muchos núcleos pequeños (fig. 8.7 g) cada uno con un flagelo (fig. 8.7 h), siendo estas las zoosporas que abandonan la testa original. Por la unión de dos zoosporas se forma un nuevo individuo de la generación sexual (fig. 8.7 h, j) y el proceso se repite de nuevo.

El resultado de este tipo de reproducción es el *dimorfismo*, es decir, una especie se encuentra en dos formas morfológicas distintas. En algunos géneros pueden repetirse dos o tres generaciones macrosféricas antes de una microférica, produciéndose entonces el *polimorfismo* (una generación microférica y varias macrosféricas). Un caso especial de polimorfismo es el *trimorfismo*, cuando existen sólo dos generaciones macrosféricas y una microférica, por ejemplo, los géneros *Marginulina*, *Idalina*, y otros (fig. 8.8).

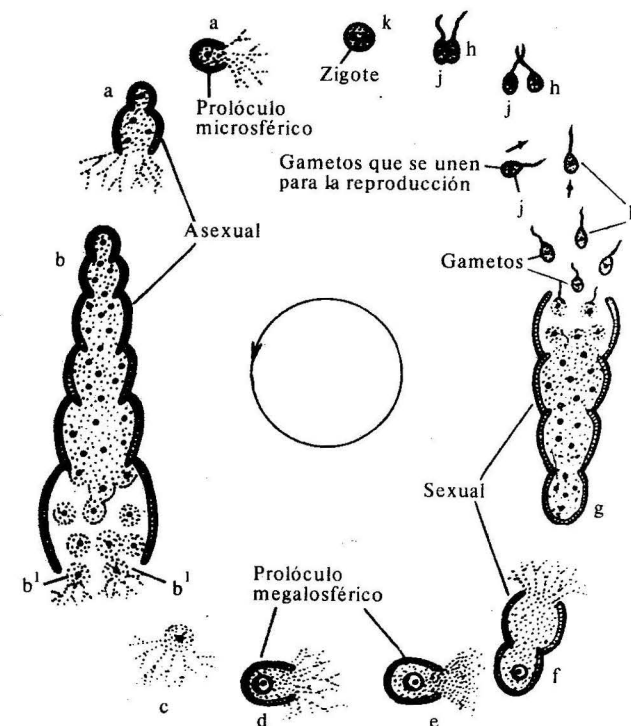


Fig. 8.7 Esquema de reproducción y ontogénesis de los foraminíferos: a, b) generación microférica, d-g) generación macrosférica. (Según Spinar, 1960.)

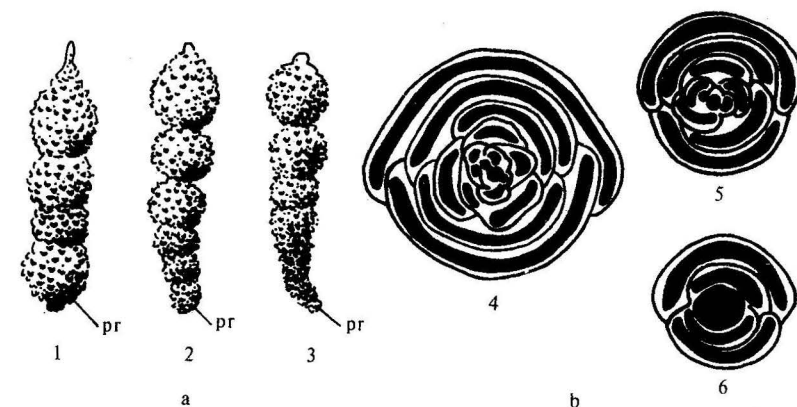


Fig. 8.8 Dos ejemplos de reproducción y ontogénesis de los foraminíferos: a) tres generaciones de una misma especie, descritas erróneamente como varias especies de varios géneros: 1) *Nodosaria aculeata*, 2) *Dentalina floccula*, 3) *Marginulina hirsuta*, donde 1) y 2) son formas macrosféricas y 3) es forma microférica; b) tres formas de *Idalina antiqua*: (4, 5) son dos ejemplares de generación microférica con diverso desarrollo ontogenético. 6) generación macrosférica, en la cual faltan las complicaciones del desarrollo que se presentan en la generación microférica. (Según Cushman, 1950.)

Este fenómeno del dimorfismo, trimorfismo y polimorfismo complica el estudio de los foraminíferos fósiles, pues dos o tres formas que representan generaciones de una misma especie han sido descritas erróneamente como especies distintas.

Las testas macrosféricas abundan más en las muestras paleontológicas, aunque las testas microséricas son las tomadas como patrón de especies y géneros, puesto que como su ontogénesis es de mayor duración, las testas son más completas.

8.6 Materiales y dimensiones de las testas

Todos los foraminíferos poseen una testa constituida por material inorgánico u orgánico, secretado completamente por el animal, o está constituida por material extraño (aglutinado).

Las testas de *material orgánico* son las más primitivas. El material de estas testas es *TECTINA* (material albuminoso nitrogenado) y no quitina (polisacárido aminado y acetilado, que en los animales es típico sólo para los artrópodos). Son testas delgadas y traslúcidas que poseen solamente los géneros primitivos.

De las testas de tectina parten dos ramas evolutivas hasta las testas más sólidas. La primera es la aglutinación de material extraño (por ejemplo, pequeñas partículas de arena); la segunda es la secreción de sales inorgánicas en las paredes de la testa.

Las testas de *material aglutinado* están constituidas por un material aglutinado y por un cemento que lo une. El material aglutinado está formado, con más frecuencia, por pequeñas partículas de roca, es decir, granos de arena, pequeñas láminas de mica, etc., que constituyen entonces las testas *aglutinadas arenáceas*, o en algunos casos, el material es de origen orgánico, como espículas de esponjas conchas de otros foraminíferos, dando lugar entonces a las testas *aglutinadas con espículas de esponja*. El cemento en las formas primitivas es tectina pura, pero se nota una mezcla progresiva con carbonato de calcio, hasta que este desplaza por completo a la tectina, originándose de este modo las testas calcáreas (la mayoría de las especies tropicales de aguas cálidas). En casos excepcionales el cemento es de sílice (en formas de mares fríos).

Las testas de *material inorgánico* se originaron de las aglutinadas cuando la cantidad de material aglutinado disminuyó hasta desaparecer por completo; queda entonces solamente el cemento constituido por carbonato de calcio o por sílice.

Las *testas silíceas* son muy raras, pues las tienen solamente algunos miembros de la superfamilia *Ammodiscoidea* y algunos otros géneros. Sin embargo, las testas de *carbonato de calcio* (calcáreas) las posee la mayoría de los foraminíferos pospaleozoicos. Según la textura de la pared podemos distinguir las testas calcáreas porcelanadas y las testas calcáreas hialinas. Las testas *calcáreas porcelanadas* tienen aspecto de porcelana en estado fósil, es decir, de color blanco brillante, no presentan perforaciones microscópicas en la pared (testas no perforadas). El rasgo característico de estas testas en estado reciente es su color pardo, que generalmente desaparece durante la fosilización. Las testas *calcáreas hialinas* (vítreas) tienen las paredes transparentes y vítreas, la pared está perforada por gran cantidad de poros microscópicos de diámetros que oscilan desde 0,005 hasta 0,015 mm (testas perforadas). Los poros están dispersos por toda la superficie de la testa, o pueden encontrarse solamente en algunos lugares de ella.

Las testas más pequeñas de los foraminíferos tienen un diámetro de alrededor de 0,01 mm. Algunas formas tienen dimensiones mayores, hasta 190 mm (género *Neusina*).

8.7 Formas de las testas

La unidad estructural de la testa es la cámara. Es una cavidad cuyas paredes fueron secretadas por el animal durante su crecimiento, de modo que la cámara está formada por las paredes y por la cavidad que estas forman. La primera cámara de la testa se denomina *prolóculo* (en latín *proloculum*). La testa formada por una sola cámara se denomina *unicular* o *monotalámica*; si está formada por dos cámaras se denomina *bilocular*, y si está formada por más de dos cámaras, *multilocular* o *politalámica*.

La testa formada por una cámara con salientes tubulares irregulares se denomina *monotalámica irregular* (fig. 8.9).

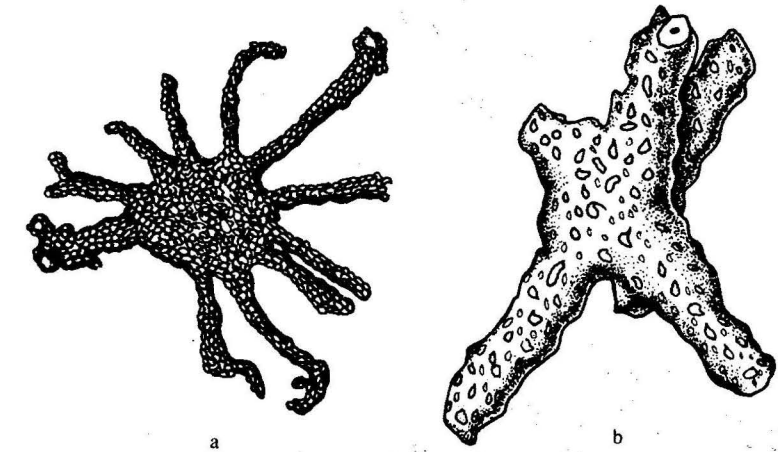


Fig. 8.9 Testa monotalámica irregular de algunos foraminíferos recientes: a) *Astorhiza limicola* Sandahl, x4; b) *Rhabdammina abyssorum* Sars, x6. (Según varios autores de Spinar, 1950.)*

Otro tipo de testa unilocular o monotalámica es la *esférica*, que puede tener una sola abertura (fig. 8.10), o muchas aberturas (fig. 8.11). Por últimos tenemos la testa *monotalámica tubular* (fig. 8.12 1).

El tipo más primitivo de testa politalámica es la formada por dos cámaras (bilocular), el prolóculo y una segunda cámara en forma de tubo. Este tubo puede ser recto (fig. 8.13 c), enrollado en un plano alrededor del prolóculo, es decir, planispira (fig. 8.12 2) o enrollado en espiral cónica, es decir, trocospiral (fig. 8.14 a, b parte inicial de la testa de *Ammodiscoides*). Algunas testas biloculares presentan combinaciones, como por ejemplo un enrollamiento inicial seguido de una parte recta (fig. 8.14 c) o puede ser completamente irregular (fig. 8.15).

En las formas más evolucionadas, esta segunda cámara en forma de tubo se divide en otras cámaras. Del tubo recto se originan las testas formadas por cámaras lineales. Si las cámaras se suceden unas a otras formando una sola serie o fila, la testa se denomina *uniserial* (fig. 8.12 4). Si las cámaras están ordenadas en dos filas, la testa se denomina *biserial* (fig. 8.12 6). Cuando las cámaras se disponen en tres filas, la testa recibe el nombre de *triserial* (fig. 8.12 8). Si las filas son más de tres, tenemos la testa *multiserial*. También en estos casos existen combinaciones, como por ejemplo testa *biserial-uniserial* (fig. 8.12 7), *triserial-biserial* (fig. 8.12 9), enrollada *uniserial* (fig. 8.12 3) y enrollada *biserial* (fig. 8.12 5).

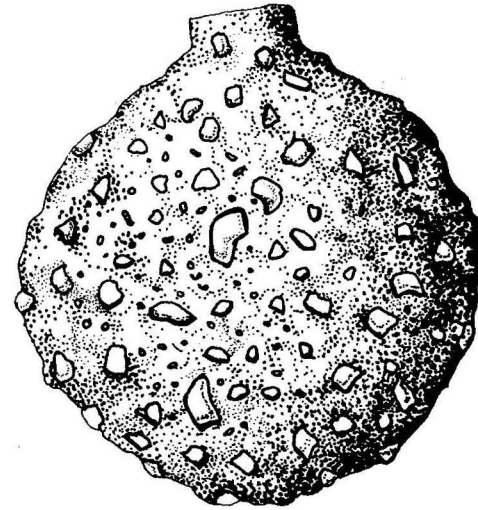


Fig. 8.10 Testa unilocular esférica con abertura única de *Saccamina* sp. (Según Moret, de Spinar, 1950.)

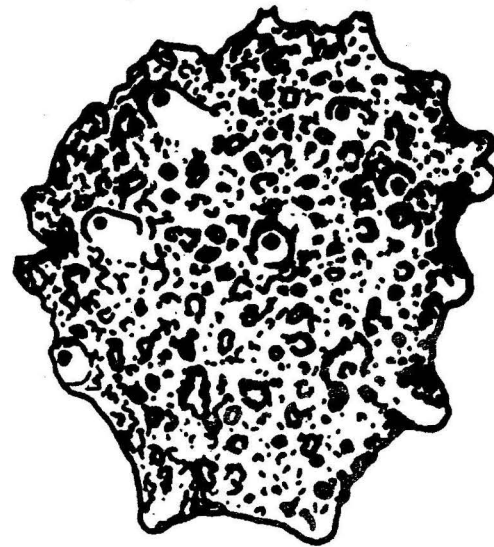


Fig. 8.11 Testa unilocular esférica con muchas aberturas de *Thuramina subphaerica* Moreman, del Silúrico de Oklahoma. (Según Lalicker, 1952.)

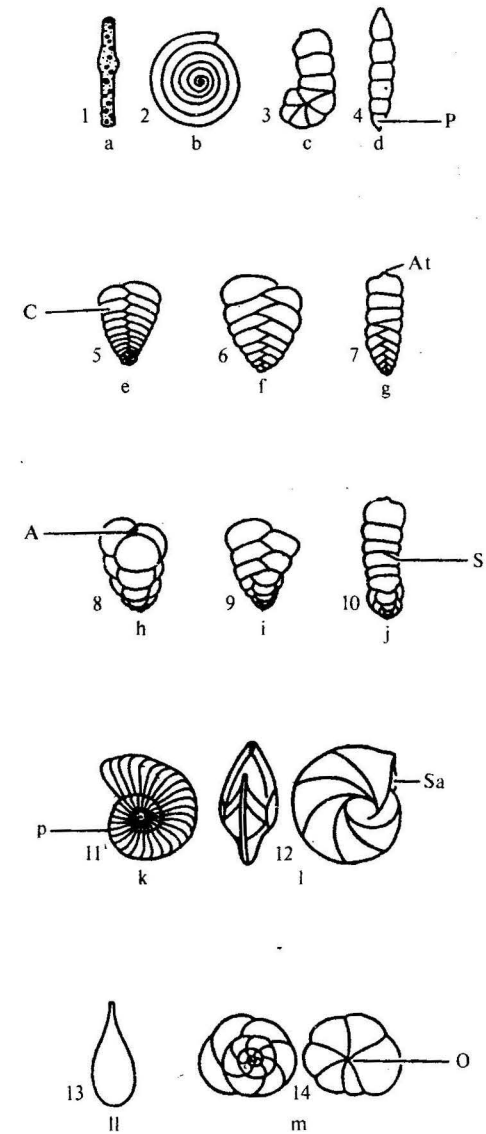


Fig. 8.12 Forma y algunos rasgos estructurales de la testa de los foraminíferos: 1) tubular; 2) planispiral; 3) enrollada-uniserial; 4) uniserial; 5) enrollada-biserial; 6) biserial; 7) biserial-uniserial; 8) triserial; 9) triserial-biserial; 10) triserial-uniserial; 11) evoluta; 12) involuta; 13) en forma de botella; 14) trocospiral, a) Rabdamina, b) Cornuspira, c) Ammobaculites, d) Nodosaria, e) Spiroplectamina, f) Textularia, g) Bigenerina, h) Verneulina, i) Gaudryina, j) Clavulina, k) Operculina, l) Robulus, ll) Lagena, m) Discorbis, At) abertura terminal, Sa) superficie apertural, o) ombligo, p) prolóculo, c) cámara, s) sutura, p) periferia. (Según Lalicker, 1952.)

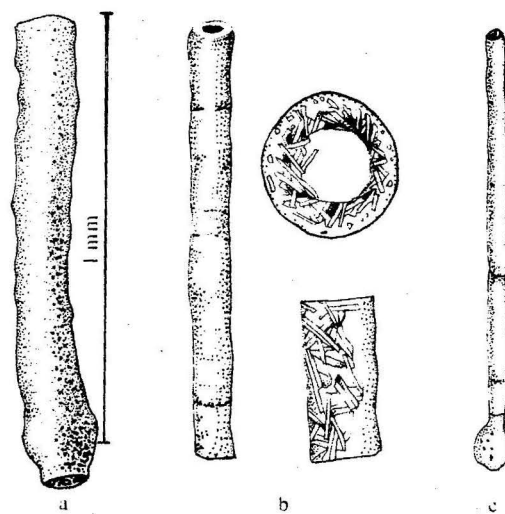


Fig. 8.13 Testa tubulares: a) *Rhabdammina* sp., Senoniano de Checoslovaquia; b) *Bathysiphon* sp., Reciente; c) *Hyperammina elongata* Brady, Reciente, constituida por dos cámaras. (Según varios autores, de Pokorný, 1965.)

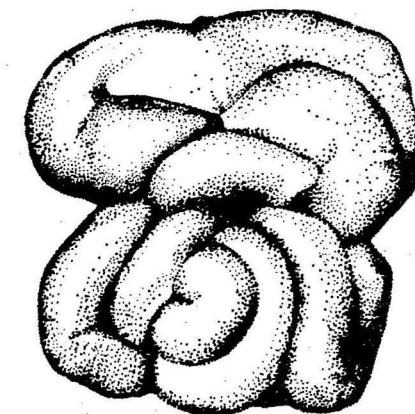
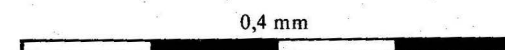


Fig. 8.15 *Glomospira irregularis* (Grzybowski). Ejemplo de testa enrollada irregular. Eoceno de Checoslovaquia. (Según Pokorný, 1963.)



Las testas politalámicas enrolladas se originan por la división en cámaras del tubo simple enrollado (por ejemplo, el género *Cornuspira*, fig. 8.16 a). La testa planispiral cuyas vueltas llegan a ponerse solamente en contacto unas con otras, es una testa *evoluta* (fig. 8.12 11). En este tipo de testa cada vuelta sucesiva recubre solamente algo de la superficie de la vuelta precedente. Si las vueltas sucesivas recubren toda la superficie de las vueltas precedentes, la testa se denomina *involuta* (fig. 8.12 12). La testa *trocospiral* se caracteriza por estar enrollada en espiral cónica aplastada (fig. 8.12 14).

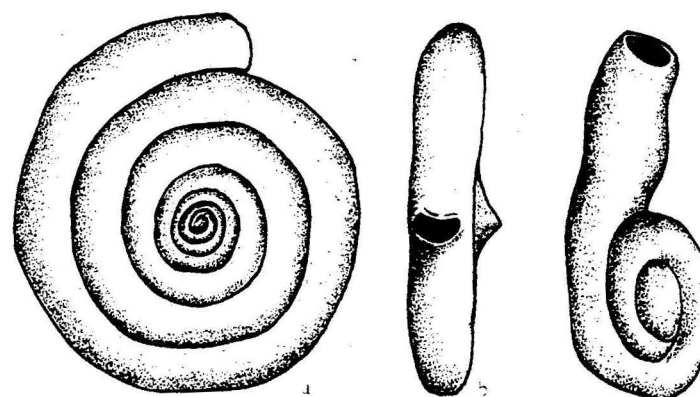


Fig. 8.14 Dos tipos de testas biloculares: a) y b) *Ammodiscoides* sp., la parte inicial de la testa es trocospiral, después sigue la parte planispiral; c) *Lituotuba* sp., la parte inicial de la testa es enrollada, la última parte es recta. Mioceno. (Según Coloma, de Meléndez, 1957.)

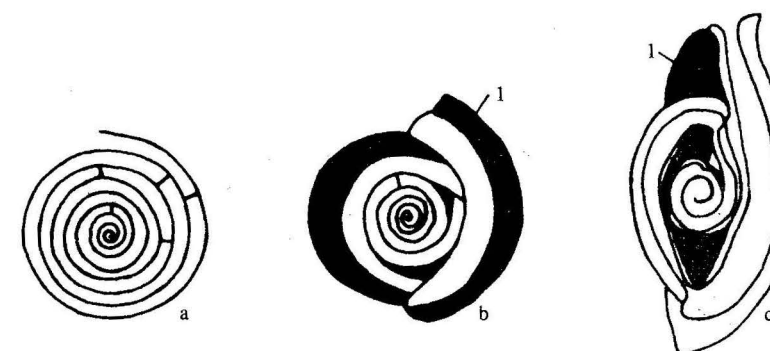


Fig. 8.16 Un ejemplo del origen de las testas politalámicas enrolladas por la división del tubo simple enrollado en cámaras: a) *Cornuspira* sp.; b) *Ophthalmidium* sp.; c) *Spirophthalmidium* sp. Nótese la división irregular de *Cornuspira* en las espiras exteriores, la presencia de un estadio *Cornuspira* bien definido en el desarrollo de *Ophthalmidium*, el estadio *Cornuspira* muy reducido en *Spirophthalmidium*, 1) quilla. (Según Cushman, de Swinnerton, 1961.)

La línea situada entre dos cámaras se denomina *sutura* (fig. 8.12 10) y es el resultado de la unión del tabique situado entre dos cámaras, con la pared externa. En la testa enrollada, también la línea que separa las vueltas se denomina sutura, por eso en el primer caso se habla de *sutura cameral*, y en el último caso de *sutura espiral*. En ambos casos la sutura aparece en la superficie de la testa como un surco más o menos profundo. En las testas enrolladas, la depresión por el centro de la cual pasa el eje de la testa y donde se inician las vueltas se llama *ombligo* (fig. 8.12 14). Algunas veces, el ombligo puede rellenarse con material que resulta del crecimiento secundario, tomando en este caso el nombre de *botón* (fig. 8.17).

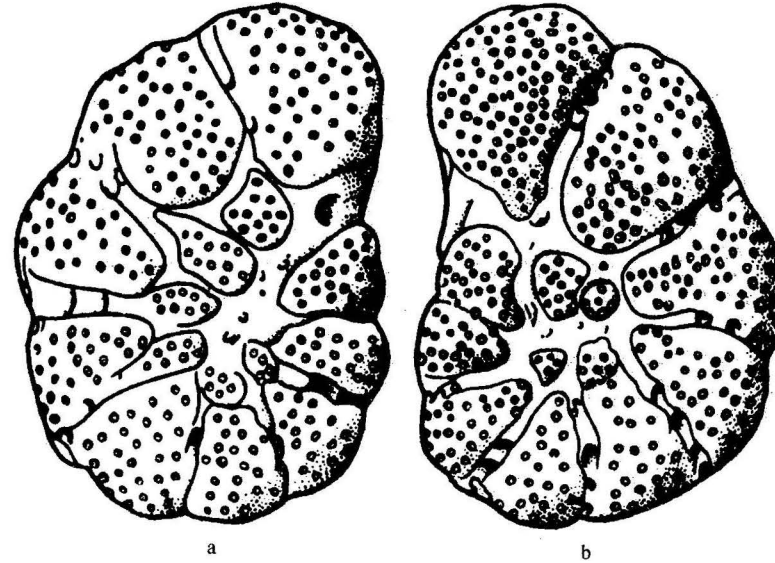


Fig. 8.17 *Rotalia polystomelloides* (Parker et Jones): a) vista del lado umbilical; b) vista del lado espiral. x60. (Según Hofker, de Sigal, 1952.)

El interior de cada cámara en particular puede ser *simple* si carece de rellenos o tabiques en su interior, y *laberíntico* si dentro de la cámara se encuentra un relleno secundario con aspecto característico, o el interior de la cámara puede estar dividido en *camarillas* por tabiques secundarios (fig. 8.18).

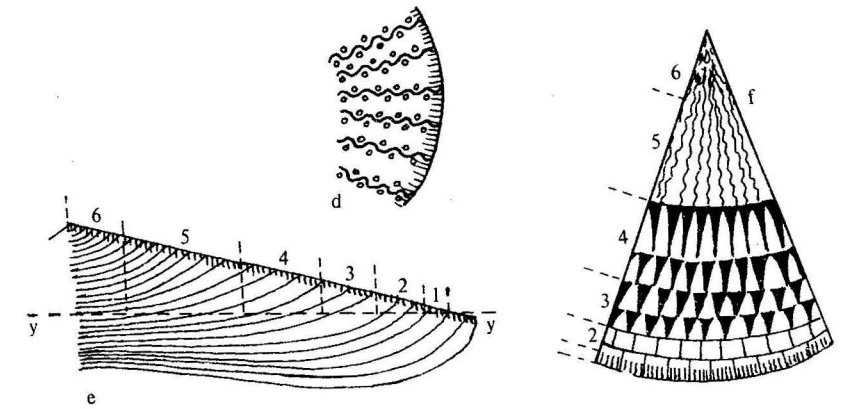
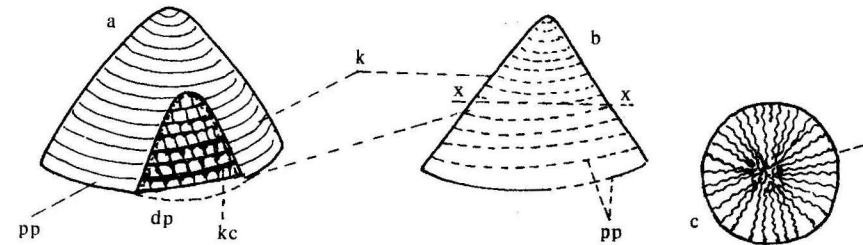


Fig. 8.18 Diversas especies de *Orbitolina*. Varios aspectos de la morfología de la testa: a) testa cónica cortada por el plano tangencial; b) corte axial del mismo tipo de testa; c) corte según la línea x-x en la figura b, donde los tabiques radiales dividen a las cámaras en camarillas; d) una parte aumentada de la figura c, donde la zona marginal con numerosos tabiques pequeños es visible en la periferia, a ambos lados de los tabiques radiales hay poros; e) corte axial (esquema) de la testa de tipo de cono plano; f) corte según la línea y-y de la testa en la figura e (esquema) donde se muestran las diferentes zonas resultantes (1-6), dp) tabiques radiales, k) cámara, kc) camarilla, pp) septos primarios entre las cámaras. (Según Moret, de Pokorny, 1963.)

8.8 Abertura

La apertura es el orificio en la pared de la cámara por el cual el protoplasma puede circular desde la cámara hacia el exterior o viceversa. La posición de la apertura está con frecuencia, en la base de la pared frontal de la última cámara, denominándose *basal* esta apertura (fig. 8.19 2, 4, 8, 9), o en el centro de esa pared recibiendo entonces el nombre de *areal* (fig. 8.19 3). La apertura *terminal* está situada en el extremo final de las testas uniloculares, uniseriales, tubulares, etcétera (fig. 8.19 1, 5). La apertura en el borde de la pared frontal se denomina *marginal* o *periférica* (fig. 8.19 4 donde hay dos aberturas, una basal y otra marginal). La forma de la apertura más frecuente es la *circular* (fig. 8.19 3, 4, 5), aunque también abundan mucho las semicirculares o semilunares (fig. 8.19 6).

Algunos foraminíferos tienen la apertura hendidural, que puede ser lineal (fig. 8.19 7) o *arborescente* (fig. 8.19 12). Hay formas especiales como el *gollete* o cuello de una botella (fig. 8.19 10), la forma de *tubo largo* (fig. 8.19 11), la apertura *cerrada por un diente* (fig. 8.19 8), la apertura *radiada* (estrellada) (fig. 8.19 13). En muchos casos hay varias aberturas en forma de agujeros pequeños, que reciben en este caso el nombre de apertura *múltiple* o *multiplicada* (fig. 8.19 14). Estos agujeros pueden ser todos del mismo tamaño o presentar diferentes tamaños. En este último caso, la apertura más grande de todas recibe el nombre de *principal*, mientras que las otras se denominan *secundarias*. En algunos casos, la apertura múltiple está formada por numerosas aberturas pequeñas, formando la *apertura cribada* (fig. 8.19 15).

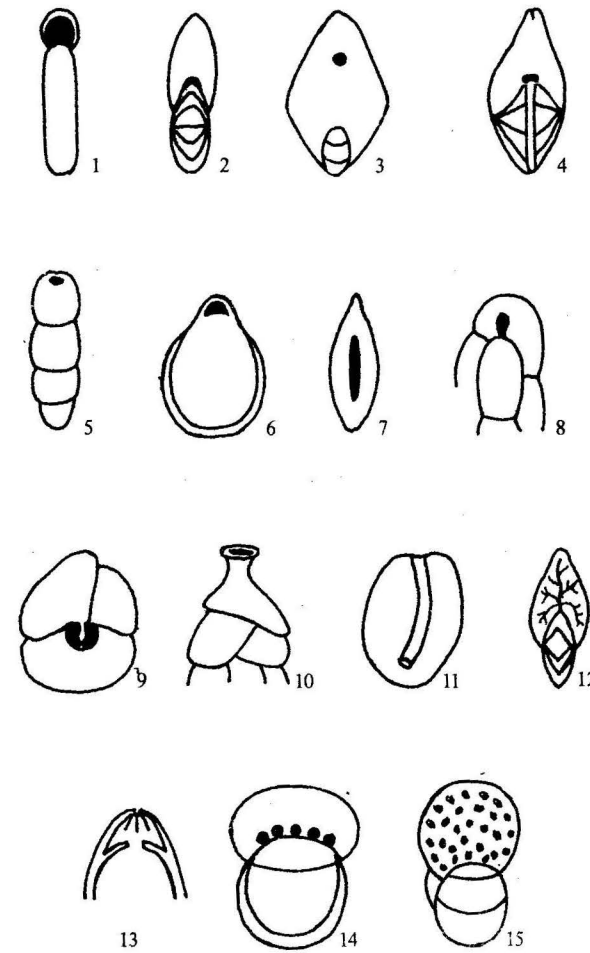


Fig. 8.19 Varios tipos de aberturas en los foraminíferos: 1) término libre de un tubo espiral; 2) abertura basal hendedural; 3) abertura areal, en el centro de la pared frontal; 4) abertura basal y abertura periférica; 5) abertura terminal circular; 6) abertura semilunar subterminal; 7) abertura terminal hendedural (vista de arriba); 8) abertura basal en forma de gota; 9) abertura semicircular con un diente; 10) abertura termina en forma de gollete de una botella; 11) abertura con tubo largo; 12) abertura arborescente (dentrítica); 13) abertura terminal con una camarilla abertural; 14) abertura múltiple en la base de la pared frontal; 15) abertura cribada. (Según Pokorny, 1963.)

En las testas trocospirales suelen presentarse algunos tipos peculiares de aberturas. Tenemos, por ejemplo, la abertura *umbilical*, que se encuentra situada más o menos en el centro del ombligo en el lado umbilical (fig. 8.20, b). Si la abertura está un poco desplazada hacia la periferia de la testa recibe entonces el nombre de *extraumbilical* (fig. 8.21). En algunos casos, la abertura pasa hacia el lado espiral, denominándose *espiroumbilical*.

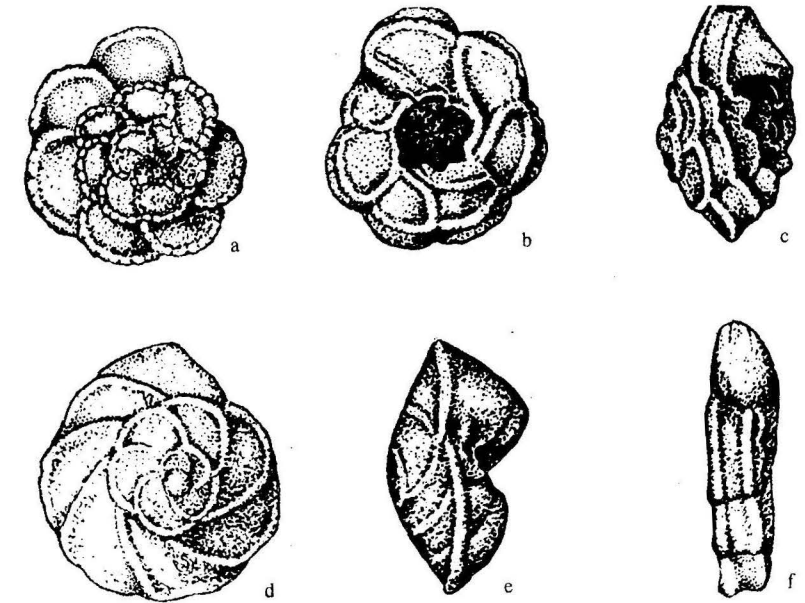


Fig. 8.20 Varias especies del género *Globotruncana* Chushman: a); b); c) *G. arca* (Chushman); e, d) *G. stuarti* (Lapparent); f) *G. linneiana* (d. Orbigny). Todos del Senoniano del Cáucaso (URSS), 55. (Según Glaessner, de Pokorny, 1963.)

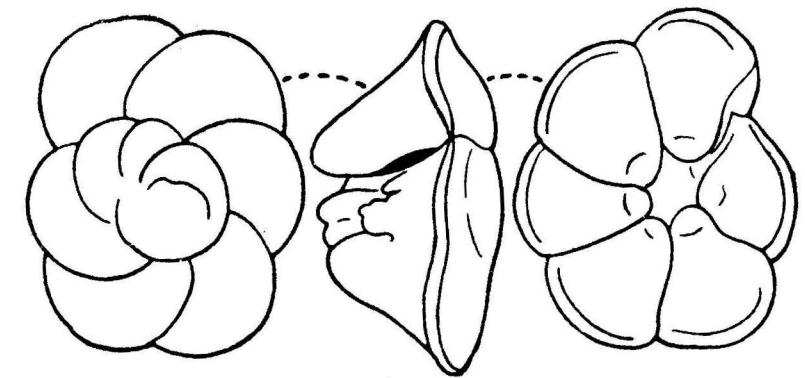


Fig. 8.21 *Globorotalia velascoensis* (Chushman) x60. (Según Piveteau, 1952.)

8.9 Esculturas en la superficie de la testa

En muchos foraminíferos, la superficie de la testa es lisa, no presentándose ningún tipo de escultura. En la superficie de las testas aglutinadas no hay por lo general esculturas especiales, y la superficie es más o menos rugosa. Los foraminí-

feros con testas calcáreas suelen tener en la superficie varias esculturas, de entre las cuales las más frecuentes son las *costillas*, que pueden ser finas o más o menos gruesas (fig. 8.22 b, e), *espinas* de variado tamaño (fig. 8.22 c, d) y *quillas* (fig. 8.22 f). Algunas formas tienen en la superficie agujeros pequeños (*Globigerina*, fig. 8.22 a).

La escultura puede no estar presente en las últimas cámaras (en la vejez del individuo). Se conoce también que en las aguas ricas en sales, los elementos esculturales suelen ser mayores que en aguas donde estos son escasos.

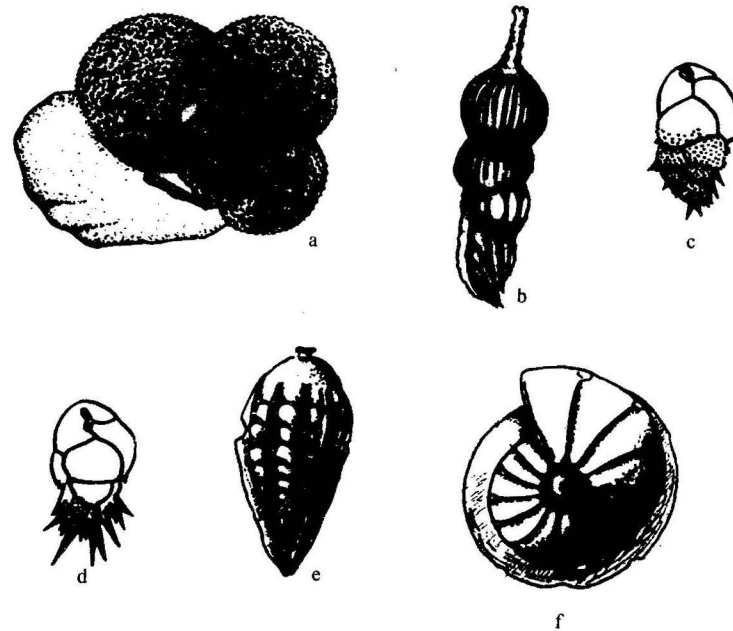


Fig. 8.22 Esculturas de la superficie de la testa de los foraminíferos: a) *Globigerina* sp., con la superficie externa con muchos pequeños hoyuelos; b) *Amphicoryna* sp., con costillas longitudinales; c); d) *Bulimina* sp., con espinas; e) *Siphogenerina* sp., con quillas longitudinales; f) *Lenticulina* sp., con una quilla periférica. (Según varios autores, de Spinár, 1960.)

8.10 Orientación y dimensiones de las testas

Para la descripción e ilustración de las testas de los foraminíferos se utiliza una terminología uniforme. La parte *proximal* de la testa es la parte inicial (con pro-lóculo), mientras que la parte que tiene las últimas cámaras es la *distal*; la pared *distal* de cada cámara se denomina *frontal*.

La *longitud* se mide en las testas uniserials, biserials, triserials, tubulares, u otras semejantes, en la dirección del eje de la testa (fig. 8.23, l). El ancho de estas testas ya mencionadas es la mayor dimensión perpendicular al eje de la testa (fig. 8.23 kb). En algunos tipos (por ejemplo, en la testa biserial) se mide también el *espesor*, que es perpendicular a la longitud y al ancho.

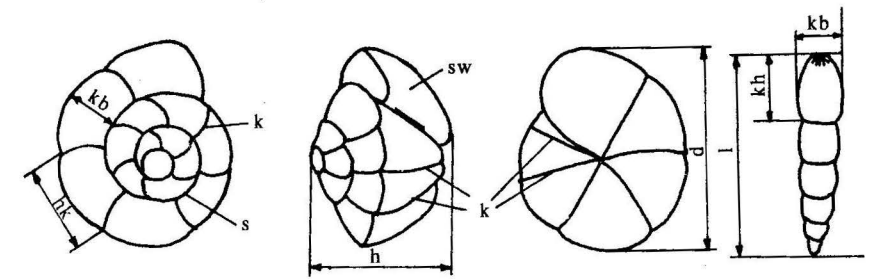


Fig. 8.23 Orientación y dimensiones de la testa. De izquierda a derecha; la testa trocospiral, vista del lado espiral, vista lateral, vista del lado umbilical y testa uniserial: d) diámetro; h) altura de la testa; k) sutura intercamerar; kb) ancho de la cámara; hk) altura de la cámara; l) longitud de la testa; s) sutura espiral; sw) pared frontal. (Según Pokorny, 1963.)

Las testas trocospirales poseen una nomenclatura especial. El lado de la testa donde las vueltas son involutas se denomina *lado umbilical* (fig. 8.23, tercera de izquierda a derecha); el lado donde las vueltas son evolutas y visibles se denomina *lado espiral* (fig. 8.23, primera de izquierda a derecha). Para observar la testa desde un lado hay que colocarla en una posición en la cual se vea la pared frontal (fig. 8.23 sw), denominándose frontal esta posición.

En las testas trocospirales se suele medir la *altura*, que es la mayor dimensión paralela al eje de la espiral, desde el vértice hasta la pared basal de la última vuelta (fig. 8.23 h) y el *diámetro*, que es la mayor dimensión perpendicular al eje de la espiral (fig. 8.23 d).

En las testas se mide también la altura de la cámara, la última u otra (fig. 8.23, kh) y también el ancho (fig. 8.23 kb).

8.11 Sistemática

La sistemática de los foraminíferos (su clasificación en subórdenes y superfamilias) se basa en los caracteres siguientes (en orden de importancia):

- constitución química de la testa, es decir, si la testa es orgánica, aglutinada, calcárea o silíceo.
- estructura microscópica de las paredes de la testa. Se refiere a si la pared está constituida por una sola capa o por más de una, si hay presencia o ausencia de poros, la forma de los cristales de calcita y su posición en la pared, de ser calcárea la testa;
- plan general arquitectónico de la testa. Es importante para la caracterización de los géneros;
- carácter de la abertura. También es importante para el estudio de los géneros;
- la testa es fija o libre. Se utiliza también para los géneros;
- escultura de la testa. Es típica para la diferenciación de las especies.

Los foraminíferos se han agrupado en cinco subórdenes con 18 superfamilias (según Loeblich y Tappan, 1964) y unas 96 familias. De lo dicho se infiere que el orden posee una enorme cantidad de géneros y especies.

Suborden *Allogromiina* (Cámbrico-Reciente)

Son foraminíferos con la testa formada por una membrana de tectina u orgánica. Pueden presentar incrustaciones de sales de hierro, o en casos raros un poco de material aglutinado. Los restos fósiles de los miembros de este suborden se parecen mucho a los restos fósiles de otros órdenes de rizópodos, por lo que se agrupan todos bajo la designación común de tecamebas (ver clase *Rhizopoda*).

Suborden *Textulariina* (Cámbrico-Reciente)

Son foraminíferos con la testa formada por material aglutinado, unido por varias sustancias cementantes. Solamente en casos raros la testa es de tectina o de sílice como *Ammodiscus* Reuss, 1862 (Silúrico-Reciente). La testa es planispiral, aglutinada, bilocular (prolóculo y una segunda cámara enrollada en espiral), con abertura terminal simple (fig. 8.24) *A. polygira* se halla en las margas eocénicas de Guanajay (Pinar del Río). Se conocen otras especies en el Oligoceno y Mioceno de Cuba.

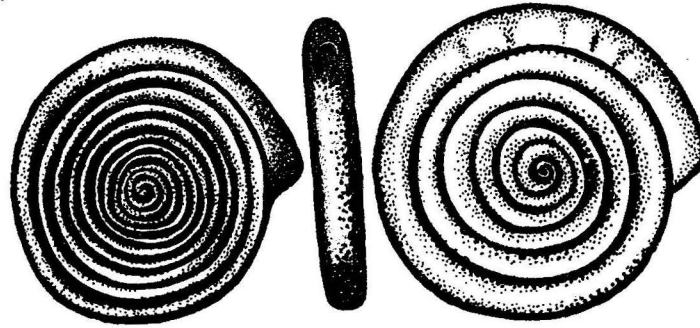


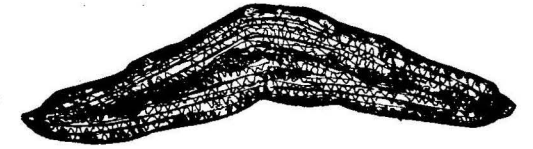
Fig. 8.24 *Ammodiscus* sp., a la izquierda la testa de la generación microsérica, a la derecha la testa de la generación macrosérica. (Según Pokorny, de Spinar, 1960.)

Textularia DeFrance, 1824 (Carbonífero-Reciente). Su testa es biserial, aglutinada y la abertura basal simple. Es uno de los géneros más corrientes de foraminíferos. En Cuba existen cerca de 40 especies desde el Eoceno hasta el Reciente. En el Eoceno Inferior se encuentra *T. cubensis* Lalicker et Bermúdez y *T. rugosa* Reuss; en el Eoceno Superior *T. recta* Cushman y otros. En el Oligoceno se encuentra *T. npeensis* Keijzaer, *T. grenadana* Hedberg y otros. Hay varias especies más en el Plioceno de Cuba y en los mares recientes (fig. 8.12 g).

Orbitolina d'Orbigny, 1850 (Barremiano-Cenomaniano). De testas más o menos cónica, en algunos casos lenticular o discoidal, frecuentemente con la base cóncava. El material de la testa es de calcita de grano grueso con mezcla de material aglutinado. Dentro de cada cámara existe una estructura complicada de camarillas pequeñas, divididas por tabiques secundarios horizontales y verticales, sobre todo en la periferia de la testa. Algunas especies llegan hasta los seis cm de tamaño. Estos macroforaminíferos son muy importantes para la estratigrafía del Cretácico. En Cuba, en los sedimentos Aptiano-Albianos ha sido comprobada la presencia de *O. concava* y de *O. texana*. Su estudio se realiza fundamentalmente en secciones delgadas (fig. 8.18).

Dictyoconus Blanckenhorn, 1900 (Cretácico Inferior-Eoceno Superior). De testa parecida a *Orbitolina*, pero la parte inicial es trocospiral, siendo la zona periférica mucho más complicada. En Cuba se encuentra en el Aptiano-Albiano *D. walnutensis* (Carsey) y en el Eoceno Medio y Superior *D. americanus* (Cushman), en la formación Charco Redondo (fig. 8.25).

Fig. 8.25 *Dictyoconus indicus* x8. (Según Davies, de Piveteau, 1952.)



Suborden *Fusulinina* (Ordovícico-Triásico)

Son foraminíferos con la testa calcárea microgranular; las formas avanzadas tienen la pared formada por muchas capas diferenciadas. Aunque en Cuba faltan los sedimentos del Paleozoico y del Triásico, y por eso no se encuentran estos foraminíferos, es necesario señalar a los representantes de la superfamilia *Fusulinoidae* (Carbonífero-Pérmico), conocida como los fusulinidos, que tienen gran importancia estratigráfica en el Paleozoico Superior. Son testas esféricas o fusiformes (fig. 8.26) que alcanzan un tamaño de varios centímetros, muy abundantes en el Paleozoico Superior, donde son muy buenos fósiles índices.

Suborden *Miliolina* (Carbonífero-Reciente)

Estos foraminíferos poseen testas calcáreas semejantes a la porcelana, frecuentemente con una pequeña capa de tectina que recubre la superficie interna de las cámaras. En el estado posembriionario la testa carece de perforación. En la pared puede haber inclusiones de algún material extraño.

Peneroplis Montfort, 1808 (Eoceno-Reciente). La testa es planispiral en los estadios jóvenes, evoluta; durante la ontogénesis se cambia en involuta, después en uniserial y luego concéntrica con las cámaras no divididas. La abertura es areal, simple en la juventud, pero más tarde forma una serie de poros dispuestos en el borde de la última cámara formada. *P. Proteus* d'Orbigny se encuentra en Cuba desde el Mioceno hasta el Reciente (fig. 8.27 b, e).

Archaias Montfort, 1808 (Eoceno-Reciente). La testa en la juventud es planispiral lenticular, pero más tarde las cámaras se hacen cada vez más largas hasta ser concéntricas. La testa, después es circular, con muchas pequeñas aberturas formando dos líneas en todo el perímetro. En las cámaras hay tabiques secundarios que las dividen en camarillas las cuales no se alternan con las de las cámaras contiguas. En Cuba existen *A. compresus* (d'Orbigny) y *A. angulatus* (Fichtel et Moll) desde el Mioceno hasta el Reciente (fig. 8.28).

Suborden *Rotaliina* (Pérmico-Reciente)

Los foraminíferos de este suborden poseen testas calcáreas perforadas, planispirales o uniserials, uniloculares de forma secundaria. Abertura marginal o terminal, la mayoría de las veces radial; es siempre basal o areal solamente en las formas primitivas.

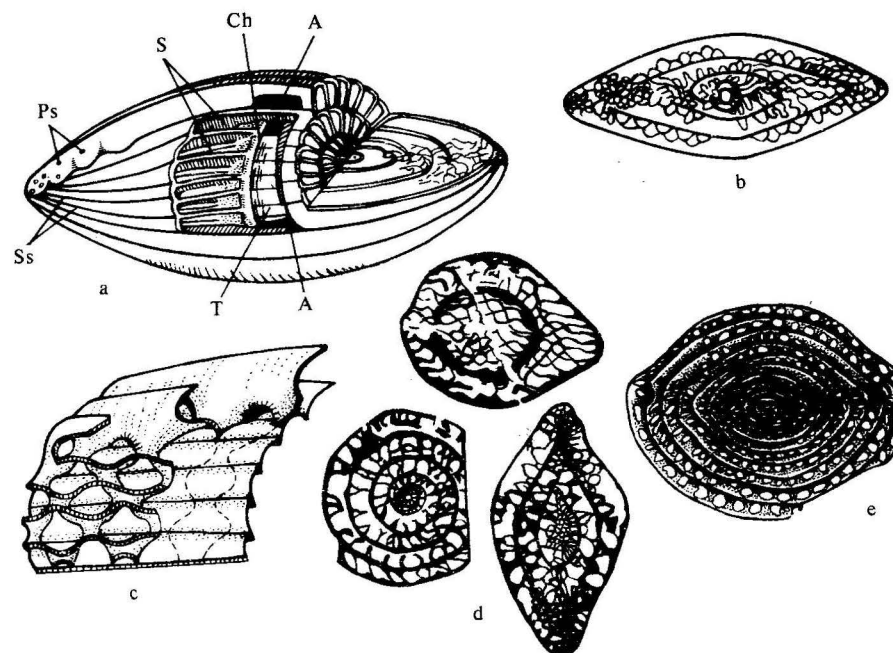


Fig. 8.26 Representantes del suborden *Fusulinina*: a) Esquema de la testa del género *Fusulina*, una parte de la testa y la última vuelta están cortadas; b) *Fusulina chervoni* Rauser. Esquema del corte axial. Las estructuras en forma de U son tabiques doblados de forma complicada; c) Esquema de una parte de la testa del género *Parafusulina*; d) varios cortes de *Neoschwagerina craticulifera haydeni* Douthkeyitch et Khabakov, Pérmico, Afganistán. A) abertura, CH) chozma, S) septos, Ps) poros septales, T) túnel. (Según varios autores, de Pokorny, 1965.)

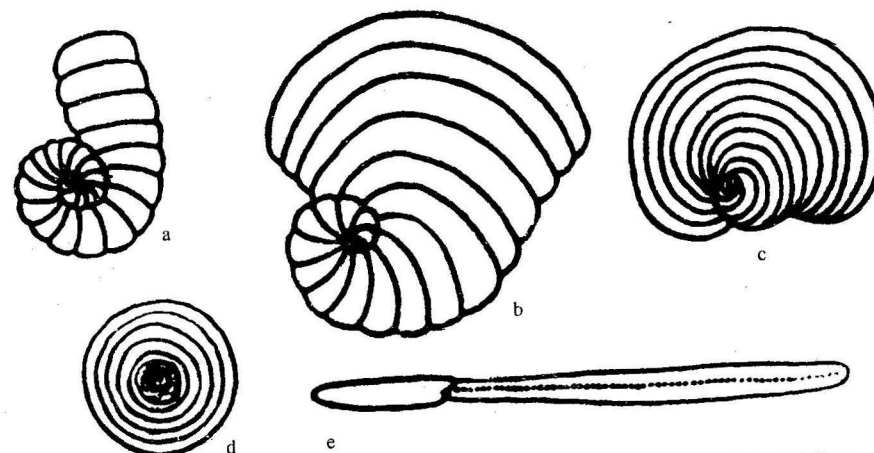


Fig. 8.27 Diagramas indicadores de la estructura general de los géneros: a) *Monalysidium*; b) e) *Peneroplis*; c) *Archaia*; d) *Orbitolites*. (Según Swinnerton, 1961.)

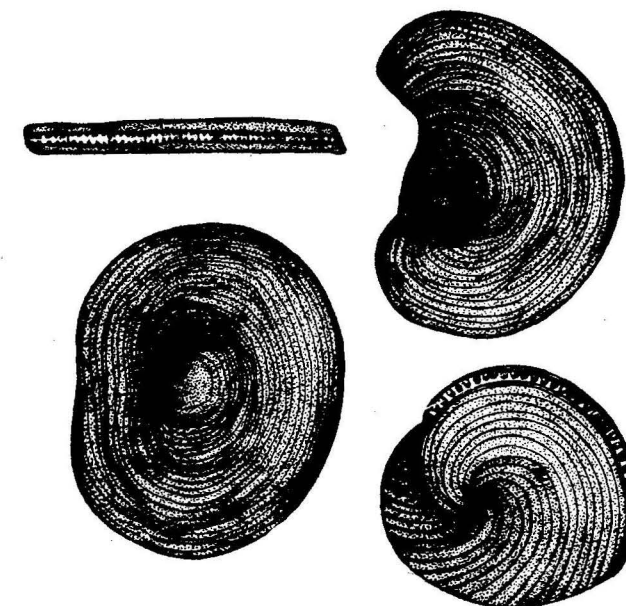


Fig. 8.28 *Archaia aduncus* (Fichtel et Moll), Reciente. Tres ejemplares que muestran la transformación de la testa espiral en testa circular, x11. (Según Brady, en Pokorny, 1963.)

Archaia Lamarck, 1812 (Pérmico-Reciente). De testa uniserial, recta o casi recta, con las suturas entre las cámaras perpendiculares al eje de la testa. La abertura es típicamente radial. En Cuba hay muchas especies desde el Paleoceno hasta los sedimentos recientes. Las más distribuidas son *N. vertebralis* (Barsh) (Paleoceno-Oligoceno), *N. longiscata* d'Orbigny (Paleoceno-Reciente) y *N. abliqua* (Linnaeus) (Eoceno-Oligoceno) (fig. 8.29 a).

Lagena Walker et Jacob, 1798 (Jurásico-Reciente) (fig. 8.29 f). Su testa es unilocular (raramente bilocular) con abertura radial o no, con cuello alargado y con un labio. Hay muchas especies en el Terciario y Cuaternario de Cuba. *L. sulcata* (Walker et Jacob) se conoce en Cuba desde el Oligoceno hasta el Reciente.

Bulimina d'Orbigny, 1826 (Paleoceno-Reciente) (fig. 8.30). De testa trocospiral, donde cada vuelta en la parte inicial está formada por tres cámaras, pero que en el estado maduro puede ser uniserial. Abertura en forma de gota con lámina interna que abarca hasta la abertura precedente. En Cuba se encuentran muchas especies fósiles y recientes. *B. pupoides* d'Orbigny se encuentra distribuida en el Eoceno y en el Oligoceno, *B. jacksonensis* Cushman se conoce en el Eoceno Superior, mientras que *B. sculptilis* Cushman está distribuida en el Oligoceno.

Superfamilia *Globigerinoidea* (Jurásico-Reciente)

Son foraminíferos con la testa calcárea perforada, trocospiral o planispiral, y en algunos casos derivada de estas formas. Pared de dos capas, a menudo con poros gruesos, con las cámaras infladas. La abertura, originalmente es basal, pero durante la filogénesis puede modificarse, presentando con frecuencia un labio más o menos desarrollado.

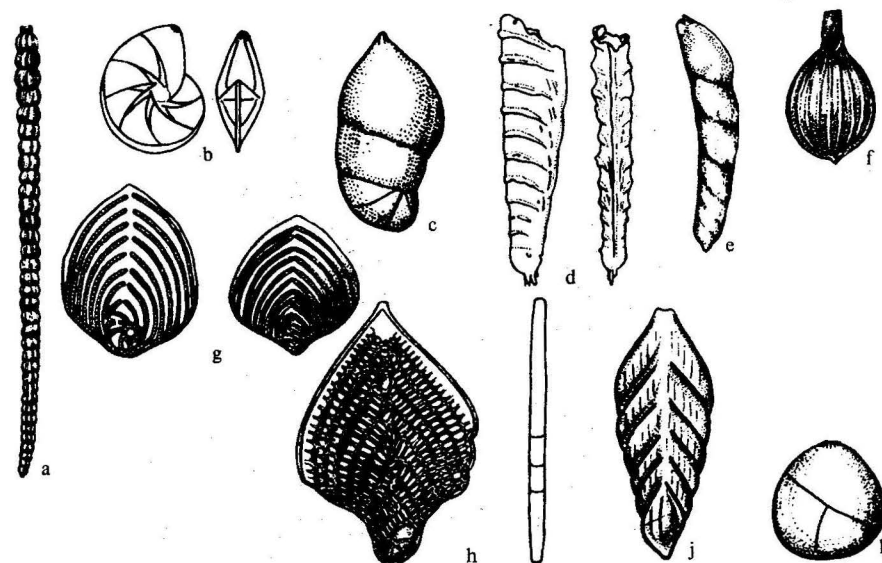


Fig. 8.29 Representantes de la superfamilia *Nodosarioidea*: a) *Nodosaria Mayeri* Perner, Coniaciano, Checoslovaquia, x6; b) *Lenticulata rotulata* Lamarck, Senoniano, Francia; c) *Marginalina Glabra*; d' Orb., Reciente x34; d) *Vaginulina legumen* (Linnaeus), Mioceno, Checoslovaquia, x24. e) *Dentalina inornata* d'Orb., Mioceno, Austria, x50; f) *Lagena sulcata* (Walker et Jacob), Reciente, Atlántico; g) *Palmula elliptica* (Nilsson), Turoniano, Checoslovaquia. Izquierda, un corte, x12, derecho vista a la superficie, x10; h) *Neoflabellina reticulata* (Reuss), Maestrichtiano, Polonia, x35; j) *Fronicularia bohémica* Perner, Turoniano, Checoslovaquia, x20; k) *Globulina gibba* d'Orb., Tortoniano, Austria, x45. (Según varios autores, de Pokorny, 1965.)

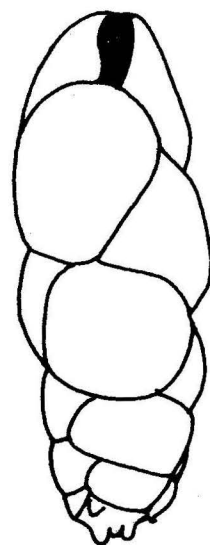


Fig. 8.30 *Bulimina elongata subulata* Cushman et Parker, Mioceno, Checoslovaquia, x70. (Según Pokorny, 1963.)

Los globigerinoideos son formaminíferos planctónicos que están distribuidos en los sedimentos marinos, sin presentar límites ecológicos. Son fósiles índices importantes con muchas especies que hacen posible desmembrar y comparar detalladamente las capas cretácicas y terciarias, siendo por tanto muy importantes para la estratigrafía de ambos períodos.

Globigerinelloides Cushman et Ten Dam, 1948 (Aptiano-Maestrichtiano). La testa es casi involuta; las cámaras son infladas con la periferia redondeada y las suturas normales (no son limbadas). En el Cenomaniano de Cuba se encuentra *G. aeglefordensis* (Moreman) (fig. 8.31).

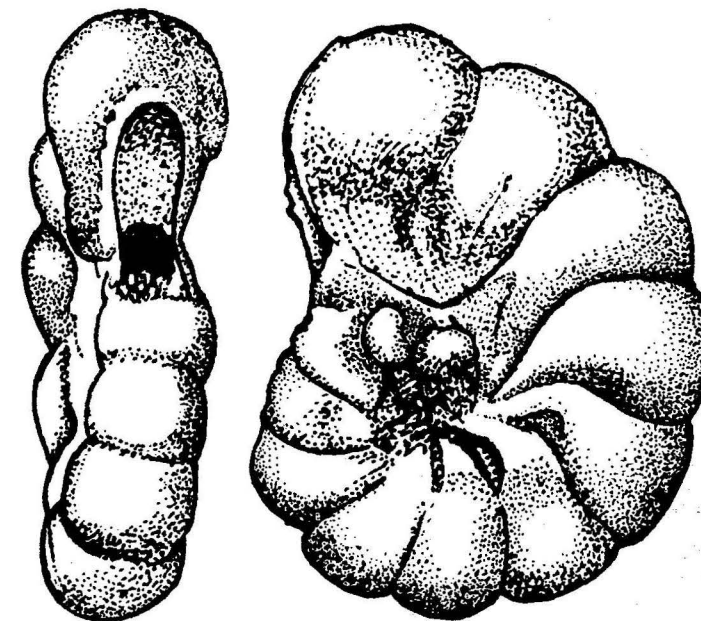


Fig. 8.31 *Globigerinelloides algerianus* Cushman et the Dam, Aptiano, Argelia, x75. (Según Bolli, Leoblich y Tappan, de Pokorny, 1965.)

Schackoia Thalmann, 1932 (Aptiano-Campaniano, Maestrichtiano?). De testa en estado maduro casi planispiral y la parte inicial es trocospiral. Las cámaras presentan espinas huecas. De Cuba se conocen *S. cenomana* (Shacko) y *S. multispinata* (Cushman et Wickenden) del Cenomaniano (fig. 8.32).

Rotalipora Brotzen, 1942 (Albiano-Cenomaniano). La testa es trocospiral; el perímetro es angular y presenta una quilla. La abertura principal es extraumbilical, pero presenta aberturas secundarias. De Cuba se conocen *R. appenninnica* (Renz) y *R. turónica* Brotzen, en los depósitos Albiano-Cenomaniano, *R. greenhornensis* (Marrow) del Cenomaniano, *R. cushmani* (Morrow) del Cenomaniano y otras (fig. 8.33 d).

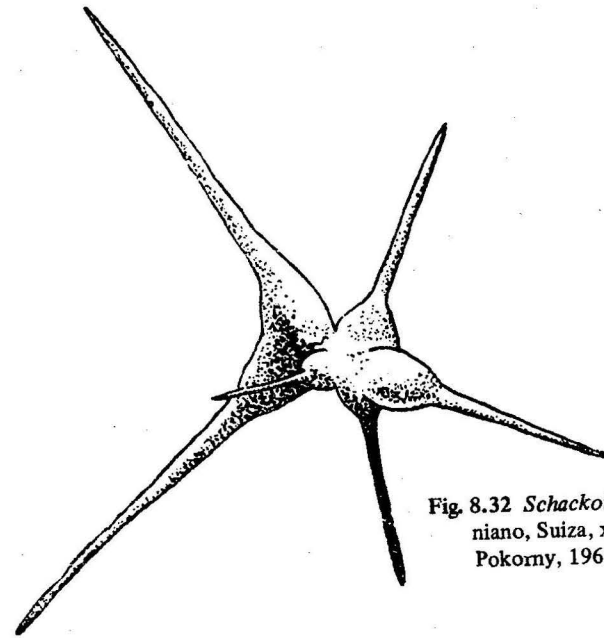


Fig. 8.32 *Schackoina morliniensis* Reichel, Cenomaniano, Suiza, x125. (Según Reichel, de Pokorny, 1963.)

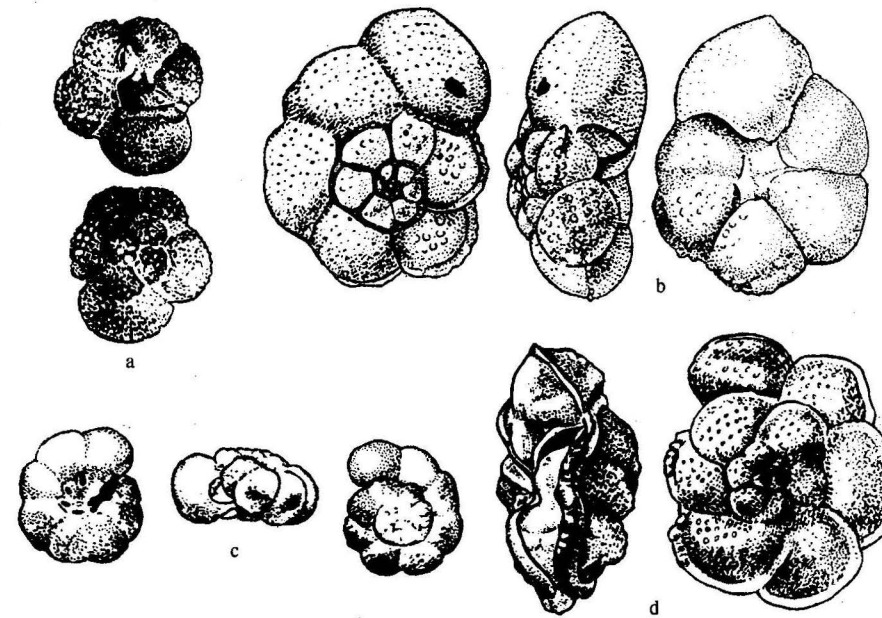


Fig. 8.33 Foraminíferos de la familia Rotaliporidae: a) *Hedbergella ordinaria* (Subbotina), Turoniano, URSS, x72; b) *Praeglobotruncana delrioensis* (Plummer), Cenomaniano, Texas, x145; c) *Ticinella roberti* (Gandolfi), Cenomaniano, Italia, x50; d) *Rotalipora turonica* Brotzen, Turoniano, Suecia, x85. (Según varios autores, de Pokorny, 1965.)

Globotruncana Cushman, 1927 (Turoniano-Maestrichtiano). De testa trocospiral con cámaras angulares, que presentan una o dos quillas en la periferia (fig. 8.20). La abertura es umbilical. La sutura es típica, pues está engrosada en forma de cordón. Este género es un excelente índice del Cretácico Superior, y en Cuba se conocen varias especies; las más importantes son *G. fornicata* Plummer y *G. linneiana* (d'Orbigny) ambas del Campaniano, y *G. contusa* (Cushman) en el Maestrichtiano.

Globigerina d'Orbigny, 1826 (Paleoceno-Reciente). De testa trocospiral con abertura umbilical durante toda la vida, sin abertura secundarias. Hay muchas especies en el Terciario de Cuba. Del Paleoceno conocemos *G. triloculinoidea* Plummer y otras, del Eoceno *G. haoae* Gutiérrez y otras, del Oligoceno *G. ciperoensis* Bolli, *G. ampliapertura* Bolli y muchas otras, del Mioceno *G. Bulloides* d'Orbigny, *G. trilocularis* d'Orbigny y varias otras. (figs. 8.34 a y 8.35 a).

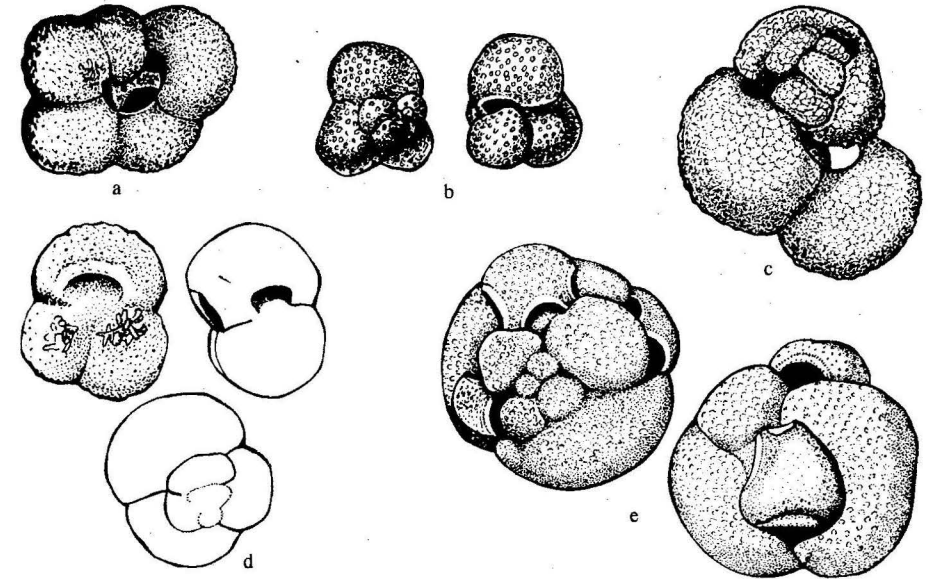


Fig. 8.34 Varios géneros de la familia Globigerinidae: a) *Globigerina ciperoensis* Bolli, Mioceno, Checoslovaquia. Vista del lado umbilical, x184; b) *Subbotina triloculinoidea* (Plummer), Daniano, Dinamarca; c) *Globigerinoides trilobus* (Reuss), Mioceno, Checoslovaquia, x133; d) *Globigerapsis index* (Finlay), Eoceno, Checoslovaquia; e) *Globigerinathea barri* Bronnmann, Eoceno, Checoslovaquia, x102. (Según varios autores, de Pokorny.)

Globigerinoides Cushman, 1927 (Mioceno Inferior-Reciente). Parecido a *Globigerina*, pero con aberturas secundarias suturales en el lado espiral. En el Mioceno de Cuba abundan *G. trilobus* Reuss y *G. bisphaericus* Todd (fig. 8.34 c y 8.35 c).

Orbulina d'Orbigny, 1939 (Mioceno Medio-Reciente). De testa en la juventud como *Globigerinoides*, pero la última cámara se desarrolla tanto que cubre toda o casi toda la testa, la cual adquiere forma esférica. Falta la abertura primaria en el estado maduro, la cual está remplazada por muchas pequeñas aberturas y poros grandes. Desde el Mioceno hasta el Reciente conocemos en Cuba a *O. bilobata* (d'Orbigny) y *O. universa* d'Orbigny (fig. 8.35 b).

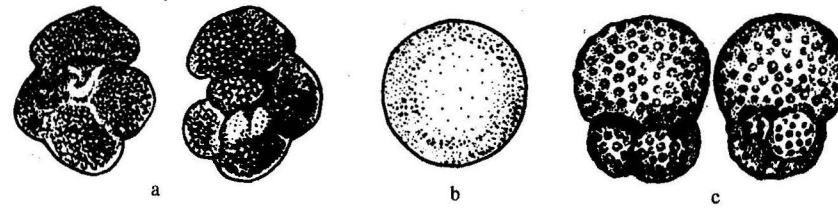


Fig. 8.35 Tres representantes de la familia Globigerinidae: a) *Globigerina bulloides* d'Orb, x68; b) *Orbulina universa* d'Orb, x36; c) *Globigerinoides trilocularis* d'Orb, x54. (Según varios autores, de Jones, 1956.)

Globigerapsis Bolli, Loeblich et Tappan, 1957 (Eoceno Medio-Superior). La parte inicial de la testa es parecida a *Globigerina*, pero las cámaras de la última vuelta aumentan rápidamente y cubren el ombligo de las vueltas anteriores. La última cámara cubre el ombligo totalmente, presentando algunas aberturas suturales, como *Globigerinoides*. En el Eoceno Medio de Cuba existe *G. kugleri* Bolli y *G. samitinvoluta* (Keyjer) (fig. 8.34, d).

Globigerinita Bronniman, 1951 (Mioceno-Reciente). Como *Globigerapsis*, pero en los estadios finales la abertura está cubierta completamente por una bulla (estructura accesoria que cubre parcial o totalmente las aberturas primarias o secundarias de algunos globigerinidos, y puede tener otras aberturas en sus márgenes) irregular que cubre el ombligo, presentando numerosas aberturas accesorias. En el Mioceno de Cuba existen *G. dissimilis* (Cushman et Bermúdez), *G. naparimaensis* Bronniman y otras (fig. 8.36).

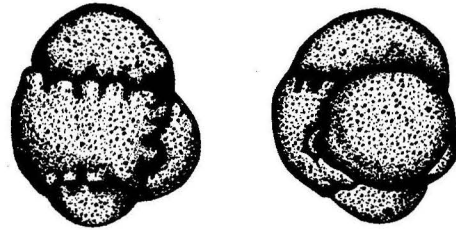


Fig. 8.36 *Globigerinita naparimaensis* Bronniman, Mioceno, Cuba. (Según Baluja y Martin, 1964.)

Globigerinatheca Bronniman, 1952 (Eoceno Medio y Superior). Como *Globigerapsis*, pero las aberturas suturales de la última cámara están cubiertas por bullas con pequeñas aberturas accesorias. En el Eoceno de Cuba se encuentran *G. bermudezi* Thalman y *G. barri* Bronniman (fig. 8.34 e).

Hantkenina Cushman 1924 (Eoceno Medio-Superior). La testa es planispiral con las cámaras alargadas formando espigas huecas. La abertura primaria es basal tri-radiada. En el Eoceno Superior de Cuba existen *H. alabamensis* Cushman, *H. mexicana* Cushman y otras (fig. 8.37).

Globorotalia Cushman, 1927 (Paleoceno-Reciente). Este género es muy importante para la estratigrafía del Terciario. Presenta tres subgéneros, siendo dos de ellos muy importantes en Cuba. El subgénero *Globorotalia* (*Globorotalia*) se caracteriza por presentar testas trocospirales con abertura extraumbilical, sin aberturas secundarias. Es típico también para este subgénero que las cámaras sean angulares, pudiendo presentarse quilla. Este subgénero presenta muchas especies en el Terciario de Cuba. En el Paleoceno se encuentran *G. (Globorotalia) albeardi* Cushman et

Bermúdez, *G. (Globorotalia) pusilla* Bolli, *G. (Globorotalia) velascoensis* (Cushman) y otras, del Eoceno se conocen *G. (Globorotalia) lehneri* Cushman et Jarvis, *G. (Globorotalia) palmerae* Cushman et Bermúdez, *G. (Globorotalia) aragonensis* (Nuttall) y otras, en el Oligoceno abundan *G. (Globorotalia) kugleri* Bolli y otras, y del Mioceno conocemos entre otras a *G. (Globorotalia) fohsi* Cushman et Ellis y *G. (Globorotalia) menardii* d'Orbigny (fig. 8.38).

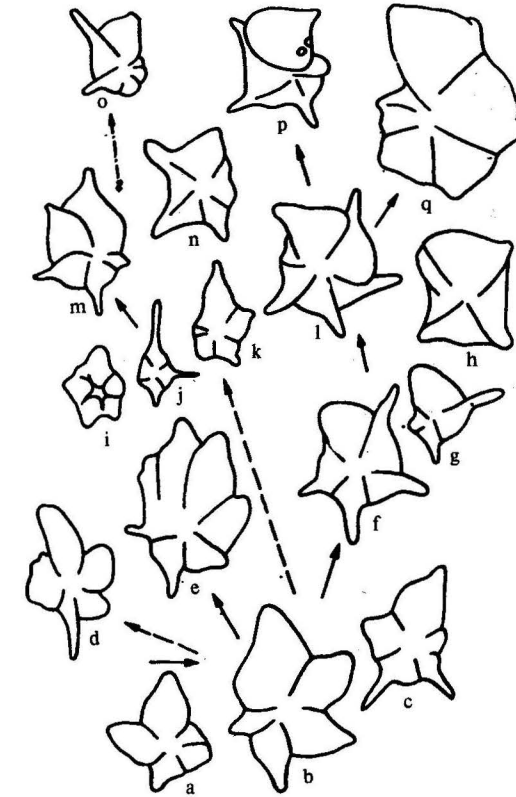


Fig. 8.37 Esquema de la evolución del género *Hantkenina* Cushman: a); b) *H. mexicana* Cushman; c) *H. cf. mexicana* Cushman; d) *H. lehneri* Cushman et Jarvis; e) *H. dumblei* Weinzierl et Applin; f); g) *H. Longispira* Cushman; h) *H. australis* Finlay; i); j); k) *H. liebusi* Shokhina; l) *H. Alabamensis* Cushman; m) *H. trinitatensis* Bronniman; n) *H. thalmani* Bronniman; o) *H. primitiva* Cushman et Jarvis; p) *H. bermudezi* Thalman; q) *H. suprasuturalis* Bronniman. Todo aumentado aproximadamente x57. (Según Bronniman, de Pokorny, 1965.)

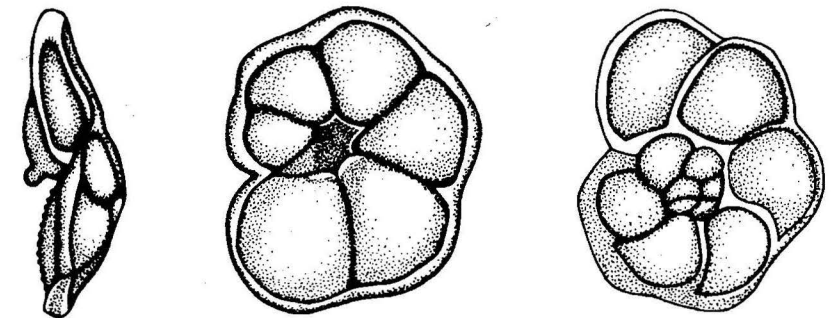


Fig. 8.38 *Globorotalia menardii* (d'Orbigny), Reciente, x20. (Según Brady, de Pokorny, 1963.)

El otro subgénero *Globorotalia* (*Turborotalia*), presenta la testa trocospiral con abertura extraumbilical, pero las cámaras son redondeadas y no presentan quilla. *G. (Turborotalia) centralis* Cushman et Bermúdez, es característica para el Eoceno Medio-Superior de Cuba, mientras que *G. (Turborotalia) mayeri* Cushman et Ellisor, lo es para el Mioceno Medio (fig. 8.39).

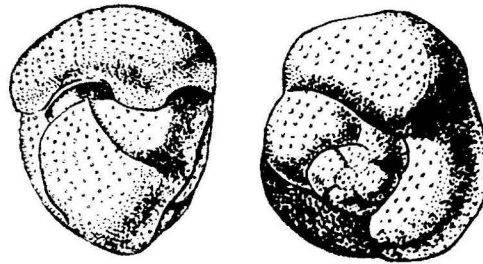


Fig. 8.39 *Turborotalia centralis* Cushman et Bermúdez, Eoceno, Cuba, x110. (Según varios autores de Pokorny, 1965.)

Superfamilia Orbitoidoidea (Cretácico-Reciente)

Son foraminíferos con la testa de calcita perforada, enrollada o derivada de las formas enrolladas. Los foraminíferos de esta superfamilia podemos dividirlos en dos grupos, las formas más simples con la testa trocospiral o derivadas de esta, y los foraminíferos orbitoidales que son formas muy complicadas.

De las formas simples, el género más importante es *Amphistegina*.

Amphistegina d'Orbigny, 1826 (Senoniano-Reciente). De testa trocospiral lenticular, involuta en ambos lados. Las cámaras ventrales (estrelladas) casi alcanzan hasta la periferia de la testa y sus extremos están doblados hacia atrás. Cerca del ombligo, en ambos lados, presentan tubérculos. Se estudia fundamentalmente en secciones delgadas. Del Eoceno Inferior y Medio de Cuba se conoce *A. lopeztrigoi* Palmer y otras, del Mioceno Medio conocemos *A. Lessoni* d'Orbigny y *A. angulata* (Cushman), del Mioceno conocemos *A. metlevi* Vaughan (fig. 8.40).

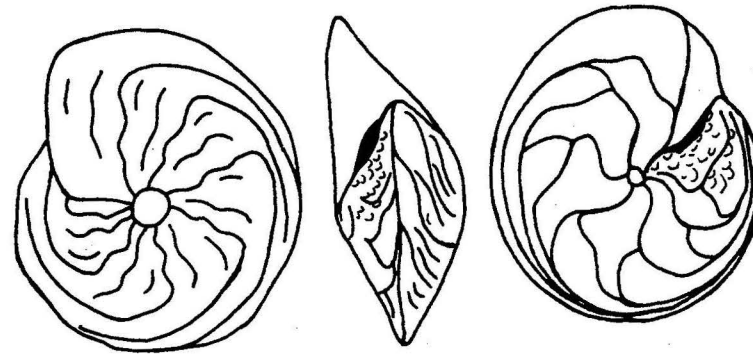


Fig. 8.40 *Amphistegina lessonii* d'Orbigny. Reciente. (Según Fornasini, de Pokorny, 1965.)

Las formas orbitoidales tienen la testa muy complicada, con una morfología especial. La testa está formada por una capa de *cámaras ecuatoriales*, a ambos lados de la cual se desarrollan las *cámaras laterales*. Las cámaras ecuatoriales, en la mayoría de los casos, forman una sola capa (capa ecuatorial). En algunos casos esta capa puede estar multiplicada en la periferia de la testa. La forma de las cámaras ecuatoriales es característica para los diversos tipos y sirve para la determinación sistemática (fig. 8.41).

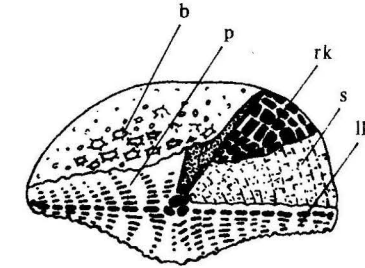


Fig. 8.41 Esquema de la testa de un foraminífero orbitoidal. La testa presenta varios cortes: s) capa ecuatorial; rk) cámara ecuatorial; lk) cámaras laterales; p) pilar; b) pústulas superficiales (terminación de los pilares). (Según Glaessner, de Pokorny, 1963.)

En el centro de la testa (en el centro del disco de la capa ecuatorial) se encuentran las cámaras embrionales que forman el *aparato embrionario* o *nucleoconcha*. La nucleoconcha está formada por las primeras cámaras del animal, incluyendo la correspondiente al prolóculo, que recibe el nombre de *protoconcha*, mientras que la segunda cámara recibe el nombre de *deuteroconcha*.

Para el estudio de los foraminíferos orbitoidales, se necesitan dos y hasta tres cortes que atraviesen la testa (fig. 8.42):

- a) corte ecuatorial, situado en la capa ecuatorial y corta las cámaras embrionarias;
- b) corte axial, perpendicular a la capa ecuatorial y corta las cámaras embrionarias;
- c) corte tangencial, paralelo a la capa ecuatorial y corta las cámaras laterales.

La nucleoconcha está formada por la protoconcha y la deuteroconcha (nucleoconcha bilocular), aunque puede estar formada por más de dos cámaras (nucleoconcha multilocular), y en algunos casos, solo por el prolóculo (protoconcha). Todas las cámaras situadas cerca del aparato embrionario, y que se distinguen del resto de las cámaras ecuatoriales por su tamaño, forma, etc., se denominan *periembrionales*. La nucleoconcha, más las cámaras periembrionales, forman juntas el *Juvenarium*.

Las cámaras ecuatoriales se comunican entre sí por conductos tabulares denominados *estolones*. El número de estolones en una cámara oscila desde uno hasta ocho, y su número crece durante la evolución filogenética. Las cámaras laterales yacen en varias capas y se comunican entre sí por poros en las paredes, y en algunos casos, también por estolones. Con frecuencia, las cámaras laterales forman *pilares*, que son filas o hileras de cámaras laterales, más o menos perpendiculares a la capa ecuatorial y que alcanzan hasta la periferia de la testa, en la cual terminan tubérculos o pústulas.

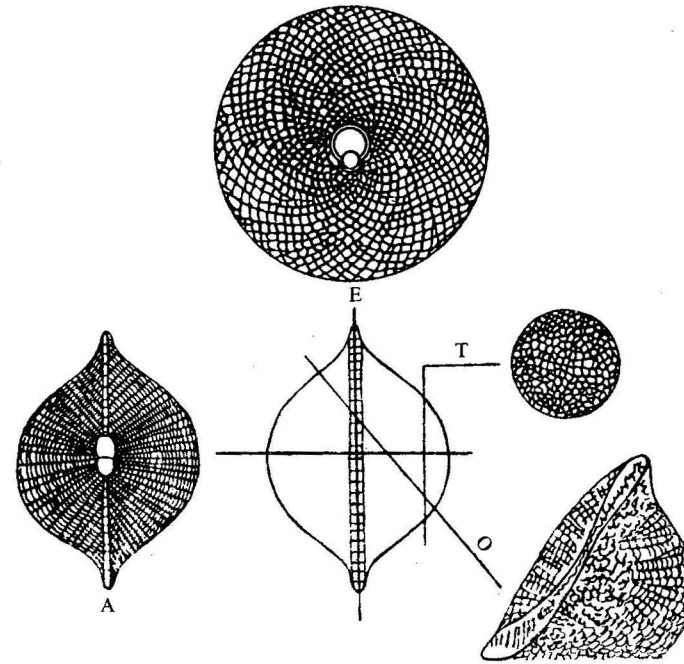


Fig. 8.42 Orientación de los cortes de través de la testa de un foraminífero orbitoidal: E) ecuatorial; T) tangencial; A) axial; O) oblicua. Según Glaessner, de Pokorny, 1963.)

Los foraminíferos orbitoidales forman un grupo que tiene varios orígenes filogenéticos, por lo que no constituyen un grupo natural sino artificial, en el cual la forma externa, el desarrollo ontogenético y la morfología interna de la testa, son casi los mismos para sus diversas formas. El desarrollo independiente de varias ramas filogenéticas hasta llegar a la forma de las testas de los foraminíferos orbitoidales, verifica que este tipo de testa es ventajoso para los foraminíferos bentónicos. Esta evolución paralela de varias ramas de foraminíferos grandes hasta este tipo común, causa muchas dificultades en su estudio.

Orbitoides d'Orbigny, 1847 (Campaniano-Maestrichtiano). Su testa es lenticular y la nucleoconcha está cubierta por una pared gruesa. En las especies estratigráficamente más viejas, la nucleoconcha es cuadrilocular, mientras que en las más jóvenes es bilocular. Las cámaras ecuatoriales son grandes y arqueadas, con un número variable de estolones. Las cámaras laterales están bien desarrolladas. Del Campaniano de Cuba se conoce *O. tissoti* Schlumberger, del Maestrichtiano se conocen *O. media* d'Archiac y *O. apiculata* Schlumberger (fig. 8.43).

Lepidorbitoides Silvestri, 1907 (Campaniano-Maestrichtiano). La testa es lenticular. Las cámaras ecuatoriales tienen paredes curvas y truncadas, aumentando de tamaño hacia la periferia de la testa. En Cuba hay varias especies en el Campaniano Superior y en el Maestrichtiano, como *L. palmeri* Thianidens, *L. floridensis* Cole y otros (fig. 8.44).

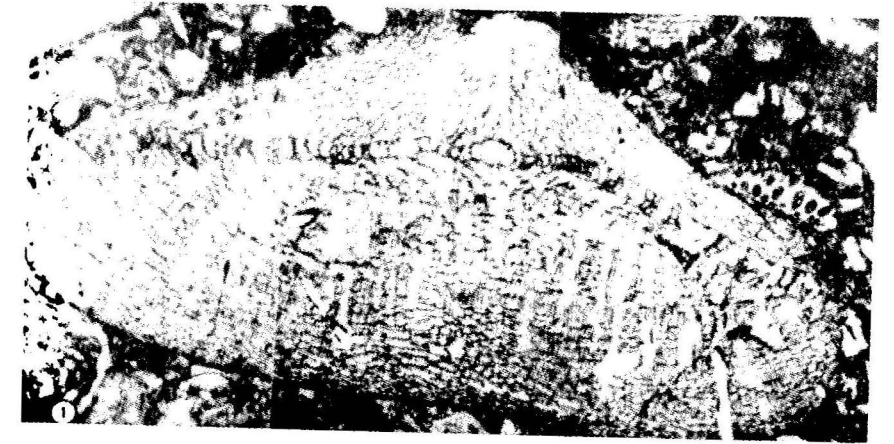


Fig. 8.43 *Orbitoides apiculata* Schlumberger. (Según Furrázola, 1964.)

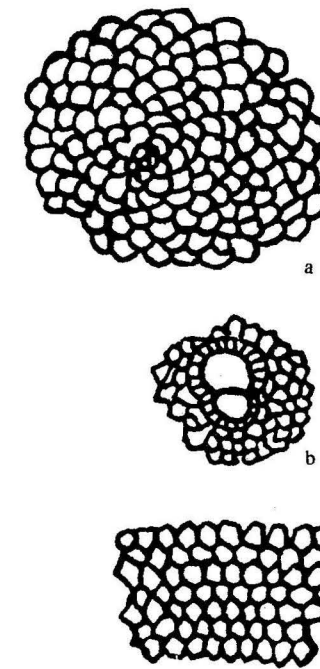


Fig. 8.44 *Lepidorbitoides socialis* (Leymerie): a) Parte central de la testa microsérica en corte ecuatorial, x40; b) nucleoconcha con las cámaras que la rodean, x16; c) Cámaras ecuatoriales, x16. (Según Vaughan y Cole, de Pokorny, 1963.)

Pseudorbitoides Douvillé, 1922 (Campaniano-Maestrichtiano). De testa lenticular. En la capa ecuatorial se encuentran unas láminas calcáreas (radiales y verticales) características. Las cámaras laterales están bien desarrolladas y descansan directamente sobre las láminas radiales de la capa ecuatorial, pudiendo cubrir o no totalmente a dicha capa. En el Campaniano-Maestrichtiano de Cuba se encuentran *P. israelsky* Vaughan et Cole, y en el Maestrichtiano *P. ruttani* Bronniman (fig. 8.45).

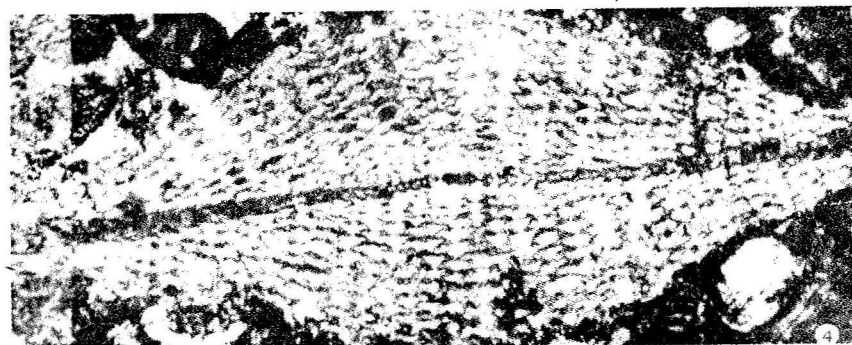


Fig. 8.45 *Pseudorbitoides ruttneri* Bronnimann. (Según Furrázola, 1964.)

Discocyclina Gumbel, 1870 (Paleoceno-Eoceno). La testa tiene contorno circular y está formada por una capa de cámaras ecuatoriales fina, con cámaras laterales a ambos lados. Las cámaras ecuatoriales están ordenadas en anillos y están comunicadas entre sí por estolones anulares y radiales. La extinción de este género es uno de los principales criterios para la delimitación del límite estratigráfico entre el Eoceno y el Oligoceno. En Cuba hay varias especies del subgénero *Discocyclina* (*Discocyclina*), tales como *D. (Discocyclina) barkeri* Vaughan et Cole y *D. (Discocyclina) cristensis* (Vaughan) del Paleoceno Superior y Eoceno Inferior, así como *D. (Discocyclina) marginata* (Cushman) y otras del Eoceno Medio (fig. 8.46).



Fig. 8.46 *Discocyclina cristensis* (Vaughan). (Según Furrázola, 1964.)

Lepidocyclina Gumbell, 1870 (Eoceno Medio-Mioceno Medio). La testa es lenticular, aplastada e inflada, subcircular o estrellada. Las cámaras ecuatoriales son arqueadas, romboidales, espatuladas o exagonales. Las cámaras laterales están bien

desarrolladas a ambos lados de la capa ecuatorial. Según la forma del aparato embrionario y otros rasgos, el género se divide en varios subgéneros. En Cuba hay varias especies importantes como la *L. (Polylepidina) antillea* Cushman del Eoceno Medio, *L. (Pliolepidina) pustulosa* (H. Douville) del Eoceno Medio Superior, *L. Eulepidina undosa* Cushman, del Oligoceno etcétera (fig. 8.47).

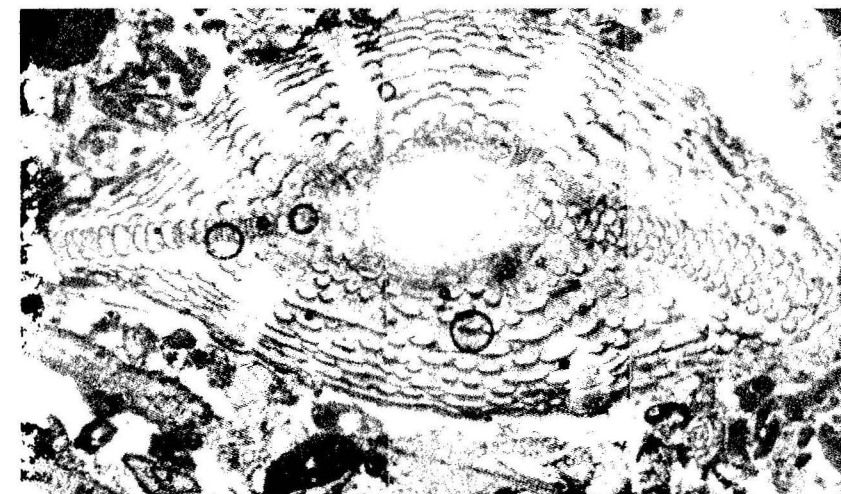


Fig. 8.47 *Lepidocyclina pustulosa* (H. Douville). (Según Furrázola, 1964.)

Familia *Nummulitidae* (Senoniano, Paleoceno-Reciente)

Los nummulítidos presentan una testa generalmente grande, lenticular, circular o casi globular, planispiral y simétrica bilateralmente. La abertura es típica en forma de hendidura arqueada en la base de la pared frontal de la última cámara (abertura basal). Posee un complejo sistema de canales. La morfología de la testa de los nummulítidos es complicada, pues está constituida por muchas cámaras (fig. 8.48). Los nummulítidos fueron foraminíferos bentónicos que vivieron en asombrosa cantidad en los fondos de los mares tropicales o subtropicales de poca profundidad (hasta 150 m).

Nummulites Lamarck, 1801 (Paleoceno-Reciente). La testa es lenticular, desde aplastada hasta casi esférica, y desde involutas hasta evoluta (fig. 8.49). Las cámaras son simples y numerosas. Hay varias especies en el Terciario de Cuba, tales como *N. bermudezi* (Palmer), en el Paleoceno y Eoceno Inferior, *N. floridensis* (Vaughan et Cole) del Eoceno Superior, y *N. Cajimarensis* (Palmer) del Mioceno. Existe también una especie reciente.

Familia *Miogypsinidae* (Oligoceno Superior-Mioceno)

La testa es lenticular, con el contorno desde triangular hasta redondeado. La arquitectura de la testa es muy parecida a la de los foraminíferos orbitoidales, pero la nucleoconcha es excéntrica. La nucleoconcha es bilocular, con una capa

de cámaras ecuatoriales conectadas por estolones. Las cámaras laterales faltan o están dispuestas en varias capas. Estos foraminíferos vivieron en aguas calientes y poco profundas, siendo fósiles índices de gran valor para la correlación intercontinental.

Miogypsina Saco, 1893 (Oligoceno Superior-Mioceno inferior). Presenta cámaras laterales. En el Aquitaniano de Cuba se encuentra *M. antillea* (Cushman) (fig. 8.50).

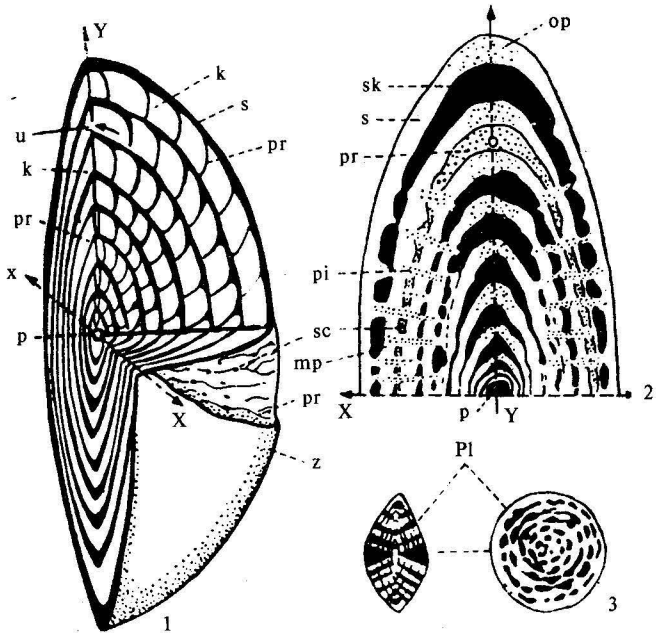


Fig. 8.48 *Nummulites* sp. Esquema de varios caracteres morfológicos: 1) Esquema de la sección axial y una parte de la sección ecuatorial. Las cavidades (cámaras) son blancas; 2) Corte axial. Las cavidades (cámaras) son oscuras; 3) Corte de una forma con pilares ordenados espiralmente, k) cámara, mp) salientes alares, op) faja marginal, p) prolóculo, pi) pilar, pr) septo (tabique), s) lámina espiral, sc) filamento espiral (canales), sk) parte central de una cámara, u) abertura, z) superficie (lisa). (Según Moret, de Pokorny, 1963.)

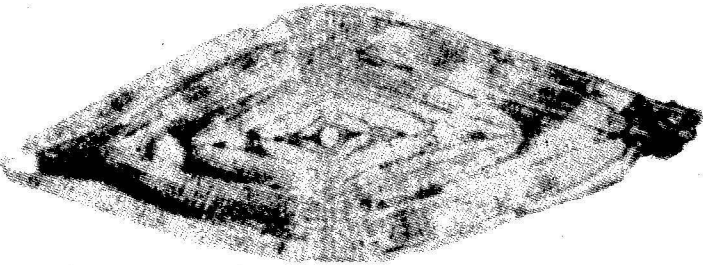


Fig. 8.49 *Nummulites dia* (Cole y Ponton). (Según Furrázola, 1964.)

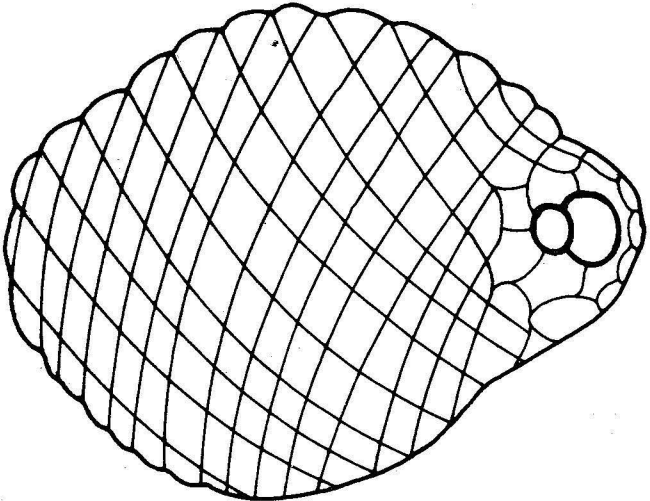


Fig. 8.50 *Miogypsina* sp. Corte ecuatorial, esquematizado. (Según Van der Vlerk, de Pokorny, 1963.)

8.12 Clase Actinopoda (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)

Los actinópodos se caracterizan por presentar muchos seudópodos radiales con un filamento central cada uno. La mayoría posee una testa firme de sílice o de sulfato de estroncio; son muy raras las testas orgánicas o las silicatadas. Casi todos viven libres o solitarios en el mar o en las aguas dulces. Según la composición química de la testa y otros caracteres del cuerpo blando, los actinópodos se han agrupado en tres subclases, de las cuales la subclase *Radiolaria* es importante para la Paleontología por su amplia distribución en los sedimentos.

8.13 Subclase Radiolaria (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)

Los radiolarios presentan el protoplasma dividido en una parte externa y otra interna, separadas por una membrana porosa de tectina. Generalmente poseen un esqueleto de sílice o de sulfato de estroncio, con espinas radiales.

Los radiolarios son exclusivamente marinos y viven sólo en la superficie, aunque algunas formas habitan en aguas profundas. En los océanos, sus esqueletos forman depósitos característicos conocidos con el nombre de limo o fango de radiolarios, que cubren unos 5 millones de km² del fondo de los océanos actuales, a profundidades entre 4 000 y los 8 000 m. Estos sedimentos son también conocidos en estado fósil, formando la roca conocida como radiolarita, que representa mares profundos y alejados de tierra firme.

El cuerpo de un radiolario está dividido en dos partes por una membrana porosa de tectina que se denomina *cápsula central*. Dentro de esta cápsula está el protoplasma intracapsular con un núcleo (algunas formas tienen varios núcleos). El pro-

toplasma situado fuera de la cápsula central se denomina extracapsular. De la cápsula central se proyectan hacia la superficie del cuerpo muchos pseudópodos radiales.

Los radiolarios tienen el esqueleto de varias formas (fig. 8.51). Está constituido de sílice, o en algunos casos raros, por silicatos. El tipo más primitivo está formado solamente por muchas pequeñas espículas en la superficie del cuerpo, mientras que en los tipos más avanzados las espículas están orientadas radialmente con espinas también radiales que se dirigen del centro de la cápsula hacia el perímetro, sobresaliendo algunas.

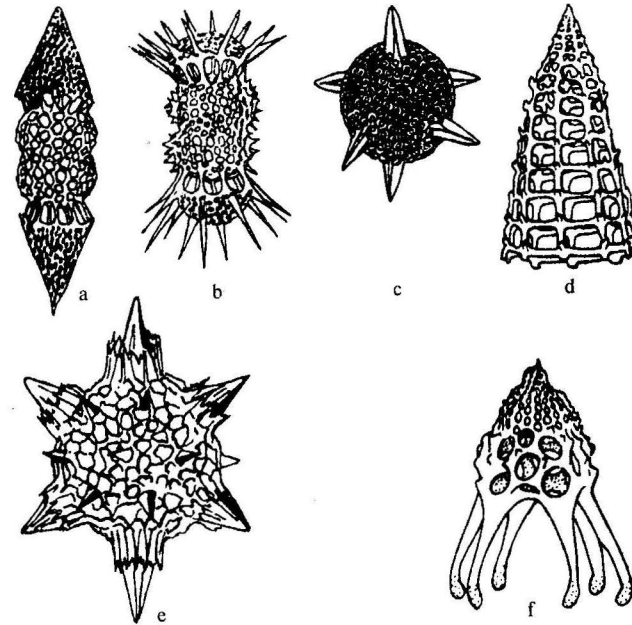


Fig. 8.51 Esqueletos de algunos actinópodos recientes: a) *Panartus* sp. (Radiolaria); b) *Panicium* sp.; c) *Phyletripes* sp. (Radiolaria); d) *Bathropyramis* sp. (Radiolaria); e) *Hexaconus* sp. (Acantharia); f) *Cryptopora* sp. (Radiolaria). (Según R. Hacckel, de Spinar, 1960.)

Desde el punto de vista sistemático, según el tipo de cápsula central, la subclase se divide en tres órdenes, de los cuales uno es reciente. En el orden *Spumellaria* (Precámbrico, Cámbrico-Reciente) están los radiolarios con cápsula central esférica (fig. 8.52), o de formas derivadas de la esfera, con muchos poros pequeños en la superficie de la testa, la cual es de ópalo con simetría radial. Este grupo de radiolarios es el más importante e incluye prácticamente a todos los radiolarios paleozoicos.

En el orden *Nasellaria* (Paleozoico Inferior, Carbonífero-Reciente) están los radiolarios con cápsula central prolongada y simétrica según un eje, con una abertura grande en la parte inferior. El esqueleto es de ópalo y, por lo general, en forma de campana (fig. 8.51 d, f). Este grupo se desarrolló principalmente en el Mesozoico y en el Terciario.

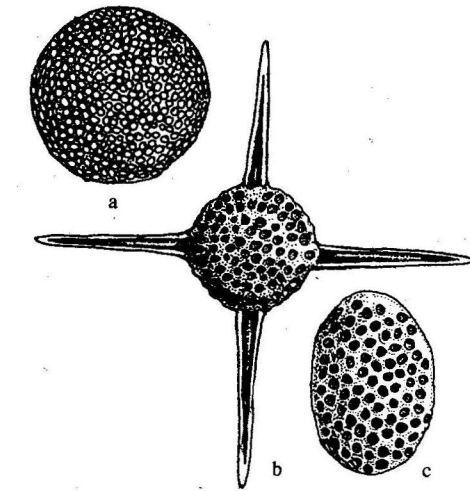


Fig. 8.52 Radiolarios pertenecientes al orden *Spumellaria*: a) *Cenospaera valentinae* Lipman, Eoceno, URSS, x180; b) *Staurosphaera gracilis* Rüst, Neocomiano, Alemania; c) *Ceneilipsis rapti* Rüst, Tithoniano, Suiza. (Según varios autores, de Pokorny, 1965.)

8.14 Subphylum Ciliophora. (Devónico-Reciente). Clase Ciliata. Suborden Tintinnina

Los cilióforos (Devónico-Reciente) son protozoos que se mueven mediante cilios ectoplasmáticos. Tienen por lo menos dos núcleos, diferenciados en macronúcleo (grande) y micronúcleo (pequeño). Este grupo de protozoos se divide en dos clases, la clase *Ciliata* (Devónico-Reciente) y la clase *Suctoría* (Reciente). Sólo se conocen restos fósiles de la clase *Ciliata*, los cuales son cilióforos que suelen presentar cilios durante toda la vida. Los cilios están distribuidos uniformemente en toda la superficie del cuerpo, ordenados en filas, o desarrollados solamente en algunas partes de la superficie de la célula. Existen cuatro órdenes (que se distinguen por la distribución de los cilios en la superficie del cuerpo) en esta clase, pero solo el orden *Spirotrichida* (Devónico-Reciente) tiene representantes fósiles, todos pertenecientes al suborden *Tintinnina* (Devónico-Reciente).

Los tintínidos son ciliados que poseen una banda de cilios que pasa del extremo anterior del cuerpo hasta el citostoma (boca de la célula). El cuerpo está colocado dentro de una testa firme de material orgánico o aglutinado, en forma de campana o cilíndrica, y abierta en el extremo oral, o en algunos casos raros abierta en ambos extremos.

La testa se denomina *lorica* (fig. 8.53), dentro de la cual está colocado el cuerpo blando que se fija a ella por medio de un saliente posterior. El extremo anterior es ancho y tiene en su superficie cilios modificados (membranelos). En el centro y dentro de la corona de membranelos está el citostoma.

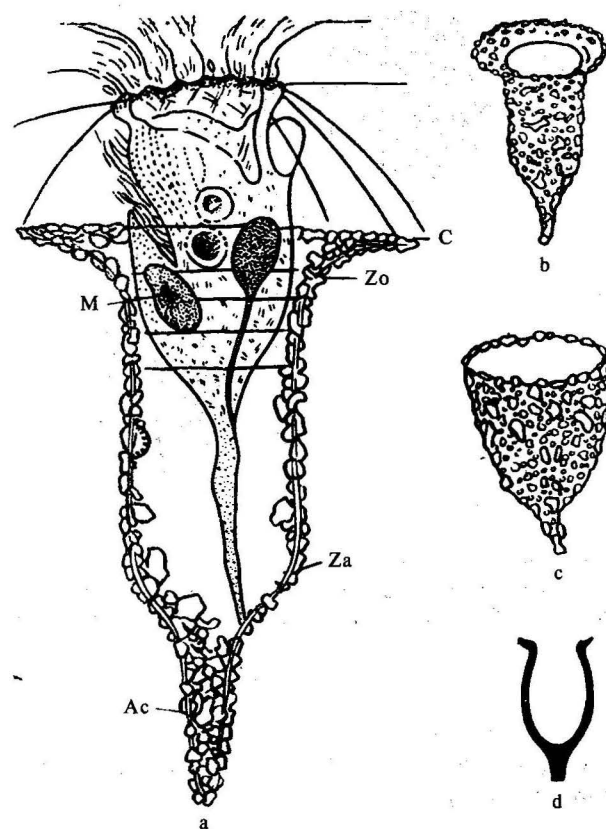


Fig. 8.53 Caracteres morfológicos de los tintínidos: a) Morfología de la lorica de las especies recientes *Tintinnopsis campanula* (Ehrenberg); b); c) loricas de varias especies del género *Tintinnopsis*; d) *Tintinnopsella carpathica* (Murgeanu et Filipescu), Tithoniano Superior-Cretácico Inferior; C) collar; Zo) Zona oral; M) macronúcleo; Za) Zona aboral; Ac) apéndice caudal. (Según varios autores, de Spinar, 1960.)

La forma de la lorica es el carácter más importante para la sistemática. En la mayoría tiene forma de campana o es cilíndrica, pero existen modificaciones: elipsoidal, cilindrocónica, fusiforme, etc. La parte anterior está siempre abierta (apertura oral) y presenta un collar que semeja una dobladura de la pared de la lorica en esa zona. El extremo aboral (opuesto a la boca) puede ser redondeado, aunque es agudo en algunos casos, mientras que en otros se prolonga en una especie de apéndice caudal de longitud variable. La superficie de la lorica suele estar cubierta por costillas finas, transversales, longitudinales y espirales.

Los tintínidos son animales planctónicos marinos (muy pocos son de agua dulce) que son muy importantes para la estratigrafía del Jurásico y el Cretácico en el mundo entero, y por lo tanto también en Cuba, donde existen alrededor de 20 especies conocidas. Muchos tintínidos fósiles tienen loricas calcáreas, pero se supone que el carbonato de calcio reemplazó el material original de la lorica (material orgánico con granos de sílice aglutinados). Los tintínidos fósiles se estudian casi exclusivamente en secciones delgadas, siendo importante la orientación del corte de la lorica,

pues una lorica puede tener formas diferentes en dependencia de la dirección en que sea cortada (fig. 8.54).

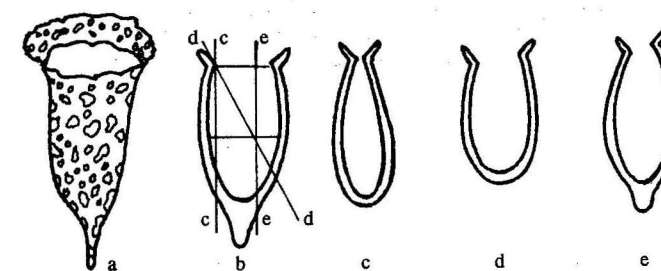


Fig. 8.54 Esquema demostrativo de las diferentes formas que pueden tener las secciones b); c); d) y e) de una misma lorica a). (Según Colom de Meléndez, 1957.)

Calpionella Lorenz, 1902 (Tithoniano-Barremiano). Lorica subesférica, elipsoidal u ovoidea, con el extremo aboral redondeado o subagudo, en algunos casos con un apéndice caudal bien desarrollado. La mayoría de las especies presentan un collar de longitud variable que se extiende hacia adelante y que está insertado en el borde de la lorica. También es típico un engrosamiento de la pared de la lorica en la región oral. En Cuba existe *C. alpina* Lorenz (Tithoniano-Berriasiano Inferior) (fig. 8.55 a, e).

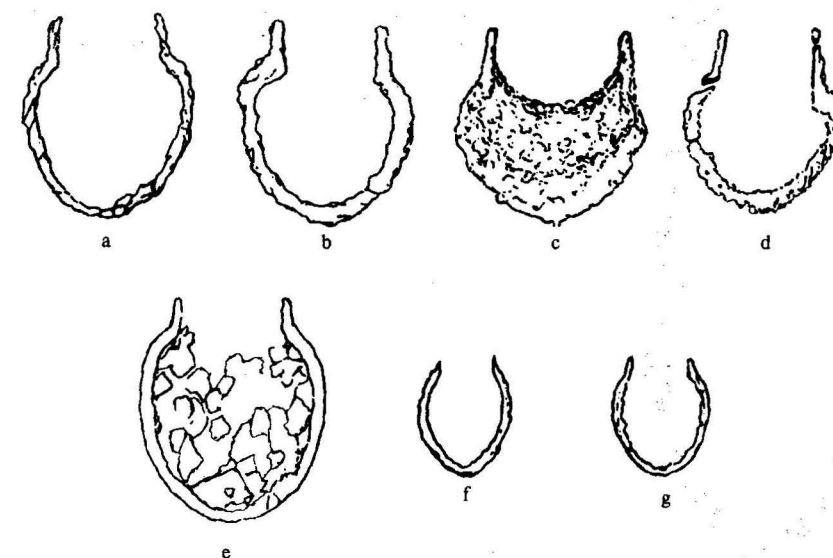


Fig. 8.55 Dos especies del género *Calpionella*: a); b); c); d); e) *Calpionella alpina* Lorenz, Tithoniano, Suiza; f); g) *Calpionella cadischi* (Deflandre et Deflandre) Hauteriviano, Isla Mallorca, x425. (Según Deflandre, 1952.)

Calpionellites Colom, 1948 (Berriasiano-Hauteriviano) Lorica subesférica en forma de campana o cilíndrica. El extremo aboral es subagudo, a veces con apéndice caudal. El collar es típico, pequeño e insertado en la cara interna del extremo oral de la lorica, dando la impresión de que este extremo está bifurcado. En Cuba se conocen *C. darderi* (Colom) (Neocomiano) y *C. neocomiensis* Colom (Neocomiano) (fig. 8.56).

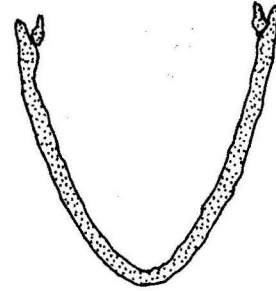


Fig. 8.56 *Calpionellites darderi* (Colom). Cretácico de Cuba.

Chitinoidella Doben, 1963 (Tithoniano-Neocomiano). Lorica de forma variada, elipsoidal, acampanada, cilíndrica o cilindrocónica. El extremo aboral es usualmente redondeado, aunque algunas veces se presenta subagudo o con un apéndice caudal bien desarrollado. El collar es muy típico, volteado abruptamente hacia los lados y formando un ángulo con la pared de la lorica. También el collar puede presentar una estructura accesoria de forma variable que descansa directamente sobre sus bordes. En Cuba existen seis especies de este género, siendo las más importantes *Ch. cubensis* (Furrazola) (Tithoniano Medio) y *Ch. bermudezi* (Furrazola) (Tithoniano Medio) (fig. 8.57).

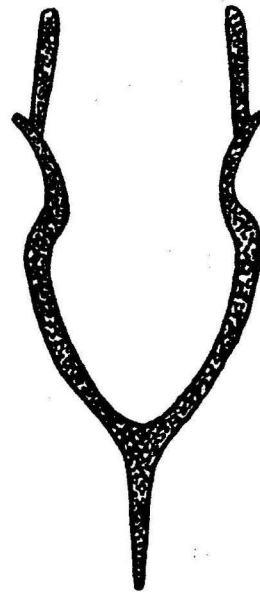


Fig. 8.57 *Chitinoidella pinarensis* sp. nov. Reconstrucción ideal de la sección longitudinal media del holotipo, x550. (Según Furrazola, 1973.)

Microfósiles Incertae-Sedis

Pithonella (Albiano-Santoniano). Son testas uniloculares, ovaladas, calcáreas, con la pared gruesa imperforada, formada por dos capas; la interna es gruesa de calcita fibrosa (con las fibras orientadas paralelamente a las paredes), mientras la externa es fina. En Cuba hay *P. Ovalis* (Kaufman) (Albiano-Senoniano) y *P. trejoi* Bonet (Albiano-Cenoniano) (fig. 8.58).



Fig. 8.58 *Pithonella ovalis* (Kaufmann), Albiano, Mallorca, x400. (Según Colom, de Pokorny, 1963.)

Stomiosphaera (Jurásico Superior-Maestrichtiano). Son testas uniloculares, globulares hasta ser casi ovoideas, con paredes hialinas perforadas y con estructura radial. La abertura es amplia (representa desde la mitad hasta una tercera parte del diámetro mayor de la testa). En Cuba existen *S. conoidea* Bonet y *S. sphaerica* (Kaufman) del Albiano-Turoniano, así como *S. cardiiformis* Ayala et Seigli (fig. 9.59).

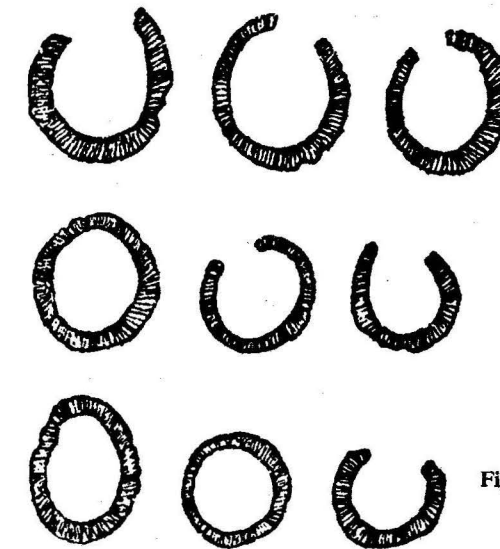


Fig. 8.59 *Stomiosphaera muluccana* Wanner, Jurásico superior, Indonesia. Secciones, x210. (Según Vaner, de Pokorny, 1963.)

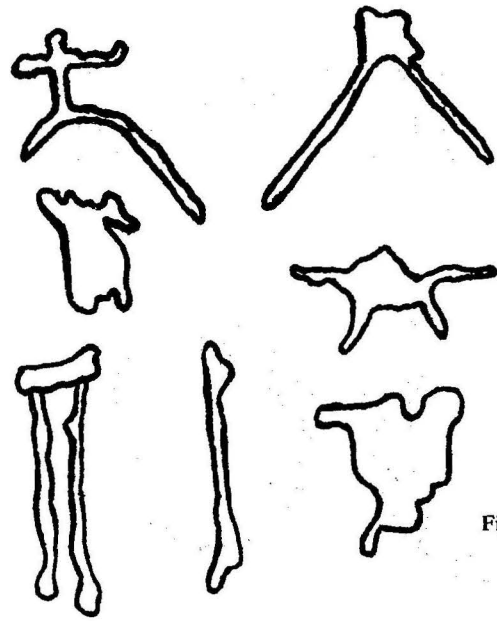


Fig. 8.60 *Saccocoma* sp. Diversos cortes de secciones delgadas. Todos de Cuba, Jurásico Superior, x60. (Según Brönnimann, 1955.)

Saccocoma (Jurásico Superior). Son microfósiles calcáreos y transparentes. Su forma, en secciones delgadas, es más o menos simétrica, con un cuerpo central de aspecto granular con algunas espinas o salientes irregulares que presentan líneas medias oscuras (fig. 8.60). Alcanzan un tamaño de hasta 1,5 mm. Se consideran restos de crinoideos planctónicos. En el Tithoniano de Cuba existe *S. arachnoidea* (Brönnimann), *S. perplexa* (Brönnimann) y *S. angulata* (Brönnimann).

CAPÍTULO 9

Poríferos y arqueociátidos

Son animales pluricelulares cuyo cuerpo posee simetría radial, o sencillamente son asimétricos, incapaces de moverse. El cuerpo posee muchos poros, conductos o cámaras por los cuales circula el agua, y usualmente tienen un esqueleto interno formado por espículas cristalinas separadas, fibras orgánicas irregulares o ambas a la vez.

9.1 Phylum Porifera (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)

Los poríferos presentan sus células organizadas como tejidos, pero de un modo imperfecto. Un tejido es interno y el otro externo, con una sustancia entre ellos

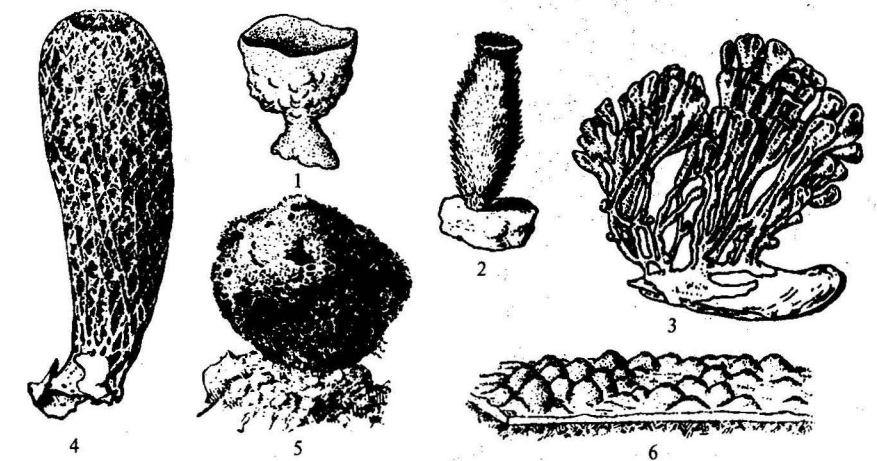


Fig. 9.1 Varias esponjas recientes. Los ejemplares están disminuidos en distinta proporción: 1) Poterion; 2) Scypha; 3) Microciona; 4) Regadrella; 5) Euspongia; 6) Haliciona. (Según Storer y Usinger, 1961.)

denominada *mesenquima*. Prácticamente casi toda la superficie interna está tapizada por unas células flageladas, con collar, denominadas *coanocitos*. Su digestión es intracelular, no tienen órganos especiales ni partes móviles o apéndices. La reproducción es asexual, por medio de yemas, o sexual, por huevos y espermatozoides, y sus larvas ciliadas nadan libremente. Las esponjas son animales acuáticos, la mayoría vive en el mar, pues solo la familia *Spongillidae* tiene representantes de agua dulce.

Viven en diferentes profundidades (hasta 6 000 m) en los océanos de todo el mundo, con representantes que poseen tamaños que oscilan desde 1 mm hasta 2 m. En el Paleozoico las esponjas son raras, y por lo general se conocen solamente sus espículas y no sus cuerpos completos. En el Mesozoico son abundantes, sobre todo en el Jurásico y en el Cretácico. Del Terciario en adelante conocemos más ampliamente sus espículas (fig. 9.1).

9.2 Descripción del organismo

El cuerpo de una esponja tiene, por lo general, forma de copa globosa o cilíndrica (fig. 9.2). En el centro del cuerpo está la *cavidad central* (espongiocelo); en la parte superior tiene una abertura ancha denominada *ósculo* (fig. 9.2 3). La pared está formada por una *capa externa* (epidermis) constituida por células delgadas y planas (fig. 9.2 4), y una *capa interna* de células flageladas con collar (coanocitos) (fig. 9.2 6). Entre estas dos capas existe una materia gelatinosa (*mesenquima*) que

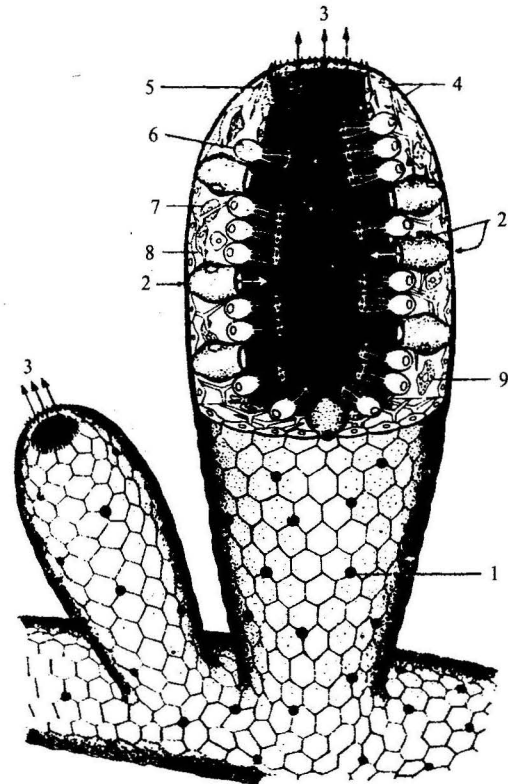


Fig. 9.2 Corte de la parte superior de una esponja colonial de tipo ascón: 1) ostiolo, 2) célula con un canal inhalatorio (porocito), 3) ósculo, 4) epidermis, 5) espícula, 6) coanocito, 7) células del mesenquima, 8) materia gelatinosa, 9) amebocitos. (Según Buschsbaum, de Spinar, 1960.)

contiene células libres denominadas *amebocitos* (fig. 9.2 7). La pared está atravesada por numerosos conductos, por los cuales el agua entra en la cavidad central. Estos conductos se denominan *ostiolo*s (fig. 9.2 1, 2). Los flagelos de los coanocitos se mueven hacia adelante y hacia atrás, produciendo un flujo continuo de agua que penetra por los ostiolo's hacia la cavidad central y sale por el ósculo. Las esponjas se alimentan de placton y de pequeños fragmentos de sustancia orgánica.

Las esponjas poseen tres tipos de sistemas de conductos de agua (fig. 9.3). El tipo más simple es el *ascón* (fig. 9.3 a) en el que los coanocitos tapizan la superficie de la cavidad central, mientras que la pared del cuerpo es delgada y está perforada por poros cortos y rectos que conducen directamente al espongiocelo. El tipo *sicón* (fig. 9.3 b) es más evolucionado y complicado, por estar los coanocitos confinados en repliegues que se abren directamente en la cavidad atrial. El más complicado es el tipo *leucón* (fig. 9.3 c) en el cual los coanocitos están limitados solamente a pequeñas cámaras esféricas entre la pared, la cual es espesa y está atravesada por un sistema complejo de conductos ramificados.

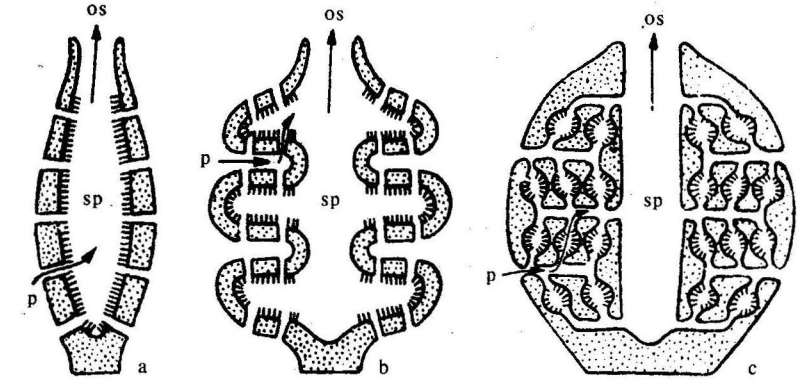


Fig. 9.3 Esquema de tres tipos principales de sistemas de conductos de agua: a) ascón; b) sicón; c) leucón; os) ósculo, sp) espongiocelo, p) ostiolo. (Según Buchsbaum, de Spinar, 1960.)

9.3 Esqueleto

El cuerpo blando de las esponjas está sostenido por numerosas *espículas* diminutas de sílice o de carbonato de calcio, o por *fibras orgánicas* que forman un esqueleto córneo. Las espículas son secretadas por células mesodérmicas especiales denominadas *escleroblastos*. Las espículas son muy diversas en cuanto a forma y tamaño, teniendo todas en su eje un delgado *canal axial*. Según su tamaño, dividimos las espículas en *macroscleras*, que constituyen la trama fundamental del esqueleto, y *microscleras*, que son microscópicas y descansan libremente en la capa superficial o en las paredes de los conductos y de las cavidades. Las espículas macroscleras son, por lo regular, de gran tamaño y pueden estar sueltas o soldadas por sus extremos, formando una complicada trama que es el esqueleto principal.

De acuerdo con su forma, las espículas de las esponjas pueden ser divididas en monaxonas, tetraxonas, triaxonas, poliaxonas y esféricas.

Las espículas *monaxonas* (fig. 9.4 1 y 9.5) están formadas por un solo eje, el cual puede crecer en un solo extremo, como es el caso del *monaxón monactino* (fig. 9.4 1a) o por sus dos extremos, como es el caso del *monaxón diactino* (fig. 9.4 1b). Estas espículas pueden ser rectas, curvadas u onduladas, y simétricas o asimétricas (fig. 9.5), y sus formas silíceas han sido reportadas en rocas de todas las edades desde el Cámbrico Inferior, y posiblemente algunas de estas rocas sean Precámbricas.

Las espículas tetraxonas están formadas por cuatro radios, que se disponen perpendiculares a las caras de un tetraedro, es decir, no están en un mismo plano, pero se desarrollan a partir de un punto común (fig. 9.4 2). Los cuatro radios pueden ser iguales, pero lo común es que uno sea mayor que los tres restantes, los cuales se fusionan y se modifican variadamente (fig. 9.6).

Cuando los cuatro radios son iguales reciben el nombre de *caltrop* (fig. 9.6 4, 7), y cuando hay un radio mayor que los tres restantes, reciben el nombre de *trien* (fig. 9.6 1, 2, 3, 5). Estos tipos pueden sufrir modificaciones por la bifurcación o expansión de los radios (fig. 9.6 8) hasta el caso excepcional del *desma* (fig. 9.7), que es típico para las esponjas del orden *Lithistida*. Estas espículas tetraxonas abundan en los dos tipos de esponjas: las calcáreas y las silíceas.

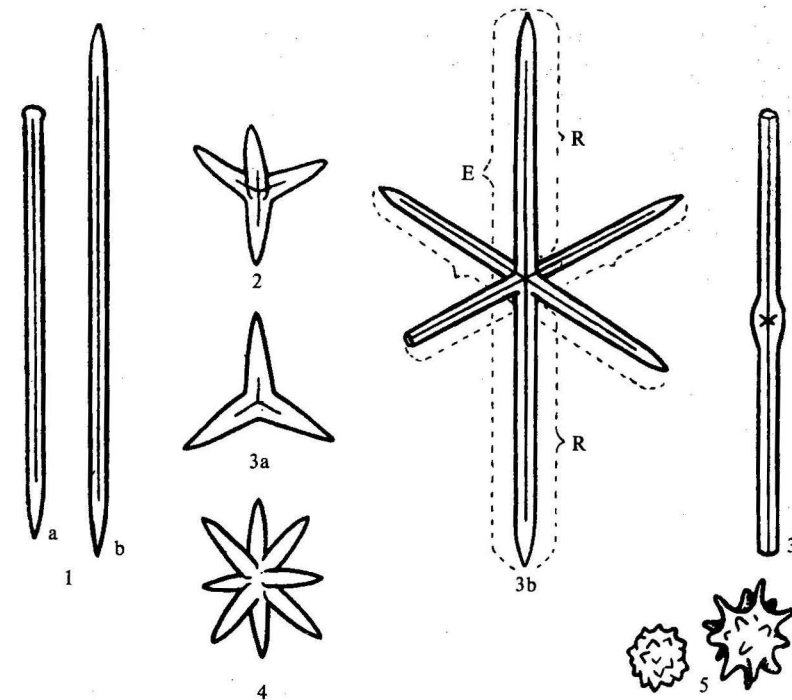


Fig. 9.4 Tipos principales de espículas de esponjas: 1) monaxonas [1 a) monaxón monactino, 1 b) monaxón diactino]; 2) tetraxón; 3) triaxonas; [3a) triactin de esponjas calcáreas, 3b) hexactin, 3c) hexactin con ramas laterales redicidas]; 4) poliaxón; 5) esfera. E) eje; R) radio (Según Morte, de Spinar, 1960.)

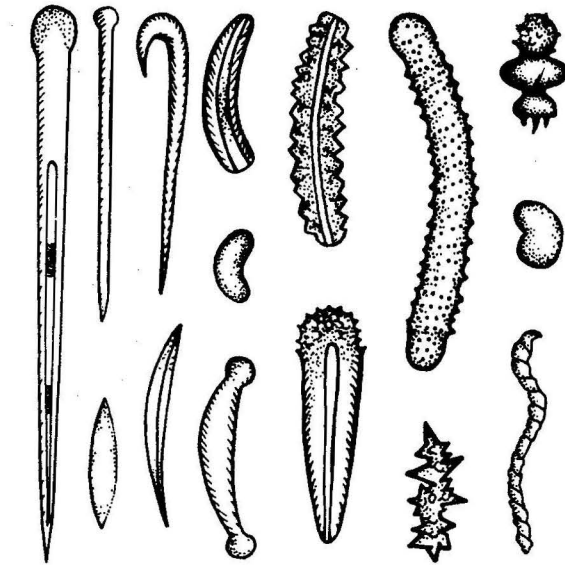


Fig. 9.5 Varios ejemplos de espículas monaxonas. (Aumentado, de Spinar, 1960.)

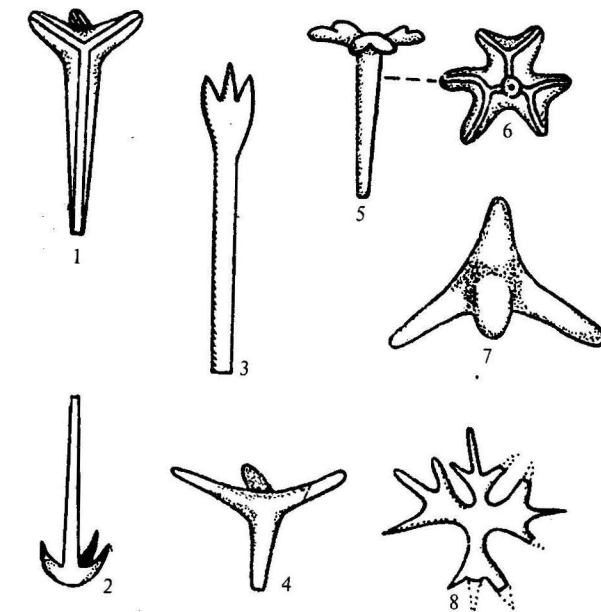


Fig. 9.6 Varios ejemplos de espículas tetraxonas, aumentado (de Spinar 1960.)

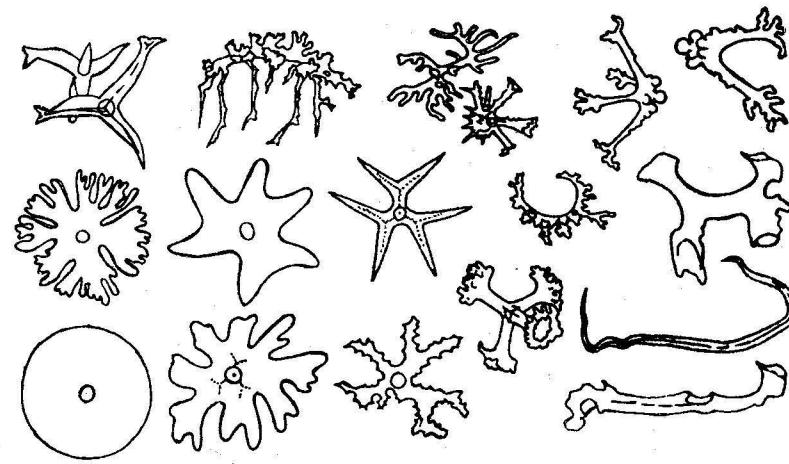


Fig. 9.7 Varias espículas del tipo desma de esponjas silíceas del orden *Lithistida*, aumentado. (Según Laubenfels, de Vlasov, 1965.)

En cuanto a las espículas *triaxonas* (fig. 9.8), son típicas para las esponjas silíceas de la subclase *Hexactinellida*. Son características por tener seis radios según la dirección de tres ejes perpendiculares entre sí en las tres dimensiones del espacio. El tipo principal, con todos los radios de la misma longitud, se denomina *hexactin*. Por expansión o reducción de estos radios surgen modificaciones; si los extremos de los radios individuales se unen entre sí, se origina un esqueleto muy firme (fig. 9.8 3).

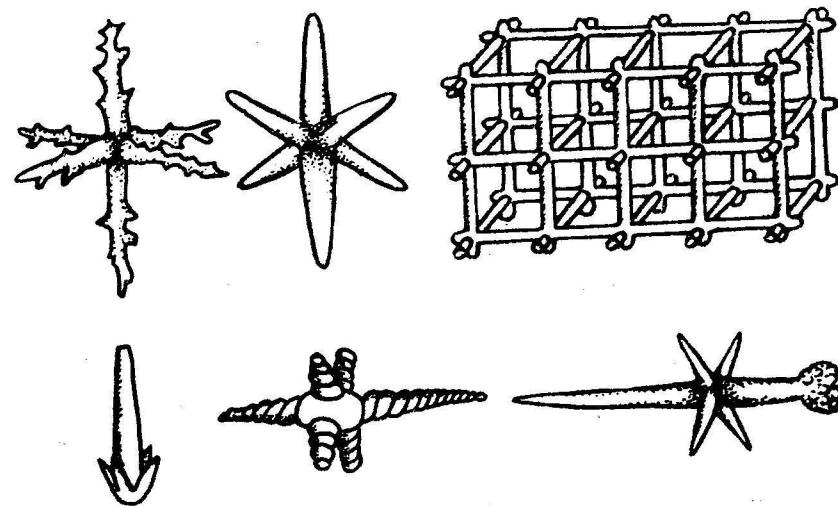


Fig. 9.8 Varias espículas triaxonas, aumentado. (Según varios autores, de Spinar, 1960.)

Las espículas *Paliaxonas* poseen un gran número de radios y abundan en el Paleozoico. Las *esféricas* presentan, en muchos casos, un gran número de pequeños salientes irregulares o radiales en su superficie.

Algunas esponjas de la clase *Silicea* poseen esqueleto de naturaleza córnea, formado por una trama reticular y continua de *esponjina* (fig. 9.9 c). En la mayoría, junto con las fibras de esponjina hay también espículas silíceas, aunque en algunas solo se encuentra esponjina.

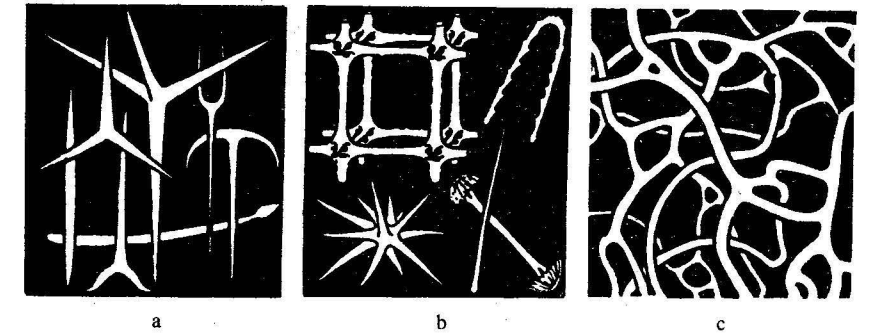


Fig. 9.9 Varios tipos de elementos del esqueleto de las esponjas: a) espículas de las esponjas calcáreas (*Calcarea*); b) espículas de las esponjas silíceas (*Silicea*); c) trama reticular córnea de algunas esponjas de la clase *Silicea*. (Según Buchsbaum, de Spinar, 1960.)

Las espículas están ordenadas en el cuerpo de una esponja según un determinado orden y forman las tres partes principales del esqueleto, que son:

- a) esqueleto principal, que sostiene el sistema de canales;
- b) esqueleto superficial, que se forma solamente en la superficie externa de la esponja, sosteniendo y afirmando las capas superficiales del cuerpo;
- c) esqueleto basal, que forma las raíces y otras partes, para afianzar el cuerpo al fondo.

9.4 Sistemática

Las esponjas se dividen en dos clases, según el material de sus espículas (calcáreo o silíceo). A su vez, ambas clases se dividen en subclases de acuerdo con los tipos de espículas y su disposición en el cuerpo de la esponja.

Las esponjas de la clase *Calcárea* (Cámbrico-Reciente), poseen espículas calcáreas, en la mayoría de los casos libres y no unidas entre sí. Son siempre espículas macroscleras de uno hasta cuatro radios (fig. 9.9 a), pero faltan las microscleras. Después de la muerte del organismo, el cuerpo de la mayoría de las esponjas calcáreas se descompone rápidamente por tener las espículas libres, por lo que en estado fósil solo conocemos aquellas que tienen un esqueleto firme formado por espículas unidas entre sí, como los representantes del orden *Pharotrenida* (Pérmico-Reciente). Como ejemplos de esponjas calcáreas se pueden citar los géneros *Eudea* Lamarck, 1821 (Triásico-Jurásico) (fig. 9.10) y *Stellispongia* d'Orbigny, 1849 (Triásico-Cretácico) (fig. 9.11 2).

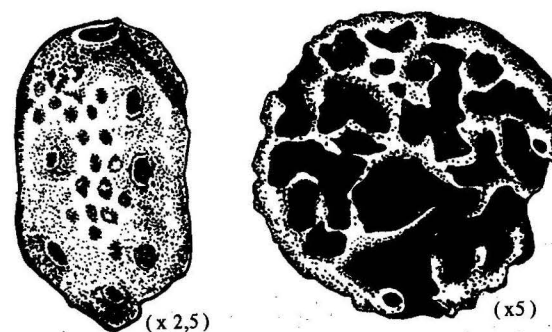


Fig. 9.10 *Eudea* sp. (Según Hinde, de Shrock y Twenhofel, 1953.)

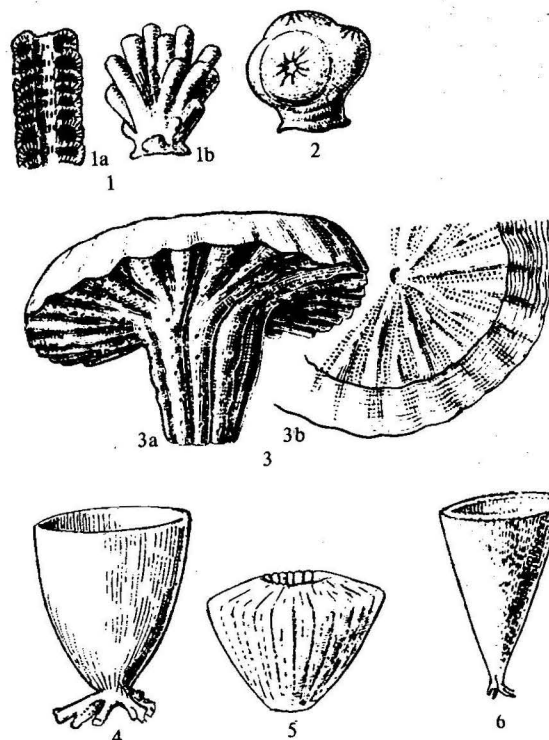


Fig. 9.11 Algunas esponjas del Mesozoico. 1) *Barroisia anastomans* (Mantell), Cretácico Inferior, Inglaterra (1a aumento x3, 1b tamaño natural; 2) *Stellispongia glomerata* (Quensiedt), Jurásico Superior, Alemania. Tamaño natural; 3) *Coeloptychium agaricoides* Goldfuss, Cretácico Superior, Alemania (3a, 3b, tamaño natural); 4) *Coscinopora infundibuliformis* Goldfuss, Cretácico (4a, a la mitad del tamaño natural); 5) *Pachyteichisma carteri* Zittel, Jurásico Superior, Alemania 5a, a la mitad del tamaño natural; 6) *Ventriculites striatus* Smith, Cretácico (6a, a la mitad del tamaño natural). (Según Moore, 1952.)

Otro grupo de esponjas silíceas abundantes como fósiles son las pertenecientes a la subclase *Hexactinellidia* (Cámbrico-Reciente) cuyas espículas son triaxonas; el cuerpo presenta una cavidad central amplia, con las paredes relativamente delgadas. Podemos citar como géneros importantes a *Ventriculites* Mantell, 1822 (Cretácico) (fig. 9.11 6) y *Coeloptychium* Goldfuss, 1833 (Cretácico Superior) (fig. 9.11 3).

Las esponjas de la clase *Silicea* (Precámbrico, Cámbrico-Reciente) poseen un esqueleto formado por espículas silíceas o por fibras de esponjina, y en algunos casos por ambas. El esqueleto falta completamente en algunos ejemplares, pero por lo general existe, y cuando poseen espículas estas son tanto macroscleras como microscleras. Son muy abundantes las esponjas fósiles del orden *Lithistida* (Cámbrico-Reciente), cuyas espículas son tetraxonas del tipo desma y constituyen un cuerpo firme con paredes gruesas que se fosiliza fácilmente. Se pueden citar los géneros *Siphonia* Parkinson, 1822 (Jurásico-Terciario) (fig. 9.12 a) y *Jerea* Lamoreux, 1821 (Cretácico) (fig. 9.12 b), que pertenecen a este orden.

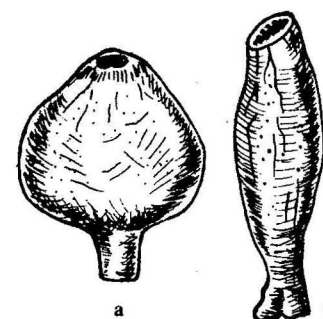


Fig. 9.12 Dos géneros del orden *Lithistida*: a) *Siphonia*; b) *Jerea*. (De Spinar, 1960.)

9.5 Phylum Archaeocyatha (Cámbrico Inferior-Cámbrico Medio)

Son animales pluricelulares con esqueleto en forma de cono que en algunos casos está modificado. Este cono está formado por dos paredes concéntricas denominadas *muralla interna* y *muralla externa*, con un espacio entre ambas paredes denominado *intervallum* que presenta numerosos tabiques radiales. La parte interna y central del cuerpo rodeada por las dos paredes o murallas se denomina *cavidad atrial* y no presenta tabiques. Las paredes suelen estar muy perforadas (figs. 9.13 y 9.14).

El esqueleto de los arqueociátidos estaba constituido por carbonato de calcio o sílice; vivieron como bentos fijos y algunos de ellos formaron arrecifes. Son organismos completamente extinguidos, limitados solamente al Cámbrico Inferior y Medio, pero muy distribuidos geográficamente; en muchos lugares forman gruesos espesores de calizas de arqueociátidos. Los arqueociátidos son fósiles índices importantes, aunque no los conocemos en Cuba por la ausencia total de sedimentos paleozoicos.

Desde el punto de vista sistemático, los arqueociátidos han sido clasificados por distintos autores como poríferos, corales, algas calcáreas, etc. Actualmente son considerados como un *phylum* independiente.

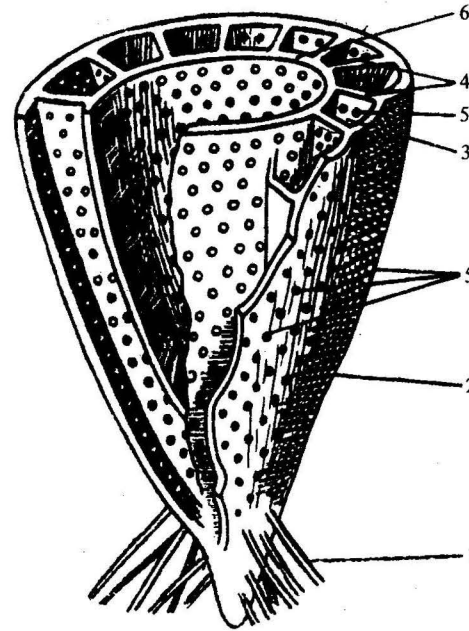


Fig. 9.13 Morfología del esqueleto de un arqueociático: 1) excrescencias en forma de raíces para la fijación; 2) pared (muralla) externa; 3) intervallum; 4) tabiques radiales; 5) poros; 6) pared (muralla) interna. (Según Moore, de Spinar, 1960.)

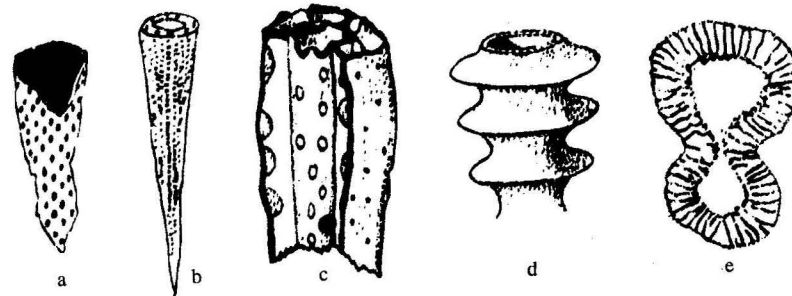


Fig. 9.14 Varios tipos de esqueletos de arqueociáticos; a) *Monocyathus porosus* Bedford et Bedford, Cámbrico Inferior, Australia, x4; b) *Turkia incerta* Bedford et Bedford, Cámbrico Inferior Australia, x2; c) *Ajacicyathus nevadensis* (Okulitch), Cámbrico Inferior, Norteamérica, x10; d) *Orbicyathus mongolicus* Vologdin, Cámbrico Medio, Mongolia, x3; e) *Sajanocyathus ussovi* Vologdin, Cámbrico Medio, Siberia Corte transversal x5. (Según Okulitch, de Spinar, 1965.)

CAPÍTULO 10

Celenterados

Los celenterados son animales pluricelulares cuyo cuerpo presenta simetría radial o birradial. Tienen dos capas de células, una epidermis externa y una gastrodermis interna, con una sustancia entre ellas denominada *mesoglea*. El esqueleto es calcáreo, córneo, o sencillamente carecen de él. La boca, que está rodeada de tentáculos blandos, se comunica con una cavidad digestiva en forma de saco denominada *enteron*, que puede estar dividida por tabiques o septos. Los celenterados no poseen ano, sangre, ni órganos excretores o respiratorios; también carecen de cabeza y de segmentos. La reproducción se produce por alternancia de generaciones (metagénesis). Presentan células defensivas denominadas *nematocistos urticantes*.

10.1 Phylum Coelenterata (Precámbrico-Reciente)

Es típico para los celenterados que entre las capas externa (epidermis) e interna (gastrodermis), no exista cavidad alguna; la superficie externa está unida a la cavidad interna (*enteron*) solo por la boca. Existe un sistema nervioso primitivo (una red difusa de células nerviosas iguales, sin ganglios centrales), y también, músculos simples (fig. 10.1).

Los individuos pueden estar separados o formando colonias, y son de dos tipos: a) pólipos, de cuerpo tubular, con un extremo cerrado por donde se fijan y el otro con una boca central que suele estar rodeada de tentáculos blandos (fig. 10.1); b) medusas, que nadan libremente, de cuerpo gelatinoso (abundante *mesoglea*) en forma de sombrilla o campana, con tentáculos en el borde de la boca la cual está situada en un saliente de la superficie cóncava (fig. 10.2).

En los pólipos, la reproducción es generalmente asexual, y en las medusas, sexual. Ambas formas presentan numerosas modificaciones y se hallan en el ciclo biológico de muchas especies.

Todos los celenterados son acuáticos y prácticamente todos son marinos. El *phylum* comprende las medusas, anémonas de mar, corales, gorgonias, etcétera (fig. 10.3). La mayoría, y sobre todo los que tienen esqueleto firme, viven fijados al fondo; otros viven como plancton o necton (las medusas, por ejemplo). Este grupo

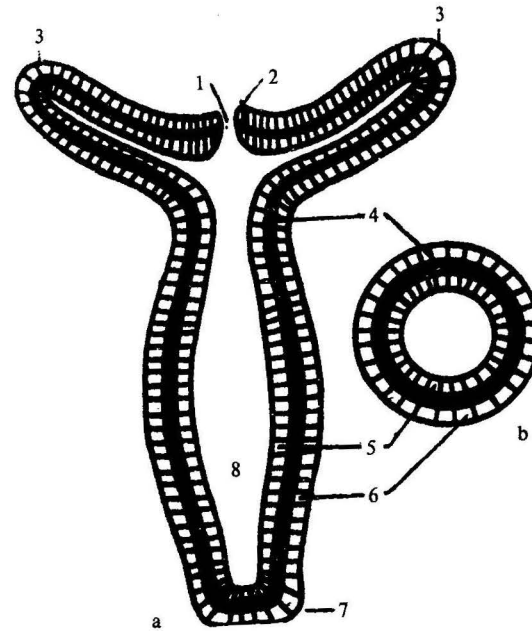


Fig. 10.1 Corte longitudinal (a) y transversal (b) del cuerpo de un pólipo (esquemático): 1, 2) boca; 3) tentáculo; 4) mesoglea; 5) gastrodermis; 6) epidermis; 7) disco basal; 8) enteron, aumentado. (Según Buschsbaum, de Spinar, 1960.)

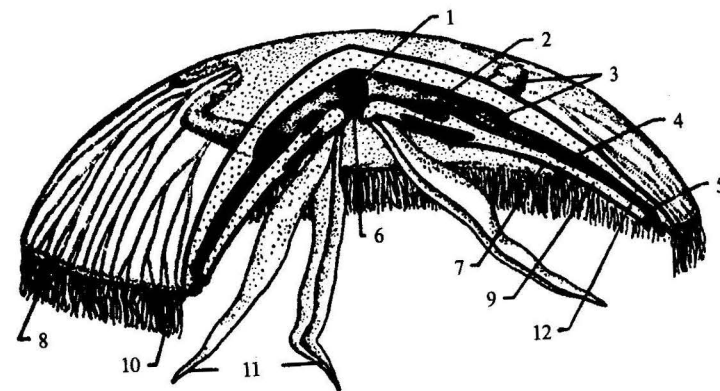


Fig. 10.2 Estructura de una medusa, *Aurelia aurita*. Una cuarta parte del cuerpo ha sido cortada para que se observe la estructura interna: 1) enteron; 2) filamento gástrico; 3) gónada; 4) conducto interrredial; 5) canal anular; 6) boca; 7) epidermis; 8) lóbulo; 9) mesoglea; 10) tentáculos; 11) brazos orales; 12) gastrodermis.

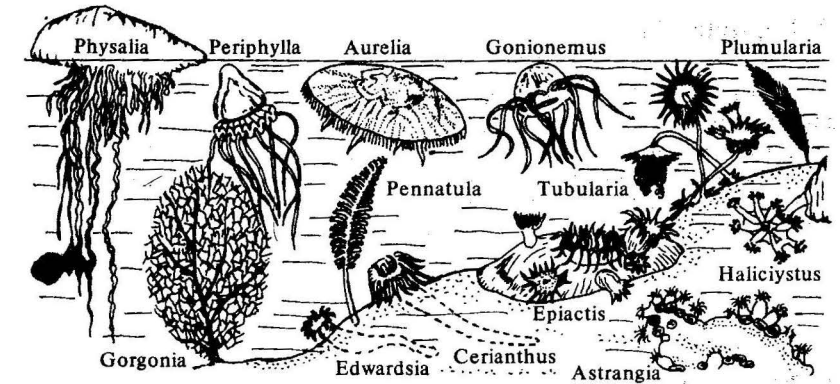


Fig. 10.3 Varios representantes recientes del *phylum Coelenterata*. La escala no es uniforme. (Según Storer y Usinger, 1961.)

es importante para la Paleontología, pues son muy abundantes desde el Cámbrico hasta el Reciente y algunos son muy buenos fósiles índices. Existen grupos que son importantes como formadores de rocas (corales, etcétera).

10.2 Descripción del organismo

El cuerpo de un pólipo (fig. 10.1) es un tubo cilíndrico con el extremo inferior cerrado formando el *disco basal* 7 que emplea para fijarse sobre los objetos. El extremo opuesto, el oral, posee una *boca* 1, rodeada por tentáculos 3. La boca conduce a la cavidad digestiva o *enteron* 8 que ocupa el interior del cuerpo y comunica con las cavidades alargadas de los tentáculos. El número de los tentáculos difiere en las distintas especies y aumenta, por lo general, con la edad y el tamaño del animal. La pared del cuerpo está constituida por una capa externa de células, la *epidermis* 6 y una capa interna que es la *gastrodermis* 5, con una sustancia gelatinosa entre ellas denominada *mesoglea* 4. Las paredes del cuerpo, en su superficie externa, pueden tener *yemas* que dan lugar a nuevos individuos por reproducción asexual, aunque a veces poseen otros salientes redondeados (ovarios o testículos) encargados de la reproducción sexual. Los tentáculos pueden alargarse hasta formar filamentos finos, o contraerse hasta formar pequeños botones. La epidermis es la encargada de secretar el esqueleto (en los casos en que exista) el cual está formado por carbonato de calcio o por compuestos orgánicos. En la superficie también se encuentran los *nematocistos*, que son células urticantes.

El cuerpo de una *medusa* (fig. 10.2) es ligeramente convexo por encima y cóncavo por debajo, es decir, en forma de campana o sombrilla y está rodeado por una serie de delicados *tentáculos marginales* muy unidos entre sí. En el centro de la superficie oral, que es cóncava, se encuentra la *boca* en el extremo de un *manubrio* que comunica con el *enteron*. Cerca de la boca existen *brazos orales* en forma de cintas, que poseen surcos y llevan *nematocistos* a lo largo de sus bordes. Las medusas nadan libremente.

10.3 Reproducción

La reproducción de los celenterados es sexual, asexual o de ambas formas. En la reproducción sexual, los únicos órganos reproductores son las *gónadas*, estructuras temporales situadas a ambos lados del cuerpo, que están constituidas por *ovarios* que producen huevos, *testículos* y espermatozoides. La larva de los celenterados se denomina *plánula*. La reproducción asexual existe solamente en la fase de pólipo y se efectúa por *gemación*, *regeneración* y *estrobilación* (escisión transversal). Los distintos grupos de celenterados se diferencian según el modo de reproducción.

10.4 Sistemática

Según el tipo predominante de individuo (pólipo o medusa) y de acuerdo con el modo de reproducción y la construcción del cuerpo (fig. 10.4), los celenterados se dividen en cuatro clases:

- Clase *Dipleurozoa* (Precámbrico),
- Clase *Hydrozoa* (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente),
- Clase *Scyphozoa* (Precámbrico-Reciente),
- Clase *Anthozoa* (Cámbrico?, Ordovícico-Reciente).

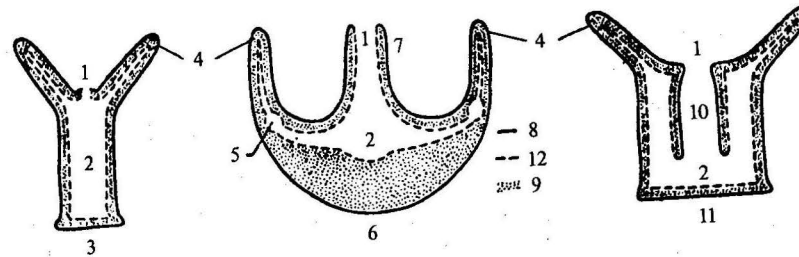


Fig. 10.4 Comparación entre el pólipo hidroideo, la medusa (invertida) y el pólipo antozoo: 1) boca; 2) enteron; 3) hidroideo; 4) tentáculos; 5) conducto anular; 6) medusa; 7) manubrio; 8) ectodermo; 9) mesoglea; 10) estomodeo; 11) anémona; 12) endodermo. (Según Storer y Usinger, 1961.)

Clase *Dipleurozoa* (Precámbrico)

Los miembros de la clase *Dipleurozoa* se conocen solamente en el Precámbrico de Australia, donde existe un solo género, *Dickinsonia* Spriggi, 1947 (fig. 10.5). Eran organismos con el cuerpo formado por piezas radiales con un surco central, por el cual pasaba un plano de simetría bilateral. En los extremos de cada pieza existía un tentáculo simple. Por cierta diferencia que existe entre lo que pudiera llamarse una parte anterior y otra parte que pudiera llamarse posterior, algunos autores sitúan a este grupo de celenterados como antepasados de los gusanos desde el punto de vista filogenético.

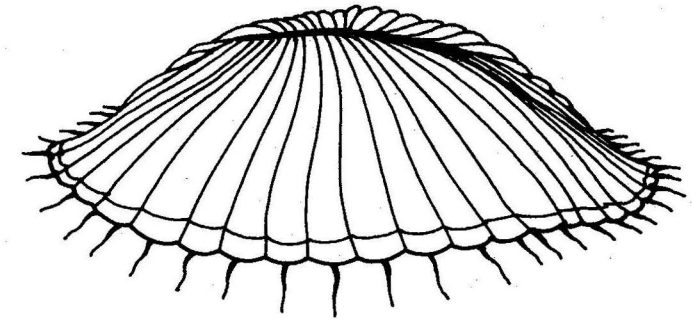


Fig. 10.5 *Dickinsonia Spriggi* Harrington et Moore, Precámbrico, Australia, tamaño natural. (Según Harrington et Moore, de Spinar, 1965.)

Clase *Hydrozoa* (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)

Son celenterados que se presentan en las fases de pólipo y de medusa. El pólipo no presenta una especie de faringe que se denomina *estomodeo*, y que sí se encuentra en los pólipos de otros grupos de celenterados (fig. 10.4); además, el enteron no presenta tabiques o septos que lo dividan. Las medusas son pequeñas y presentan una especie de membrana en el perímetro de la sombrilla conocida como *velo* (fig. 10.6 17). Los pólipos pueden presentar esqueleto o pueden no tenerlo.

La mayoría de los hidrozoos son marinos y coloniales; entre ellos se encuentran los hidroides, los corales urticantes, algunas medusas y los sinóforos flotantes. La colonia, por lo general, está fija por la base (fig. 10.7), la cual sostiene unos tallos ramificados denominados *hidrocaulos* (fig. 10.7). Los hidrocaulos están cubiertos por el *peridermo* (fig. 10.6 1) y sirve de base a los pólipos o *hidrantes* (fig. 10.6 3). Los pólipos en la colonia suelen ser de dos o más tipos. En el caso de pólipos de dos tipos (dimorfismo), en la colonia existen los *hidrantes nutricios*, que realizan todas las funciones excepto la de nutrición, y los *gonangios*, que son exclusivamente reproductores. En el caso del polimorfismo hay pólipos nutricios, reproductores, defensivos (provistos de nematocistos) y pólipos que forman el flotador.

El esqueleto denominado *perisarco* o *peridermo* cuando existe, está conformado por compuestos orgánicos o calcáreos y es producido por la epidermis. Este esqueleto envuelve las partes blandas que unen los diferentes pólipos de una colonia.

Desde el punto de vista sistemático, según el grado de polimorfismo en las colonias, los diferentes tiempos de los estadios de medusa o de pólipo en el ciclo de la reproducción, la composición y estructura del esqueleto, etc., esta clase se divide en nueve órdenes, entre los cuales sobresalen el orden *Milleporida* (Cretácico-Reciente) y el orden *Stromatoporida* (Cámbrico?, Ordovícico-Devónico).

Los representantes del orden *Milleporida* (Cretácico-Reciente) son los denominados corales urticantes. Son coloniales y poseen pólipos dimórficos denominados *gastrozoides* (pólipos nutricios) y *dactilozoides* (pólipos con nematocistos). Los dactilozoides son huecos, poseen tentáculos y secretan el esqueleto donde las partes blandas están limitadas solamente a la parte superficial. El interior del esqueleto está formado por estructuras calcáreas. En la superficie de la colonia las aberturas de los dactilozoides son pequeñas (dactiloporos), mientras que los gastrozoides poseen aberturas mayores (*gastróporos*). El esqueleto entre los poros grandes es finamente poroso (fig. 10.8).

Millepora Linnaeus, 1758 (Cretácico-Reciente). Es una forma colonial; alrededor de cada gastroporo hay cinco o siete dactilóporos. Es muy abundante en los arrecifes coralinos cerca de Cuba (fig. 10.8).

En el orden *Stromatoporida* (Cámbrico? Ordovícico-Devónico), se presentan formas coloniales con el esqueleto formado por láminas calcáreas concéntricas reunidas en pilares irregulares que componen en conjunto una costra que recubre las rocas u objetos marinos. En la superficie exterior aparecen ciertos poros donde desembocan canales que atraviesan perpendicularmente las láminas calcáreas. Estos canales probablemente sirven al animal para alojar los pólipos contraídos. Los estromatopóridos (fig. 10.9) desempeñaron un papel importante durante el Paleozoico y formaron arrecifes en algunas regiones durante el Silúrico y el Devónico.

Clase *Scyphozoa* (Precámbrico-Reciente)

Son celenterados con el estadio principal en forma de medusa, las cuales poseen simetría tetrarradial y abundante mesoglea gelatinosa, sin estomado y sin velo. La generación de pólipos es reducida o falta por completo. Todos son marinos y algunos grupos extinguidos presentaban una concha fina.

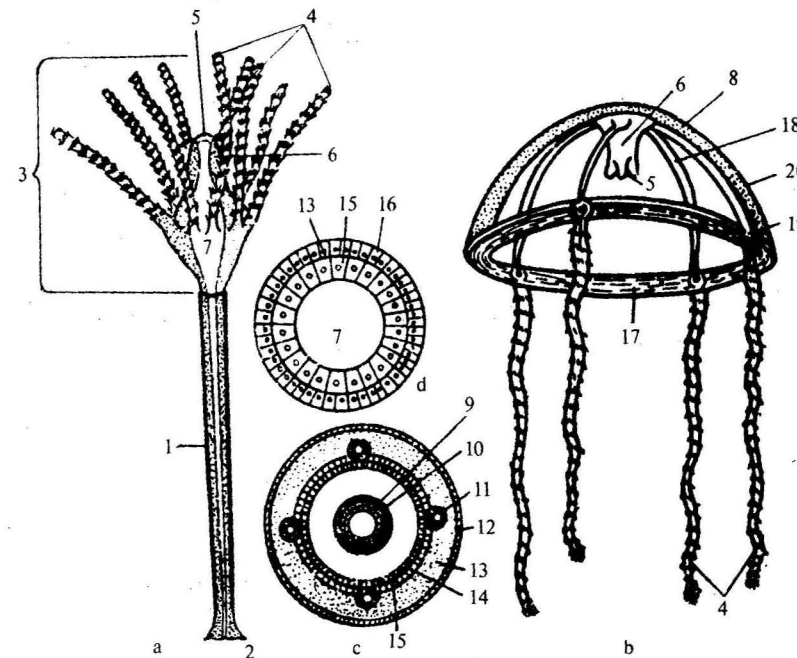


Fig. 10.6 Esquema de la morfología de pólipos y medusas de la clase *Hydrozoa*: a) corte longitudinal de un pólipo; b) esquema de una medusa hidroidea; c) corte transversal de una medusa en la parte distal del manubrio; d) corte transversal de un hidrante, 1) peridermo, 2) disco pedial, 3) hidrante, 4) tentáculos, 5) boca, 6) manubrio, 7) enterón, 8-13) mesoglea, 9) entodermo de manubrio, 10) ectodermo de manubrio, 11) canal radial, 12-20) ectodermo superficial de la sombrilla, 14) ectodermo interno de la sombrilla, 15) entodermo, 16) ectodermo, 17) velo, 18) canal radial, 19) base de un tentáculo. (Según Hyman, de Spinar, 1960.)



Fig. 10.7 Una colonia de hydrozoos del género *Campanularia*: 1) hidrocaulo; 2) hidrorriza. (Según Hyman, de Spinar, 1960.)

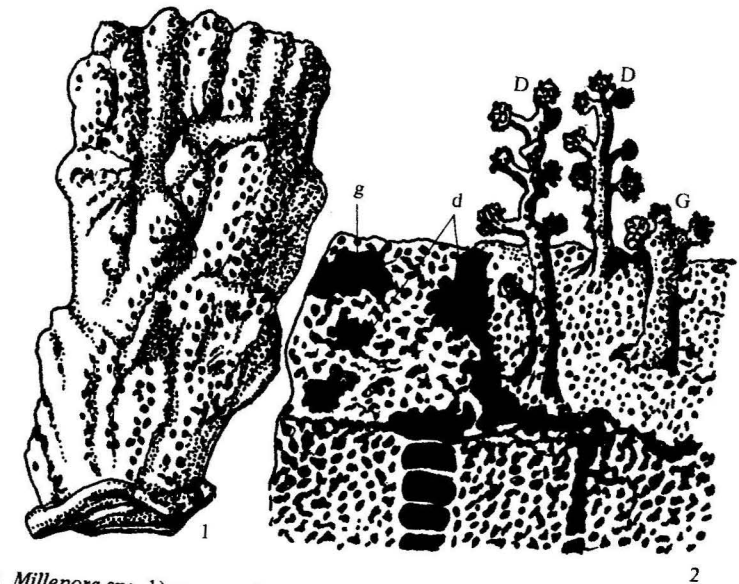


Fig. 10.8 *Millepora* sp.: 1) aspecto de una colonia; 2) una parte de la colonia aumentada, g) gastroporo; d) dactiloporo; D = dactilozoide; G = gastrozoide. (Según Moore, 1952.)

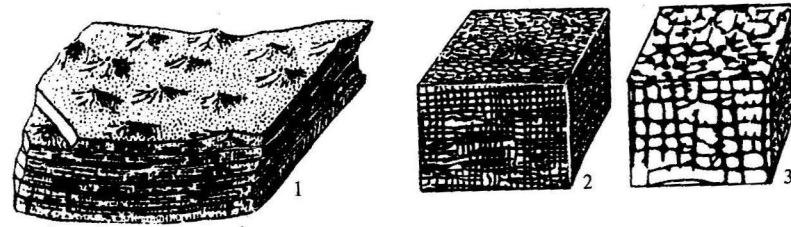


Fig. 10.9 1) *Stromatopora concentrica* Goldfuss, Devónico, Alemania, tamaño natural; 2) *Actinostroma whiteaversiniagarensis* Parks, Silúrico, Ontario, aumentado x2; 3) *Actinostroma clathratum* Nicholson, Devónico, Inglaterra, aumentado x7. (Según Moore, 1952.)

Los escifozoos se dividen, según la presencia o la ausencia de concha, en dos subclases, de las cuales merece ser mencionada la subclase *Conulata* (Cámbrico-Triásico).

Los miembros de la subclase *Conulata* (Cámbrico-Triásico), son medusas que poseían una concha externa de compuestos orgánicos (quitina) con mezcla de fosfato de calcio. La concha, por lo general, tiene forma de pirámide con simetría tetrarradial. La sección transversal de la concha es tetragonal en la mayoría de los casos, aunque puede ser subtetragonal y raramente trigonal o subcircular (fig. 10.10). En el centro de cada una de las cuatro paredes hay por lo general un *surco central*, mientras que en cada arista existe un *surco angular*. Cada cara de la pirámide termina en su parte oral con una *lámina oral* triangular.

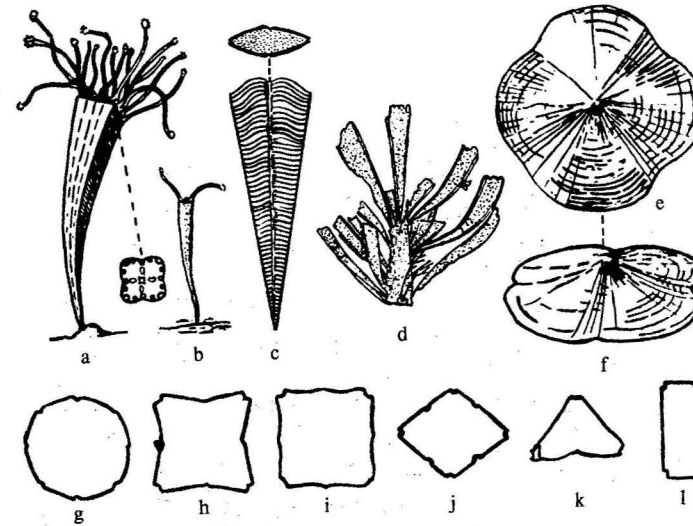


Fig. 10.10 a) Reconstrucción de una conularia viviente con 16 tentáculos; el ejemplar es joven y por eso está fijo a la superficie; b) Reconstrucción de otro ejemplar joven (género *Serpulites*) con dos tentáculos solamente; c) Ejemplo del modo de fosilización de las conchas de los conularidos (comprimidos lateralmente); *Conularia sp.* Devónico EE.UU.; d) Una colonia del género *Sphenothallus* con ejemplares jóvenes; e, f) la concha de *Conchopeltis alternata* Walcott, del Devónico de EE.UU.; g-l) Cortes transversales de las conchas del género *Conulariella*. (Según varios autores, de Boucek, 1965.)

Los conulados son escifozoos extinguidos, por lo que su modo de vida no se conoce con exactitud. Se supone que los ejemplares jóvenes vivieron fijos al fondo o a objetos flotantes, mientras que los adultos eran libres y flotaban en el agua como medusas, trasladándose probablemente por el movimiento de las láminas orales hacia adentro. Son más importantes en el Paleozoico que en el Mesozoico.

Clase Anthozoa (Cámbrico?, Ordovícico-Reciente)

Los antozoos son celenterados que solamente presentan el estadio de pólipo, pues el de medusa falta por completo. El carácter típico del pólipo es que la boca es alargada y comunica con el enteron por el estomodeo o faringe (fig. 10.4, derecha). El enteron está dividido por tabiques radiales verticales; poseen esqueleto o no lo poseen.

Todos los antozoos son marinos y la mayoría son coloniales (corales, gorgonias, etc.), aunque algunos son solitarios (por ejemplo, las anémonas de mar).

El cuerpo del pólipo antozoo, por lo general, es cilíndrico y está constituido por un *disco pedial*, una *columna* y un *disco oral* (fig. 10.11). Sobre el disco oral hay numerosos *tentáculos* que rodean la boca. El estomodeo es un tubo plano que comunica la boca con el enteron. A lo largo de uno o de ambos lados de la faringe hay un surco cilíado denominado *sifonoglifo*, que es característico para los pólipos antozoos.

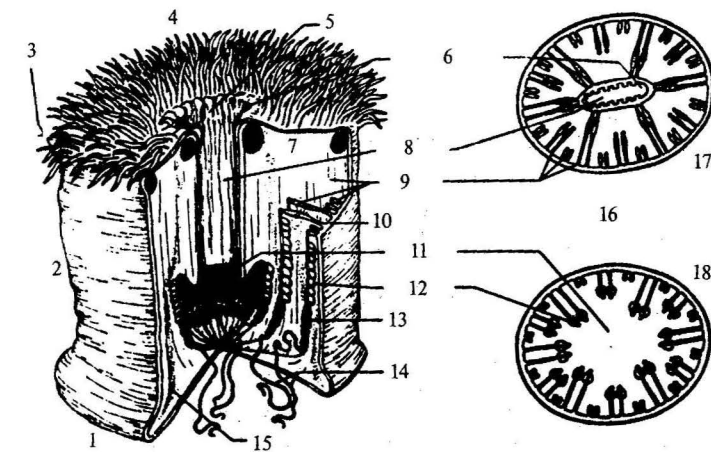


Fig. 10.11 Estructura de la anémona de mar del género *Metridium*. Una parte del cuerpo ha sido cortada para mostrar los rasgos internos; las secciones transversales a través de la faringe y por debajo de ella muestran la disposición de los septos blandos (mesenterios): 1) disco pedial; 2) columna; 3) disco oral; 4) tentáculos; 5) boca; 6) sifonoglifo; 7) ostíolos; 8) faringe; 9) septos; 10) pared del cuerpo; 11) enteron; 12) gónadas; 13) filamentos; 14) acontios; 15) septo muscular; 16) secciones transversales; 17) a través de la faringe; 18) debajo de la faringe. (Según Storer y Usinger, 1961.)

La simetría del cuerpo en estado maduro es aparentemente radial, pero en realidad es bilateral, tanto por la disposición de los tabiques como de los órganos internos. La simetría bilateral es primaria (aparece en los estadios embrionarios),

mientras que la radial es secundaria y se manifiesta externamente en la madurez del individuo.

Los tabiques verticales radiales del *enteron* y que no son más que repliegues del epitelio del *enteron* (los denominados *mesenterios*) están formados por tejidos blandos, pero en las formas con esqueleto debajo de este tejido blando hay un tabique esquelético denominado *septo* o *esclerosepto* (fig. 10.12) de modo que las paredes y el fondo del *enteron* presentan estos septos esqueléticos que se encuentran entre los mesenterios blandos. En las formas sin esqueleto sólo hay mesenterios blandos.

Los pólipos son solitarios o coloniales, con esqueleto (si lo poseen) generalmente calcáreo, aunque en algunos casos es córneo, es decir, formado por sustancias orgánicas, y es secretado por la epidermis. El esqueleto, fundamentalmente, es externo y suele tener forma cónica o cilíndrica. Es frecuente que además de los septos verticales aparezcan también tabiques transversales (elementos horizontales) que desalojan poco a poco el pólipo hacia arriba.

Al esqueleto de un pólipo, independientemente de que sea solitario o forme parte de una colonia, se le denomina *coralito* (poliperito). En las formas coloniales el esqueleto está formado por coralitos y recibe en conjunto el nombre de *coralum*.

Los antozoos, desde el punto de vista sistemático, se dividen según la posición y disposición de los septos, la ontogénesis, y la construcción del esqueleto en cinco subclases, de las cuales estudiaremos la subclase *Zoantharia* (Cámbrico?, Ordovícico-Pérmico, Triásico?), y la subclase *Tabulata* (Cámbrico? Ordovícico-Pérmico, Triásico?).

Los miembros de la subclase *Zoantharia* (Cámbrico?, Ordovícico-Reciente) son pólipos solitarios o coloniales, con pocos o muchos tentáculos algunas veces ramificados. Los mesenterios se presentan en parejas formando ciclos, por lo general, en número de seis o cuatro. El esqueleto, cuando existe, es macizo.

Los zoantarios, a su vez, se dividen en seis órdenes según la disposición de los mesenterios. De éstos seis órdenes sobresalen por su importancia los órdenes *Rugosa* (Ordovícico-Pérmico) y *Scleractinia* (Triásico-Reciente).

Los representantes del orden *Rugosa* (Ordovícico-Pérmico) son conocidos como *tetracorales* o *corales rugosos*. Poseen simetría bilateral, y los septos se insertan en la pared del coralito en cuatro zonas o cuadrantes durante el desarrollo ontogenético. Existen también elementos esqueléticos horizontales. La superficie externa está cubierta por una capa denominada *epiteca*.

El esqueleto de un tetracoral solitario (coralito) es generalmente cónico (fig. 10.13). El ápice del cono representa la porción del coralito que primero se formó. La otra extremidad es el *cáliz*, dentro del cual hay una cavidad poco profunda de forma cónica, donde vive el pólipo, denominada *lumen*. En el fondo del *lumen* hay septos radiales.

El coralito situado entre el fondo del *cáliz* y el ápice está formado por septos, entre los cuales hay muchos tabiques horizontales denominados *tábulas* (fig. 10.13, a), muchas pequeñas láminas arqueadas que son los *dissepimentos* (fig. 10.13, b), o ambos. En este último caso, generalmente las *tábulas* están en el centro del coralito, y los *dissepimentos* están en la periferia, cerca de la pared (fig. 10.14).

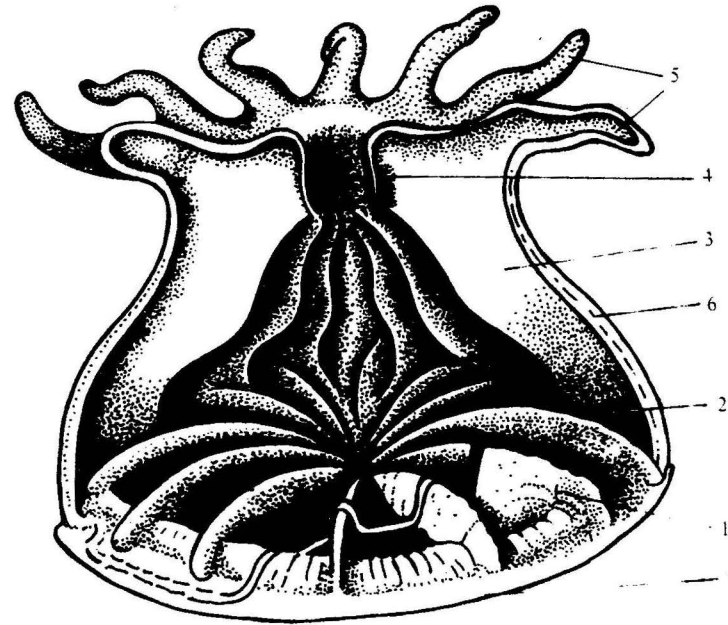


Fig. 10.12 Caracteres morfológicos del pólipo de hexacorales. Esquematizado. Una parte del cuerpo ha sido cortada para mostrar los rasgos internos: 1) esclerosepto; 2) fruncimiento del epitelio de la base del enterón; 3) mesenterio; 4) estomodeo; 5) tentáculos; 6) pared; 7) placa basal. (Según Pflüscheller, de Spinar, 1960.)

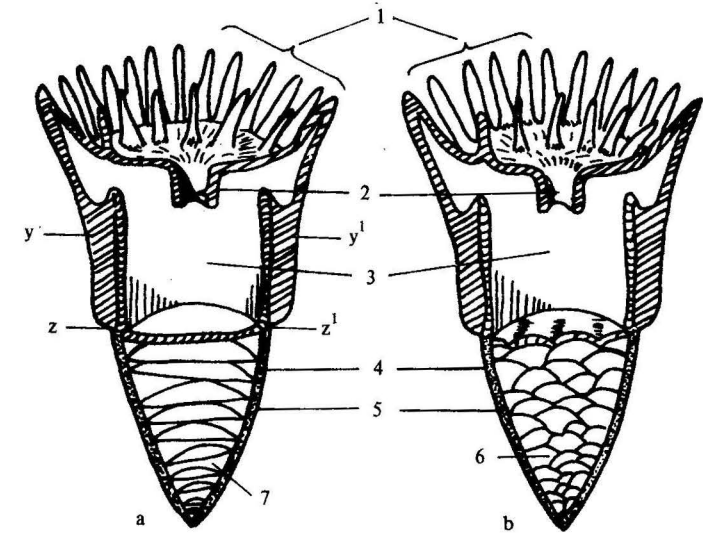


Fig. 10.13 Esquema de un coralito de *Rugosa* con las partes blandas: a) coralito con *tábulas*; b) coralito con *dissepimentos*: 1) tentáculos; 2) estomodeo; 3) enterón; 4) teca; 5) epiteca; 6) dissepimentos; 7) *tábula*. (Según Shrock y Twenhofel, 1953.)

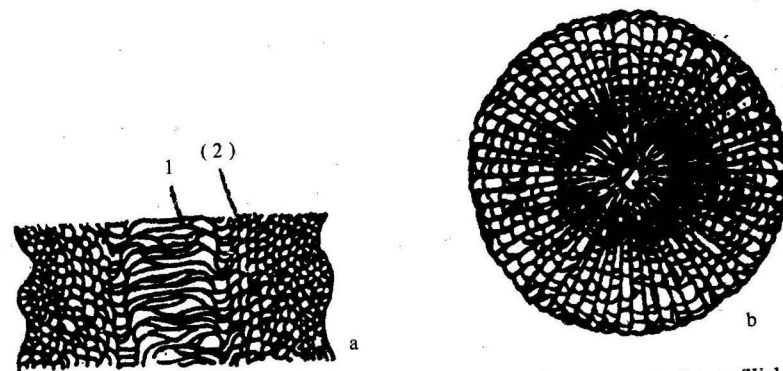


Fig. 10.14 Distribución de las tábulas y disepimentos en *Entelopyllum articulatum* (Wahlenberg): a) Corte longitudinal según el eje del coralito; la parte central con tábulas se denomina *tabularium*, (1) la parte periférica con disepimentos se denomina *dissepimentarium* (2); b) corte transversal. (Según Hill, de Spinar, 1960.)

La superficie exterior del coralito está cubierta por una capa delgada que es la epiteca, cuya superficie es rugosa. Bajo la epiteca hay una verdadera *muralla* o *teca*, que une los extremos distales de los septos.

Por no existir en Cuba sedimentos fosilíferos paleozoicos, sólo mencionaremos algunos géneros importantes, sin dar detalles sistemáticos de este orden.

Caninia Michelin, 1840 (Carbonífero-Pérmico). Solitario, con una profunda depresión en el centro del cáliz (fig. 10.15).

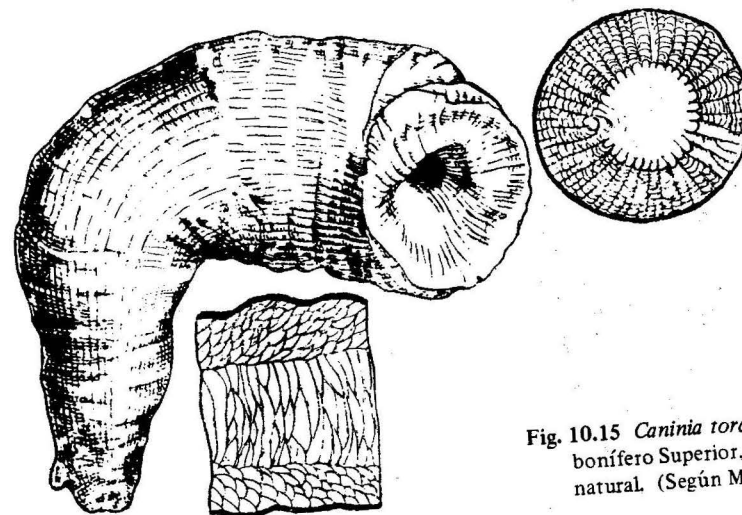


Fig. 10.15 *Caninia torquua* (Owen), Carbonífero Superior, Nebraska, tamaño natural. (Según Moore, 1952.)

Calceola Lamarch, 1799 (Devónico). Es un cono comprimido con un opérculo (fig. 10.16).

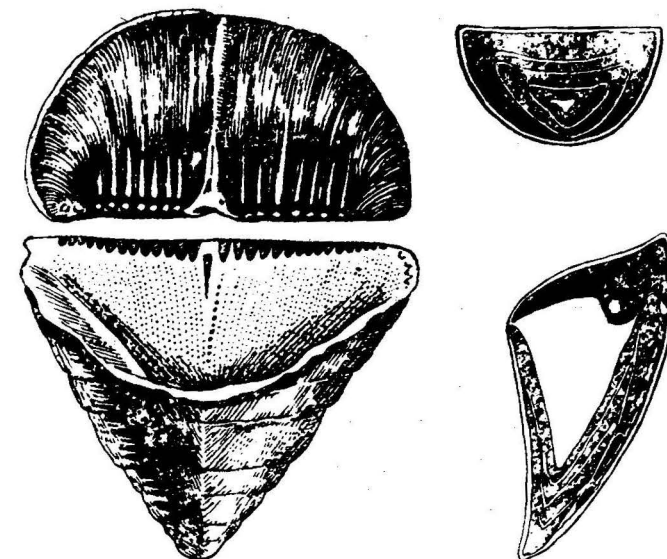


Fig. 10.16 *Calceola sandalina* (Linnaeus), Devónico, Alemania, tamaño natural. (Según Wedekind, de Leocompte, 1952.)

Por su parte, los zoantarios que pertenecen al orden *Scleractinia* (Triásico-Reciente) son los conocidos *hexacorales*. Son pólipos solitarios o coloniales con los septos formados en ciclos de seis, todos tienen esqueleto calcáreo. A este grupo pertenecen casi todos los corales pospaleozoicos. En algunos hexacorales del Mesozoico Temprano, los primeros estadios del desarrollo corresponden al tipo tetracoral, que presentan simetría bilateral muy marcada que se atenúa con la edad, dando paso a la hexagonal típica del grupo. Los hexacorales se distinguen de los tetracorales por el modo de formación de los nuevos septos en ciclos regulares según seis sextantes. Son los hexacorales los principales componentes de los arrecifes coralinos de Mesozoico, Terciario y de los mares recientes.

El cuerpo de un pólipo hexacoral es, por lo general, cilíndrico con simetría radial aparente. En el disco oral hay numerosos tentáculos (en algunos más de 100). La boca que es oval o hendedural, continúa hacia adentro en una faringe comprimida con uno o dos sifonoglifos (figs. 10.11 y 10.12). Dentro del enteron hay seis mesenterios primarios que llegan desde la pared del *enteron* hasta la faringe. Los mesenterios están dispuestos en parejas, es decir, agrupados de dos en dos, lo que es típico para todos los zoantarios.

El esqueleto de los hexacorales está constituido de aragonito durante toda la vida del organismo, pero durante la fosilización se recrystaliza en calcita. La unidad fundamental de los septos y de todo el esqueleto son centros de calcificación a partir de los cuales parten las fibras de aragonito, que se unen con las fibras de otros centros de calcificación y le dan solidez al esqueleto. Los centros de calcificación se denominan *esclerodermites* (fig. 10.17 c), los cuales forman unas filas denominadas *trabéculas* (fig. 10.17 e). La superficie de los septos no es lisa; por lo contrario, presenta pequeños granos. En algunos hexacorales, entre los septos se originan centros de calcificación que se unen por medio de los *sinaptículos* (fig. 10.17 sy), aunque en algunos casos estos pasos transversales carecen de cen-

tro de calcificación, recibiendo entonces el nombre de *seudosinaptículos* (fig. 10.17 p, sy).

En algunos hexacorales, en el centro del cáliz y sin que los tabiques radiales lo toquen, se forma una estructura calcárea vertical denominada *columnilla* (fig. 10.17 j) que generalmente aparece rodeada por una *empalizada* (fig. 10.17 l). Solamente en ciertos casos, cuando no aparece una verdadera columnilla, los tabiques se unen en el centro del cáliz y originan una *falsa columnilla* (fig. 10.17 l).

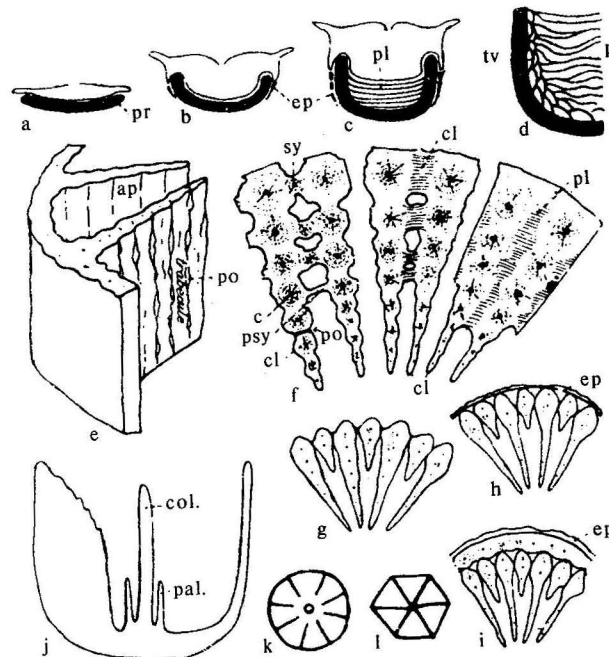


Fig. 10.17 Algunos rasgos del esqueleto de los corales: a-d) crecimiento de un ejemplar joven, pr) prototeca, ep) epiteca, pl) tábulas, tv) disepimentos; e) un aspecto externo de septo imperforado (ap), aporino (po), septo perforado (poroso), con trabéculas unidas de un modo imperfecto; f) corte transversal de algunos tipos de septos; c) centro de calcificación, cl) septo, po) poro, sy) sinaptículo, psy) pseudosinaptículo; d) disepimento, pl) tábula; g, h, i) varios tipos de pared del coralito, g) sin teca verdadera, h) pared epitecal, i) prototeca con epiteca, ep) epiteca; j) corte del cáliz de un hexacoral, col) columnilla verdadera; l) falsa columnilla. (Según Moret, 1953.)

Los ejemplares jóvenes, en el inicio de su desarrollo ontogenético, en la parte inferior de su cuerpo y debajo del disco pedial, secretan una placa basal para fijarse a la superficie del sustrato. Durante el crecimiento del pólipo, los bordes de esta placa se curvan hacia arriba (fig. 10.17 a-c) y forman la pared del coralito llamada teca. En la superficie externa de esta teca, el pólipo secreta otra capa delgada denominada *epiteca* (fig. 10.17 b, c). Como endoteca designamos el conjunto de elementos horizontales, o casi horizontales, que hay dentro del cáliz y que forman la base sobre la cual descansa el disco pedial del pólipo, o en algunos casos también la pared externa. Estos elementos horizontales son las *tábulas* o tabiques

completos que hay dentro del cáliz o en su parte central (fig. 10.17 c, d), y los *disepimentos*, que son elementos horizontales pequeños restringidos solamente a la parte periférica del cáliz (fig. 10.17 d).

La *exoteca* es el conjunto de todos los elementos esqueléticos que se originan en el exterior de la muralla (teca). La exoteca está formada por la *periteca* o *cenosteum*, que es una estructura vacuolar calcificada que rellena el espacio entre los coralitos (fig. 10.18). El cenosteum forma los conductos donde se desarrollan los diferentes tejidos del cuerpo blando que unen los pólipos de la colonia de muchos hexacorales.

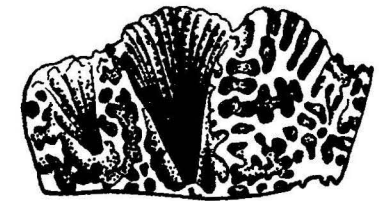


Fig. 10.18 Cenosteum poroso del género *Astreopora*. Corte vertical, aumentado. (Según Wells, de Spinar 1960.)

Aunque en los hexacorales existen varias formas de coralitos solitarios (fig. 10.19), predomina la forma colonial, destacándose cinco tipos principales:

- colonias dendroides formadas por ramas, donde cada coralito forma una rama (fig. 10.20);
- colonias placoides, donde los coralitos están unidos entre sí por el cenosteum;
- colonias cerioides, donde los coralitos están apretados entre sí; son prismáticos, con paredes comunes (fig. 10.21);
- colonias thamnasteroides que presentan los coralitos apretados entre sí, pero sin paredes comunes (fig. 10.22);
- colonias meandroides; en este caso los coralitos forman filas, sin que exista pared entre cada una de las filas (fig. 10.23).

Los tipos anteriores pueden formar colonias *macizas* (por ejemplo, los tipos meandroide, thamnasteroide, cerioide, etc.), o *ramosas* (por ejemplo los tipos dendroide, placoide, etc.). También existen colonias incrustadas que forman un forro sobre el sustrato.

Desde el punto de vista ecológico, los hexacorales pueden dividirse en dos grupos principales: los corales *hermatípicos* (corales de arrecifes) que tienen en los tejidos de su cuerpo algas simbióticas (zooxantelas), y los corales *ahermatípicos* (corales de mares profundos), en el cuerpo de los cuales faltan las algas.

Los corales hermatípicos por la presencia de algas en sus tejidos, están muy restringidos a ciertas regiones del mar donde solamente pueden vivir estos tipos de algas, y es allí donde forman los arrecifes. Para vivir necesitan, en primer lugar, mucha *luz solar*, por lo que se desarrollan preferentemente en profundidades menores de 20 m, en aguas claras con abundante luz. La *temperatura* más favorable para ellos oscila entre 25° y 29°C, pues la mayoría no puede vivir en aguas con más de 36°C ni con menos de 18°C. Necesitan además una *salinidad normal*, de 3,6% aunque la mayoría soporta alteraciones entre 2,7% y 4%. Por eso, los arrecifes coralinos existen sólo en mares cálidos (en los mares recientes entre las latitudes 35° N y 32° S), con movimiento y circulación del agua, y en áreas donde la sedimentación del material terrígeno es muy poca, es decir, cerca de las costas, en fondos rocosos alejados de la desembocadura de los ríos.

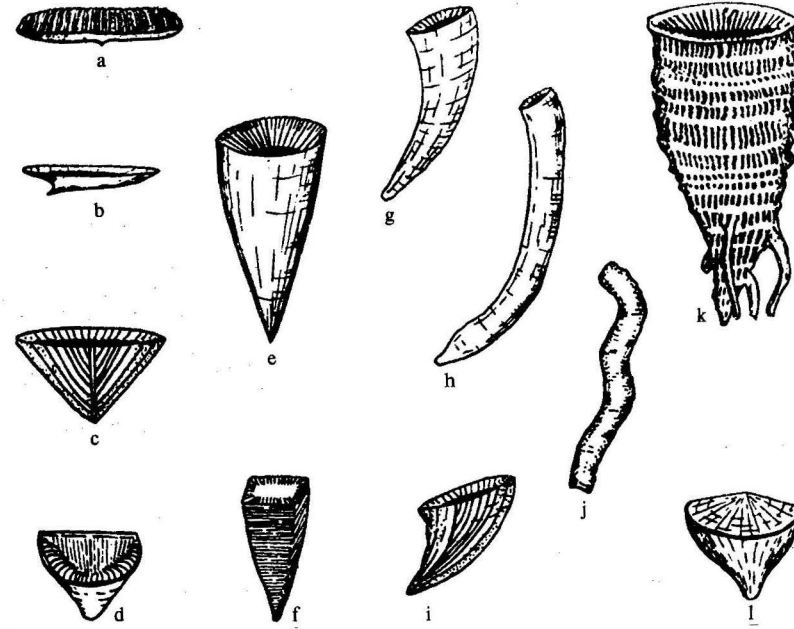


Fig. 10.19 Formas de coralitos solitarios. a) Coralito discoidal; b) coralito pateloide; c) coralito turbinado; d) coralito calceoloideo sin opérculo; e) coralito trocoide (conoide); f) coralito ceratoide curvado; h) coralito cilíndrico curvado; i) coralito trocoide curvado; j) coralito escoleoideo; k) coralito emfimoloideo con raíces; l) coralito calceoloideo con opérculo cerrado. (Según Hill, de Shrock y Twenhofel, 1953.)



Fig. 10.20 *Cladocora arbuscula* (Lesueur), Reciente, Florida. Tres cuartos del tamaño natural. (Según Wells, 1956.)



Fig. 10.21 *Amphiastrea Gracilis*. Koby, 1904, Jurásico Superior, Checoslovaquia. Corte transversal. Aumentado x4. (Eliasova, 1965.)

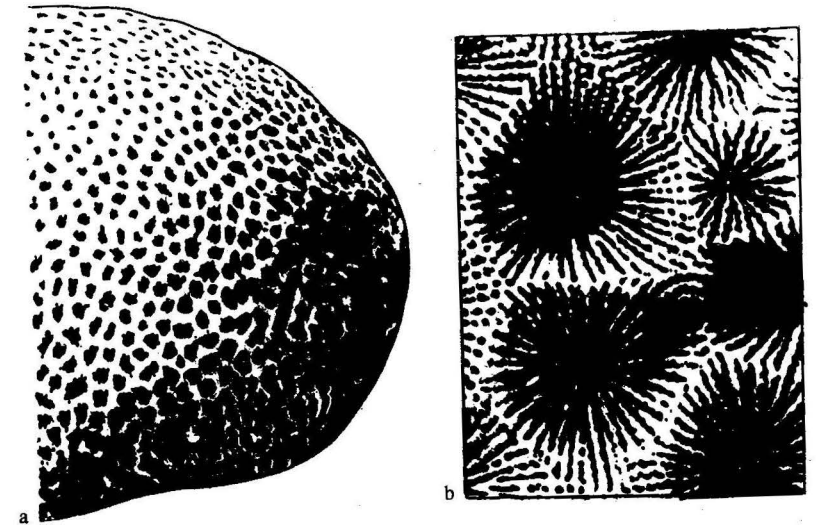


Fig. 10.22 a) *Siderastrea radians* (Pallas), Reciente, Florida, tamaño natural; b) *Siderastrea siderea* (Ellis et Solander), Reciente, Islas Bahamas, aumentado x6. (Según Vaughan, de Wells, 1956.)

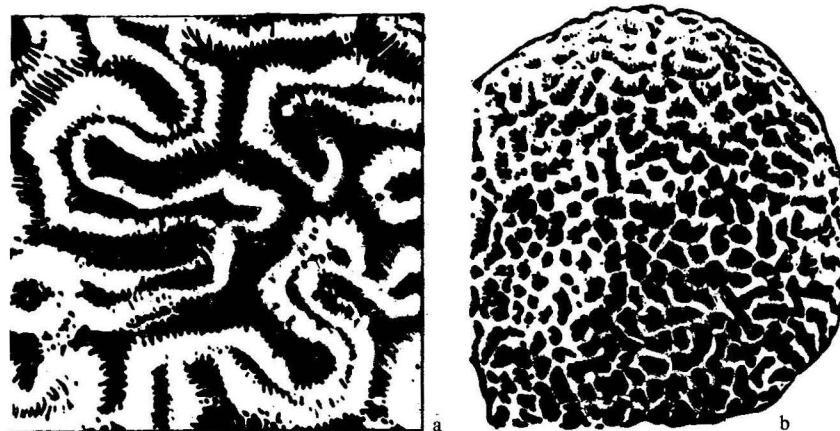


Fig. 10.23 a) *Diploria labyrinthiformis* (Linnaeus, 1758), Reciente, Florida. Tamaño natural; b) *Diploria satrigosa* (Dana), Reciente, Florida, a la mitad del tamaño natural. (Según Vaughan et Wells, de Wells 1956.)

Los corales ahermatípicos llegan a vivir en profundidades de hasta 8 000 m, aunque la mayoría no pasa de 5 000 m. Pueden vivir en aguas muy frías (hasta $-1,1^{\circ}\text{C}$), pero también en aguas cálidas, siendo la temperatura más favorable entre $4,5$ y 10°C .

La sistemática de los hexacorales se basa fundamentalmente en la estructura de los septos, en el carácter de la pared o teca, de los pólipos y de la exoteca. Solamente mencionaremos algunos géneros muy distribuidos en Cuba.

Siderastrea Blainville, 1830 (Cretácico-Reciente) (fig. 10.22). Son colonias masivas esferoidales de tipo thamnasteroide. En la región Caribe se conoce este género en el Mioceno, mientras que en el mar Reciente de Cuba, abundan *S. radians* (Pallas) y *S. siderea* (Ellis et Solander).

Porites Link, 1807 (Eoceno-Reciente). Forman colonias masivas ramosas del tipo thamnasteroide, con los coralitos muy pequeños (hasta 2 mm de diámetro). Es uno de los géneros de corales hermatípicos más importantes, y en Cuba se conoce desde el Mioceno. En el Reciente de Cuba se conoce *P. porites* (Pallas) y *P. asteroides* Lamarck (fig. 10.24).



Fig. 10.24 *Porites porites* Link, 1807, Reciente: a) Parte de una colonia; b) parte de una superficie, con aumento. (Según Wells, de Elissova, 1965.)



Fig. 10.25 *Manicia areolata* (Linnaeus, 1958), Reciente, Florida, 3/4 del tamaño natural. (Según Yonge, Wells, 1956.)

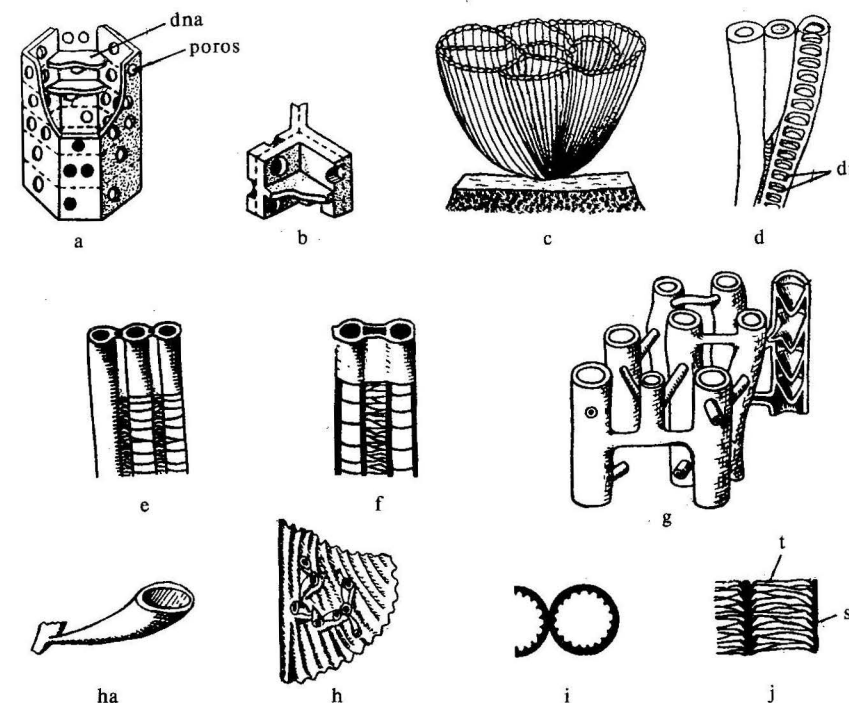


Fig. 10.26 Varios caracteres de la subclase Tabulata. a, b, *Favosites hemisphericus*, Devónico: a) Esquema de un coralito con tábulas (dna) y poros en las paredes; b) una parte muy aumentada en tres coralitos, donde se pueden observar las paredes dobles y la posición de los poros; c, d) *Halysites* sp., c) colonia en posición natural, d) tres coralitos (uno cortado con tábulas (dna); e, f) *Halysites catenularia*. Silúrico. La colonia está formada por grandes y pequeños coralitos alternados en una fila con numerosas tábulas; g) *Syringopora* sp. Los coralitos aislados están unidos solamente por tubos transversales, en el corte del coralito se ve la disposición de las tábulas; h, ha) *Aulopora* Goldfuss. Devónico h) *Aulopora serpens* una colonia en la superficie de la concha de un braquiópodo, ha) un coralito aumentado; i, j) *Calapoecia canadensis*. Ordovícico, con espigas septales (st) y tábulas (t). (Según varios autores, de Spinar, 1960.)

Diploria Edwards et Hime, 1848 (Cretácico-Reciente). Colonia masiva esferoidal de tipo meandroide (fig. 10.23). En los mares recientes de Cuba se conoce *D. clivosa* (Ellis et Solander), *D. estrigosa* Dana, *D. Labyrinthiformis* (Linnaeus).

Manicia Ehremberg, 1834 (Mioceno-Reciente). Son colonias pequeñas de aproximadamente 15 cm de longitud. La parte superior generalmente es convexa y debajo tiene un pedúnculo corto. El aspecto meandroide es más o menos complicado. En Cuba existe desde el Mioceno, siendo común en los mares recientes de Cuba *M. areolata* (Linnaeus) (fig. 10.25).

Los miembros de la subclase *Tabulata* (Cámbrico?, Ordovícico-Pérmico, Triásico?), conocidos como tabulados, son formas coloniales cuyos coralitos pequeños tienen las tabulas poco desarrolladas. Los tabulados son formas coloniales donde los coralitos forman tubos circulares o prismáticos, apretados uno al lado de otro, con las tabulas bien desarrolladas (fig. 10.26).

En Cuba no se han encontrado sedimentos paleozoicos ni triásicos, por lo que no es necesario profundizar en el estudio de esta subclase, que tuvo un gran auge en el Paleozoico.

CAPÍTULO 11

Vermes, Biozoos y Braquiópodos

En las clasificaciones primitivas, todos los animales de cuerpo alargado y carentes de apéndices aparentes se denominaban *gusanos* o *vermes*. Los gusanos difieren de las esponjas y de los celenterados en que poseen *extremo anterior* o *cabeza* con órganos de los sentidos, que se mueve hacia adelante, y un extremo posterior o cola detrás. También se desplazan y se apoyan sobre una *superficie ventral* que mantienen contra el suelo (fondo), mientras que la *superficie dorsal* opuesta (dorso) forma la parte superior. Además, poseen *simetría bilateral* y muchas de sus partes internas y externas están dispuestas simétricamente a cada lado del plano medio o sagital. Todos estos caracteres son comunes en los gusanos y en la mayoría de los animales superiores, aunque las distintas clases de gusanos difieren entre sí en numerosos rasgos estructurales y biológicos, de manera que pueden separarse en varios *phyla*.

11.1 Grupo de phyla Vermes (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)

Desde el punto de vista evolutivo los gusanos forman un grupo muy importante, pues de ellos proceden filogenéticamente todos los otros grupos de animales superiores, pero la mayoría de los gusanos carecen de partes duras y están constituidos sólo por materias orgánicas blandas. Por esa razón, los restos fósiles de los gusanos son raros y la Paleontología no conoce mucho sobre la historia de su evolución. En casos excepcionales, algunos gusanos secretan o aglutinan partes duras, las cuales se conservaron con más frecuencia, pero como para su determinación exacta se requieren las partes blandas del cuerpo en las cuales se basa la clasificación zoológica, la Paleontología utiliza en este caso una clasificación especial, es decir, artificial.

11.2 Sistemática

Los gusanos son divididos en dos grupos, de acuerdo con la presencia o la ausencia de segmentación en el cuerpo. Los gusanos que presentan el cuerpo no segmentado forman el grupo de los gusanos *inferiores* (todos los *phyla*, con excep-

ción de los anélidos), mientras que los gusanos *superiores* son aquellos que presentan el cuerpo segmentado (*phylum annelida*). Los restos de gusanos inferiores son rarezas paleontológicas, mientras que los restos de gusanos superiores son más abundantes.

11.3 Phylum Annelida (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente)

Son animales pluricelulares de cuerpo alargado, con simetría bilateral, generalmente muy segmentado, tanto interior como exteriormente. Tienen el cuerpo cubierto por una cutícula fina no quitinosa, y es frecuente que posean apéndices en forma de diminutas quetas. Poseen un tubo digestivo completo que se extiende a todo lo largo del cuerpo, desde la boca hasta el ano, y un cordón nervioso ventral. También poseen un par de ganglios cerebrales, un sistema sanguíneo cerrado y órganos excretores pares (nefridios).

En contraste con los otros *phyla* de gusanos, los anélidos tienen el cuerpo formado por numerosos segmentos semejantes denominados *somitos*. Esta segmentación suele manifestarse tanto en la morfología externa como en la organización interna, es decir, en músculos, nervios, órganos reproductores, etcétera.

En algunos anélidos, los dos primeros somitos forman la cabeza (fig. 11.1) con tentáculos. A los lados de cada somito suele haber, en la mayor parte de los anélidos, un *parápodo* plano formado por dos lóbulos provistos cada uno de un pincel de *quetas*. Los parápodos sirven para la locomoción. El ano está en el último somito, en el cual hay dos *cirros anales* sensitivos.

Desde el punto de vista sistemático, los anélidos se dividen en cinco clases, de las cuales solo la clase *Polychaeta* (Precámbrico?, Cámbrico-Reciente), ofrece buenos restos fósiles con una distribución amplia, pero desgraciadamente la mayoría presenta solo tubos o mandíbulas.

Los poliquetos (fig. 11.1) son anélidos que tienen el cuerpo formado por numerosos somitos con parápodos laterales provistos de quetas; presentan tentáculos en la cabeza. Los restos fósiles de poliquetos en general son mandíbulas (figs. 11.2 y 11.3) y tubos calcáreos o de materia orgánica en formas sedimentarias como el género *Serpula* Linnaeus, 1768 (Silúrico-Reciente), el cual presenta un tubo calcáreo alargado, curvado y enrollado irregularmente, que se fija a cuerpos extraños y cuya boca es cerrada por un opérculo. De este género existen muchas especies y es abundante desde el Cretácico (fig. 11.4, a).

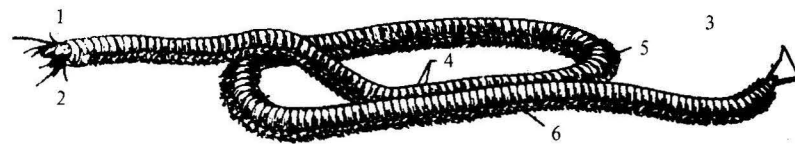


Fig. 11.1 Morfología externa de un poliqueto (*Neanthes virens*): 1) cabeza; 2) tentáculos; 3) cirros anales; 4) somitos; 5) quetas; 6) parápodos. (Según Storer y Usinger, 1961.)

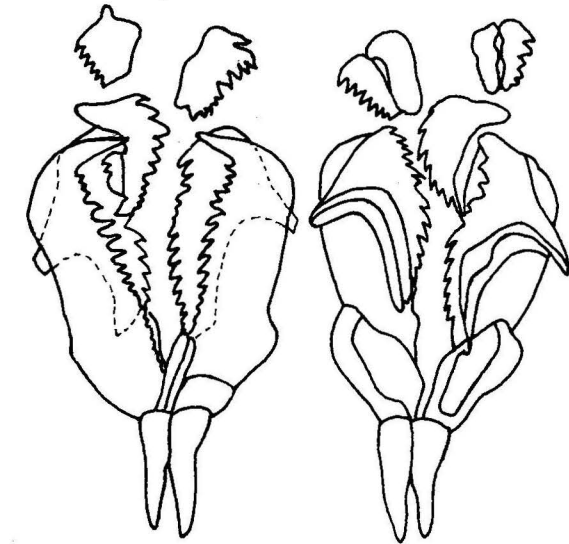


Fig. 11.2 *Paulinites paranaensis* Lange. Aparato mandibular. Devónico, Brasil, x16. (Según Lange, de Roger, 1952.)

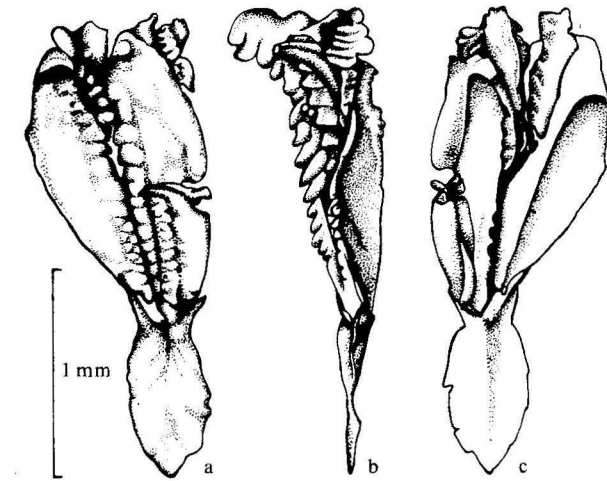


Fig. 11.3 *Polychaetaspis Wyszogrodensis* Kozłowski, 1956: a) vista dorsal; b) vista lateral; c) vista ventral. (Según Kozłowski, 1956.)

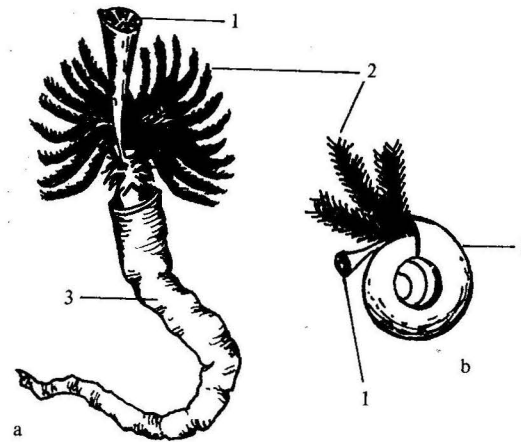


Fig. 11.4 a) *Serpula contortuplicata* Reciente, con tubo calcáreo y opérculo; b) *Spiroborbis communis* Reciente, con tubo enrollado y opérculo: 1) opérculo; 2) branquia; 3) tubo. (Según Nicolson, de Shföck y Twenhofel, 1953.)

11.4 Phylum Bryozoa (Cámbrico, Ordovícico-Reciente).

Son animales pluricelulares con simetría bilateral y cuerpo no segmentado. Los individuos son diminutos, coloniales o solitarios, que viven (cada uno) dentro de una cámara separada. La boca está rodeada por una estructura retráctil denominada *lofóforo*, provista de tentáculos.

11.5 Sistemática

Los briozoos se dividen en dos *subphyla* según la posición del ano, el *Entoprocta* (Reciente) y el *Ectoprocta* (Cámbrico?, Ordovícico-Reciente). En los briozoos del *subphylum* *Entoprocta*, tanto la boca como el ano se abren en el centro del círculo de tentáculos que constituyen el *lofóforo*. Este grupo no presenta esqueletos duros, por lo que solo son conocidos los representantes recientes.

Del otro *subphylum*, el *Ectoprocta*, donde en el centro del círculo de tentáculos solo se encuentra la boca, pues el ano se abre fuera del *lofóforo*, se conocen muchos representantes fósiles, puesto que son animales que forman cámaras de carbonato de calcio o de materia orgánica.

Los ectoproctos son coloniales y cada individuo perteneciente a una colonia se denomina *polípido* o *zooide*, el cual es de tamaño pequeño, (no mayores de 3 mm). Por lo general, en una colonia los zooides son heteromórficos, es decir, hay zooides normales denominados *autozooides*, y zooides especializados denominados *heterozooides*, que son más pequeños que los autozooides.

Cada individuo o zooide vive dentro de una cámara denominada *zooecio* (fig. 11.5). El extremo anterior del zooide forma un saliente redondeado denominado *lofóforo*, provisto de un círculo de tentáculos largos, flexibles y ciliados, alrededor de la boca. Los tentáculos llevan organismos microscópicos hacia la boca y también contribuyen a la respiración. El extremo anterior del zooide puede re-

traerse completamente dentro del zooecio por la acción de músculos retractores. El tubo digestivo es completo y comprende la *boca*, situada entre los tentáculos, una *faringe* ancha, un *estómago* en forma de u o v, y un intestino que conduce al *ano*, el cual se abre por fuera del *lofóforo*.

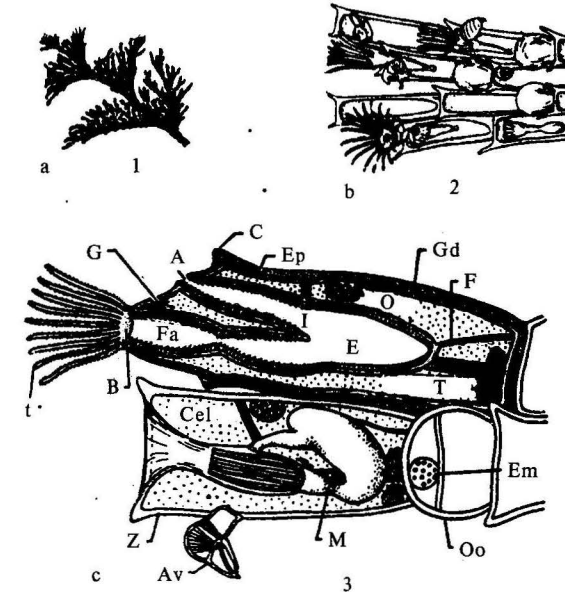


Fig. 11.5 Estructura de un briozoo reciente (*Bugula sp.*): a) colonia completa, tamaño natural; b) parte de una colonia aumentada; c) dos individuos en sección longitudinal, la superior extendida y la inferior contraída; 1) colonia completa, 2) parte de una colonia. C) cutícula, G) ganglio, A) ano, Ep) epidermis, Gd) gastrodermis, F) funículo, O) ovario, I) intestino, Fa) faringe, E) estómago, B) boca, T) testículos, t) tentáculos, Cel) celoma, Em) embrión, Z) Zooecio, M) músculos, Oo) ooecio, Av) aviculario. (Según Storer y Usinger, 1961.)

El zooecio de un autozooide tiene forma de saco, tubo o copa, y está constituido de compuestos orgánicos o de carbonato de calcio; por la abertura el zooide puede sacar el *lofóforo* y retraerlo. En algunos briozoos, la abertura está cubierta por un opérculo que la cierra. Los zooecios, en conjunto, forman una colonia o *zoarium* (zoario). Si en el zoario existen también heterozooides, estos son pequeños y de formas diferentes como es el caso del *aviculario* (fig. 11.5). En una colonia, los zooecios generalmente tienen varios poros en las paredes, por los cuales se unen las cavidades de los distintos zooecios.

Los zoarios de los briozoos son usualmente pequeños (varios milímetros) y solamente en casos excepcionales miden más (hasta 50 cm). La forma de los zoarios en los distintos tipos de briozoos es muy diversa (fig. 11.6); existen zoarios ramificados en forma de penacho, algunos forman incrustaciones delgadas sobre las rocas, y otros tienen forma cónica simple o en espiral, formada por una malla complicada.

La reproducción de los briozoos, en general, es sexual, por medio de una larva que nada libremente y luego se fija, produciendo una celdilla (zooecio) que por gemación, es decir, asexualmente, crea la colonia.

Como ejemplo de estos organismos, que se conocen como fósiles desde el Ordovícico (los representantes marinos), vamos a citar el género *Archimedes* Owen, 1838 (Carbonífero-Pérmico) que es abundante en el Paleozoico Superior. Este género se caracteriza por presentar un zoario en forma de malla enrollada en espiral (fig. 11.7, ac) alrededor de un eje central. Las aberturas de los zooecios se encuentran solamente en la cara interior de las ramas.

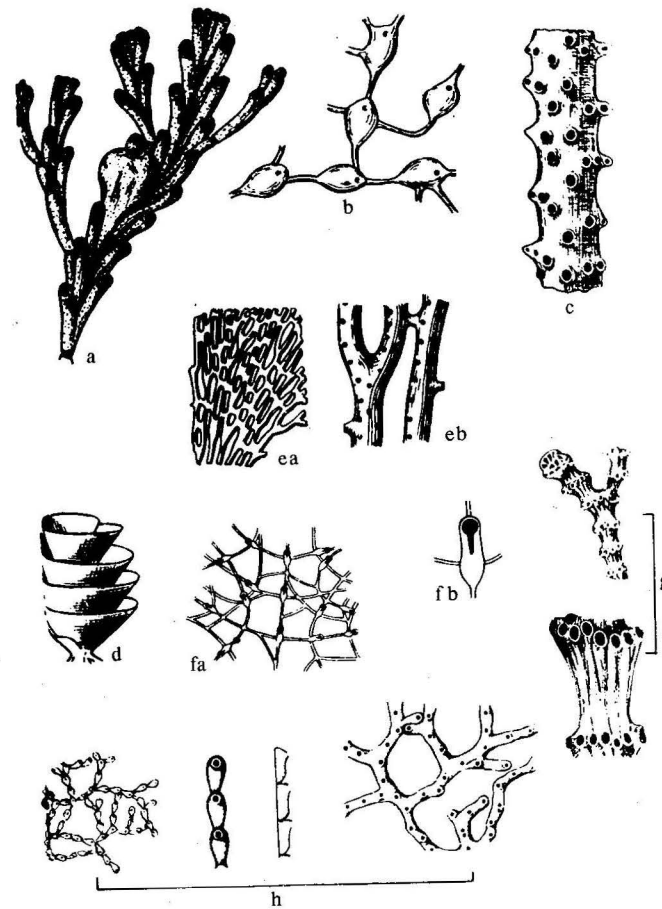


Fig. 11.6 Varios zoarios de briozoos sin escala: a) *Crisevia pseudosolena* Braz (Cyclostomata), Reciente, aumentado x25; b) *Arachnidium hippothoides* Hinsk (Ctenostomata) Reciente, aumentado. c) *Filisparsa crassa* d'Orbigny (Cyclostomata), Cretácico, aumentado; d) *Archimedes* sp (Cryptostomata), aumentado; e) *Fenetrellina crasa* (Mc. Coy) (Cryptostomata), Carbonífero, ea) en tamaño natural, eb) aumentado; f) *Terebripora ramosa* (Ctenostomata), Reciente, fa) aumentado, fb) aumentado x100; g) *Mitoclema cinctosum* (Cyclostomata), Ordovícico; h) *Corynatrupa inflata* (Cyclostomata) Ordovícico. (Según varios autores, de Spinar, 1960.)

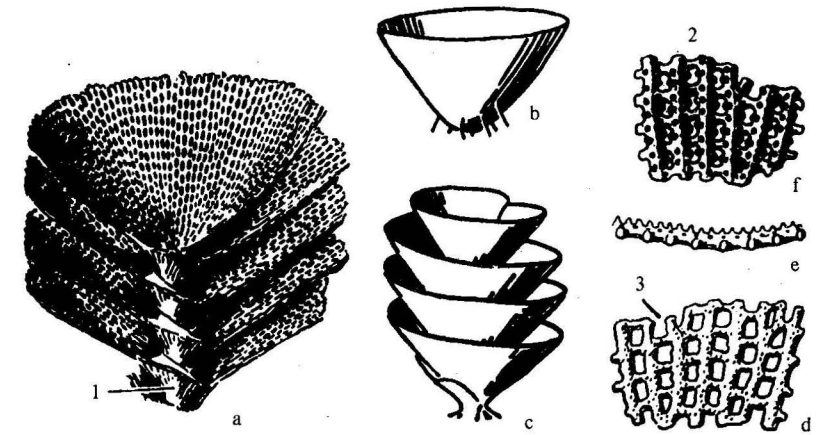


Fig. 11.7 a) *Archimedes wortheni* (Hall), Carbonífero, Illinois, EE.UU., Parte de una colonia. Tamaño natural; b) *Fenestrella* sp. Esquema de un zoario; c) *Archimedes* sp. Esquema de otro zoario; d-f) *Fenestrella pectinis* (Moore), Carbonífero, Texas, aumentado x10; 1) eje, 2) lado interno, 3) lado externo. (Según varios autores, de Moore, 1952.)

11.6 Phylum Brachiopoda (Cámbrico-Reciente)

Son animales pluricelulares con simetría bilateral y cuerpo no segmentado, y poseen una concha externa formada por una valva ventral y otra dorsal (las valvas son desiguales) con un pedúnculo carnoso para su fijación. Dentro de la concha está el cuerpo blando con un lofóforo en la parte anterior que posee tentáculos ciliados; el tubo digestivo presenta ano en las formas primitivas y carecen de él las más avanzadas.

Sus sexos están separados, y en la gran mayoría de los casos, son marinos, pues hay solamente algunas formas que viven en aguas salobres. Sus conchas son abundantes como fósiles en los estratos de origen marino del Paleozoico y Mesozoico, utilizándose con frecuencia en estratigrafía. Son formas muy raras en el Cenozoico.

11.7 Descripción del organismo vivo

El cuerpo blando de un braquiópodo se encuentra dentro de una testa firme, formada por dos valvas. El verdadero cuerpo solo ocupa la parte posterior del espacio que existe entre las valvas (fig. 11.8). Toda la superficie interna de las valvas está tapizada por el *manto*, que cubre todos los órganos. En la parte anterior, dentro de las valvas, hay un gran lofóforo bordeado por largos tentáculos ciliados, que determinan la circulación del agua por la cavidad del manto y arrastran pequeños organismos hacia un saco longitudinal que conduce a la *boca*. La boca continúa con un esófago corto que comunica con el estómago, el cual se prolonga a un intestino con ano, o ciego en algunos grupos. Existe un pequeño *corazón* con *nefridios* a cada lado, para la excreción.

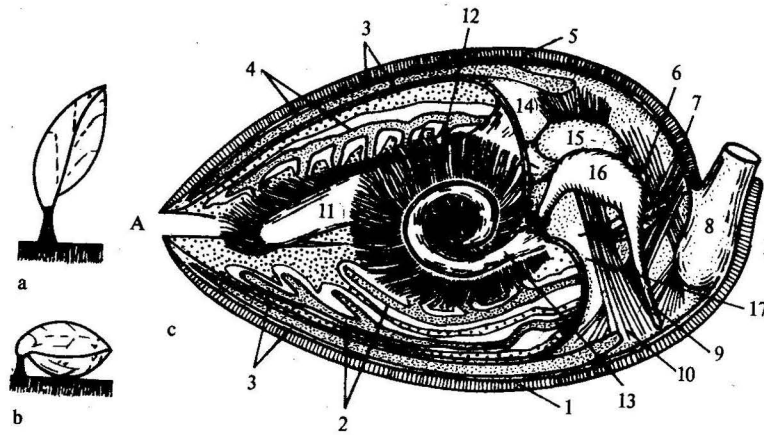


Fig. 11.8 a, b) posiciones típicas de braquiópodos vivos; c) *Magellania sp*, estructura interna desde el lado izquierdo; conchas cortadas por la línea media; el manto y el lofóforo del lado izquierdo están separados: A) anterior, P) posterior: 1) valva ventral, 2) gónada ventral, 3) manto, 4) gónada dorsal, 5) valva dorsal, 6) corazón, 7) nefridio, 8) pedúnculo, 9) intestino, 10) músculos, 11) lofóforo, 12) tentáculo, 13) boca, 14) septo, 15) hígado, 16) estómago, 17) celoma. (Según Storer y Usinger, 1961.)

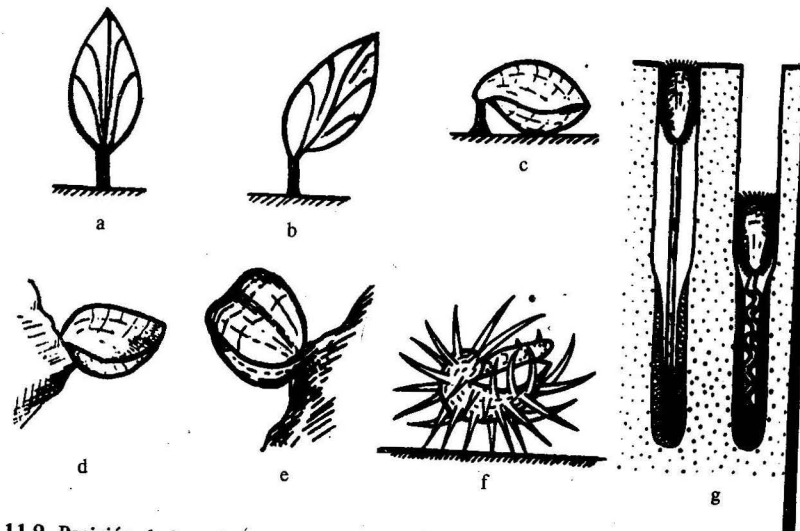


Fig. 11.9 Posición de las valvas o durante la vida del animal y varios modos de fijación a la superficie del fondo: a) la concha erguida perpendicularmente; b) la concha erguida oblicuamente; c) la concha descansa en la superficie por su valva dorsal; d) la concha está fijada al fondo directamente por la valva ventral, con la valva dorsal abajo; e) igual, pero con la valva dorsal arriba; f) posición de una concha con espinas largas (*Productus sp.*); g) *Lingula sp.*, con pedúnculo largo, completamente escondida en un agujero en el sedimento del fondo. (Según Fonton, de Spinar, 1960.)

El extremo posterior del cuerpo está formado por un *pedúnculo* carnoso, mediante el cual el animal se fija de modo permanente al suelo. En algunos géneros, el pedúnculo es largo (fig. 11.9 g), pero en otros casos es corto y fuerte, manteniendo la concha en posición vertical, oblicua u horizontal (fig. 11.9 a, b, c). En algunos braquiópodos, el pedúnculo es tan corto que la valva ventral se adhiere directamente al fondo (fig. 11.9 d, e) o la concha es libre. Durante la vida, la posición más frecuente es con la valva ventral (la mayor) hacia arriba, pero hay numerosos casos donde es al revés.

Para cerrar y abrir las valvas existen varios músculos, los cuales generalmente dejan huellas o impresiones en el lugar de su inserción en la superficie interna de las valvas. Estas impresiones musculares muchas veces se conservan en las valvas fósiles. En los braquiópodos articulados, donde las valvas están unidas por una charnela con dientes, solo existen músculos para cerrar y abrir las valvas, sin considerar, claro está, los músculos del pedúnculo. Sin embargo, en los braquiópodos inarticulados (más primitivos que los anteriores) donde por no existir charnela las valvas son libres mutuamente, existen músculos para cerrar y abrir las valvas, músculos para posibilitar los movimientos rotativos de las valvas en la dirección longitudinal.

11.8 La concha

La concha está formada por dos valvas que cubren el cuerpo blando del animal, una por el lado ventral (valva ventral), y otro por su lado dorsal (valva dorsal). La concha es dorsoventral, es decir, el plano de simetría bilateral corta cada valva en dos mitades iguales, y por lo tanto, no está situado entre las valvas (como en el caso de los bivalvos).

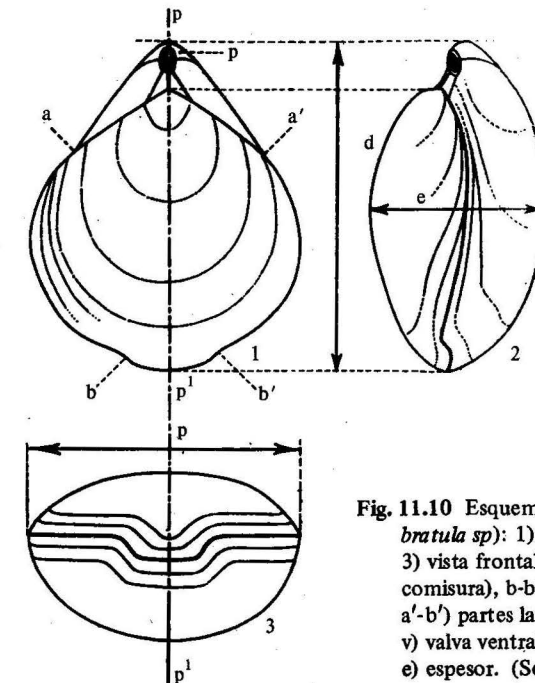


Fig. 11.10 Esquema de la cóncha de un braquiópodo (*Terebratula sp*): 1) vista de la valva dorsal; 2) vista lateral; 3) vista frontal, aa') línea cardinal (parte cardinal de la comisura), b-b') parte frontal de la comisura; a-b), a'-b') partes laterales de la comisura, d) valva dorsal, v) valva ventral, p-p') plano de simetría, p) umbo; e) espesor. (Según Roger. 1952.)

La parte posterior curvada de cada valva se denomina *umbo* (fig. 11.10 1, P) que en algunos ejemplares se presenta agudizado. Se suelen medir tres dimensiones en la concha de los braquiópodos, la *longitud*, que es la distancia desde el umbo hasta el centro del borde frontal en el plano de simetría (fig. 11.10 1), el *ancho*, que es perpendicular a la longitud y se mide en el lugar donde la concha es más ancha (fig. 11.10 3), y por último el *espesor*, que es la mayor dimensión del abovedado de las valvas en el plano de simetría, perpendicular al plano de comisura (fig. 11.10 2).

Forma general de la concha

Si el crecimiento en la concha de un braquiópodo se produjese a igual ritmo en todos los márgenes, las valvas serían cónicas y tuvieran el umbo colocado en el centro y en el vértice del cono. Generalmente, el ritmo de crecimiento es más lento en el borde posterior que en los demás, por lo que el umbo tiende a estar más cerca de ese borde.

La forma general de la concha es *biconvexa* (fig. 11.11), es decir, las dos valvas presentan más o menos el mismo grado de convexidad. Existen otras formas derivadas de la anterior en función de que la valva dorsal sea más convexa que la ventral, que sea plana, e incluso cóncava. También la valva ventral puede ser en algunos casos cóncava, y hasta plana. Cada uno de los casos anteriores recibe nombre particular.

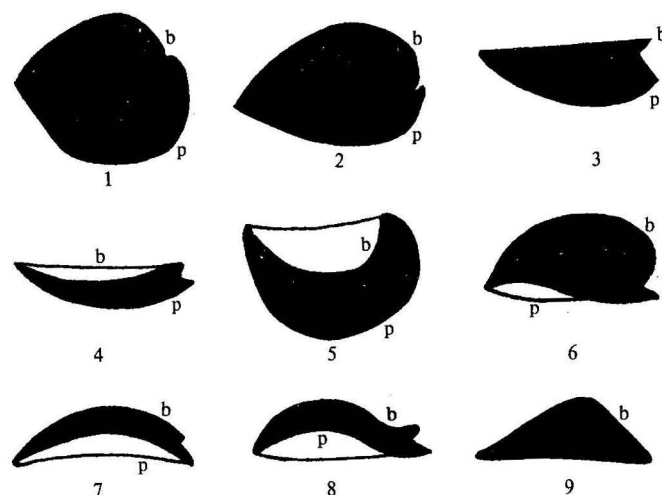


Fig. 11.11 Esquema de varios tipos de la forma general de la concha de los braquiópodos. En todos, la valva dorsal (b) está arriba y la valva ventral (p) está abajo: 1) concha biconvexa; 2) concha dorsibiconvexa; 3) concha plano-convexa; 4, 5) concha cóncavoconvexa; 6) 7) concha convexo-cóncava; 8) concha resupinata; 9) concha convexo-plana. (Según Moore, 1952.)

La línea de contacto de ambas valvas se denomina *comisura* (fig. 11.10), distinguiéndose su parte frontal (fig. 11.10 b-b'), su parte cardinal (fig. 11.10 a-a') y sus partes laterales (comprendidas entre las anteriores). La parte frontal de la comisura puede ser recta o formada por una línea en zigzag (fig. 11.13) cuando la pared de las valvas está formada por costillas radiales gruesas. En muchos braquiópodos,

la comisura presenta una curvatura denominada *seno* en el centro de su parte frontal (fig. 11.10 3), que cuando está presente, produce una depresión en una valva denominada *surco* (*sulcus*) y una elevación en la otra valva denominada *plica* (figs. 11.12 y 11.13). Tanto el surco como la plica se presentan siempre cerca del borde anterior de las valvas.

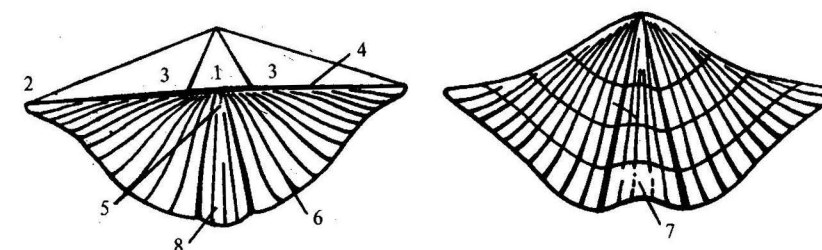


Fig. 11.12 Surco y plica en la concha de braquiópodos del orden *Spiriferida*: 1) *delthyrium*; 2) ala; 3) palíntropo; 4) línea cardinal; 5) umbo de la valva dorsal; 6) costilla radial; 7) surco; 8) plica. (Según Paeckelmann, de Spinar, 1960.)

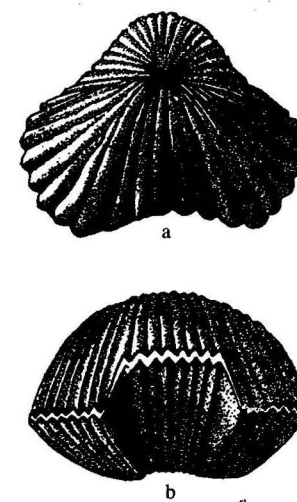


Fig. 11.13 *Anastrophia verneuli* Hall, Devónico, Oklahoma, ligeramente aumentado: a) se aprecia el surco perfectamente; b) la plica es visible con el borde en zigzag provocado por las costillas. (Según Roger, 1952.)

Superficie externa de la concha

Esta superficie es lisa completamente en algunos braquiópodos, pero en otros es posible observar un conjunto de estructuras. En algunos casos es posible observar en la superficie externa las *líneas de crecimiento* concéntricas (figs. 11.10 1 y 11.14 a, b) y de diferente expresión. Frecuentemente aparecen *costillas radiales* que van desde el umbo hacia los bordes (figs. 11.14 c, d, g) y que pueden ser simples o presentar ramificaciones. Cuando las costillas están presentes cubren generalmente toda la superficie externa de las valvas, no ocurre así en algunas formas primitivas, donde cubren solo algunas partes de esta superficie. Menos frecuentes son las *espinas*, que en algunos se encuentran en toda la superficie externa (fig. 11.14 h), mientras que en otros están limitadas a la línea cardinal (fig. 11.14 g).

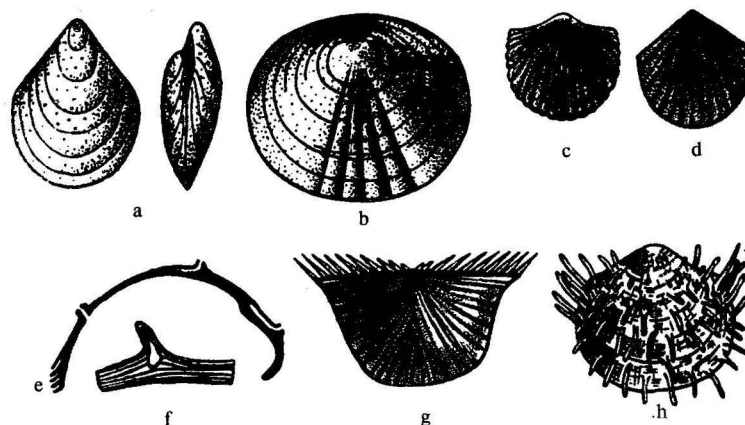


Fig. 11.14 Esculturas de la superficie externa de las valvas de los braquiópodos: a) *Siphonotreta unguiculata* Eochwald, Ordovícico, donde se observan las líneas de crecimiento; b) *Acrothele coriacea*. Cámbrico, la valva ventral presenta líneas de crecimiento concéntricas; c) *Orthos calligramma* Dalman con costillas radiales redondeadas; d) *Polytoechia apicalis* con costillas radiales finas; e-f) estructura con espinas; g) *Chonetes sp.*, la valva ventral posee numerosas espinas en la línea cardinal; h) *Productus sp.*, la valva ventral presenta numerosas espinas fuertes en toda la superficie externa de la valva, por lo general cerca de las líneas de crecimiento. (Según varios autores, de Spinar, 1960.)

Constitución de la concha

Desde el punto de vista de su constitución química, las conchas de los braquiópodos pueden ser *quitinofosfáticas* y *calcáreas*. Las quitinofosfáticas están constituidas por quitina y fosfato de calcio, con algunas cantidades de carbonato de calcio, carbonato de boro y sulfato de calcio. Las calcáreas están constituidas solamente por carbonato de calcio.

11.9 La charnela

En los braquiópodos más primitivos, el borde de las valvas es uniforme, sin presentar adelgazamientos ni engrosamientos en parte alguna. En las formas más avanzadas, el borde posterior de la valva ventral presenta un par de salientes toscos, los dientes, los cuales encajan en dos fosillas que se encuentran en el borde posterior de la valva dorsal.

11.10 Sistemática

Los caracteres más importantes para la división sistemática de los braquiópodos son la constitución química de las valvas, la estructura de las paredes, la presencia o ausencia de charnela, las características de la abertura peduncular, etc. El *phylum* se divide en dos clases, la clase *Inarticulata* (Cámbrico-Reciente) y la clase *Articulata* (Cámbrico-Reciente).

Los braquiópodos de la clase *Inarticulata* son conocidos como inarticulados, y se caracterizan por presentar conchas quitinofosfáticas que carecen de charnela, por lo que las valvas son atraídas entre sí solo por los músculos. Son las formas más primitivas y puede citarse como ejemplo el género *Lingula* Bruguire, 1792 (Ordovícico-Reciente) que es una concha delgada, quitinosa y subrectangular, que presenta en su superficie solo débiles líneas de crecimiento (fig. 11.15).

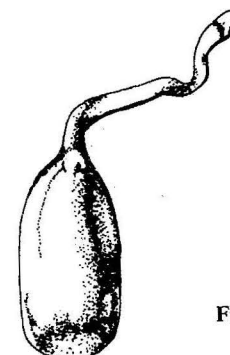


Fig. 11.15 *Lingula reevii* Davidson, 1856. Concha con pendúnculo largo. Reciente, poco aumentado. (Según Haulicek, 1965.)

Los braquiópodos de la clase *Articulata*, es decir, los articulados, presentan conchas siempre calcáreas, con charnela en el borde posterior de las valvas. Son las formas más evolucionadas y solamente se explicarán algunos géneros:

Productus Sowerby, 1814 (Carbonífero). La concha presenta la valva dorsal cóncava y la ventral convexa, con espinas en toda la superficie externa de las valvas. Estas espinas, por lo general, no se conservan en estado fósil pues se fragmentan inclusive en la vida del individuo (fig. 11.14, h).

Rhynchonella Fischer, 1809 (Jurásico). La concha es subtriangular, con un surco muy potente. Solo se conoce con seguridad una especie. Muchas formas clasificadas con anterioridad dentro de este género, en realidad pertenecen a otros géneros parecidos (fig. 11.16).

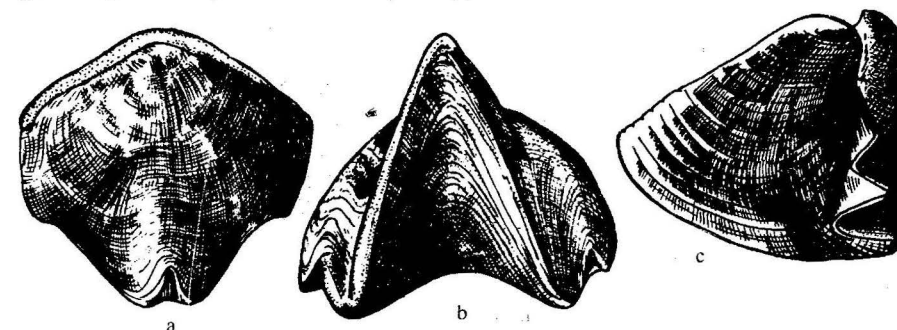


Fig. 11.16 *Rhynchonella loxia* Fischer, Portlandiano (Jurásico superior), Moscú: a) vista dorsal; b) comisura frontal; c) vista lateral, aumentado x2,5. (Según Roger, 1952.)

Spirifer Sowerby, 1815 (Carbonífero). La concha presenta un borde cardinal largo y recto (fig. 11.12). Son características las costillas radiales redondeadas que están presentes en toda la superficie externa de la concha.

CAPÍTULO 12

Moluscos

Son animales pluricelulares con simetría bilateral, cuyo cuerpo está típicamente formado por una cabeza anterior, un pie ventral y una masa visceral dorsal. El cuerpo está rodeado por un manto carnososo fino y suele estar protegido por una concha calcárea externa formada por una, dos o más piezas. El tubo digestivo es completo, a menudo en forma de U o enrollado, la boca presenta una rádula que utilizan para roer el alimento (con excepción de los bivalvos) y el ano está abierto en la cavidad del manto. El sistema nervioso es típico y presenta tres pares de ganglios: cerebral, pedial y visceral.

12.1 Phylum Mollusca (Cámbrico-Reciente)

En general, los moluscos constituyen un *phylum* extenso, homogéneo y bien definido. En todas las clases, con excepción de los cefalópodos, el huevo fertilizado se desarrolla en una larva trocófora que después da lugar a los ejemplares adultos (los cefalópodos poseen un desarrollo embrionario directo).

El tipo de segmentación del huevo y la larva trocófora de los moluscos se parece a la segmentación y a la larva trocófora de los anélidos marinos, lo que indica relaciones de parentesco, aunque los moluscos adultos difieren notablemente de los anélidos en varios caracteres.

Una parte de la superficie ventral del cuerpo blando, en todos los moluscos, se encuentra modificada formando un órgano musculoso denominado pie (fig. 12.1 f), el cual es utilizado por el animal para una gran variedad de funciones. Una parte característica del cuerpo blando es el *manto*, el cual generalmente cubre toda la masa visceral del cuerpo y secreta una concha calcárea en su superficie y en sus márgenes, la cual protege y apoya las partes blandas del cuerpo.

Todos los moluscos, con excepción de los bivalvos, tienen la parte anterior o frontal del cuerpo transformada en una *cabeza* (fig. 12.1). Esta parte del cuerpo por lo general presenta órganos sensoriales externos, destacándose la *boca* con la rádula (fig. 12.1 r), que es una estructura córnea que ayuda a la masticación de la comida. La rádula típica se encuentra detrás de la boca y está formada por una banda muscular revestida de gran cantidad de dientes microscópicos de una sustancia orgánica denominada *conchiolina*. Casi todos los moluscos marinos tienen los

sexos separados, mientras que la mayoría de los caracoles terrestres son hermafroditas.

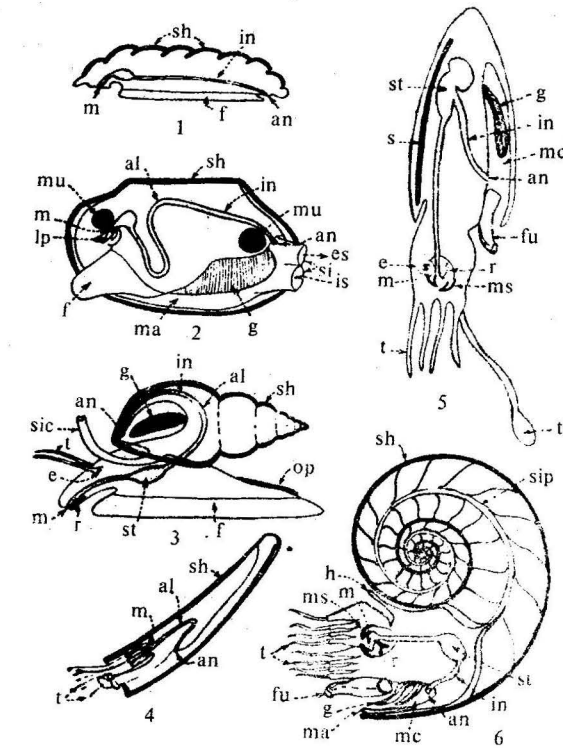


Fig. 12.1 Esquema morfológico de los representantes de varias clases de moluscos: 1) *Polyplacophora*; 2) *Bivalvia*; 3) *Gastropoda*; 4) *Scaphopoda*; 5) *Cephalopoda* (*Coleoidea*); 6) *Cephalopoda* (*Nautiloidea*). En los seis ejemplos: al) tubo digestivo; an) ano; e) ojo, es) sifón exhalante; f) pie; fu) túnel hiponómico; g) capuchón; in) intestino; is) sifón inhalante; lp) palpos labiales; n) boca; ma) manto; ms) mandíbulas (maxilas); mu) músculo; op) opérculo; r) cavidad bucal con rádula; s) concha interna; sh) concha externa; sip) sifón; sic) canal sífonal; st) estómago; t) tentáculo. (Según varios autores, en Shrock y Twenhofel, 1953.)

Los moluscos presentan una amplia distribución, tanto en el tiempo como en el espacio. Son principalmente marinos, viven en las costas o en las aguas poco profundas, pero algunos se hallan hasta en las mayores profundidades de los océanos. Viven también en aguas dulces y en la superficie terrestre, e incluso algunos viven en las montañas a varios miles de metros de altura. La mayor parte de los moluscos son animales de vida libre que se arrastran lentamente; algunos viven fijos, otros flotan, mientras que los pulpos y los calamares son buenos nadadores.

Los moluscos fósiles, al parecer, también se adaptaron a ese enorme y variado ambiente. A causa de su gran distribución geográfica y de su extenso desarrollo, tanto en el presente como en el largo pasado geológico, los moluscos constituyen uno de los *phyla* de animales de mayor importancia. Los moluscos han dejado un

record fósil bastante grande en casi todas las rocas de los períodos geológicos desde los comienzos del Cámbrico, siendo muchos géneros (principalmente cefalópodos) excelentes fósiles índices. Todos los moluscos son buenos indicadores paleontológicos, reaccionan sensiblemente a las variaciones de la temperatura y al carácter del fondo. Sus asociaciones caracterizan bien los distintos biotopos, principalmente sublitorales o terrestres (en el caso de gasterópodos pulmonados).

12.2 Sistemática

Los moluscos vivos se clasifican en clases que están bien definidas, las cuales son válidas también para los ejemplares fósiles. Estas clases son siete:

- Clase *Monoplacophora* (Cámbrico-Reciente),
- Clase *Polyplacophora* (Cámbrico-Reciente),
- Clase *Aplacophora* (Reciente),
- Clase *Gastropoda* (Cámbrico-Reciente),
- Clase *Bivalvia* (Cámbrico-Reciente),
- Clase *Scaphoda* (Ordovícico, Devónico-Reciente),
- Clase *Cephalopoda* (Cámbrico-Reciente).

De estas siete clases, tenemos que la clase *Aplacophora* solo tiene representantes recientes, mientras que las clases *Monoplacophora* y *Scaphopoda* tienen pocos representantes fósiles de importancia. Las cuatro clases restantes poseen una gran importancia, sobre todo la clase *Gastropoda*, la clase *Bivalvia*, y la clase *Cephalopoda*, por la abundancia de sus restos fósiles.

12.3 Clase Polyplacophora (Cámbrico-Reciente)

Los poliplacóforos son moluscos bilateralmente simétricos, con el cuerpo alargado y cubierto por una concha formada por una serie dorsal de siete u ocho placas anchas, las cuales se encuentran rodeadas por un cinturón carnososo. El pie es ancho y plano, y presenta las branquias en un surco que rodea a dicho pie.

La mayoría de los poliplacóforos, también denominados quitones, viven sobre las rocas principalmente en las aguas costeras poco profundas y todos son marinos. Hace algún tiempo los quitones fueron clasificados como una subclase, que junto con los aplacóforos, también clasificados como subclase, formaban la clase *Amphineura*. Sin embargo, los estudios filogenéticos mostraron la independencia de ambas subclases, por lo que la sistemática moderna los clasifica como una clase independiente y por lo tanto el nombre de *Amphineura* es obsoleto.

Todos los quitones recientes tienen el cuerpo elíptico (fig. 12.2), la concha está rodeada por un cinturón *carnososo*, que es parte del manto, y que contiene cerdas o espinas calcáreas. El *manto* cubre la superficie dorsal y lateral del cuerpo, mientras que el *pie* ocupa la mayor parte de la superficie ventral. Debajo del borde anterior del cinturón está la pequeña *cabeza*, donde se encuentra la boca, pero que carece de ojos y tentáculos. En el fondo de la cavidad bucal hay una rádula larga con numerosas series transversales de dientes muy finos.

La superficie dorsal del cuerpo es convexa y está provista de siete u ocho *placas* calcáreas imbricadas, que en conjunto, forman la concha. La *placa anterior* (cefálica) y la *placa posterior* (anal) son las más pequeñas y presentan contornos semicirculares (fig. 12.3), mientras que el resto, denominadas *placas mediales*, son anchas y casi todas tienen la misma forma.

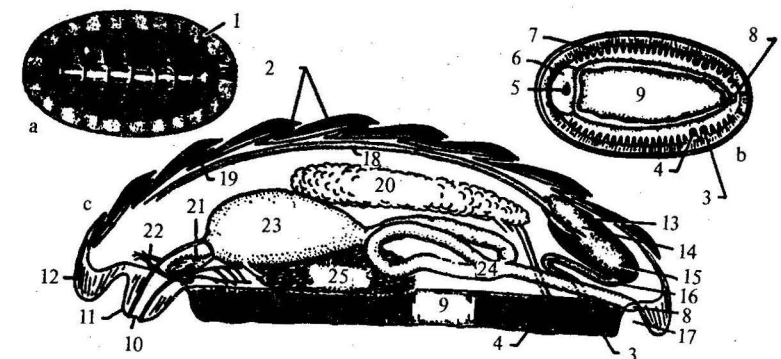


Fig. 12.2 Quitón: a) visto dorsalmente; b) visto ventralmente; c) esquema de la organización interna vista desde el lado izquierdo, con la concha, el manto y el pie en sección mediana; 1) cinturón; 2) placas; 3) nefridioporo; 4) gonoporo; 5) boca; 6) cabeza; 7) branquias; 8) ano; 9) pie; 10) boca; 11) cabeza; 12) cinturón; 13) pericardio; 14) aurícula; 15) ventrículo; 16) nefridio; 17) surco paleal; 18) aorta dorsal; 19) manto; 20) gónada; 21) rádula; 22) anillo nervioso; 23) estómago; 24) intestino; 25) hígado. (Según Storer y Usinger, 1961.)

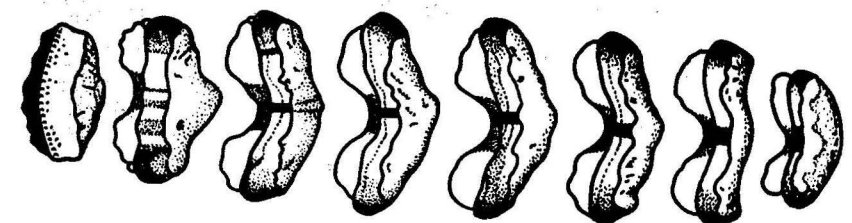


Fig. 12.3 Concha de un quitón desarmada en placas individuales. La parte anterior a la derecha. (Según Shrock y Twenhofel, en Spinar, 1960.)

El género más conocido de esta clase y que le da nombre es el *Chiton* Linnaeus, 1758 (Cretácico-Reciente) (fig. 12.2), el cual tiene una concha formada por ocho placas articuladas entre sí y formadas por cuatro capas. Viven fijos a las rocas de la costa.

12.4 Clase Gastropoda (Cámbrico-Reciente)

Son moluscos que tienen la masa visceral generalmente enrollada dentro de una concha que se caracteriza por estar girada 180° en sentido contrario al de las manecillas de un reloj (torsión), con respecto a la cabeza y al pie. La concha, generalmente, tiene forma de cono más o menos largo, enrollado en espiral (en algunos la concha no está enrollada e incluso puede estar reducida o faltar completamente), sin tabiques interiores perforados por sifón. La cabeza está separada y presenta una rádula roedora, además de tener comúnmente tentáculos y ojos. El pie, que es grande y plano, lo utilizan para adherirse, arrastrarse o nadar.

La característica que tipifica a toda la clase *Gastropoda* es la torsión, que se efectúa desde el estadio larval, por esa razón los gasterópodos no son bilateralmente simétricos (existen algunos gasterópodos en los cuales la torsión disminuye secundariamente). Es importante señalar también para este grupo que la concha no presenta tabiques interiores perforados por un sifón (lo que es típico para los cefalópodos), y que además, la concha presenta tabiques sólo en rarísimas excepciones. La concha es siempre de una sola pieza y generalmente presenta un opérculo, que es una placa permanente que sirve para cubrir la abertura de la concha.

Los gasterópodos son muy abundantes tanto en las aguas saladas (fig. 12.4) como en las dulces, y en la tierra firme.

Se hallan distribuidos desde los trópicos hasta las regiones subpolares, desde las profundidades de los océanos, hasta las altas montañas. En la actualidad, al igual que en épocas geológicas pasadas, los gasterópodos están distribuidos en casi todos los mares del mundo, por lo que forman parte de los grupos de fósiles más abundantes.

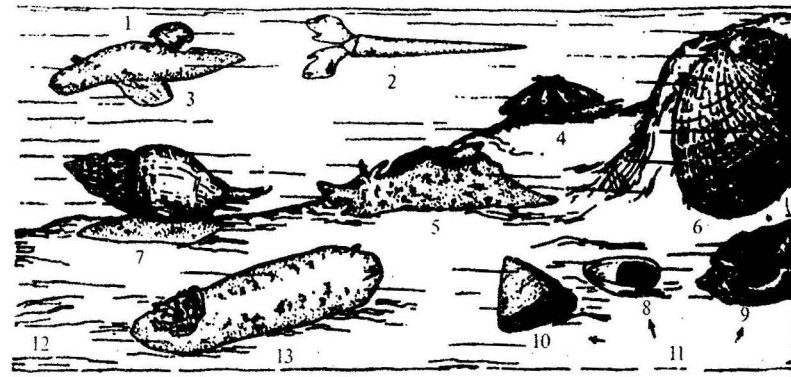


Fig. 12.4 Algunas formas marinas en vida y algunas conchas vacías de gasterópodos: 1) agua de mar; 2) pterópodo; 3) heterópodo; 4) Fisurella; 5) Tethys; 6) Haliotis; 7) Buccinum; 8) Crepidula; 9) Murex; 10) tégula; 11) conchas vacías; 12) fondo; 13) nudibranquio. (Según Storer y Usinger, 1961.)

12.5 Descripción del organismo vivo

El animal posee una cabeza carnosa bien desarrollada (fig. 12.5) que se une directamente al *pie ventral* musculoso, el cual generalmente está especializado para arrastrarse. Sobre el pie se encuentra la concha calcárea, que comúnmente tiene forma de cono enrollado sobre sí mismo. Dentro de la concha están las *vísceras*. En la mayoría de los gasterópodos todas las partes blandas pueden retraerse completamente dentro de la concha por la acción del *músculo columelar*, que se extiende internamente hasta la espira de la concha.

La cabeza está provista de uno o dos pares de tentáculos retráctiles con ojos en la base o en la punta de ellos. En la parte inferior de la cabeza se encuentra la *boca*.

El pie, que le sirve para efectuar el movimiento, forma la porción inferior del cuerpo. Es musculoso, y en la mayoría de las formas acuáticas, al igual que en todos los terrestres, está especializado para la reptación, aunque en algunos grupos

está transformado en una aleta (pterópodos, heterópodos, etc.). Sobre la parte posterior del pie descansa el *opérculo* (fig. 12.6 c).

El saco visceral (*vísceras*) está total o parcialmente cubierto por el *manto*, que es una membrana delgada que secreta y tapiza la concha. El sistema digestivo comprende la boca, una faringe muscular con una rádula ventral, un *esófago* alargado, un gran buche, un estómago redondeado, un largo intestino y el ano.

El sistema respiratorio está formado por branquias o por un pulmón (algunos respiran a través de la superficie del cuerpo). Las branquias tienen forma de pluma y están colocadas en la *cavidad del manto*. Los gasterópodos más primitivos poseen dos branquias colocadas en la cavidad del manto a ambos lados del ano (fig. 12.7). En otros gasterópodos la branquia derecha está reducida y no está presente. La mayoría de los gasterópodos terrestres carecen de branquias y respiran por un *pulmón* formado por una red de vasos sanguíneos situada en la cavidad del manto, dentro de la concha.

Para facilitar la respiración, el agua es aspirada y expulsada a intervalos regulares de la cavidad del manto.

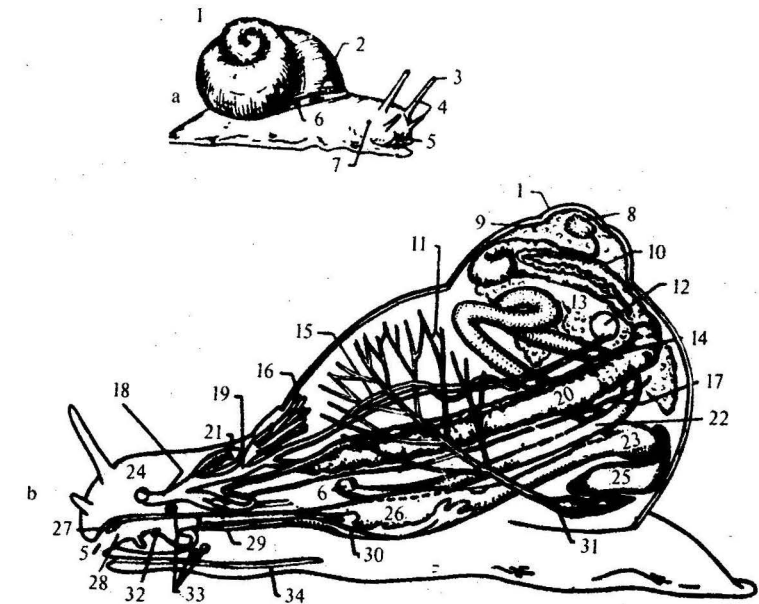


Fig. 12.5 Morfología del cuerpo blando de un gasterópodo terrestre (*Helix aspersa*): a) rasgos externos vistos desde el lado derecho; b) estructura interna desde el lado izquierdo. El pulmón se indica por los vasos sanguíneos ramificados de la cavidad del manto, que comunican con el corazón: 1) Concha; 2) poro respiratorio; 3) ojo; 4) tentáculos; 5) boca; 6) ano; 7) poro genital; 8) ovotestis; 9) manto; 10) glándula de albumen; 11) pulmón; 12) receptáculo seminal; 13) hígado; 14) vaso deferente; 15) ciego; 16) glándula del dedo; 17) flagelo; 18) atrio genital; 19) vagina; 20) oviducto; 21) saco del dardo; 22) intestino; 23) estómago; 24) cabeza; 25) riñón; 26) buche; 27) maxila; 28) faringe; 29) pene; 30) glándula salival; 31) corazón; 32) rádula; 33) ganglio; 34) glándula pedal. (Según Storer y Usinger, 1961.)

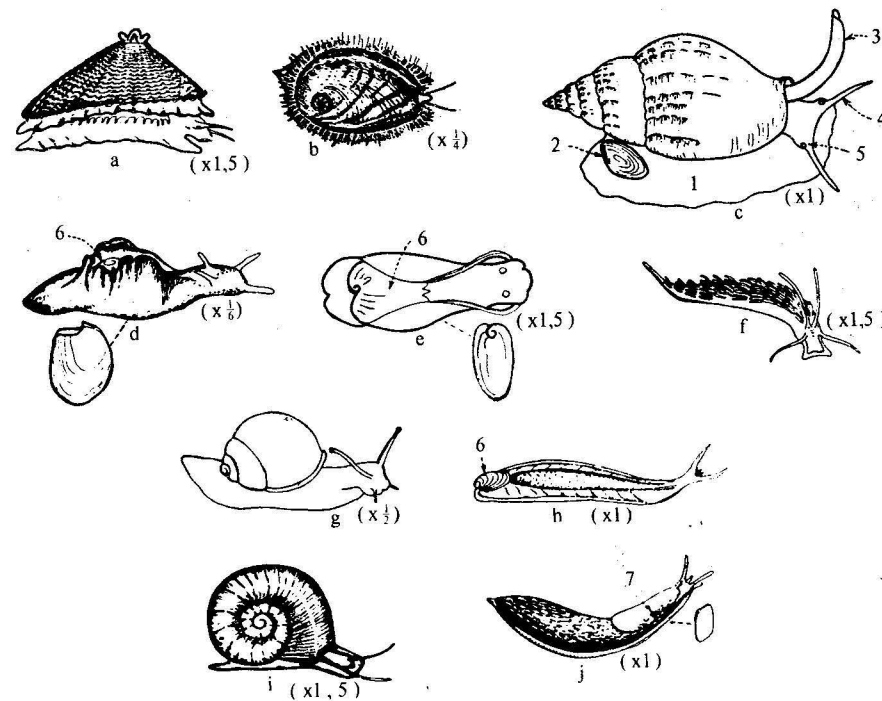


Fig. 12.6 Relación mutua del animal y la concha en varios grupos de gasterópodos: a-c) *Prosobranchia*; d-f) *Opisthobranchia*; g-j) *Pulmonata*: 1) pie; 2) opérculo; 3) sifón; 4) tentáculo; 5) ojo; 6) concha. (Según Turner, de Shrock y Twenhofel, 1953.)

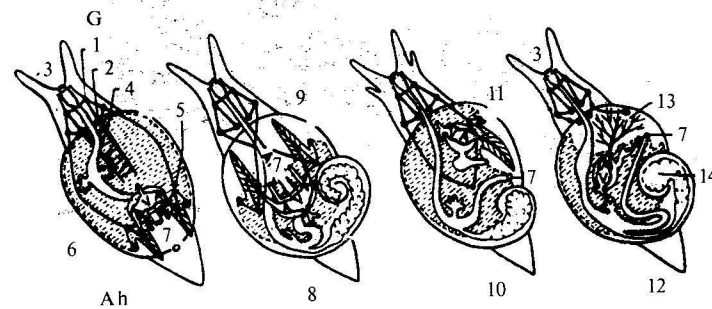


Fig. 12.7 Plan de organización de las tres subclases de gasterópodos. Se observa la rotación de las vísceras (la torsión) y el cruce de los cordones nerviosos con la pérdida de algunos órganos (entre ellos también una branquia) en los opisthobranchios. En los pulmonados, un pulmón reemplaza a las branquias. La concha y el cuerpo están esquematizados, el área del manto está sombreada y el sistema nervioso en negro: Ah) antepasado hipotético; G) Ganglios; 1) cerebral; 2) pleural; 3) boca; 4) pedial; 5) visceral; 6) dos branquias posteriores; 7) ano; 8) prosobranquio; 9) dos branquias anteriores; 10) opisthobranchias; 11) una branquia posterior; 12) pulmonados; 13) pulmón; 14) hígado. (Según Stempel, en Storer y Usinger, 1961.)

Algunos utilizan para esta función un poro respiratorio, pero la mayoría presenta una estructura especial en forma de tubo para aspirar el agua o introducirla dentro de la cavidad del manto. Esta estructura se denomina *sifón inhalante* (fig. 12.6 c), y por medio de él entra el agua en la cavidad del manto, rodea las branquias y sale por una *abertura exhalante* o por un *sifón exhalante*. En los gasterópodos pulmonados, la respiración se lleva a cabo por el cambio de volumen de la cavidad del manto y se efectúa por un *poro respiratorio* (fig. 12.5 a).

El sistema nervioso está representado por ganglios colocados en la cabeza (par cerebral) y en el vientre (pares bucal, pedial y visceral).

12.6 Desarrollo larval

El desarrollo larval de los gasterópodos pasa por tres estadios. El primer estadio se caracteriza por presentar una concha en forma de casco o gorro sencillo, el segundo por un enroscamiento espiral de la concha sobre un plano, y el tercero por un enroscamiento helicoidal de la concha. Como resultado de este enroscamiento helicoidal, que no es más que la denominada torsión, la cavidad del manto junto con las branquias y la abertura anal, se sitúan en la parte anterior del cuerpo sobre la cabeza, mientras que el peso de la concha descansa sobre la parte posterior del cuerpo y sobre el pie. Esta torsión de la concha, junto con la masa visceral, es característica de los gasterópodos, y es, probablemente, la causa del enorme desarrollo de este grupo, pues la concha puede crecer y desarrollarse sin comprimir con su peso la cabeza del animal.

En la madurez, como consecuencia de la torsión, la cavidad del manto con las branquias a ambos lados del ano está colocada encima de la cabeza, y los cordones nerviosos están cruzados entre sí. Estos caracteres los presentan los gasterópodos *prosobranquios* (fig. 12.7 8), en los cuales la torsión es completa (180°). En otros gasterópodos, la torsión se presenta completa solo en el estadio larval, mientras que en la madurez ocurre una destorsión parcial con el descruzamiento de los cordones nerviosos y la desaparición de una branquia. Los caracteres anteriores los presentan los gasterópodos *opisthobranchios* (fig. 12.7 10). Los gasterópodos del tercer grupo respiran aire y por eso presentan un pulmón, siendo los denominados *pulmonados* (fig. 12.7 12), en los cuales también ocurre una destorsión secundaria.

12.7 La concha

La concha de los gasterópodos está formada por una sola pieza. Se diferencia de la concha de los cefalópodos (que también es de una sola pieza) en que no posee tabiques transversales, los cuales, en estos últimos, están atravesados por un tubo que los une entre sí. La única excepción la constituyen algunas formas extinguidas (*Bellerophon* y otras) que poseían tabiques internos, pero sin perforación ni unión alguna entre sí.

Términos morfológicos fundamentales de la concha

La concha de la mayoría de los gasterópodos es, en general, un tubo cónico calcáreo enrollado trocospiralmente. Cada giro de 360° de este tubo es una *vuelta*. La última vuelta de la concha se denomina *vuelta del cuerpo* y las restantes forman la *espira* (fig. 12.8). El contacto entre las vueltas contiguas se denomina *sutura*

(fig. 12.8 6). El extremo superior de la concha, más o menos puntiagudo, se denomina *vértice* (fig. 12.8 28). La parte inferior y abierta del tubo es la *abertura* (fig. 12.8). Al borde externo de la abertura lo denominamos *labio externo* (fig. 12.8 16), mientras que al borde interior de la abertura lo denominamos *labio interno* (fig. 12.8 8-12). El eje de la concha, donde las paredes de las vueltas se tocan entre sí, se denomina *columela* (fig. 12.9 1), la cual en algunos casos está parcial o totalmente hueca en el centro; esta cavidad recibe el nombre de *omblico* (fig. 12.9 5).

Orientación y dimensiones de la concha

Para la descripción, fotografías, etc., la concha se orienta con su eje de enrollamiento vertical, el vértice hacia arriba y la abertura hacia abajo, abierta al observador (fig. 12.8). De esta forma, las conchas con la abertura en el lado derecho se

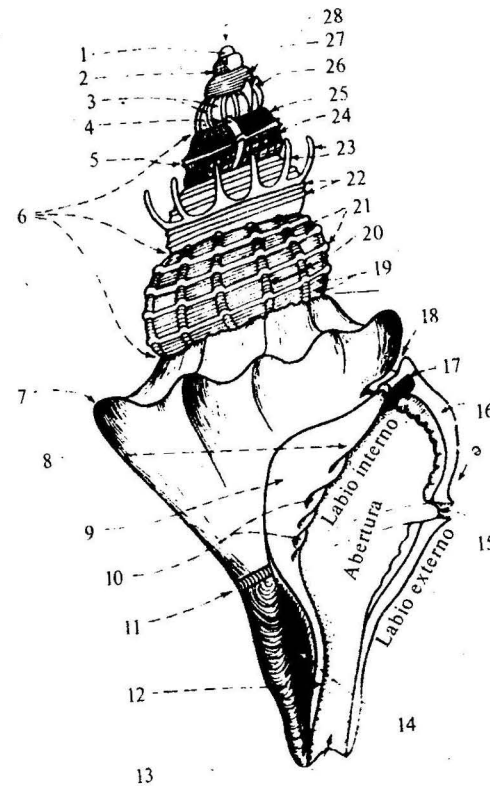


Fig. 12.8 Esquema donde se muestran varios caracteres morfológicos de la concha de los gasterópodos: 1) protoconcha; 2) escultura punteada; 3) costillas axiales; 4) várices; 5) costilla espiral carinata; 6) sutura; 7) nudo; 8) labio parietal; 9) escudo parietal o callo; 10) pliegues columelares; 11) selenizona (ranura); 12) labio columelar; 13) canal sifonal; 14) omblico; 15) seno; 16) labio externo; 17) canal anal; 18) canal sutural; 19) hilos espirales; 20) costillas axiales; 21, 22) costillas espirales; 23) espinas; 24) escultura reticular; 25) escultura cancelada; 26) excrecencias; 27) estrías espirales; 28) vértice. (Según Turner, en Spinar, 1960.)

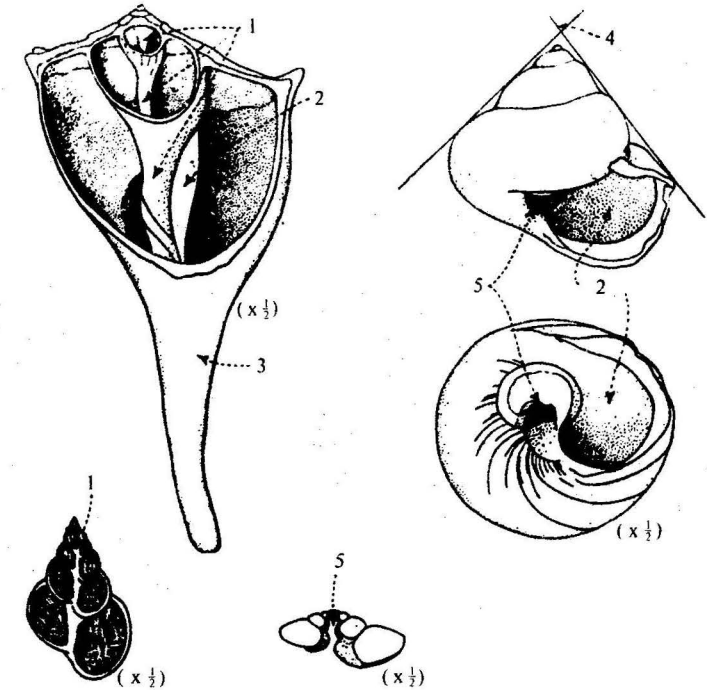


Fig. 12.9 Algunos términos morfológicos fundamentales de la concha de los gasterópodos. 1) columela; 2) abertura; 3) canal sifonal; 4) ángulo pleural; 5) omblico (Según varios autores, en Shrock y Twenhofel, 1953.)

denominan *diestras* (son las más abundantes), donde el enrollamiento tiene el mismo sentido de las manecillas del reloj, mientras que las que presentan la abertura en el lado izquierdo se denominan *siniestras* (sólo algunos casos), donde el enrollamiento tiene sentido contrario a las manecillas del reloj. En las conchas de los gasterópodos se suele medir la *altura* o *longitud*, que va desde el vértice hasta el extremo más inferior de la abertura, y el *ancho* o *diámetro*, que es el diámetro máximo de la última vuelta.

Forma de la concha

Al parecer, la forma más simple de la concha de los gasterópodos es la pateliforme (figs. 12.10 y 12.11 b) que es un cono bajo no enroscado. La mayoría de los gasterópodos, en su estado maduro presentan conchas enrolladas tracospiralmente, que reciben el nombre de *helicoidales* (fig. 12.12 5, 6, 9, 10). A las conchas enrolladas de forma planispiral las denominamos *planispirales* (fig. 12.6 i), mientras que a las enrolladas irregularmente se las denomina *irregulares* (fig. 12.13).

Aberturas

La abertura o boca es el orificio grande que hay en el extremo inferior de la concha, a través del cual el animal se prolonga fuera de la concha o se introduce en

ella. En las conchas muy reducidas (fig. 12.6 d, f, h, j) no se puede distinguir la abertura, mientras que en las formas con conchas parcialmente reducidas, se distingue una abertura verdadera a través de la cual el animal introduce solo algunas vísceras dentro de la pequeña concha.

La forma de la abertura más primitiva es la *redondeada* (fig. 12.14 d), presentándose también con mucha frecuencia la *comprimida* (fig. 12.12 h, q, l). El borde de la abertura se denomina *peristoma*, el cual queda dividido en labio externo y labio interno. El peristoma, por lo general, presenta un canal o muesca para dar paso al sifón inhalante llamado *muesca* o *canal sifonal* (fig. 12.8 13, fig. 12.12 g, h, l, m, n, o, v, w). En algunos casos, los gasterópodos poseen un sifón exhalante para la salida del agua, el cual deja una *muesca* o *canal anal* (fig. 12.8 17 y fig. 12.12 h, i, k) cerca de la sutura.

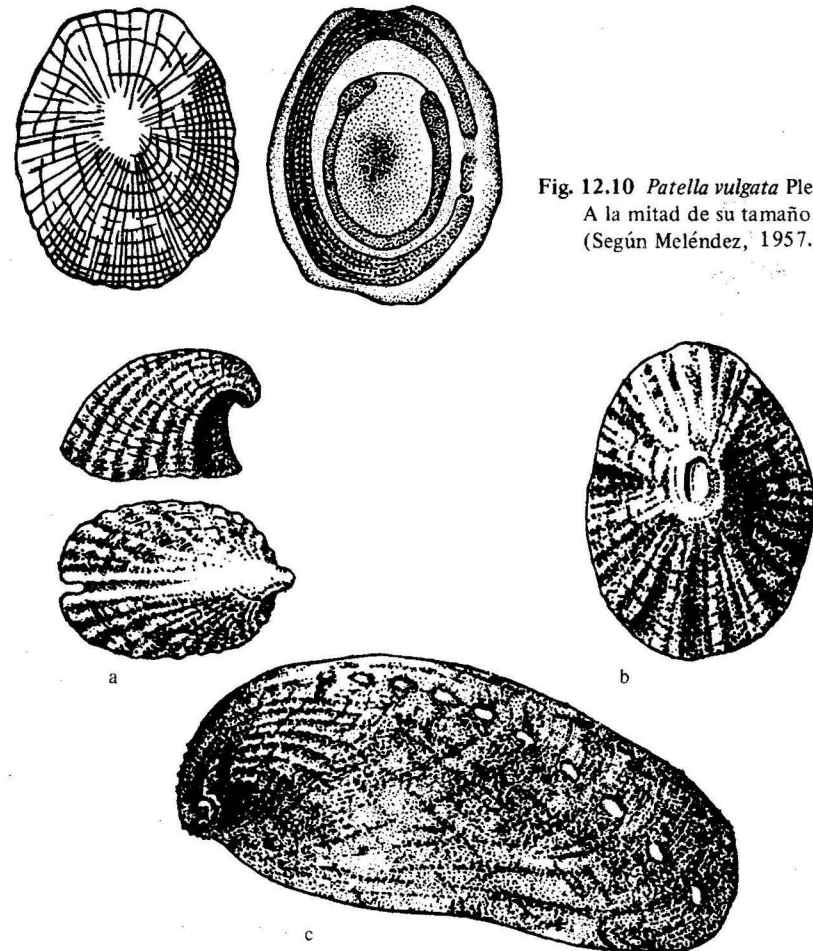


Fig. 12.10 *Patella vulgata* Pleistoceno. A la mitad de su tamaño natural. (Según Meléndez, 1957.)

Fig. 12.11 a) *Emarginula cónica* Lamarck. Reciente, aumentado x3; b) *Fissurella nimbosa* (Linnaeus), especie típica del género. Reciente, India, aumentado x2; c) *Haliotis asinina* Montfort, especie típica del género. Reciente, Filipinas. Ligeramente disminuido. (De Horny, 1965.)

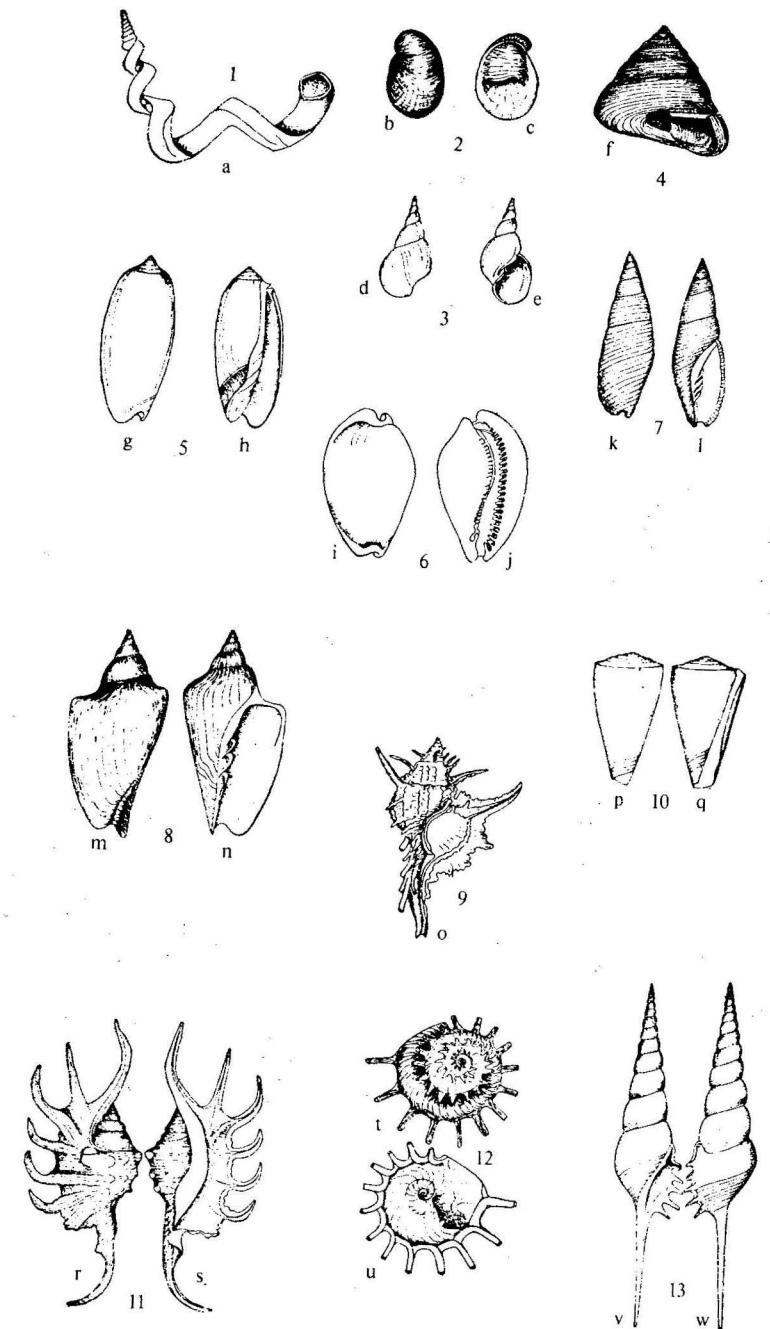


Fig. 12.12 Varios tipos de conchas de gasterópodos. Todos a la tercera parte del tamaño natural. (Según varios autores, en Shrock y Twenhöfel, 1953.)

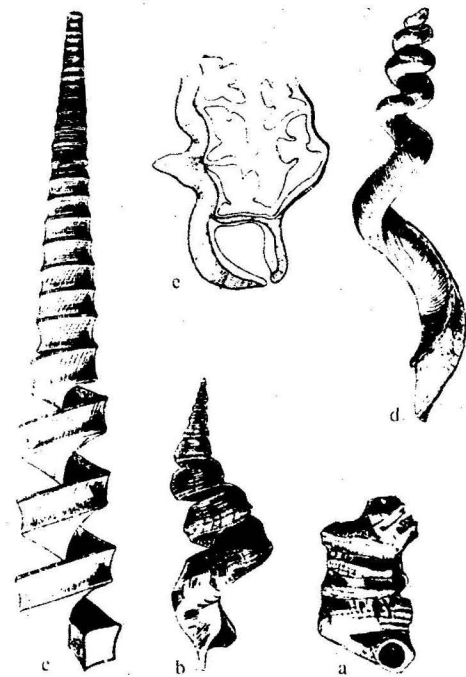


Fig. 12.13 Conchas irregulares: a) *Vermutus intertus* Lamarck, Neogeno; b) *Vermicularia spireta* Phillips, Reciente; c) *Nerinella libanotica* Delpy, Cretácico inferior. Reconstrucción; d) *Siliquaria sulcata* DeFrance, Eoceno; e) *Nerinea scalinansis* d'Orbigny, Jurásico Superior. (Según Roger, 1952.)

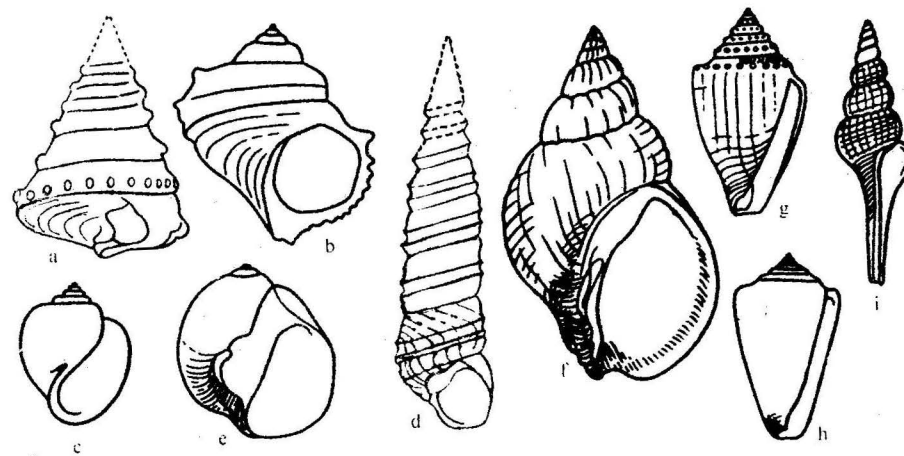


Fig. 12.14 Varias formas de conchas de gasterópodos: a) concha cónica irregular (*Tectus crenularis*, Eoceno); b, c) concha turbinata, b) *Turbo* sp. del Plioceno. c) *Crommium willemeti* del Eoceno; d) concha turriculada (*Turritella duplicata*, Reciente); e) concha ovoidea (*Polinicos mamilla*, Reciente); f) concha bucciniforme (*Buccinum undulatum*, Reciente); g) concha bicónica (*Conus calvimontensis*, Eoceno); h) concha obcónica (*Conus ponderosus*, Mioceno); i) concha fusiforme (*Fusinus porrectus*, Eoceno). (Según Davies, de Spinar, 1960.)

En muchos casos, el peristoma es de bordes simples no reforzados (fig. 12.12 A, H), pero en otros se presenta muy reforzado por materia calcárea, presentando *estrias* (fig. 12.12 I), y en otros casos *salientes* o *espinas* (fig. 12.12 O, S, V) en el labio externo, mientras que en el interno este reforzamiento se presenta en forma de *estrias* o *pliegues* (fig. 12.8 10, fig. 12.12 H, J, L).

Elementos esculturales de la superficie externa de la concha

Los elementos esculturales pueden ser divididos, según su forma, en *circulares* (tubérculos, hoyuelos, etc.) y *prolongados* (costillas, estrias, y otros). También, desde otro punto de vista, pueden ser divididos en *sobresalientes*, es decir, que sobresalen de la superficie de la concha (costillas, tubérculos y espinas) y *ahondados* en la superficie de la concha (estrias y hoyuelos). A los elementos prolongados también se les designa como *axiales* cuando cruzan transversalmente las vueltas (de sutura a sutura) y corren paralelamente al eje de la concha (fig. 12.8 3, 20). Cuando corren paralelamente a las suturas se les llama *espirales* (fig. 12.8, 21 y 22), que son elementos más gruesos, y las *quillas* o *crestas* (fig. 12.8 5, 26). También pertenecen a este grupo las *várices* (fig. 12.8 4) que son como crestas que marcan períodos de interrupciones en el crecimiento de la concha, y que fueron peristomas reforzados durante el crecimiento.

Entre los elementos ahondados, y al mismo tiempo prolongados, tenemos las *líneas* o *estrias* (fig. 12.8 27) que son generalmente finas.

A los elementos circulares y sobresalientes pertenecen los *tubérculos* (fig. 12.14 a, g), las *espinas* (fig. 12.8 23) que son muy sobresalientes, y los *nódulos* (fig. 12.8 7), que son grandes y poco prolongados. Entre los elementos circulares y ahondados tenemos los hoyuelos y las puntadas (fig. 12.8 2).

En muchos gasterópodos se observa la presencia de una especie de tapa para cerrar la abertura de la concha cuando el animal está dentro de ella. Esta estructura se denomina *opérculo* (fig. 12.15 a) y se encuentran en la parte posterior del pie (fig. 12.1 C, op).

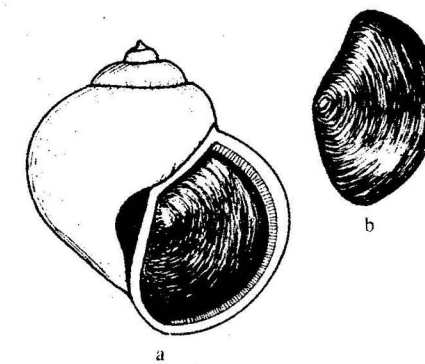


Fig. 12.15 Opérculo excéntrico en la posición *in situ*: a) cerrando la abertura de la concha. b) aislado. (Según Shrock y Twenhofel, de Spinar, 1960.)

12.8 Sistemática

La sistemática de los gasterópodos está basada exclusivamente en las partes blandas del cuerpo y no en los caracteres de la concha. Los caracteres más im-

portantes se manifiestan en la torsión completa con los diferentes grados de des-torcedura que afectan la posición de las branquias y de otros órganos (si los cordones nerviosos están cruzados o no y otros). Para realizar la división en grupos individuales se toma como criterio la estructura de los órganos respiratorios (branquias o pulmón), la forma de la rádula, la forma del pie, etcétera.

Según los caracteres anteriores, la clase *Gastropoda* (Cámbrico-Reciente) se divide en tres subclases: *Prosobranchia* (Cámbrico-Reciente), *Opisthobranchia* (Devónico, Carbonífero-Reciente) y *Pulmonata* (Carbonífero?, Jurásico-Reciente).

Los gasterópodos que pertenecen a la subclase *Prosobranchia*, es decir, los prosobranquios, presentan torsión completa (180°) durante toda la vida del individuo, y por eso las branquias están situadas en la parte anterior y los cordones nerviosos están cruzados (fig. 12.7). Poseen los sexos separados (dioicos), y la concha, por lo general, está bien desarrollada, y falta solo en casos excepcionales. Casi siempre poseen opérculo. Los prosobranquios forman la mayor subclase dentro de los gasterópodos, de modo que casi todos los representantes marinos fósiles les pertenecen a este grupo. Los prosobranquios son marinos en su mayoría; solamente algunos son de agua dulce, y en casos excepcionales, terrestres. A continuación se explican algunos géneros importantes de esta subclase.

Diodora Gray, 1821 (Cretácico-Reciente). La concha es pateliforme con costillas radiales y concéntricas. La perforación central en el vértice es más o menos alargada y en el interior está bordeada por un cayo que se encuentra truncado en la parte posterior. Se han encontrado diodoras en el Terciario del Caribe. Del Cuaternario de Cuba se conoce *D. cayennensis* (Lamarck), la cual junto con *D. listeri* d'Orbigni y *D. minuta* Lamarck, abundan en los mares cubanos actuales (fig. 12.16).

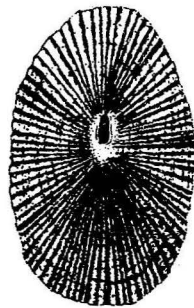


Fig. 12.16 *Diodora tenebrosa veatchi* Harris et Palmer. Louisiana EE.UU., aumentado x4. (Según Moore, 1952.)

Fissurella Bruguiere, 1789 (Oligoceno-Reciente). La concha es pateliforme comúnmente, con costillas radiales. Posee una perforación en el vértice, de forma circular u ovalada, bordeada en su interior por un cayo no truncado. En los mares actuales de Cuba abundan *F. barbadensis* (Gmelin) y *F. nodosa* (Born) (fig. 12.11 b).

Patella Linnaeus, 1758 (Cretácico-Reciente). La concha es pateliforme típica, con costillas radiales y sin perforación en el vértice (fig. 12.10).

Cerithium Bruguiere, 1789 (Cretácico-Reciente). La concha es turriculada, es decir, posee una espira muy alta con muchas vueltas redondeadas o angulares. La escultura está formada por costillas con tubérculos ordenados en filas espirales. El canal sifonal está bien desarrollado, mientras el canal anal por lo general también se manifiesta bien. Del Cuaternario de Cuba se conocen *C. stratum* Born y *C. literatum* Born, que junto a otras especies de este género viven en los mares recientes de Cuba (fig. 12.17).

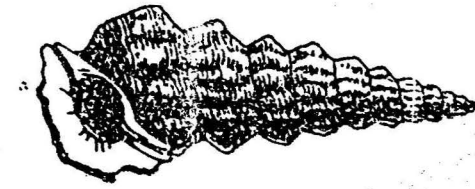


Fig. 12.17 *Cerithium nudulosum*. Bruguiere. Mar Caribe, Reciente. Tres cuartos del tamaño natural. (Según Moore, 1952.)

Turritella Lamarck, 1799 (Oligoceno-Reciente). La concha es turriculada, alargada, con muchas vueltas planas o ligeramente abovedadas y con el peristoma sinuoso o circular. Las vueltas tienen una predominante escultura espiral. Del Mioceno de Cuba se conoce *T. altilira*. En los mares recientes de Cuba viven *T. exoleta* Linnaeus y *T. variegata* Linnaeus (fig. 12.18).

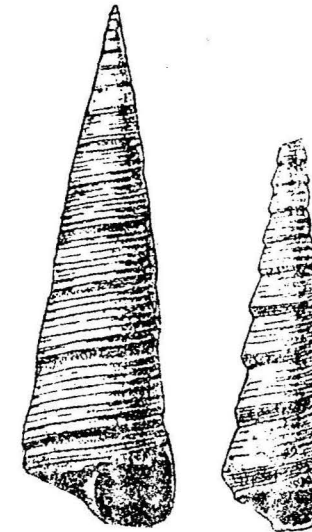


Fig. 12.18 Dos especies de *Turritella* *T. Arenicola* (Conrad) (izquierda) y *T. clevelandia* (Harris) (derecha), aumentado x2. (Según Moore, 1952.)

Strombus Linnaeus, 1758 (Eoceno-Reciente). La concha tiene el labio externo generalmente engrosado y extendido, y presenta una muesca redondeada cerca de la base del canal sifonal. Se conocen restos de este género del Mioceno y el Plioceno cubanos. De sedimentos cuaternarios cubanos se conocen *S. gigas* Linnaeus, *S. pugilis* Linnaeus, y *S. raninus* Gmelin, los cuales se hallan junto a otras especies abundantes también en los mares recientes de Cuba (fig. 12.19).

Cypraea Linnaeus, 1758 (Mioceno-Reciente). La concha en la parte inicial es espiral y la última vuelta cubre toda la espira. La abertura tiene forma de una hendidura larga y delgada, con los dos labios dentados. La superficie de la concha es lisa. De los mares recientes de Cuba se conocen *C. cinerea* Gmelin y *C. zebra* Linnaeus (fig. 12.12 i,j).

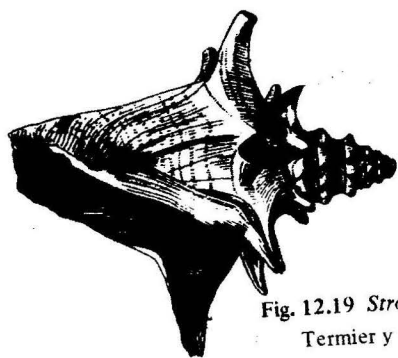


Fig. 12.19 *Strombus gigas* Linnaeus. Reciente. Disminuido. (Según Termier y Termier, 1952.)

Cassis Scopoli, 1777 (Eoceno-Reciente). La concha tiene una espira muy baja, con várices a intervalos regulares. En las vueltas presenta nódulos en tres o más hileras. La abertura tiene el labio externo grueso con once pliegues dentiformes internos, los cuales existen también en el labio interno. El canal sifonal es corto y fuertemente curvado. En los mares recientes de Cuba abundan *C. tuberosa* (Linnaeus) y *C. flammula* (Linnaeus) y con menos frecuencia *C. madagascariensis* (fig. 12.20).

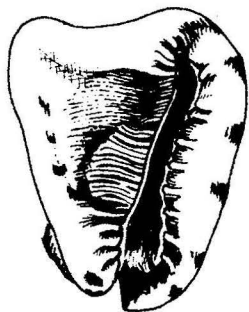


Fig. 12.20 *Cassis tuberosa* Linnaeus Reciente, de Cuba. Tamaño natural.

Murex Linnaeus, 1758 (Paleoceno-Reciente). Espira con muchas várices provistas de espinas más o menos largas, por lo general algo curvadas y a veces acanaladas. El canal sifonal es largo y estrecho; muchas veces también con espinas. Entre las várices hay costillas espirales y axiales. Se conoce en Cuba desde el Mioceno. En los mares recientes es frecuente *M. pomum* Gmelin, siendo otras especies menos abundantes (fig. 12.12 o).

Oliva Martyn, 1876 (Eoceno-Reciente). La concha es lisa con vueltas apretadas lateralmente (fig. 12.12 g, h). La parte basal del labio interno presenta estrías espirales. Del Cuaternario de Cuba se conoce *O. reticularis* Lamarck, la cual está presente también en los mares recientes de Cuba.

Connus Linnaeus, 1758 (Eoceno-Reciente). La espira es muy baja, las vueltas están muy comprimidas lateralmente, y la abertura es casi hendedural (fig. 12.12 p, q). Oblicuas al eje de la concha, generalmente hay numerosas costillas espirales que a veces tienen hileras de tubérculos pequeños. Del Mioceno de Cuba se conoce *C. cf. angulus*. En los depósitos cuaternarios cubanos se halla *C. verrucosus* Hwass, que junto con otras especies (*C. mus* Hwass, *C. regius* Gmelin y otras), viven también en los mares recientes de Cuba.

Los miembros de la subclase *Opisthobranchia*, los opisthobranchios, son gasterópodos que presentan torsión completa solamente durante el estadio larval, pues más tarde, durante la ontogénesis, se produce destorsión. Por esa razón, los opisthobranchios maduros presentan una sola branquia colocada en el lado derecho del cuerpo y los cordones nerviosos no están cruzados. No tienen los sexos separados (monoicos). Comúnmente la concha está reducida y en muchas ocasiones falta por completo. Por lo general, carecen de opérculo (fig. 12.7 y 12.6 d, e, f).

Los opisthobranchios primitivos presentan muchos rasgos característicos de los prosobranchios, principalmente durante el desarrollo ontogenético, por lo que suponemos que son descendientes de los prosobranchios, que forman una rama filogenética en la cual la concha tiende a reducirse (desaparece por completo en algunos casos) y disminuye secundariamente la torsión.

Solamente poseen opérculo durante el desarrollo ontogenético temprano, pues en la madurez generalmente falta. Algunos representantes carecen de branquias y respiran por la superficie externa del manto. Todos los opisthobranchios son marinos.

Bulla Linnaeus, 1758 (Jurásico-Reciente). La concha es globosa con una profunda perforación apical. En el labio interno se encuentra un engrosamiento relativamente fuerte (fig. 12.21). Cerca de ambos extremos de la concha posee estrías radiales finas. Del cuaternario de Cuba se conoce *B. occidentalis* Adams, la cual junto a *B. striata* Bruguiere abundan en los mares recientes de Cuba.

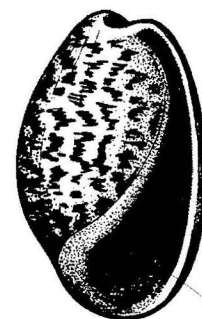


Fig. 12.21 *Bulla occidentalis* Adams. Reciente, de Cuba. Tamaño natural.

Dentro de los opisthobranchios se encuentra el orden *Pteropoda* (Eoceno-Reciente) los denominados pterópodos, que son formas pelágicas en las cuales es difícil distinguir la cabeza. Los lados del pie tienen forma de aleta (fig. 12.4). Solamente algunos presentan conchas internas y delgadas, compuestas por carbonato de calcio o por sustancias orgánicas. Sus conchas son abundantes en el reciente de Cuba, género *Cavolina* (fig. 12.22) y género *Creseis* (fig. 12.23).

Por último tenemos la subclase *Pulmonata*, los pulmonados. Presentan destorsión secundaria; no poseen branquias en la cavidad del manto puesto que en ella se encuentra un pulmón para la respiración aérea. En la cabeza tienen uno o dos pares de tentáculos con un par de ojos en la punta o en la base de estos tentáculos. Siempre presentan los sexos unidos, es decir, son monoicos, y carecen de opérculo, con excepción de una sola familia.

Los pulmonados comprenden la mayor parte de los gasterópodos terrestres (caracoles de agua dulce). No son marinos, aunque abundan en las aguas salobres y también en las costas sobre el nivel del mar. Su origen filogenético no está esclarecido aún. A continuación se estudian algunos géneros.

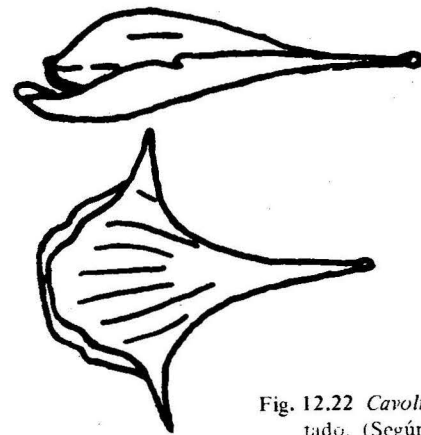


Fig. 12.22 *Cavolina trispinosa* Lesueur, Reciente, Atlántico, aumentado. (Según Abbott, 1954.)

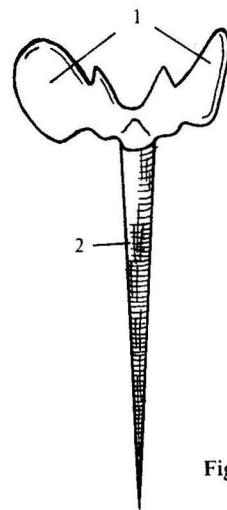


Fig. 12.23 *Creseis acicula* Rang, Reciente: 1) parapodia; 2) concha. (Según Moore, de Spinar, 1960.)

Caracolus Monfort, 1812 (Cuaternario-Reciente). La concha es lenticular, casi lisa, presentando en la última vuelta un borde agudo en forma de quilla (fig. 12.24 a). La abertura es subtriangular, oblicua, con un labio grueso que se extiende sobre el ombligo cubriéndolo casi por completo. En las provincias orientales de Cuba abundan *C. sagemon* Beck.

Cerion (Cuaternario-Reciente). La concha tiene forma variada, desde turriculada hasta cilindriforme, con muchas vueltas y numerosas costillas axiales. Viven en gran cantidad en las costas cubanas (fig. 12.25 c).

Liguus (Cuaternario-Reciente). La concha es cónica, de superficie lisa, por lo general bien coloreada con cintas espirales (fig. 12.25 b). La abertura es simple. Se halla en gran cantidad en toda Cuba, siendo la especie *L. fasciatus* la más frecuente.

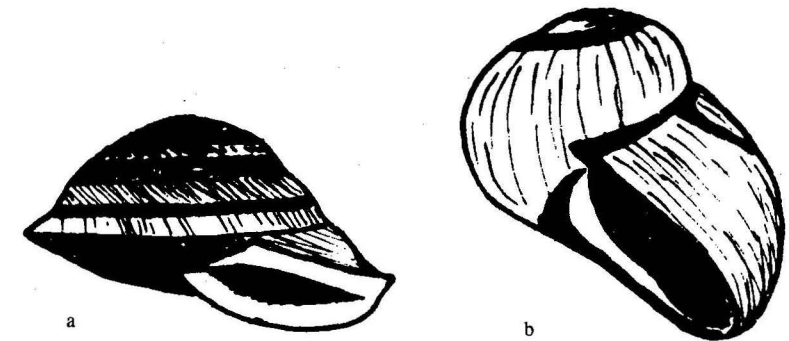


Fig. 12.24 a) *Caracolus sagemon* Beck, Reciente, Cuba. Tamaño natural; b) *Polimita picta* (Bora), Reciente, Cuba, tamaño natural.

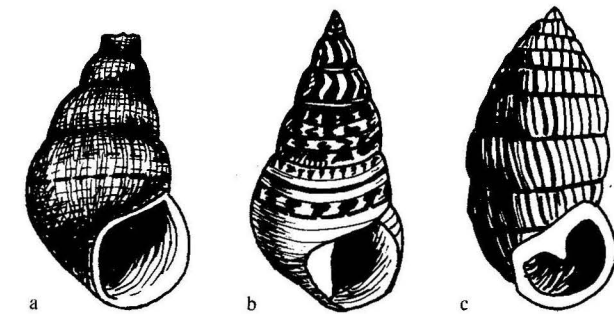


Fig. 12.25 a) *Chandropoma solidulum banesense* Aguayo, Reciente, Cuba, aumentado x4; b) *Liguus fasciatus austinianus* Guitart, Reciente, Cuba. Tamaño natural; c) *Cerion ceiba* Clench, Reciente, Cuba, aumentado x2,5.

Polymita Beck, 1837 (Terciario-Reciente). La concha es subglobosa, de colores brillantes, delgada, pero sólida e imperforada (fig. 12.24 b). Presenta generalmente cuatro vueltas y la abertura es grande, redondeada, con el peristoma simple. La especie más conocida es *P. Picta* (Born).

12.9 Clase Bivalvia (Cámbrico-Reciente)

Son moluscos con la concha formada por dos valvas laterales que están unidas por un ligamento flexible y que se cierran mediante dos (o uno) músculos aductores. El cuerpo blando se encuentra entre las valvas y está rodeado por el manto, que en sus partes marginales se fija a la concha. Sin cabeza ni rádula, poseen una boca con palpos labiales carnosos. A ambos lados del pie musculoso hay un par de branquias.

El cuerpo de los bivalvos (cuerpo blando y concha) posee simetría bilateral, simetría que se pierde posteriormente en algunos grupos por el modo de vida fijo

o sedentario. Los músculos aductores que cierran las valvas son originalmente dos, aunque en algunos grupos uno de ellos disminuye, llegando incluso a desaparecer por completo. Cuando la concha está cerrada, todas las partes blandas, por lo general, quedan cubiertas por ella. La concha está constituida por carbonato de calcio (calcita o aragonito) y de material orgánico (conchiolina).

Todos los bivalvos son animales acuáticos, pero la mayoría viven más o menos enterrados, fijos o cementados al substrato. Cavan en la arena o en el barro; algunos también perforan en rocas sólidas o en maderas (fig. 12.26). Muchos viven fijos durante su vida (con excepción del estadio larval).

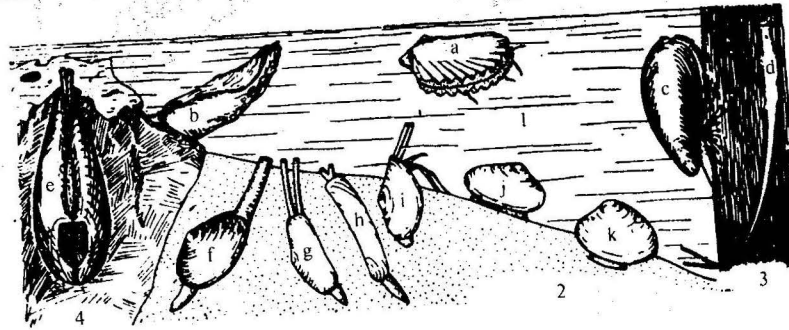


Fig. 12.26 Posición de algunos bivalvos marinos durante la vida. Reducidos, pero no a la misma escala: 1) agua de mar; 2) arena o barro; 3) madera; 4) roca; a) Pecten; b) Ostrea; c) Mytilus; d) Teredo; e) Pholas; f) Mya; g) Tagelus; h) Ensis; i) Yoldia; j) Nucula; k) Venus.

Los bivalvos están distribuidos ampliamente en los mares, desde la zona supralitoral hasta las profundidades máximas del océano; son más abundantes en los mares tropicales, aunque también existen en los mares polares. Habitan las aguas salobres, y existen tres familias de aguas dulces. Desde el Paleozoico están ampliamente distribuidos y sus restos pertenecen a los fósiles más abundantes. Muchos grupos de bivalvos son importantes fósiles índices.

12.10 Descripción del organismo vivo

El cuerpo blando de un bivalvo (fig. 12.27 b) está rodeado por una concha constituida por dos valvas. El cuerpo está formado por una masa visceral mediana y dorsal, fijada por su superficie dorsal a la parte interna de las valvas, un pie musculoso situado debajo de la masa visceral, las branquias a ambos lados del pie, y el manto, que rodea las partes blandas y se adhiere a la superficie interna de las valvas.

La masa visceral contiene varios órganos y es característico que la cabeza falte, por lo que faltan también los órganos sensitivos que están en la cabeza de otros moluscos (ojos, tentáculos, etc.). El sistema digestivo empieza por la boca situada en la parte anterior del cuerpo, luego tiene un esófago corto que comunica con el estómago y con el intestino enrollado en varios lazos. El recto atraviesa el corazón y desemboca por el ano en un sifón anal.

El sistema respiratorio está formado por branquias que se encuentran a ambos lados del pie en la cavidad branquial (derecha e izquierda). El movimiento del agua en la cavidad branquial se realiza por el movimiento de cilios que cubren toda la

superficie de las branquias, de modo que el agua fresca con el oxígeno entre por el sifón branquial que está debajo de las branquias, las baña y las atraviesa, saliendo por el sifón anal. Las branquias sirven también como un aparato para la captación del alimento, el cual, en casi todos los bivalvos, está formado por organismos microscópicos que son llevados a la cavidad branquial por la corriente de agua, se enganchan en las branquias y son transportados hacia la boca por un surco especial denominado surco alimentario.

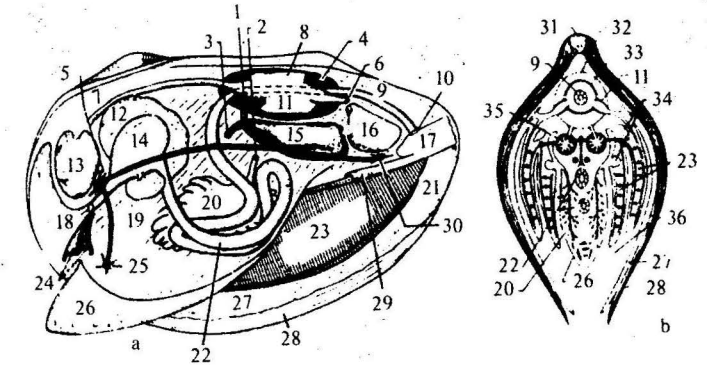


Fig. 12.27 Organización interna de la almeja de agua dulce, *Anodonta* sp.: a) vista después de levantar la concha, con el manto y las branquias del lado izquierdo; b) sección transversal a través de la región del corazón, ambas vistas esquemáticas: 1) abertura renopericárdica; 2) poro genital; 3) poro renal; 4) pericardio; 5) ganglio cerebral; 6) aorta posterior; 7) aorta anterior; 8) ventrículo; 9) recto; 10) ano; 11) aurícula; 12) hígado; 13) aductor anterior; 14) estómago; 15) riñón; 16) aductor posterior; 17) sifón anal; 18) boca; 19) músculo pedial; 20) gónada; 21) sifón branquial; 22) intestino; 23) branquias derechas; 24) palpos; 25) ganglios pedial; 26) pie; 27) manto; 28) concha; 29) cámara suprabranquial; 30) ganglio visceral; 31) ligamento superior; 33) pericardio; 34) ventrículo; 35) cámaras suprabranquiales; 36) riñón. (Según Storer y Usinger, 1960.)

El sistema nervioso está formado por tres pares de ganglios: el pleural junto al esófago, el pedial y el visceral. Los órganos reproductores son siempre dos gónadas de ambos sexos, los que por lo general están separados.

Los músculos de los bivalvos se fijan a la superficie interna de las valvas, en la cual dejan huellas de su inserción. Los músculos más importantes son los aductores que cierran la concha, los músculos paleales, y los músculos del pie.

Los músculos aductores son los mayores y cierran las valvas. Son originalmente dos, anterior y posterior (fig. 12.27 a) que se fijan a las valvas en lugares opuestos. Las inserciones de estos músculos son, por lo general, de forma subcircular u ovalada (fig. 12.28 a). A los bivalvos que presentan dos inserciones musculares se les denomina dimiarios (fig. 12.29 a y b). A las formas dimiarias en las cuales las inserciones de los músculos aductores son más o menos del mismo tamaño se les llama isomiarios (fig. 12.29 a). Cuando las impresiones no tienen el mismo tamaño (siempre se reduce el músculo aductor anterior), estas formas dimiarias reciben el nombre de anisomiarias o heteromiarias (fig. 12.29 b). En los casos en que la reducción del aductor anterior es completa, se originan las formas monomiarias (fig. 12.29 c) en las cuales está presente solamente el músculo aductor posterior.

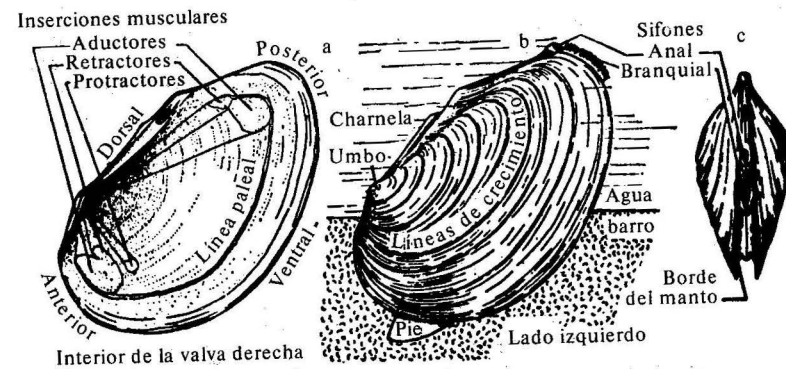


Fig. 12.28 Morfología de la concha y rasgos externos de la almeja de agua dulce. *Anodonta sp.* Líneas radiales desde el umbo que indican la situación de las inserciones musculares a medida que la concha crece. (Según Storer y Usinger, 1961.)

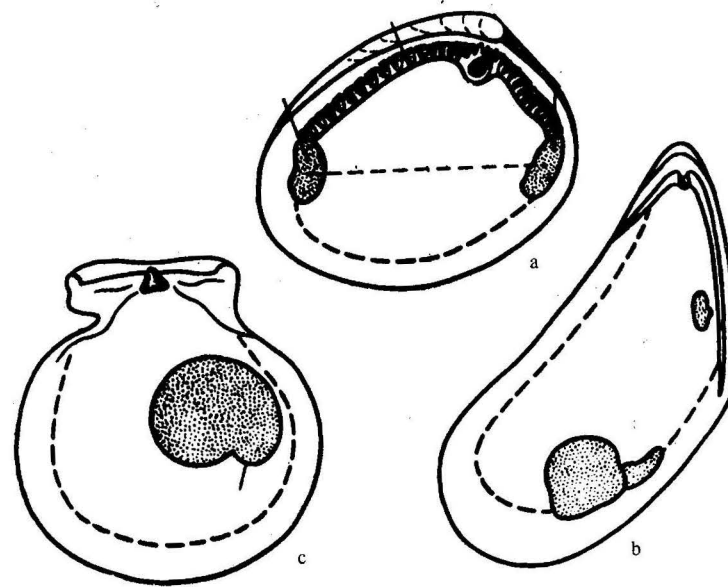


Fig. 12.29 Varios tipos de inserciones musculares: a) *Nucula sp.*, concha isomiaria; b) *Mytilus sp.*, concha anisomiaria; c) *Pecten sp.*, concha monomiaria. (Según Turner de Spinar, 1960.)

Los músculos presentes en el manto son los llamados *músculos paleales*. Son pequeños, numerosos y están generalmente concentrados cerca de la periferia del manto adherido a la concha. Sus inserciones forman en la superficie interna las valvas una impresión alargada denominada *línea paleal* (fig. 12.28).

Los principales músculos del pie son los *retractores*, para mantener el pie dentro de la concha, y el *protractor* que contribuye a la extensión del pie.

El algunos bivalvos, en la parte posterior del pie aparece una glándula especial que secreta una sustancia córnea que se endurece al hacer contacto con el agua, formando unas hebras ramificadas parecidas a raíces delgadas que se fijan a la superficie de la roca o madera. Estas raíces forman el denominado *biso*, que sale entre las valvas (fig. 12.26 c).

12.11 La concha

La concha de los bivalvos está constituida por dos valvas calcáreas, comúnmente convexas. Las valvas rodean el cuerpo blando formando un esqueleto externo, que le sirve de protección y a la vez permite la fijación de los músculos. Las dos valvas corresponden a los lados derecho e izquierdo de la concha, y están unidas por un *ligamento elástico*, además de estar articuladas por dientes proyectados desde el margen dorsal que engranan entre sí formando una *charnela*. Por último, tenemos que las valvas también están unidas por los músculos aductores.

La parte de las valvas que forman la charnela se denomina *borde dorsal* o *cardinal* (fig. 12.28). Las valvas se mueven entre sí según un eje imaginario, el cual se denomina *eje de la charnela* o *eje cardinal*. La parte libre de las valvas opuestas al borde dorsal es el *borde ventral*. El borde cercano a la boca del animal se llama *borde anterior*, y el borde cercano al ano es el *borde posterior* (fig. 12.28).

La línea según la cual se ponen en contacto las valvas es la *comisura*, que constituyen en general un solo plano coincidente con el plano de simetría bilateral. Cuando las valvas están cerradas, en muchos casos es posible observar algunas hendiduras en el margen de la comisura. Así, tenemos la *hendidura sifonal* en el borde posterior de la concha para la salida de los sifones, la *hendidura pedial* en la parte anteroventral para la salida del pie, y ocasionalmente en algunas formas también la *hendidura bisal*, por la cual salen las hebras bisales si se presentan.

La parte inicial de cada valva está generalmente hinchada, formando el *umbo* (fig. 12.28) que se encuentra ocasionalmente en la parte anterior cerca del borde dorsal. La superficie de cada valva entre los umbos y el borde dorsal es la *región cardinal*, la cual muchas veces está bien delimitada (fig. 12.30) y cubierta por líneas características en forma de chevron. Generalmente los umbos estrechan esta región y la dividen en una parte anterior denominada *lunula* (fig. 12.31 10) y en otra posterior más estrecha y alargada denominada *escutcheon* (fig. 12.31 11). En algunos grupos, en lugar de la lunula y el escutcheon, se forman unas especies de alas denominadas *aurículas* u *orejetas* (fig. 12.32).

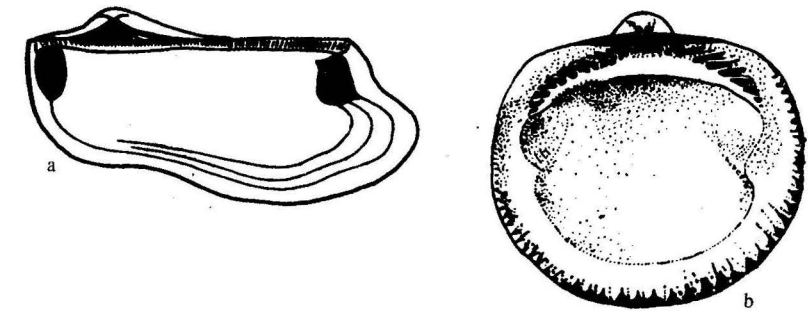


Fig. 12.30 Charnel toxodonta. a) *Arca noe* Linnaeus, Reciente; b) *Glycimeris glycimeris*, Reciente. (Según Spinar, 1960.)

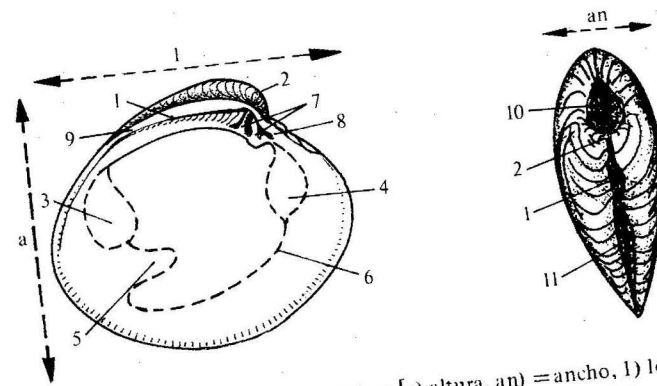


Fig. 12.31 Morfología de la concha de los bivalvos [a) altura, an) = ancho, l) longitud]: 1) ligamento; 2) umbo; 3) impresión del músculo aductor posterior; 4) impresión del músculo aductor anterior; 5) seno paleal; 6) línea paleal; 7) dientes cardinales; 8) diente lateral anterior; 9) diente lateral posterior; 10) lunula; 11) escutcheon. (Según Abbott, 1954.)

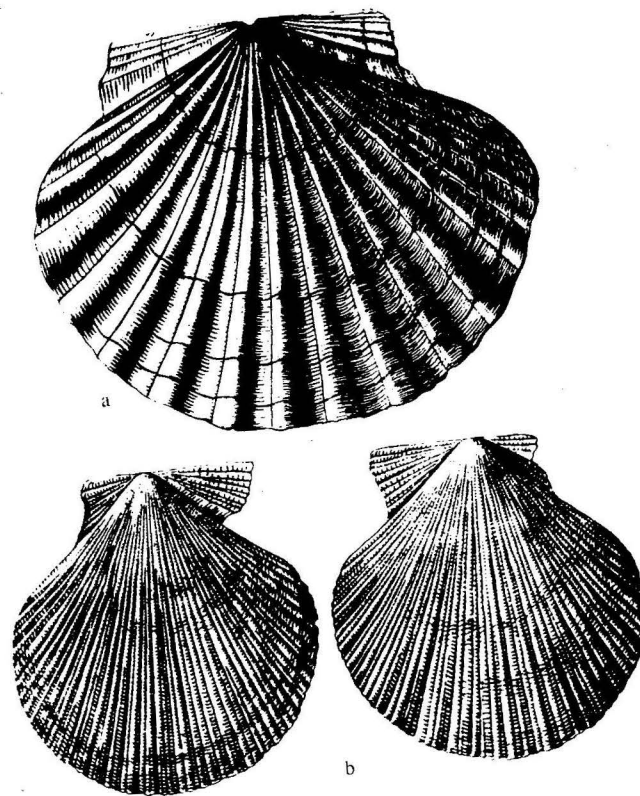


Fig. 12.32 a) *Pecten bendictus* Lamarck, Plioceno, Portugal; b) *Chlamys islandicus* (Müller). Reciente. Tres cuartos del tamaño natural. (Según Ruzicka, 1965.)

Forma general de la concha

En los bivalvos, hay ocasiones en que las dos valvas son simétricas, iguales en tamaño y en convexidad, lo que significa que la concha es *equivalva* (fig. 12.33 b, d, h). Si las partes anterior y posterior de la concha son simétricas o casi simétricas, las conchas se denominan *equilaterales* (figs. 12.34 l y 12.33 k).

La forma general de una concha puede ser *circular* (fig. 12.35), *subcircular* (fig. 12.34 12), *semicuadrada* (fig. 12.34 8), *ovalada* (fig. 12.36), *semiovalada* (fig. 12.34 13), *elíptica* (fig. 12.37) y *semielíptica* (fig. 12.38).

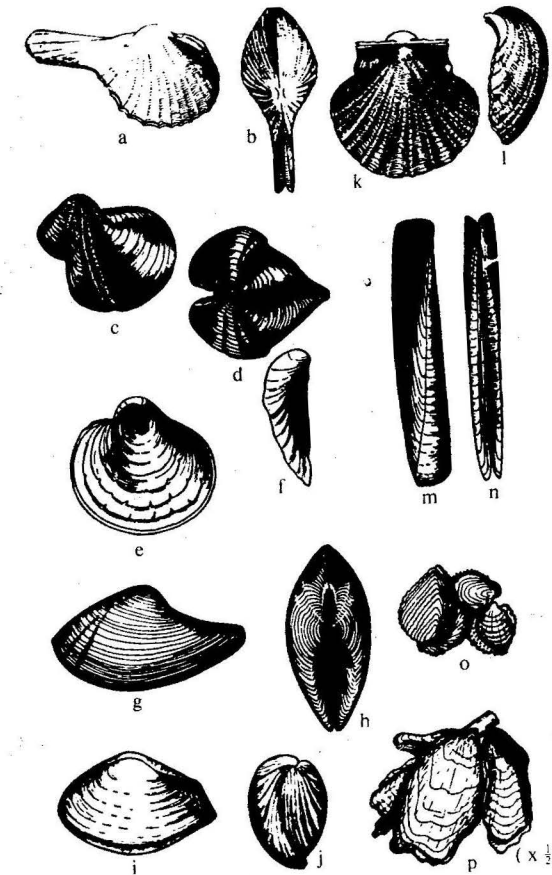


Fig. 12.33 a, b) *Cardiomys* sp. Vista derecha; c, d) *Xylophaga* sp., vista lateral y dorsal; e, f) *Anomia* sp. La valva izquierda está aplastada y presenta cerca del umbo una cavidad para el biso; g, h) *Nucula* sp. Valva izquierda (g) y vista dorsal (h); i, j) *Corbula* sp., bivalvo con la concha inequivalva. La valva derecha es mayor y en los bordes ventral, anterior y posterior sobrepasa a la valva izquierda k, l) *Pecten* sp. con una valva plana y otra convexa; m, n) *Ensis* sp. Valva izquierda (n) y vista dorsal (m); o) *Chama* sp.; p) *Ostrea* sp. Todas las figuras (con excepción de p) están a la mitad del tamaño natural. (Según Turner, de Shrock y Twenhofel, 1953.)

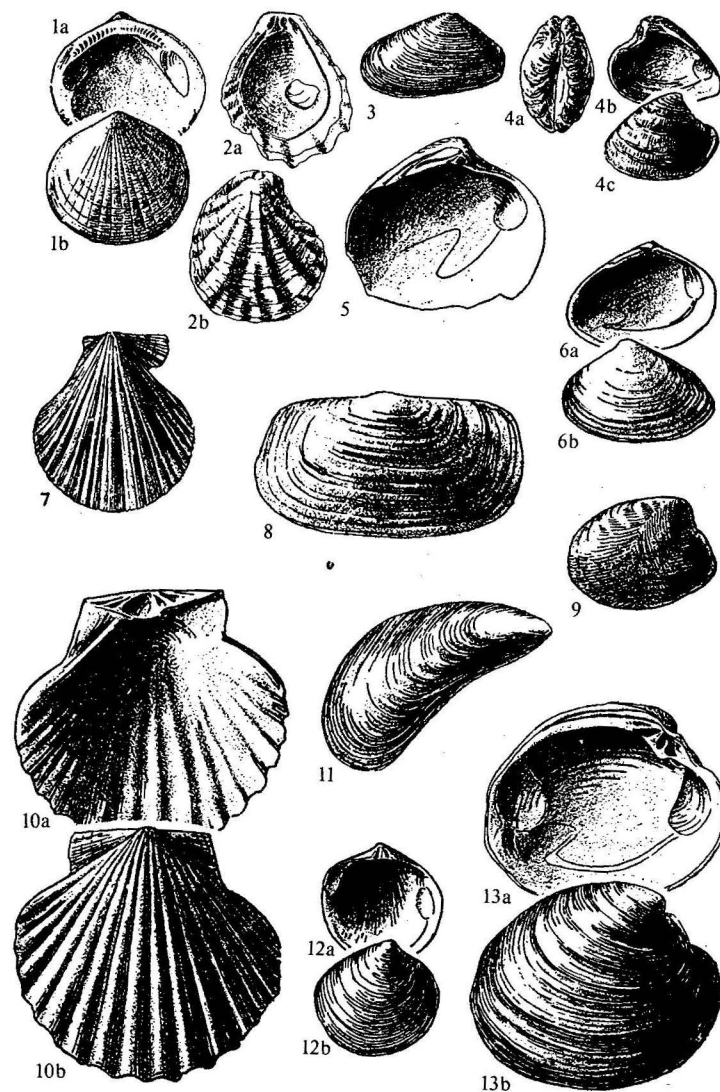


Fig. 12.34 1) *Glycimeris subovata* (Say). Mioceno, Florida, a la mitad del tamaño natural; 2) *Plicatula densata* Conrad. Mioceno, Florida, tamaño natural; 3) *Tellina declivis*. Conrad. Reciente, aumentado x2; 4) *Chione latirata* Conrad. Reciente, tamaño natural; 5) *Clematis inoceriformis* (Wagner). Reciente, a la mitad del tamaño natural; 6) *Mactra clathrodon* Lea. Reciente, tamaño natural; 7) *Pallium swifti nutteri* Arhold, Plioceno, California, a la mitad del tamaño natural; 8) *Panope generosa* Gould. Pleistoceno, California, a la mitad del tamaño natural; 9) *Acila gesttysburgensis* Reagen Mioceno, Washington, U.S.A. Tamaño natural; 10) *Lyropecten estrellanus* (Conrad). Plioceno California, a la mitad del tamaño natural; 11) *Mytilus conradinus* d' Orbigny. Reciente, tamaño natural; 13) *Mercenaria mercenaria* Linnaeus. Reciente tamaño natural. (Según Moore, 1952.)

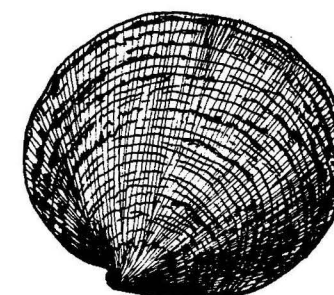


Fig. 12.35 *Codakia orbicularis* Linnaeus, Reciente, Mar Caribe, tamaño natural.

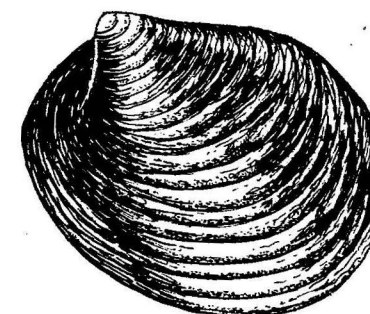


Fig. 12.36 *Antigona usteri* Gray, Reciente, Cuba, tamaño natural.

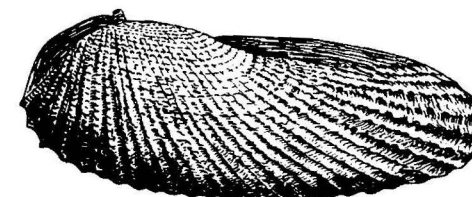


Fig. 12.37 *Barnea costata* Linnaeus. Reciente Atlántico, Florida.



Fig. 12.38 *Carbonicola tellinaria* Goldfuss, Carbonífero, Bélgica, tamaño natural. (Según Ruzicka, 1965.)

Existe también una nomenclatura independiente que se basa en los nombres de géneros típicos, así tenemos, por ejemplo, la concha *pectiniforme* (fig. 12.34 10), la concha *mitiliforme* (fig. 12.34 11), *ensiforme* (fig. 12.33 m, n), etcétera. Las conchas de los bivalvos adheridos por una valva al substrato, comúnmente son *inequivalvas* (fig. 12.39), lo que sucede solo raramente en las formas libres.

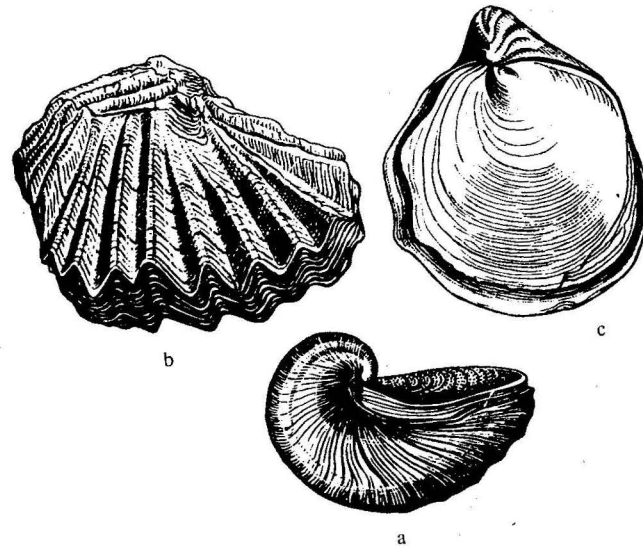


Fig. 12.39 a) *Gryphaea Liogryphaca arcuata* Lamarch, Jurásico Inferior, Austria, tamaño natural; b) *Lopha* sp., Jurásico. Alemania, tamaño natural; c) *Exogyra columba* Lamarck, Cenomaniano, Alemania, tamaño natural. (Según Ruzicka, 1965.)

Dimensiones de la concha

La *longitud* de la concha (fig. 12.40) es la distancia entre los puntos más alejados de los bordes anteriores y posteriores de una valva, paralela a la charnela. La *altura* es perpendicular a la longitud, y es la mayor distancia entre los puntos más alejados de los bordes dorsal y ventral, perpendicular al eje de la charnela. El *ancho* es la mayor distancia entre la superficie externa de las valvas, medida perpendicularmente al plano de simetría de la concha. El *espesor* de una valva en un punto es la distancia perpendicular entre las superficies externas e internas de la valva. Estas dimensiones se utilizan para las conchas normales, pues para los grupos con valvas modificadas (ostras, rudistas, etc.) se utilizan dimensiones especiales, definidas para cada grupo en particular.

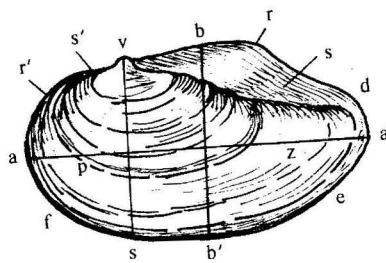


Fig. 12.40 Dimensiones de la concha de los bivalvos y nomenclatura de las partes marginales (*Anodonta* sp.): a-a') longitud; b-b') altura; d-e) borde posterior; e-f) borde ventral; p) parte anterior de la valva; r) ángulo del escutcheon; r') ángulo de la lúnula; s) escutcheon; s') lúnula; v) umbo; z) parte posterior de la valva. (Según Lozek, de Spinar, 1960.)

12.12 Ligamento

Es un órgano elástico importante que se encuentra en el borde dorsal de las valvas (fig. 12.41). Las une y continuamente las abre, actuando como un muelle

contra la actividad de los músculos aductores. Por eso, el ligamento tiene dos tareas, abrir las valvas y unir las en el borde dorsal. El ligamento está constituido por material orgánico (conchiolina) con mezcla de material calcáreo en sus partes internas.

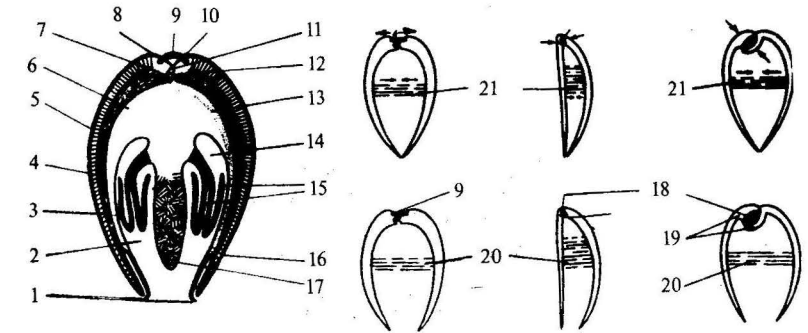


Fig. 12.41 Esquema del trabajo de los músculos y del ligamento o *resilium*, y morfología interior de la concha: 1) márgenes libres del manto; 2) cavidad branquial; 3) capa de nácar (hipostraco); 4) ostraco; 5) periostraco; 6) lóbulo izquierdo del manto; 7) fosilla; 8) umbo; 9) ligamento; 10) surco ligamentario; 11) línea de la charnela; 12) diente; 13) lóbulo derecho del manto; 14) cavidad branquial; 15) branquias; 16) línea paleal; 17) pie; 18) resilium; 19) chondrofor; 20) músculo libre; 21) músculo abductor. (Según Shrock y Twenhofel, de Spinar, 1960.)

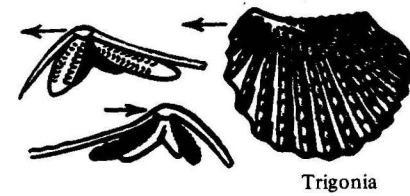
12.13 La charnela

El ligamento une las valvas en el borde dorsal y continuamente las abre, pero no puede asegurarlas contra los movimientos mutuos en la dirección anteroposterior, o sea, rotativos. Impedir estos movimientos y asegurar que las valvas siempre encajen con precisión es la función de la charnela, por eso el borde dorsal de las valvas es más grueso y presenta unas excrescencias especiales o *dientes*, los cuales encajan en *fosillas* de la valva opuesta.

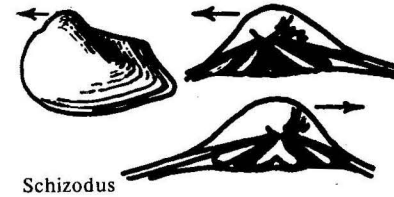
Los dientes de la charnela se distinguen en función de su posición frente al umbo, de modo que aquellos que están colocados justamente bajo el umbo son denominados *cardinales*, mientras que los situados en el borde dorsal, antes o detrás de los umbos, son los denominados *dientes laterales* (anteriores o posteriores, según su posición).

Según la forma y disposición de los dientes en la charnela, podemos distinguir varios tipos de ellas. Una de las más simples es la charnela *taxodonta* (fig. 12.30), constituida por numerosos, pequeños y cortos dientes rectos o en forma de chevrón, que ocupan en una hilera el borde dorsal en toda o casi toda su longitud. En algunos bivalvos faltan los dientes de la charnela, denominándosele *criptodonta* a este tipo de charnela sin dientes.

La charnela *actinodonta* aparece muy temprano en la historia de los bivalvos, caracterizándose por presentar los dientes dispuestos radialmente a partir del umbo; los dientes laterales, regularmente, son más largos. La charnela *esquizodonta* (fig. 12.42) presenta en la valva izquierda un diente central bifurcado, en forma de y invertida, con otros dientes en ambas valvas dispuestos radialmente a partir del umbo.



Trigonina



Schizodus



Myophoria

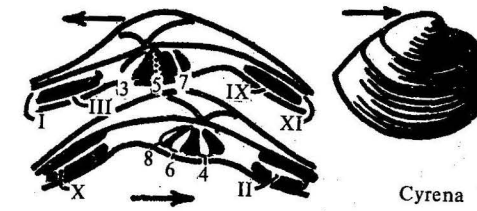


Unio

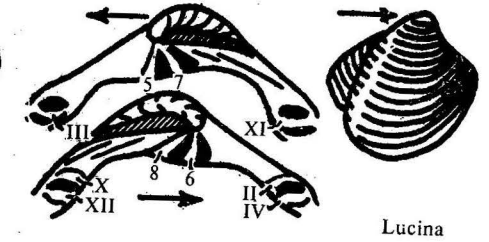
Fig. 12.42 Algunos bivalvos con la charnela esquizodonta. Los dientes son blancos y las fosillas son negras. Esquemático, sin escala. (Según Moore, 1952.)

La charnela *heterodonta* (fig. 12.43) presenta los dientes cardinales bien diferenciados de los laterales, faltando estos últimos en muchos casos. La charnela *isodonta* (fig. 12.44) presenta en cada valva dos dientes y dos fosillas simétricamente ubicadas en ambos lados de un agujero central denominado resiliífero. La charnela *disodonta* (fig. 12.45) está formada por pequeños dientes dispuestos cerca de los umbos. Por último, la charnela *pachyodonta* (fig. 12.46) está desarrollada en los bivalvos sedentarios de valvas gruesas, por eso los dientes son grandes y macizos.

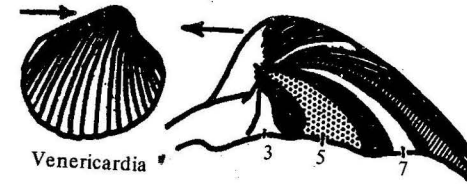
La sistemática basada solamente en el tipo de charnela creaba grupos artificiales, puesto que según el modo de vida existen conjuntos de bivalvos con el mismo tipo de charnela, pero de origen filogenético diferente. Por esa razón en la actualidad este índice se utiliza en conjunto con otros caracteres de la concha y no de forma exclusiva.



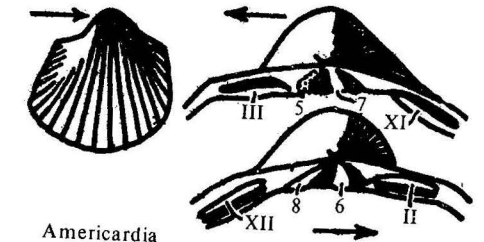
Cyrena



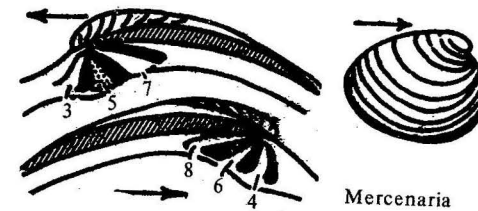
Lucina



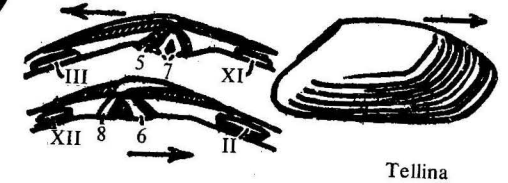
Venericardia



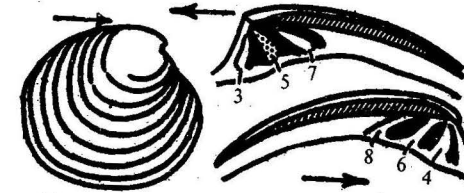
Americardia



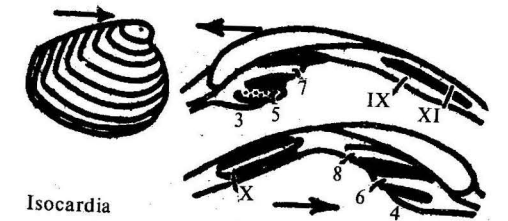
Mercenaria



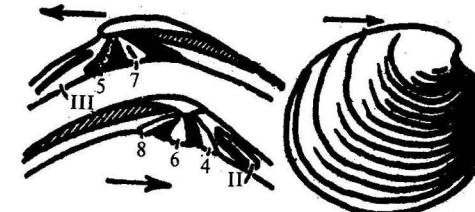
Tellina



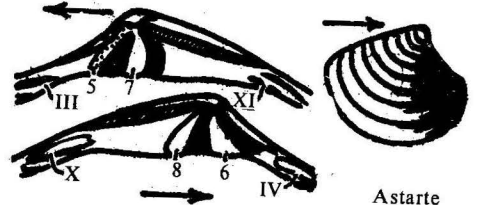
Dosinia



Isocardia



Cyprimeria



Astarte

Fig. 12.43 Algunos bivalvos con la charnela heterodonta. Los números arábigos designan los dientes cardinales, los números romanos designan los dientes laterales. Los dientes están representados en blanco y las fosillas, en negro. Esquemático, sin escala. (Según Moore, 1952.)

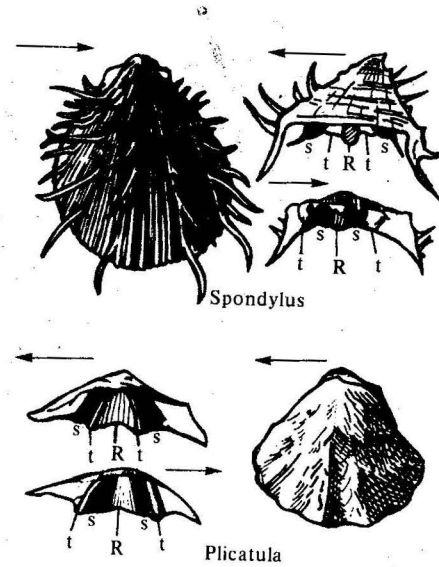


Fig. 12.44 Dos bivalvos con la charnela isodonta. Esquemático, sin escala: r) resilífero, s) fosilla, t) diente. (Según Moore, 1952.)

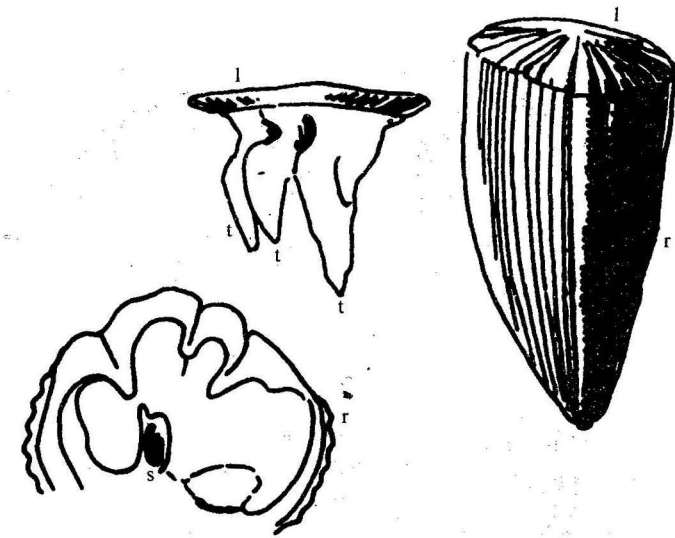


Fig. 12.46 *Hippurites gosaviensis* Douvillé, Cretácico Superior, Austria: t) diente; r) valva derecha; s) fosilla, l) valva izquierda. Un cuarto del tamaño natural. (Según Moore, 1952.)

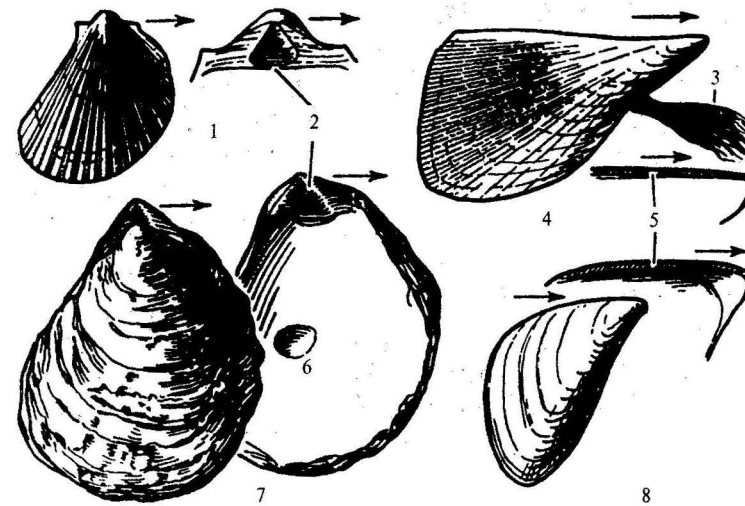


Fig. 12.45 Algunos bivalvos con la charnela disodonta. Esquemático, sin escala: 1) *Lima*, 2) área del ligamento; 3) biso; 4) *Atrina*; 5) ligamento; 6) impresión del aductor; 7) *Ostrea*; 8) *Dreissencia*. (Según Moore, 1952.)

12.14 Morfología de la superficie interna de las valvas

La superficie interna de las valvas es generalmente cóncava y lisa. Debajo del borde dorsal, cuando está provisto de dientes y fosillas (charnela) y del ligamento, se encuentra la *cavidad umbonal*, en la cual comúnmente existen pequeñas impresiones de músculos menos importantes del pie. Las impresiones de los músculos aductores (dos en las formas dimiarias y una en las monomiarias) se manifiestan como depresiones más o menos ahondadas y con la superficie más o menos tosca.

El borde del manto adherido a la superficie de la valva está reforzado por los músculos paleales, sus inserciones forman una línea que corre desde la impresión de un aductor a la otra. Esta es la *línea paleal* (fig. 12.47 pc) que por lo regular pasa paralela al borde ventral de la valva. En las formas que poseen sifones, el tubo sifonal sale por debajo de la impresión del músculo aductor posterior (fig. 12.27), por eso la línea paleal en este caso presenta una curvatura en la parte posterior para evitar el tubo sifonal denominado *seno paleal* (fig. 12.47 pz). La presencia del seno paleal en las formas fósiles revela un modo de vida sedentario del tipo enterrado, pues estas son las formas que presentan tubo sifonal largo.

En la cara interior del borde ventral, en algunos casos se presentan elementos de la escultura externa de la valva, formando una orilla dentada que sirve también para evitar los movimientos rotativos de las valvas.

En algunas ocasiones penetran objetos extraños en el manto, entre este y la superficie interna de las valvas, produciéndose entonces una secreción calcárea que cubre el objeto extraño formando una *perla* (la secreción es producida por el manto). Las perlas están formadas de nácar, por lo que durante la fosilización pierden su brillo porque se recristalizan.

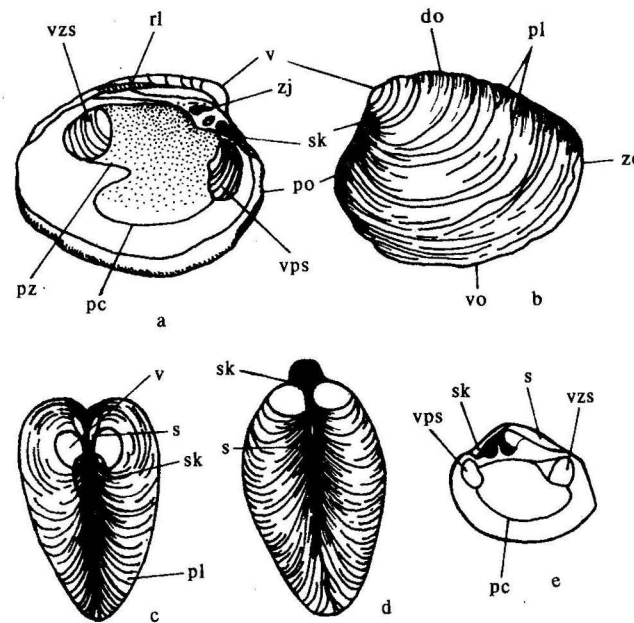


Fig. 12.47 Morfología de las valvas de los bivalvos [a-d] *Venus mercenaria*; e) *Crassatella ponderosa*: a) valva izquierda, lado interno; b) valva izquierda, superficie exterior; c) vista anterior de la concha completa; d) interior de la valva derecha en borde dorsal; e) línea paleal (pl) líneas de crecimiento, po) borde anterior, sk) lúnula, v) umbo; vps) inserción muscular anterior, vzs) inserción muscular posterior, vo) borde ventral; zj) fosillas, zo) borde posterior. (Según Shrock y Twenhofel y Davies, de Spinar, 1960.)

12.15 Elementos esculturales de la superficie externa de las valvas

Existen bivalvos en los cuales las conchas son lisas, pero la mayoría presentan en las valvas esculturales variadas. Estos elementos esculturales los podemos dividir en *sobresalientes* (costillas, tubérculos y espinas) y *ahondados* (estriás, surcos, hoyelos y otros). Otra división independiente se basa en la forma de estos elementos, clasificándolos en *circulares* (tubérculos, nódulos, etc.) y *prolongados* (costillas, surcos y otros). Los elementos prolongados, a su vez, se dividen según su orientación en la concha, en *radiales* si se dirigen desde los umbos hacia los bordes de las valvas, y *concéntricos* si corren más o menos paralelos a los bordes de las valvas.

Los elementos concéntricos más finos son las *líneas de crecimiento* (fig. 12.47 pl) que se limitan solo a la capa superficial de las valvas. De los elementos sobresalientes, los más importantes son las *costillas*, que pueden tener diferente grosor, y que pueden ser radiales (fig. 12.32) o concéntricas (fig. 12.48). En la superficie externa de las valvas, muchas veces en las costillas, o entre ellas, aparecen varios elementos circulares como tubérculos, hoyuelos, etcétera.

En algunos bivalvos encontramos también espinas de variada longitud (fig. 12.44).



Fig. 12.48 *Inoceramus labiatus* Sholothheim, Turoniano, Francia, tamaño natural. (Según Dechaseaux, 1952.)

Algunas veces, en las conchas de los bivalvos se forman unos bordes característicos denominados *carinas* (fig. 12.42), a los lados de los cuales la escultura es diferente.

Los colores se conservan solo en casos excepcionales en las valvas de los bivalvos, pues los compuestos colorantes están situados en las capas superiores de la concha y durante la fosilización migran hacia las capas más profundas.

12.16 Orientación de la concha

Orientar correctamente la concha, o sea, determinar en ella, sin presencia del cuerpo blando, las partes anteriores y posteriores (y según eso, las valvas izquierda y derecha) en algunos bivalvos es un poco difícil. No existe un método universal para esto, pero es posible hacerlo siguiendo las orientaciones siguientes:

- el seno paleal, cuando existe, siempre está en la parte posterior de la valva;
- en las formas claramente anisomírias, la mayor impresión muscular es casi siempre del músculo aductor posterior;
- en las formas manomírias, la impresión muscular siempre está situada más o menos posteriormente;
- si los umbos no están situados en el centro del borde dorsal de la valva, la parte menos larga es, por lo general, la anterior (hay raras excepciones);
- si uno de los extremos de la concha es afilado, generalmente es el extremo posterior;
- la hendidura bisal, si se presenta, siempre está colocada en la parte anterior de la concha.

12.17 Diferencias principales entre las conchas de los bivalvos y las de los braquiópodos

Las conchas de los bivalvos y de los braquiópodos, en algunos casos son muy similares. Para distinguirlas pueden utilizarse los siguientes criterios:

Bivalvia

- Valvas por lo general no equilaterales (en aspecto externo) o siempre no equilaterales (en aspecto interno).
- Concha por lo general equivalva.

Brachiopoda

- Valvas siempre equilaterales (en aspecto externo e interno).
- Concha siempre no inequivalva.

Bivalvia

- c) El plano de simetría bilateral está situado siempre entre las valvas, a lo largo de la charnela y de toda la comisura (a menos que esta simetría se pierda posteriormente).
- d) Las valvas son derecha e izquierda
- e) No hay abertura peduncular.
- f) Cuando presentan charnela, siempre hay dientes y fosillas en ambas valvas; además, esta en muchos casos es complicada.
- g) Las valvas son abiertas solo por el ligamento.

Brachiopoda

- c) El plano de simetría bilateral está situado a través de las valvas, a través de la charnela, y de todo el plano de comisura.
- d) Las valvas son ventral y dorsal.
- e) En la valva ventral hay una abertura peduncular (con excepción de las formas primitivas).
- f) La charnela, si se presenta, es sencilla, formada por dos dientes siempre en la valva ventral y dos fosillas en la valva dorsal.
- g) Las valvas son abiertas por los músculos, pues no existe el ligamento.

12.18 Sistemática

La sistemática de los bivalvos se basa en los caracteres del cuerpo blando y en los de la concha. La sistemática basada solo en caracteres de la concha crea grupos artificiales, pues muchos de estos caracteres (tipo de charnela, impresiones musculares, etc.), dependen del modo de vida del animal y no tienen valor filogenético.

Se puede afirmar que esta sistemática no se encuentra en un estado definitivo; es una síntesis de todos los conocimientos de biología y de paleontología. Los caracteres más utilizados son la constitución de la pared de la concha, el tipo de branquias, el tipo de charnela, el tipo de ligamento, la disposición de los músculos aductores, y otros. A continuación se explican algunos géneros importantes.

Arca Linnaeus, 1758 (Jurásico-Reciente). La concha es prolongada, desde subtrapezoidal hasta rectangular, con la parte posterior ensanchada (fig. 12.49). La hendidura bisal está bien desarrollada y la charnela taxodonta es típica. Presenta costillas radiales en su superficie. En los mares recientes de Cuba abundan *A. zebra* Swainson y *A. imbricata* Brugiere.

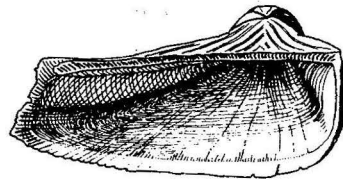


Fig. 12.49 *Arca noe* Linnaeus, Reciente, Sicilia, tamaño natural. (Según Dechaseaux, 1952.)

Glycymeris de Costa, 1778 (Cretácico-Reciente). La concha es subcircular, sin biso. La región cardinal presenta varios surcos en forma de chevrón; tiene charnela taxodonta. En los mares recientes de Cuba viven *G. decusata* (Linnaeus) y *G. pectinata* Gmelin (fig. 12.30 b).

Mytilus Linnaeus, 1758 (Jurásico-Reciente). La concha es mitiliforme, con el extremo anterior en forma de vértice (fig. 12.34 11). La charnela es disodonta y la superficie de la concha es lisa, observándose solo las líneas de crecimiento.

Inoceramus Sowerby, 1814 (Jurásico-Cretácico). Es una forma no equivalva, con la valva izquierda más convexa que la derecha (fig. 12.48). Sólo presenta la aurícula posterior; falta la anterior. No posee dientes en la charnela y la escultura está representada por costillas concéntricas bastante bien expresadas. Varias especies de este género son importantes fósiles guías, sobre todo en el Cretácico. *I. labiatus* (Schlotheim) caracteriza al Turoniano-Inferior, e *I. lamarcki* es típica para el Turoniano Superior.

Chlamys Röding, 1798 (Triásico-Reciente). La concha es pectiniforme con ambas valvas convexas. Hay una gruesa muesca bisal debajo de la aurícula anterior de la valva derecha (fig. 13.32 b). La escultura superficial está caracterizada por costillas radiales bien expresadas. En Cuba se encuentra *Ch. cruciana* Cook en el Mioceno y *Ch. imbricata* en los mares recientes.

Pecten Müller, 1776 (Eoceno-Reciente). La concha es pectiniforme con la valva derecha bien convexa; la valva izquierda es poco convexa, plana o cóncava (fig. 12.32 a). Las dos aurículas son casi del mismo tamaño, y las costillas radiales están bien desarrolladas. En Cuba hay varias especies miocénicas.

Ostrea Linnaeus, 1758 (Triásico-Reciente). La concha es no equivalva, monomaria, con valvas gruesas de forma irregular y provistas de pliegues radiales gruesos (fig. 12.50). Este género abunda en el Terciario de Cuba; en los mares recientes es conocida la *O. frons* Linnaeus.

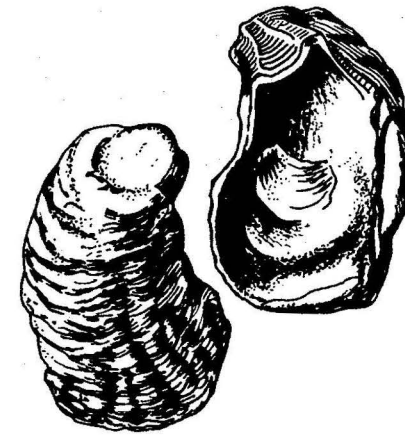


Fig. 12.50 *Ostrea trigonalis* Conrad, un tercio del tamaño natural. (Según Moore, 1952.)

Trigonia Brugiere, 1789 (Triásico-Cretácico). La concha es más o menos trigonal, con una carina radial bien desarrollada (fig. 12.42). Posee costillas concéntricas que desaparecen al alcanzar la carina. El fósil más viejo de Cuba conocido hasta el presente es *Trigonia (Vaugonia) Krommelbeini* (de la Torre) de la formación San Cayetano, en la provincia de Pinar del Río.

Chama Linnaeus, 1758 (Cretácico?, Paleoceno-Reciente). La concha se cementa al fondo con la valva izquierda toda la vida (fig. 12.33 o). La escultura superficial es concéntrica y foliácea. Las valvas son gruesas y macizas. En los mares recientes de Cuba vive *C. Macerophyla* Gmelin.

Kuphus Guettard, 1770 (Eoceno?, Mioceno-Reciente). Es una forma que perfora los sedimentos poco consolidados. La concha es pequeña, pero forma tubos calcáreos gruesos que rodean a los sifones, los cuales suelen hallarse perpendicularmente a la estratificación. En la formación La Cruz, en los alrededores de Santiago de Cuba, abunda este género.

Existe un orden de bivalvos, el orden *Hippuritoidea* (Silúrico-Cretácico) que se caracteriza por presentar formas sedentarias donde la valva fija se desarrolla enormemente mientras que la valva libre queda como una especie de tapa que cierra la concha. Estos bivalvos son conocidos como rudistas, y son importantes fósiles índices del Cretácico, tanto para Cuba como para el resto del mundo. Son formas completamente extinguidas. Algunos géneros importantes para Cuba son los que se describen a continuación.

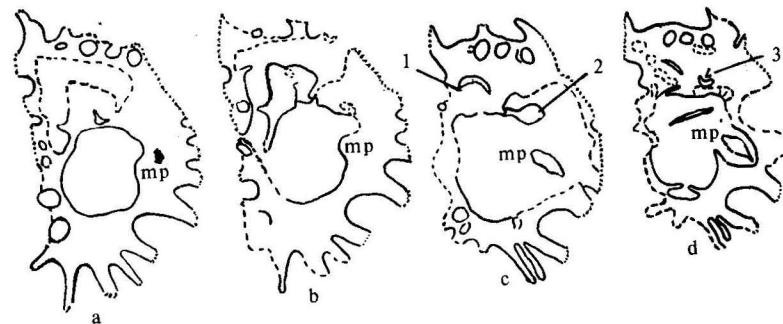


Fig. 12.51 *Titanosarcolithes giganteus* (Whitfield), Mastrichtiano, Cuba: a-d) cuatro cortes transversales de la valva inferior de un individuo: 1, 2 y 3) dientes de la charnela, mp) mióforo posterior, tamaño natural. (Según Mac Guillavry, 1937.)

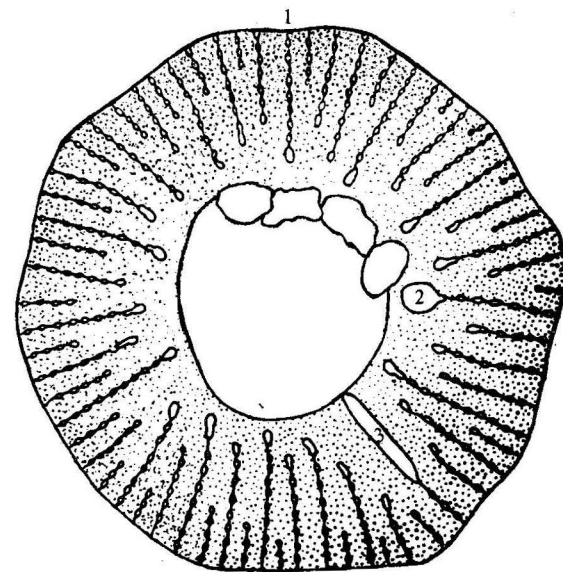


Fig. 12.52 *Barretia monilifera* Woodward, Mastrichtiano, Jamaica. Corte transversal de la valva derecha (inferior): 1) arista ligamentaria; 2) pilar sifonal posterior; 3) pilar sifonal anterior. (Según Dechaseaux, 1952.)

Titanosarcolithes Trechmann, 1924 (Maestrichtiano). La concha es muy grande y tiene forma de cuerno (fig. 12.51). La superficie posee costillas gruesas longitudinales. *T. giganteus* se conoce del Maestrichtiano de Cuba.

Hippurites Lamarck, 1801 (Turoniano-Maestrichtiano). La concha se fija por la valva derecha que tiene forma de cono invertido (fig. 12.46). La valva izquierda es una tapa que cierra la concha y presenta dientes de gran tamaño. La superficie externa presenta tres surcos prominentes.

Barretia Woodward, 1862 (Campaniano-Maestrichtiano). La concha es muy semejante a la de *Hippurites*, pero en la pared hay un sistema de canales ordenados en líneas radiales (fig. 12.52) *B. monilifera* se encuentra en el Maestrichtiano de Cuba y de Jamaica.

12.19 Clase Cephalopoda (Cámbrico-Reciente)

Son moluscos en los cuales la parte anterior del pie está transformada en ocho, diez o más brazos colocados en la cabeza, cerca de la boca. La parte posterior del pie la forma un embudo musculoso en forma de tubo, por el cual sale el agua de la cavidad branquial. En la cabeza poseen dos ojos grandes y bien desarrollados. Los ganglios están concentrados en la cabeza, donde forman un cerebro dentro de una cubierta cartilaginosa. Disponen de uno o dos pares de branquias y su desarrollo ontogenético es directo, sin larva. La concha, originalmente, es externa, con tabiques perforados por un sifón. En la mayoría de los cefalópodos modernos la concha está más o menos reducida y rodeada del cuerpo blando (concha interna), o llega a faltar por completo en algunos grupos.

Entre los moluscos, los cefalópodos alcanzan el mayor nivel de organización de los órganos del cuerpo. Poseen ojos muy perfectos, concentración del sistema nervioso en la cabeza, un sistema capaz de movimiento, etc. También algunos representantes alcanzan las mayores dimensiones entre los moluscos.

Los brazos que rodean la boca (ocho, diez o más) sirven para capturar el alimento, pues los cefalópodos son carnívoros y se alimentan de moluscos, crustáceos, peces, etcétera.

La mayoría son nectónicos, aunque algunos pertenecen al bentos móvil (fig. 12.53).

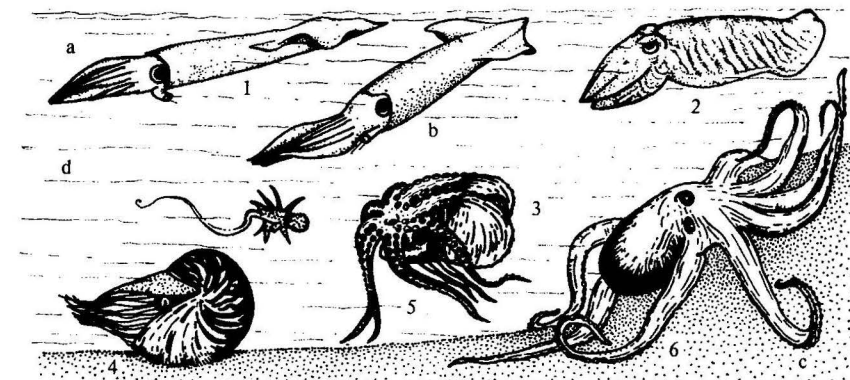


Fig. 12.53 Varios representantes recientes de cefalópodos, sin escala: a) delante; b) detrás; c) sobre una roca; d) agua; 1) *Loligo* nadando; 2) sepia; 3) concha; 4) *Nautilus*; 5) argonauta; 6) *Octopus*. (Según Storer Usinger, 1961.)

Los cefalópodos difieren de otros moluscos por las características siguientes:

- a) la transformación del pie en un embudo y en brazos que rodean la boca;
- b) la existencia de una concha con tabiques transversales perforados por un sifón;
- c) la alta concentración del sistema nervioso en la cabeza.

Los cefalópodos poseen muchos fósiles índices y constituyen un grupo de moluscos exclusivamente marinos distribuidos desde el Paleozoico en los mares de todo el mundo.

Particularmente en los mares del Paleozoico y del Mesozoico, algunos grupos de cefalópodos desempeñan un papel importante. Este grupo tuvo una rápida evolución, con cambios morfológicos rápidos en las ramas evolutivas, por lo que presentan una gran cantidad de géneros y especies con una estrecha distribución estratigráfica y a menudo con una amplia distribución geográfica. El modo de vida libre es la razón de esta amplia distribución geográfica, que a veces permite correlaciones estratigráficas intercontinentales. Este grupo presenta, durante su evolución, épocas de amplio desarrollo que alternan con épocas de crisis y de extinción.

12.20 Descripción del organismo vivo

El cuerpo de un cefalópodo lo podemos dividir en *cabeza* y *cuerpo* (figs. 12.54 y 12.55). La cabeza es grande y posee en la parte anterior una *boca* central rodeada por ocho o diez *brazos* carnosos que están provistos de ventosas, o por un número mayor de brazos sin ventosas. Si hay ocho brazos, todos son iguales, si hay diez brazos, un par suele ser más largo (tentáculos, fig. 12.54) y está provisto de ventosas solo en su extremo. Si hay más de diez brazos, todos carecen de ventosas.

El cuerpo es alargado y en su parte ventral posee otro órgano especial denominado *embudo* o *hipónimo*. Por este embudo sale el agua que penetra en la cavidad branquial por dilatación de sus paredes en una fase denominada inhalatoria (fig. 12.56 a). La expulsión del agua se produce por contracciones de las paredes de la *cavidad branquial*, saliendo el agua por el embudo con presión suficientemente

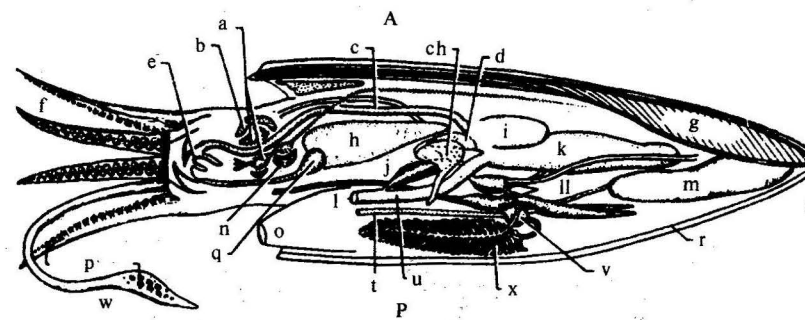


Fig. 12.54 Estructura interna del calamar (*Loligo sp.*). Esquematizado. Vista después de seccionar la pared del cuerpo y los brazos del lado izquierdo; A) anterior; P) posterior; a) cerebro; b) cráneo; c) esófago; ch) riñón; d) páncreas; e) rádula; f) brazos; g) pluma; h) hígado; i) estómago; j) bolsa de tinta; k) ciego; l) ano; m) corazón; n) gónada; o) sifón; p) ventosas; q) glándula salival; r) manto; s) dorsal; t) conducto sexual; u) intestino; v) corazón branquial; w) tentáculo; x) branquia. (Según Storer y Usinger, 1961.)

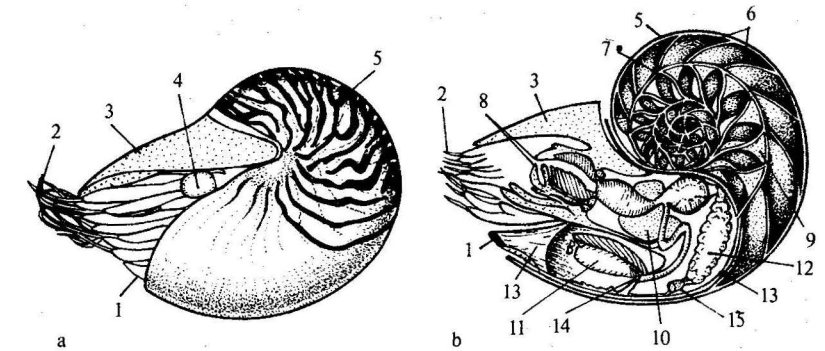


Fig. 12.55 *Nautilus pompilius* Linnaeus: a) caracteres internos; b) organización interna. En b) la concha y el manto (excepto del sifón) han sido seccionados por la línea media; maxilas, lengua y rádula en sección mediana; se han levantado las dos branquias izquierdas. Esquematizado. 1) sifón; 2) tentáculos; 3) capuchón; 4) ojo; 5) concha; 6) septo; 7) sifunculo; 8) maxilas; 9) estómago; 10) hígado; 11) branquias; 12) ovario; 13) manto; 14) ano; 15) corazón. (Según Storer y Usinger, 1961.)

grande para provocar un empuje reactivo que mueve a todo el animal hacia atrás (fig. 12.56 b), denominándose esta fase exhalatoria. De este modo, el agua que pasa a las branquias y posibilita la respiración, sirve al mismo tiempo para una locomoción rápida. Los cefalópodos pueden dirigir también su movimiento por orientación del embudo.



Fig. 12.56 *Nautilus pompilius* Linnaeus: a) fase inhalatoria; b) fase exhalatoria. En b) la concha y el manto (en negro) con las branquias. La flecha indica la corriente de agua. Durante la fase inhalatoria a), el hipónimo está cerrado por un tabique que funciona como una válvula (a según Shrock y Twenhofel, 1953, b) original.)

El *manto* rodea todos los órganos internos y forma las paredes de la cavidad branquial, donde se encuentran dos o cuatro branquias en forma de pluma. El sistema digestivo comienza con la boca, detrás de la cual están las maxilas córneas y una rádula, después están el esófago, el estómago y el intestino; este se prolonga en un recto que comunica con el ano, el cual se abre en la cavidad branquial. El sistema circulatorio está formado por el corazón, que tiene dos aurículas; también poseen dos riñones.

Encima del recto está la *bolsa de tinta*, cuyo conducto se abre en el ano, que desemboca en la cavidad branquial. En caso de peligro, el animal puede expulsar tinta por el embudo, formando una especie de "cortina de humo" que le facilita la huida.

La *concha* de los cefalópodos puede ser externa, teniendo siempre en estos casos tabiques o septos (fig. 12.55), perforados por el *sifón*, que es un cordón caroso que llega hasta la primera cámara. Si la concha es interna (fig. 12.54) recibe el nombre de *pluma* y está colocada dorsalmente.

12.21 Sistemática

Los cefalópodos han sido divididos según la presencia de concha interna o externa, y según el número de branquias. Cada una de estas clasificaciones por separado traía complicaciones, pues en algunos cefalópodos falta la concha por completo, mientras que en los restos fósiles es imposible saber el número de branquias presentes. Por eso, la sistemática moderna toma en cuenta también otros caracteres como la organización del cuerpo, las características de la concha, etc. De esta forma, la clase se divide en cinco subclases, de las cuales serán estudiadas tres por su importancia: la subclase *Nautiloides* (Cámbrico-Reciente), la subclase *Ammonoidea* (Ordovícico-Cretácico) y la subclase *Coleoidea* (Carbonífero-Reciente).

Los miembros de la subclase *Nautiloidea*, es decir, los nautiloideos, se caracterizan por presentar una concha externa (fig. 12.57) de forma cónica. El cono puede ser recto (concha *ortoceracona*), curvado (concha *cirtoceracona*), enrollado libremente (concha *giroceracona*), enrollado evolutivo (concha *tarphiceracona*), enrollado involuto y enrollado convoluto, que es una forma intermedia entre la evoluta y la involuta.

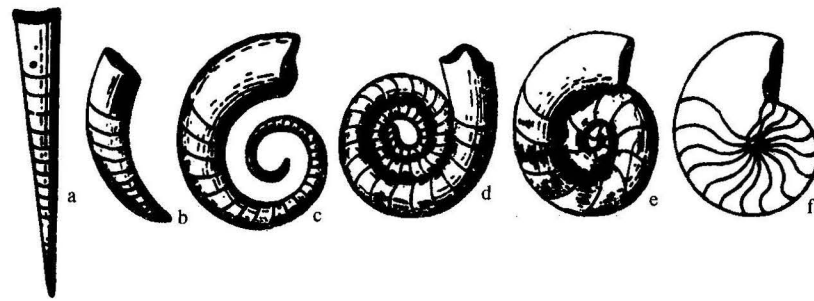


Fig. 12.57 Varios tipos de concha de nautiloideos: a) concha ortoceracona; b) concha cirtoceracona; c) concha giroceracona; d) concha tarphiceracona; e) concha convoluta; f) concha involuta. (Según Meléndez, 1955.)

La concha puede dividirse en dos partes, el *fragmocono*, que es la parte posterior de la concha desde el ápice hasta el último tabique, y la *cámara del cuerpo*, que es la parte anterior del cono desde el último tabique hasta la abertura. La cámara del cuerpo está ocupada por el cuerpo blando del animal; las cámaras del fragmocono están rellenas generalmente de gas.

La abertura de la concha generalmente es simple, sin embargo, en algunas formas fósiles las paredes de la abertura están curvadas hacia adentro, estrechan la abertura y le dan diversas formas típicas para géneros y especies particulares (fig. 12.58).

Los tabiques o septos en la concha de los nautiloideos son simples y planos, y atraviesan el fragmocono transversalmente. Estos tabiques son cóncavos hacia la abertura, por lo que se denominan *procélicos* (fig. 12.59).

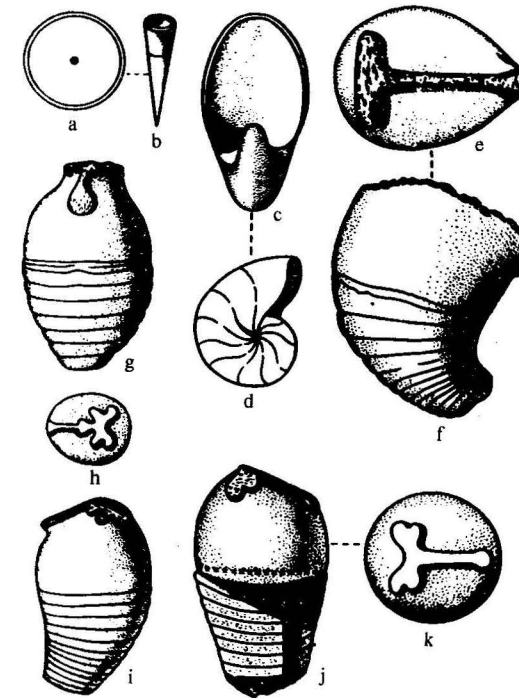


Fig. 12.58 Varios tipos de aberturas de nautiloideos: a, b) *Mechilino-ceras* sp.; c, d) *Nautilus* sp.; e) *Phragmo-ceras* sp.; f) *Manda-loceras* sp.; g, h) *Hexameroceras* sp.; i, j) *Gomphoceras* sp. (Según Shrock y Twenhofel de Spinar, 1960.)

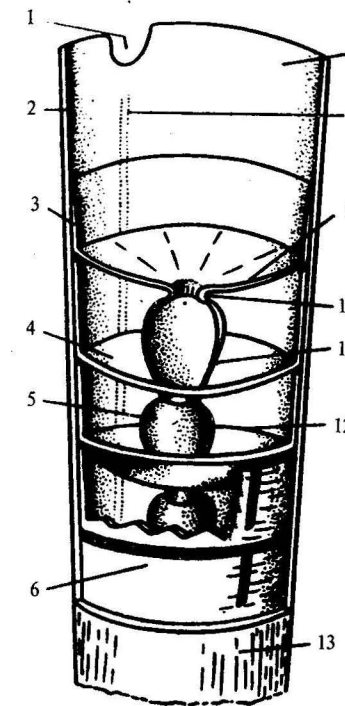


Fig. 12.59 Concha ortocona de un nautiloideo con varias partes seccionadas para observar las estructuras internas. La pared ventral está marcada por el seno hiponómico 1) y el surco de la concha 8): 1) seno hiponómico; 2) pared de la concha; 3) red mural del tabique; 4) septo (parte libre del tabique); 5) anillo de conexión; 6) superficie del molde interno; 7) abertura; 8) surco ventral en la concha; 9) parte libre del tabique (septo); 10) cuello septal (gollete); 11) anillo de conexión; 12) sutura; 13) superficie exterior de la concha. Esquemático. (Según Flower, de Spinar, 1960.)

La *sutura* es la línea de contacto del tabique con la pared del fragmocono (fig. 12.59 12). En el caso de los nautiloideos, donde los tabiques por lo general presentan las márgenes planas o variadamente onduladas, las suturas en correspondencia son también rectas (fig. 12.58 g, f, j, k) o variadamente onduladas (fig. 12.60).

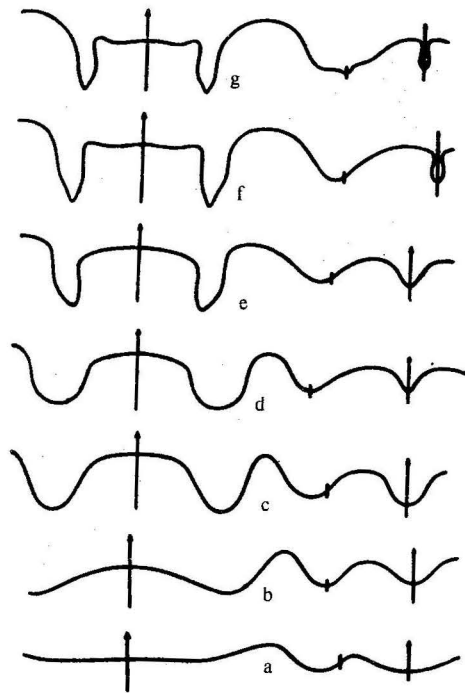


Fig. 12.60 Serie evolutiva de suturas de nautiloideos terciarios, mostrando el cambio en la forma del lóbulo ventral (con la flecha más larga) y en el lóbulo dorsal (con la flecha más corta). Las flechas están orientadas hacia la abertura. La corta línea transversal en cada sutura indica el lugar donde la sutura se cruza con la costura: a) *Cimonia* sp.; Paleoceno; b) *Hercoglossa* sp., especie primitiva, Eoceno Inferior; c) *Hercoglossa* sp., especie avanzada, Eoceno Inferior; d) *Aturia* sp., primera sutura, Eoceno Superior; e) *Aturcidea* sp., Eoceno Superior; f) *Aturia* sp., Eoceno Superior; g) *Aturia* sp., Mioceno. (Según Miller et Furnish, de Shrock y Twenhofel, 1953.)

En los nautiloideos, la perforación que presentan los tabiques para permitir el paso del sifón está situada generalmente en el centro de ellos. Esta perforación tiene una dobladura hacia atrás denominada *cuello septal* (fig. 12.59 10). Es típico de los nautiloideos que los cuellos septales estén dirigidos hacia atrás, en sentido contrario a la abertura y reciben el nombre de *retrosifonales*.

La escultura de la superficie externa de la concha de los nautiloideos está constituida por elementos longitudinales (a lo largo de la concha) como costillas, estrías, surcos, etc., y elementos transversales (costillas y anillos) o ambos conjuntamente.

La mayoría de los nautiloideos son paleozoicos y solo un género, el *Nautilus* (fig. 12.55), sobrevivió hasta el Reciente. Muchos géneros son importantes fósiles guías del Paleozoico.

En cuanto a los miembros de la subclase *Ammonoidea*, es decir, los ammonoideos, tenemos que estos presentan una concha univalva, enrollada normalmente en una espiral plana, pero que también puede ser recta o desenrollada en varias formas. Generalmente se acepta que la concha ha sido externa, y está formada por la *protoconcha* o cámara inicial, el *fragmocono*, que es una porción larga dividida en cámaras, y la *cámara del cuerpo* donde se aloja el animal, la cual en muchos géneros se cierra mediante un opérculo simple o compuesto denominado *áptico* (fig. 12.61). El tamaño de las conchas varía desde 1 cm hasta 3 m de diámetro.

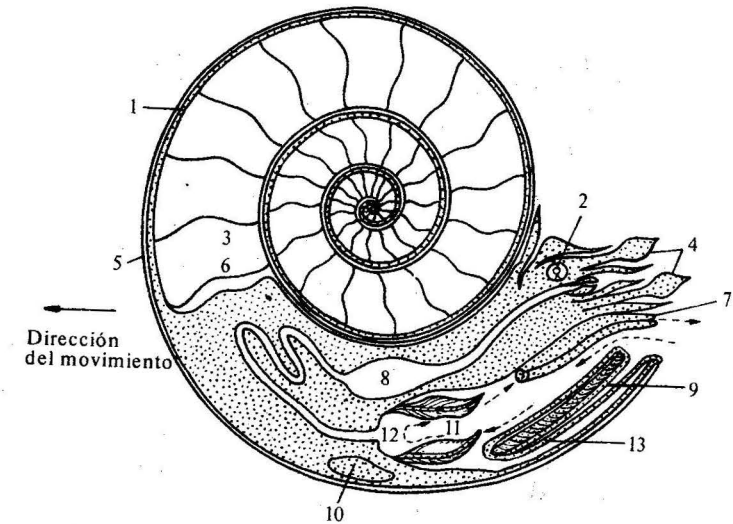


Fig. 12.61 Corte medial de la concha de un amonite y su cuerpo blando reconstruido según analogía con *Nautilus*: La posición del áptico es probablemente errónea, porque este estaba colocado encima de la cabeza en el lugar del capuchón del *Nautilus*. 1) sinfúnculo; 2) ojo; 3) cámara; 4) tentáculos; 5) adoral; 6) septo; 7) hipónimo; 8) estómago; 9) ápticos; 10) gónada; 11) branquias; 12) ano; 13) pliegue del manto. (Según Trauth, de Arkell, 1957.)

La concha típica para un ammonoideo es calcárea y está fuertemente enrollada en una espiral plana alrededor de la protoconcha. Un giro de la espiral de 360° se denomina *vuelta*. La superficie cóncava de cada lado de la concha se denomina *omblico*. Las dimensiones principales de la concha (fig. 12.62) son el *diámetro de la concha* (D) que se mide desde el punto más alejado del centro de enrollamiento hasta el punto opuesto a través de dicho centro, el *diámetro del omblico* (d) que se mide por la línea del diámetro de la concha entre las uniones de la última vuelta con la vuelta anterior, y también se puede medir el ancho (t) y la altura (h) de cualquier vuelta (fig. 12.62).

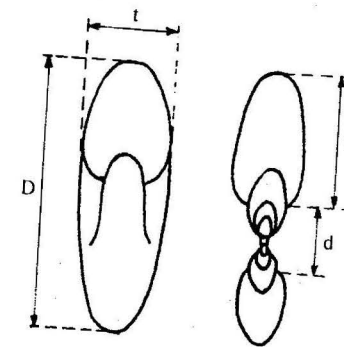


Fig. 12.62 Dimensiones de la concha de los amonites.

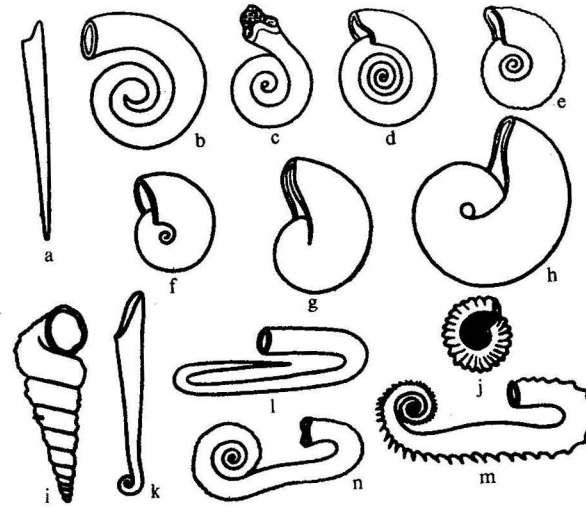


Fig. 12.63 Varias formas de la concha de amonites: a) concha baculiticon; b) concha giroceraco; c) concha evoluta, con la última parte desenrollada y recta; d, e, f) concha convoluta; g, h) concha involuta; i, j) concha turriliticon [j] vista al lado umbilical; k) concha baculiticon; l, m, n) conchas de varios heteromorfos. (Según Shrock y Twanhsfel de Spinar, 1960.)

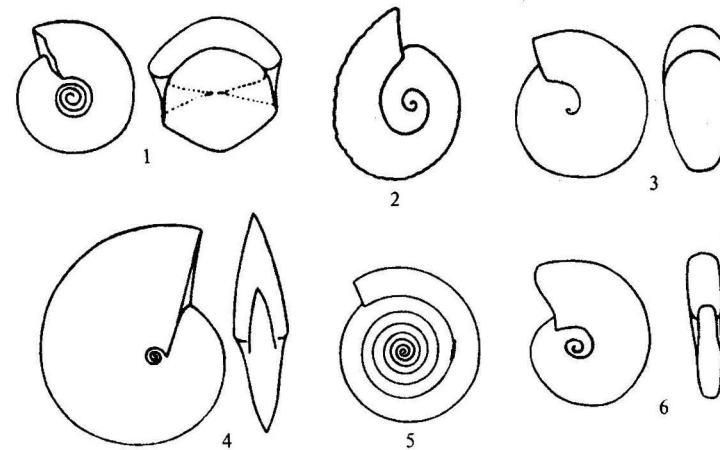


Fig. 12.64 Varias formas de conchas planispirales de amonites: 1) concha cadicon (convoluta, deprimida); 2) concha elipticon; 3) concha esferocon; 4) concha exicon; 5) concha serpenticon (evoluta); 6) concha platicon (planulata, comprimida). (Según Arkell, 1957.)

En cuanto a la forma, las conchas de los ammonoideos pueden ser *evolutas* (fig. 12.63 c) si las vueltas solo se tocan entre sí, *convolutas* (fig. 12.63 d, e, f) si cada vuelta solo recubre una parte de la anterior, e *involutas* (fig. 12.63 g, h) si cada vuelta cubre totalmente a la anterior.

Según géneros típicos, las conchas de los ammonoideos reciben nombres como *baculiticon* (recta, fig. 12.63 a), *giroceracocon* (libremente enrollada, fig. 12.63 b), *turriliticon* (trocospiral, fig. 12.63 i, j), *baculiticon* (enrollada solo en la parte inicial y después recta) y otras. La concha típica para los ammonoideos es enrollada, en general, convoluta, ni inflamada ni comprimida, recibiendo el nombre de *planulata* (fig. 12.64 6).

Por analogía con el género *Nautilus*, se supone que los ammonoideos se enrollaban dentro de la concha con el dorso hacia el centro de la espira y el vientre hacia afuera (fig. 12.61).

De ahí que el *vientre* coincide con la periferia del ammonoideo, mientras que el dorso es el lado opuesto. Las paredes laterales reciben el nombre de *flancos*.

Todas las conchas de los ammonoideos comienzan con una cámara embrionaria globular denominada *protoconcha* (fig. 12.65).

El *fragmocono* comprende la mayor parte de la concha de un ammonoideo (fig. 12.61) y su principal característica es estar dividido en *cámaras* por *tabiques* o *septos*, espaciados más o menos regularmente. Los bordes de los tabiques que alcanzan el interior de las paredes de la espira forman allí las *suturas*, que por lo general son complejas en los ammonoideos.

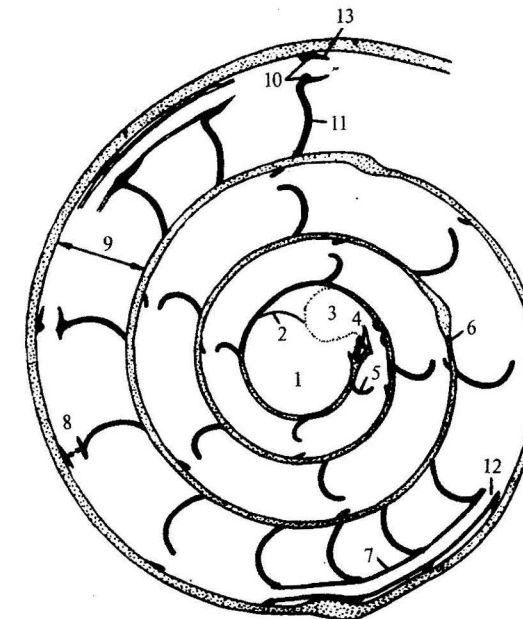


Fig. 12.65 Morfología de la concha de un amonite. Corte medial, esquematizado: 1) protoconcha; 2) prosifón; 3) caecum; 4) proseptos; 5) uno de los septos adapicales; 6) constricción; 7) sifunculo (anillo de conexión); 8) diámetro del gollete; 9) altura de la cámara; 10) depósitos; 11) septo; 12) tabique retro-sifonado; 13) tabique pro-sifonado. (Según Miller y Uncleshay, de Spinar, 1960.)

Todos los tabiques del fragmocono están atravesados por un tubo hueco denominado *tubo sifonal* o *sifunculo* (fig. 12.61), el cual atraviesa todas las cámaras. En los ammonoideos, al contrario que en los nautiloideos, el sifunculo ocupa una posición ventral (fig. 12.65 7). La abertura de cada tabique por donde pasa el sifunculo presenta una dobladura denominada *cuello septal*, que se proyecta hacia la abertura (por lo menos en las formas más avanzadas), por lo que en los ammonoideos los cuellos septales son *prosifonales* (fig. 12.65 13). También los septos son convexos hacia la abertura y reciben el nombre de *opistocélicos* (fig. 12.65 11).

La *cámara del cuerpo* se distingue del resto de la concha por no estar dividida en tabiques, alojando en su interior el cuerpo blando. En la mayoría de los ammonoideos la cámara alcanza la mitad de una vuelta o una vuelta completa.

En muchos ammonoideos, el borde de la abertura o *peristoma* es simple (fig. 12.66), pero en otros casos puede ser muy complicado, presentándose *solapas laterales* (fig. 12.66), y *ventrales* (fig. 12.66), que son salientes de la concha en forma de faldones.

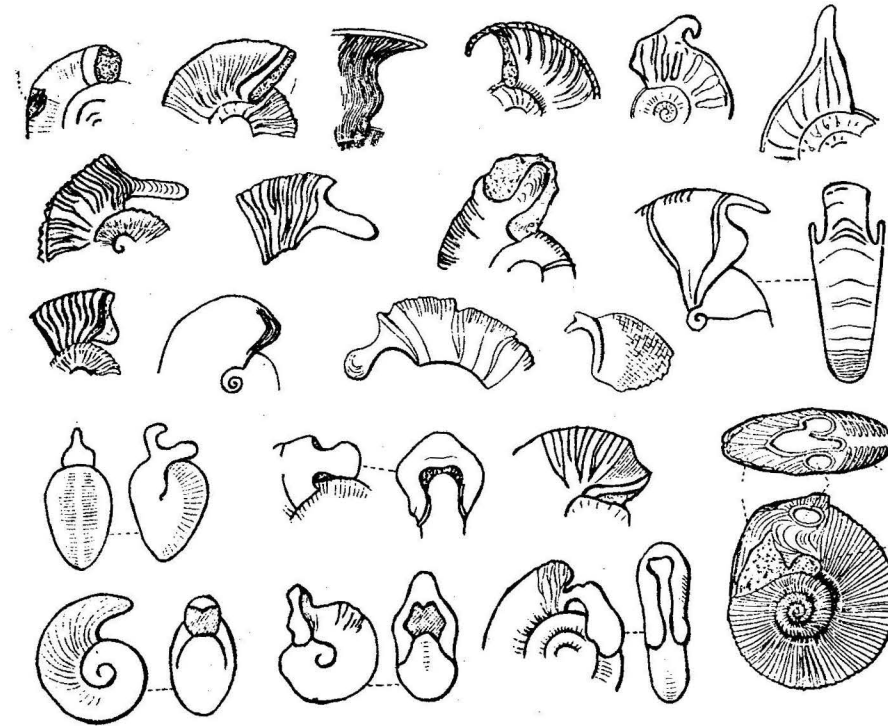


Fig. 12.66 Varios tipos de peristomas amonites. (Según varios autores, de Basse, 1952.)

La escultura de la superficie de la concha, en la mayoría de los ammonoideos, es variada. Usualmente la superficie está más o menos cubierta por *costillas radiales* pronunciadas, que son arrugas de la concha y que pueden ser simples o ramificadas, pudiendo presentarse rectas, curvas, flexionadas, sinuosas, etcétera (fig. 12.67). En las costillas, e independientemente de ellas, pueden existir tubérculos o espinas (fig. 12.68) y algunas otras protuberancias de variada forma.

La parte ventral de la concha de los ammonoideos puede tener uno o más bordes levantados denominados *quillas*. La quilla, por lo general, es central y única (fig. 12.69 1, 4), pero pueden existir dos y hasta tres quillas (fig. 12.69 6, 7, 8). En muchos representantes, sobre todo jurásicos, se presentan fenómenos de periodicidad en el crecimiento de las conchas, produciéndose *constricciones* (fig. 12.70 b) y *várices* (fig. 12.71), que se presentan a intervalos más o menos regulares.

Las suturas que representan la unión de los tabiques con la pared interna de la concha, de los ammonoideos son complicadas, por lo general. Estas suturas, que solo son visibles en la superficie del molde interno, se desarrollan tanto en la parte ventral como en los flancos de la concha. Todas las inflexiones de la sutura que apuntan hacia la abertura se denominan *sillas* (fig. 12.72), mientras que las que apuntan en sentido opuesto a la abertura se denominan *lóbulo*s (fig. 12.72). Tanto en las sillas como en los lóbulos se presentan inflexiones secundarias o accesorias.

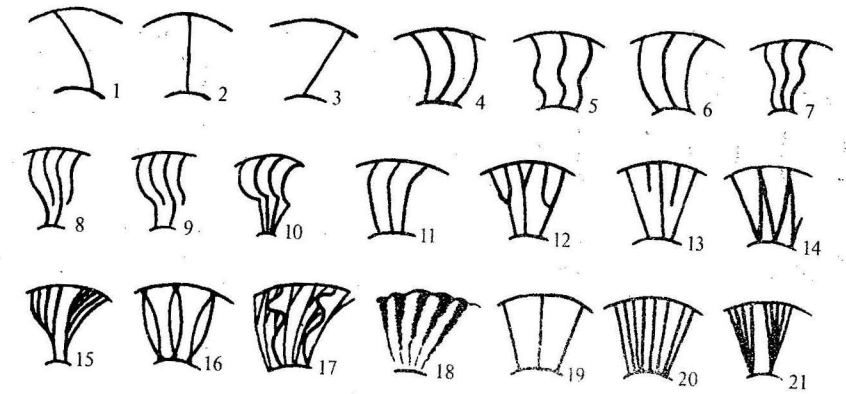


Fig. 12.67 Varios tipos de costillas en los amonites. Esquemático, la abertura siempre está a la derecha. Por la dirección de la costilla distinguimos: 1) costilla curvilinear; 2) y 3) rectilinear. Por la forma distinguimos las costillas: 4) convexa; 5) biconvexa; 6) cóncava; 7) bicóncava; 8) sinuosa; 9) falcoidea; 10) falcada; 11) proyectada; 12) primaria y secundaria; 13) intercalada; 14) en zigzag; 15) virgatoma; 16) ojalada; 17) parabólica; 18) plegada. Por el espaciamiento de las costillas distinguimos: 19) distantes; 20) aproximadas; 21) fasciculadas. (Según Arkel, 1957.)

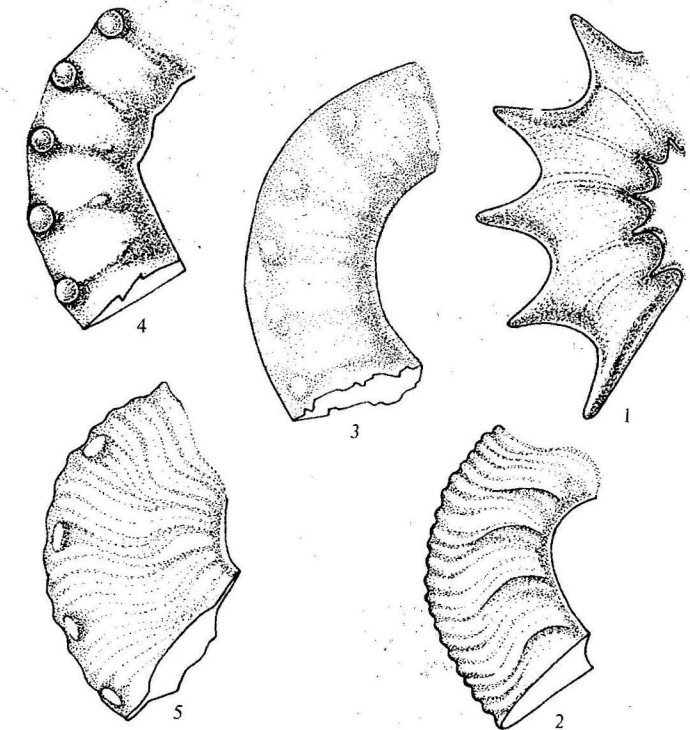


Fig. 12.68 Varios tipos de esculturas superficiales de los amonites: 1) espinas; 2) bullas; 3) nódulos; 4) tubérculos; 5) clavi. (Según Kummel, de Arkell, 1957.)

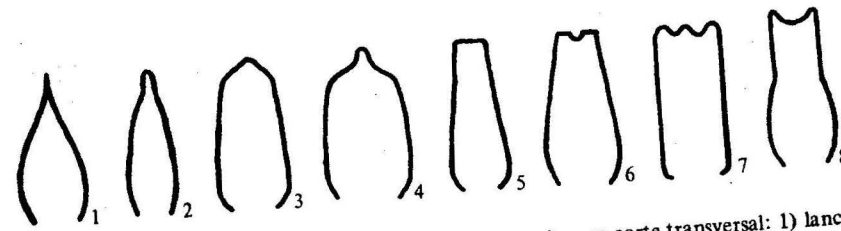


Fig. 12.69 Varias formas de vientres y de vueltas de amonites en corte transversal: 1) lanceolada, aguda; 2) quillada, aguda; 3) fastigada; 4) quillada, con hombros; 5) tabulada; 6) tabulada, sulcada; 7) tricarinada, bifurcada; 8) cóncava, bicarinada. (Según Arkell, 1957.)

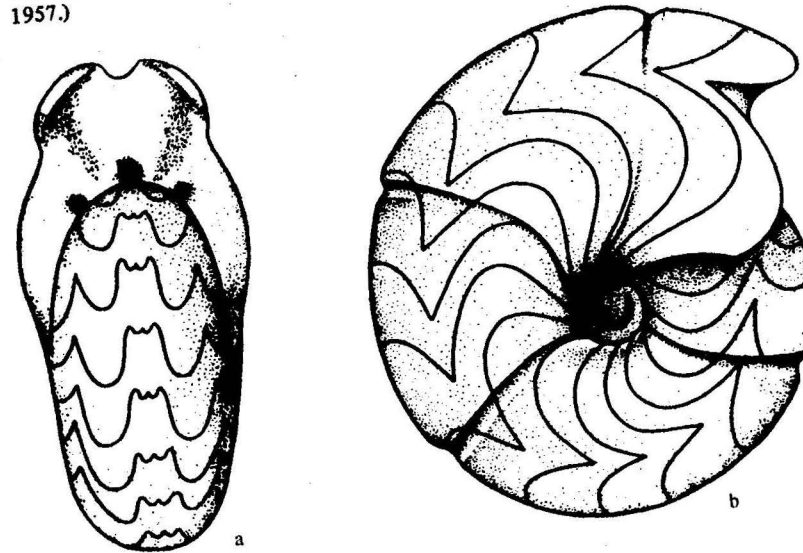


Fig. 12.70 *Muenstroceras* sp.: a) vista del lado ventral y de la pared frontal del tabique; b) vista de lado, molde interno con constricciones. (Según Enich, de Spinar, 1960.)

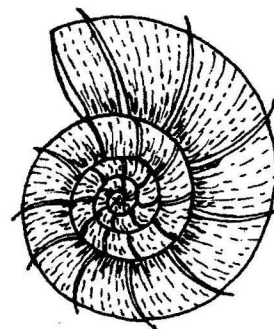


Fig. 12.71 *Lytoceras fimbriatum* (Sowerby), Pilensbachiano, Inglaterra. Un cuarto de tamaño natural. (Según Chavan y Cailleux, 1957.)

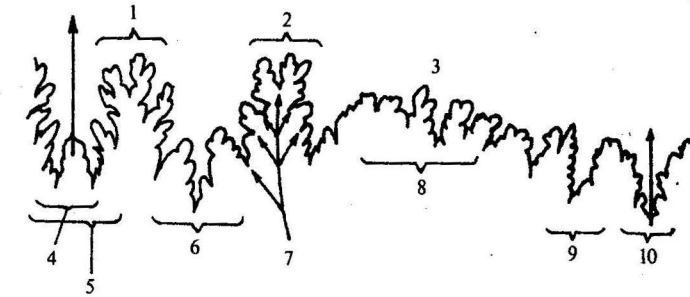


Fig. 12.72 Terminología de una sutura de un amonite. Esquemático, caso ejemplar. 1) 1ra. silla lateral; 2) 2da. silla lateral; 3) lóbulos auxiliares; 4) silla ventral; 5) lóbulo ventral; 6) 1er. lóbulo lateral; 7) lóbulos accesorios; 8) lóbulo suspensivo; 9) lóbulo lateral inferior; 10) lóbulo dorsal. (Según Arkell, 1957.)

Existen tres tipos de suturas en los ammonoideos, la *goniatítica*, la *ceratítica* y la *ammonítica* (fig. 12.73). La *goniatítica* tiene los lóbulos y las sillas generalmente planos y sin ondulaciones y es característica para ammonoideos paleozoicos. La *ceratítica* posee las sillas simples, pero con lóbulos denticulados; es típica para muchas formas triásicas. Por último, la sutura *ammonítica* presenta la silla y los lóbulos con ondulaciones, siendo típica para las formas mesozoicas en general.

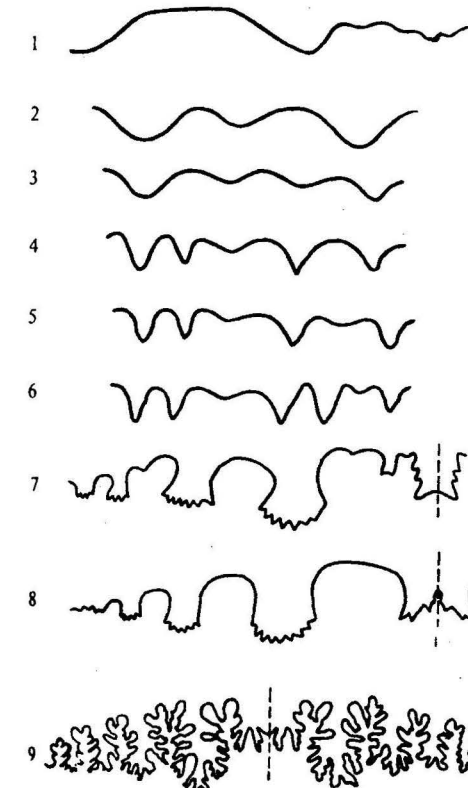


Fig. 12.73 Varios tipos de suturas de amonites y nautiloideos: 1) sutura nautiloidea; 2-6) sutura goniatítica; 7, 8) sutura ceratítica; 9) sutura amonítica. (Según varios autores, de Spinar, 1960.)

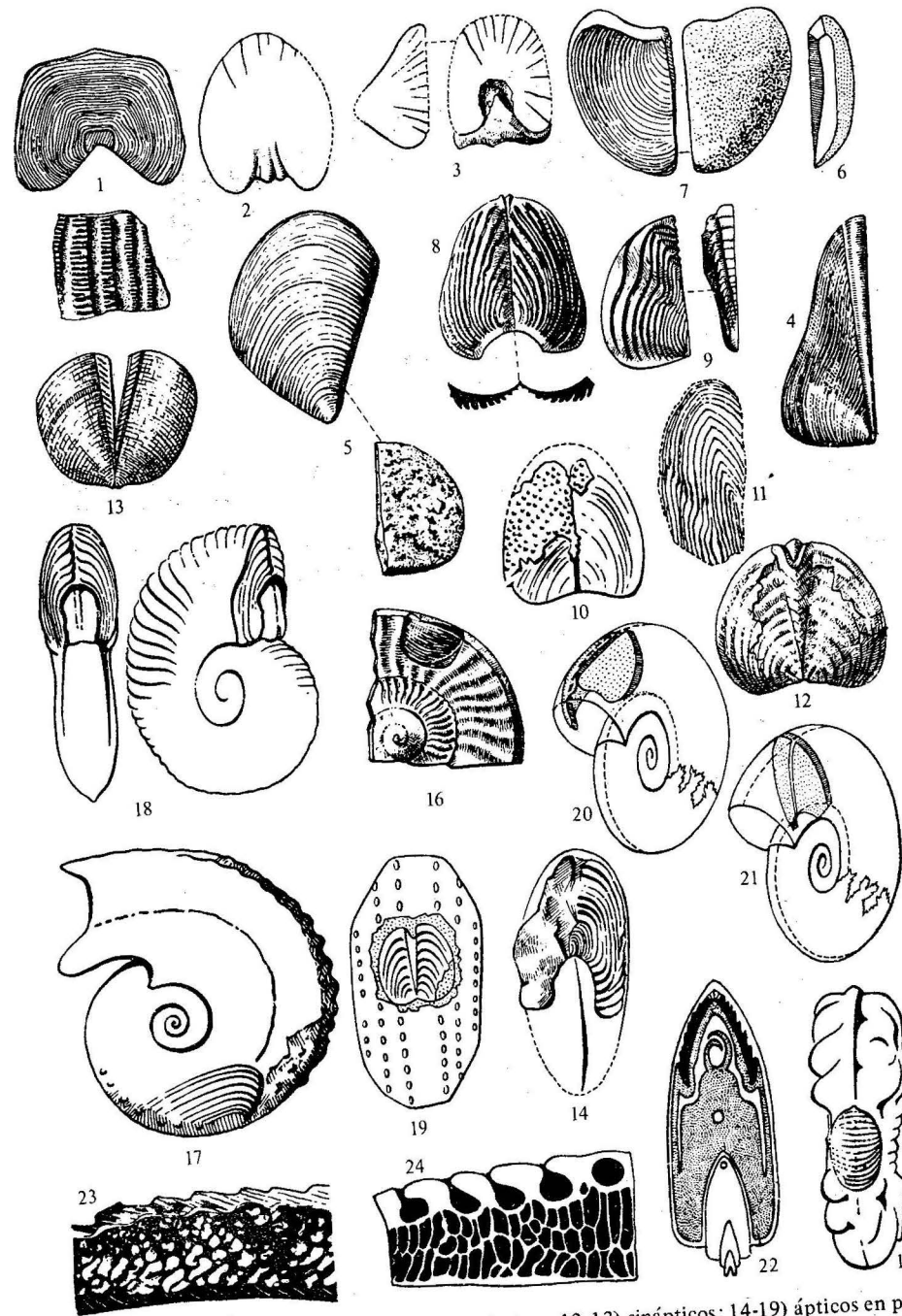


Fig. 12.74 Aperturas: 1-3) anápicas; 4-11) diápicas; 12, 13) sinápicas; 14-19) aperturas en posición natural en las conchas de amonites; 20-22) reconstrucción de la posición original de los aperturas; 23, 24) cortes transversales de los aperturas. (Según Basse, 1952.)

Comúnmente se acepta que las láminas calcáreas o córneas que presentan algunos ammonoideos fueron opérculos destinados a cerrar la abertura de la concha cuando el animal estaba dentro. Estos opérculos se conocen con el nombre de *ápicas* (fig. 12.74 4, 11), que consiste en un par de láminas calcáreas subtriangulares con un borde recto en forma de bisagra y algo convexo. Otro tipo es el *anáptico* (fig. 12.74 1, 2, 3) que consiste en una sola lámina quitinosa o córnea. Un tercer tipo es el *sinápico* (fig. 12.74 12, 13) que es un diápico con sus dos láminas fusionadas. Los anápicas aparecen en el Devónico Inferior y se extienden hasta el Cretácico. Los diápicas están confinados al Mesozoico, mientras los sinápicas aparecen en el Cretácico Superior.

Los hallazgos de aperturas casi siempre presentan la particularidad de que están aislados de la concha de los ammonoideos, por lo que su sistemática es independiente, y por lo visto, artificial. Según la presencia o la ausencia de costillas, su forma, etc., se dividen en aproximadamente veinte géneros, de los cuales es común en Cuba el género *Lamellaptychus* Thrauth, 1927 (Jurásico Medio-Cretácico Inferior) (fig. 12.75, derecha), que es un diápico que tiene la superficie externa provista de costillas concéntricas desde el ápice. Una especie frecuente en la Formación Artemisa (capas con aperturas, en la provincia de Pinar del Río), es *L. angulocostatus* (Peters), que caracteriza el Cretácico Inferior. También se encuentra junto a la especie anterior *L. cubanensis* (O'Connell), y otras especies menos frecuentes, todas del Cretácico Inferior.

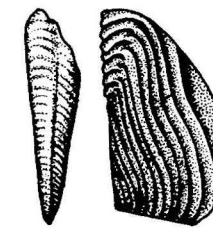


Fig. 12.75 *Lamellaptychus didavi* (Coquand), Barriasiano, Francia, aumentado x2. (Según Chavam y Cailleux, 1957.)

Los ammonoideos presentan muchas formas índices en el Paleozoico y en el Mesozoico, con un gran valor estratigráfico en el Jurásico y en el Cretácico. En el Jurásico, es posible hacer subdivisiones muy finas a partir de los fósiles de esta subclase. A continuación se explican algunos géneros importantes.

Goniatites de Hamm, 1825 (Carbonífero). La concha es casi esférica, con numerosas costillas falcoideas. El ombligo es muy pequeño. La sutura es goniática típica (fig. 12.76).

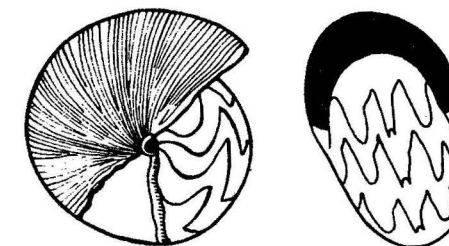


Fig. 12.76 *Goniatites* sp., Carbonífero, EE.UU. Tamaño natural. (Según Fisher, 1952.)

Ceratites de Hann, 1825 (triásico). Concha convoluta con costillas y tubérculos grandes. La parte ventral de la concha es lisa. La sutura es ceratítica típica (figs. 12.77 y 12.78).

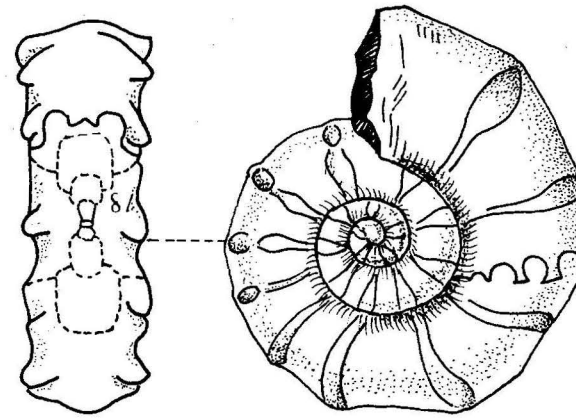


Fig. 12.77 *Ceratites nodosus* (Bruguière), Ladiniano, Alemania. Tres cuartos del tamaño natural. (Según Moret, 1953.)

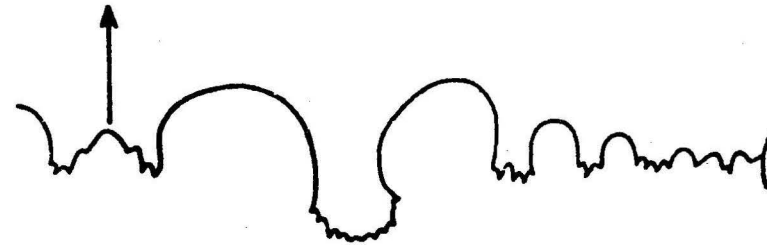


Fig. 12.78 *Ceratites nodosus* (Bruguière), Ladiniano, Alemania. Sutura típicamente característica. Ligeramente disminuido. (Según Philippi, de Housa, 1965.)

Phylloceras Suass, 1865 (Jurásico-Cretácico Inferior). La concha es involuta con la superficie lisa o con finas estrías radiales (fig. 12.79). La sutura es ammonítica. Del Tithoniano de la provincia de Pinar del Río fue descrito *P. pinarensis* Imlay.

Crioceratites Leveillé, 1837 (Hauteriviano-Barremiano). La concha está enrollada en una espiral libre con las vueltas separadas. La superficie presenta costillas radiales. En el Hauteriviano de la formación Artemisa, en la provincia de Pinar del río, hay varias especies de este género (fig. 12.80).

Haploceras Zittel, 1870 (Kimmeridgiano-Tithoniano). La concha es aplanada y lisa, con el vientre redondeado. Este género ha sido reportado varias veces en el Tithoniano de Cuba, aunque en algunos casos puede tratarse de otro género (fig. 12.81).

Perisphinctes Waagen, 1869 (Oxfordiano). De concha grande, aplanada, con las vueltas subcuadradas. Las costillas son gruesas, bifurcadas o trifurcadas (fig. 12.82).

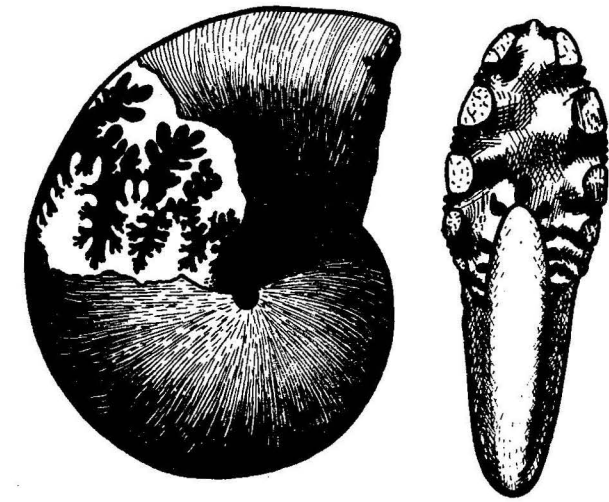


Fig. 12.79 *Phylloceras heterophyllum* (Sowby), Toarciano, Inglaterra. Un cuarto del tamaño natural. (Según Zittel y Broili, de Housa, 1965.)

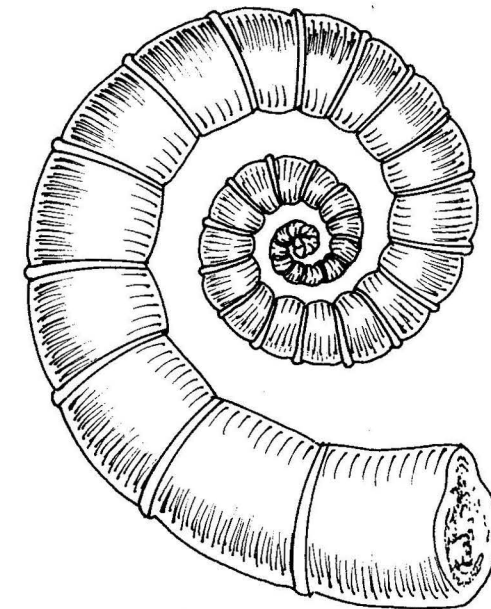


Fig. 12.80 *Crioceratites duvali* Leveille, Cretácico Inferior. Europa. Un cuarto del tamaño natural. (Según

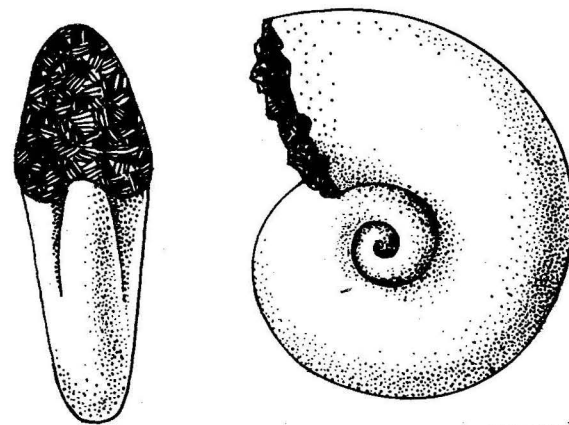


Fig. 12.81 *Haploceras elimatum* (Oppel), Jurásico Superior, Europa. Un medio del tamaño natural. (Según Arkell, 1957, modificado).

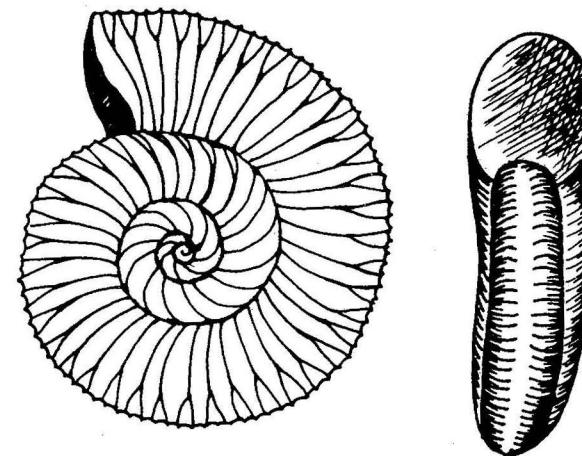


Fig. 12.83 *Virgatosphinctes transitorius* (Oppel). Tithoniano, Europa. La mitad del tamaño natural. (Según Chavan y Cailleux, 1957.)

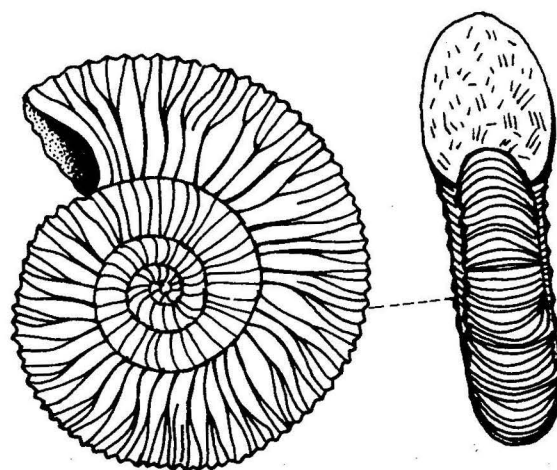


Fig. 12.82 *Perisphinctes tiziani*, Oxfordiano, Europa. A la tercera parte del tamaño natural. (Según Chavan y Cailleux, 1957.)

Virgatosphinctes Uhlig, 1910 (Tithoniano). La concha es similar a la del género anterior, pero en las últimas vueltas las costillas se vuelven trifurcadas. Del Tithoniano de Cuba se conoce *V. cristobalensis* Imlay, de la formación Artemisa, en la provincia de Pinar del Río (fig. 12.83).

Euspidoceras Spath, 1931 (Caloviano-Oxfordiano). Las vueltas en sección son desde subcuadradas hasta cuadradas, con costillas gruesas en las cuales hay presente dos hileras de espinas a cada lado de la vuelta (fig. 12.84). El vientre es aplastado y liso. En la formación Jagua (Oxfordiano Superior) de la provincia de Pinar del Río, se conocen *E. oconelli* Sánchez Roig y *E. signalense* Spath.

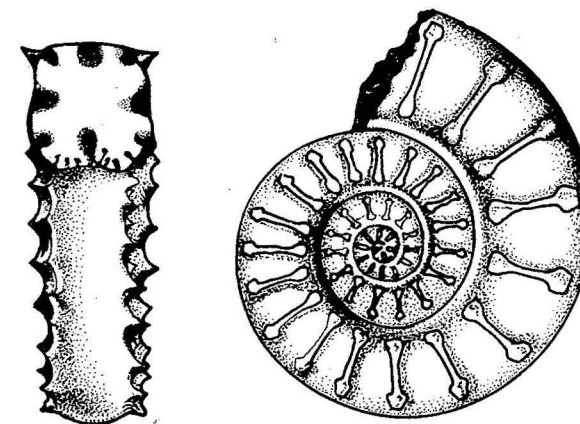


Fig. 12.84 *Euspidoceras perarmatum* (Sowerby), Oxfordiano, Francia. Una tercera parte del tamaño natural. (Según Chavan y Cailleux, 1957.)

Berriasella Uhling, 1905 (Tithoniano-Berriasiano). La concha es comprimida, con costillas agudas y bien diferenciadas, bifurcadas o simples (fig. 12.85). El vientre posee usualmente una banda estrecha, lisa o estriada. De la formación Artemisa (Tithoniano-Cretácico Inferior), de la provincia de Pinar del Río, se conoce *B. brodermanni* Sánchez Roig.

En cuanto a los miembros de la subclase *Coleoidea* (los coleoideos) ellos se caracterizan por presentar una concha interna y reducida; presentan solo ocho o diez brazos (los nautiloideos y los ammonoideos podían presentar más de diez) y la bolsa de tinta siempre está presente. La organización general del cuerpo blando de los coleoideos es semejante a la del resto de los cefalópodos (fig. 12.54).

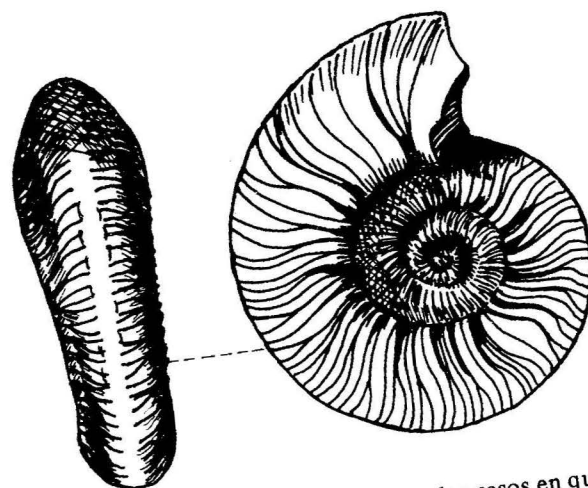


Fig. 12.85 *Berriasella boissieri*, Barriasiano, Francia. La mitad del tamaño natural. (Según Moret, 1953.)

La concha de los coleoideos, en los casos en que no está muy reducida, consta de tres partes, el *rostro*, el *fragmocono* y el *proostraco* (fig. 12.86). El *rostro* es un cono alargado con el extremo posterior puntiagudo, mientras que en el extremo anterior presenta una depresión cónica en la cual se inserta el *fragmocono*. El *rostro* está formado por prismas de calcita dispuestos radialmente en relación con el eje longitudinal. El *fragmocono* es un cono tabicado atravesado por un *sifón marginal* (fig. 12.86); encaja en la depresión cónica que presenta el extremo anterior del *rostro*, con la cámara inicial esférica en el vértice del cono. El *fragmocono* es homólogo de la concha externa de los restantes cefalópodos. Por último, el *proostraco* es la prolongación dorsal del *fragmocono*. Tiene forma de espátula, es delgado y delicado, por lo que su fosilización es poco frecuente. Abarca la parte dorsal del cuerpo, donde sostiene y protege las vísceras blandas. La pluma de los representantes actuales (fig. 12.54) es homóloga al *proostraco*.

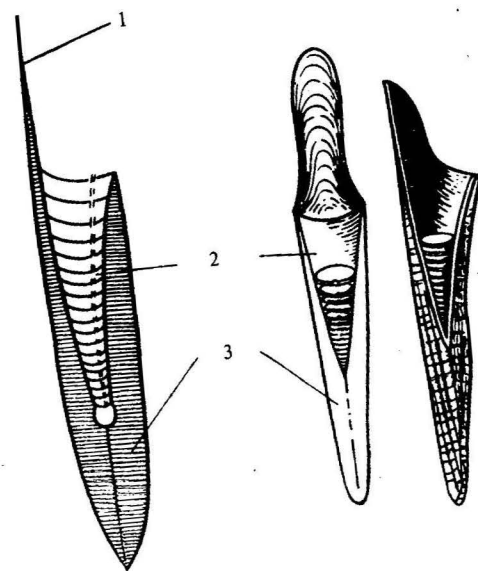


Fig. 12.86 Concha interna de belemnites. Esquemático: 1) *proostraco*; 2) *fragmocono*; 3) *rostro*. (Según Moret, 1953.)

Dentro de los coleoideos tiene importancia paleontológica el orden *Belemnitida* (Carbonífero-Eoceno), llamados belimnítidos, que presentan la concha interna formada principalmente por el *rostro*, el cual es macizo, circular o aplastado de varias formas, con surcos menudos en su superficie. El *fragmocono* está bien desarrollado y es recto; puede penetrar a mayor o menor profundidad dentro del *rostro*. El *proostraco* es delgado y frágil. Mencionaremos dos géneros importantes.

Actinocamax Miller, 1823 (Cenomaniano-Santoniano). *Rostro* algo fusiforme, de corte transversal subcircular (fig. 12.87) con dos surcos dorsolaterales y una fisura alveolar central. *A. plenus* (Blainville) es un importante índice del Cenomaniano-Turoniano.

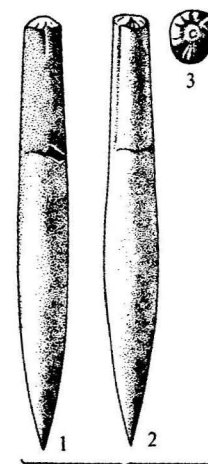


Fig. 12.87 *Actinocamax plenus* Blainville, Cenomaniano: 1) Lado ventral; 2) lado dorsal; 3) extremo anterior. Dos terceras partes del tamaño natural, Francia. (Según Roger, 1952.)

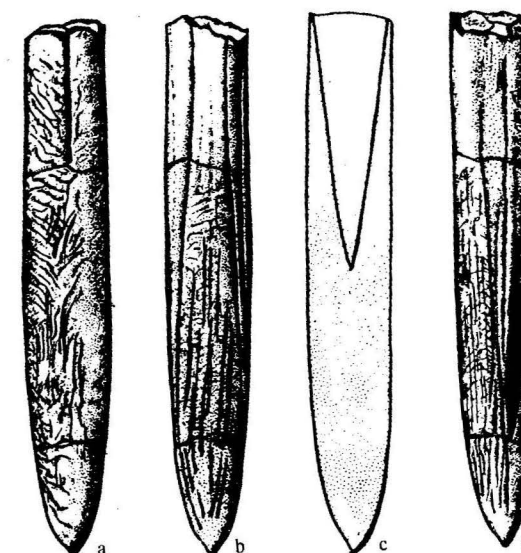


Fig. 12.88 *Belemnitella mucronata* (Schlotheim), Campaniano Superior, Francia, a) lado ventral; b) lado dorsal; c) corte longitudinal, esquematizado; d) lado lateral. Dos terceras partes del tamaño natural. (Según Roger, de Housa, 1965.)

Belemnitella d'Orbigny, 1840 (Santoniano-Maestrichtiano). El *rostro* es cilíndrico, con dos surcos dorsolaterales bien desarrollados, y una fisura alveolar prominente (fig. 12.88). La superficie del *rostro* posee muchas huellas de vasos sanguíneos. *B. mucronata* (Schoteim) caracteriza al Campaniano Superior de la región boreal.

CAPÍTULO 13

Artrópodos

Son animales pluricelulares cuya simetría es bilateral; el cuerpo está formado por cabeza, tórax y abdomen, los cuales están formados por somitos desiguales (metameria heterónoma), fusionados de distinta manera, y todos, de forma típica, presentan un par de apéndices articulados. El exoesqueleto es quitinoso, y mudado a intervalos. Respiran por branquias, tráqueas, sacos pulmonares, o por la superficie del cuerpo. El sistema circulatorio es lagunar, con el corazón dorsal. Los ojos son simples o compuestos. Poseen un cordón nervioso ventral, cerebro dorsal y un par de ganglios en cada somito o concentrados en la región anterior del cuerpo. Los sexos están generalmente separados (son dioicos) y el desarrollo ontogenético presenta, por lo regular, fase larvaria y metamorfosis.

13.1 Phylum Arthropoda (Cámbrico-Reciente)

Este *phylum* contiene la mayor parte de los animales conocidos más de un millón de especies con un número enorme de individuos, en la generalidad de los casos. El grupo incluye muchos animales conocidos, como cangrejos, camarones y otros crustáceos, insectos, arañas, escorpiones, garrapatas y formas vecinas, ciempiés, milpiés, etcétera (fig. 13.1). Es el único *phylum* de invertebrados con numerosos miembros adaptados a la vida terrestre lejos de los lugares húmedos. Los insectos son los únicos invertebrados voladores, pues aparte de ellos, sólo los vertebrados son capaces de volar. Las distintas especies de artrópodos están adaptadas a la vida aérea, terrestre, en aguas dulces, salobres y saladas, mientras algunos son parásitos de plantas o de animales.

Los artrópodos abundan en distintas épocas geológicas (trilobites y queliceros en los mares paleozoicos, varios malacostráceos en el Terciario, etc.). Algunos grupos son muy buenos fósiles índices (por ejemplo, ostrácodos, algunos trilobites, euriptéridos, etcétera).

El cuerpo de los artrópodos está segmentado exteriormente en distinto grado. Es simétrico bilateralmente y por lo general está dividido en tres grupos bien diferenciados de somitos que forman la cabeza, el tórax y el abdomen. Los somitos que forman estas tres partes principales pueden estar fusionados, o más o menos diferenciados.

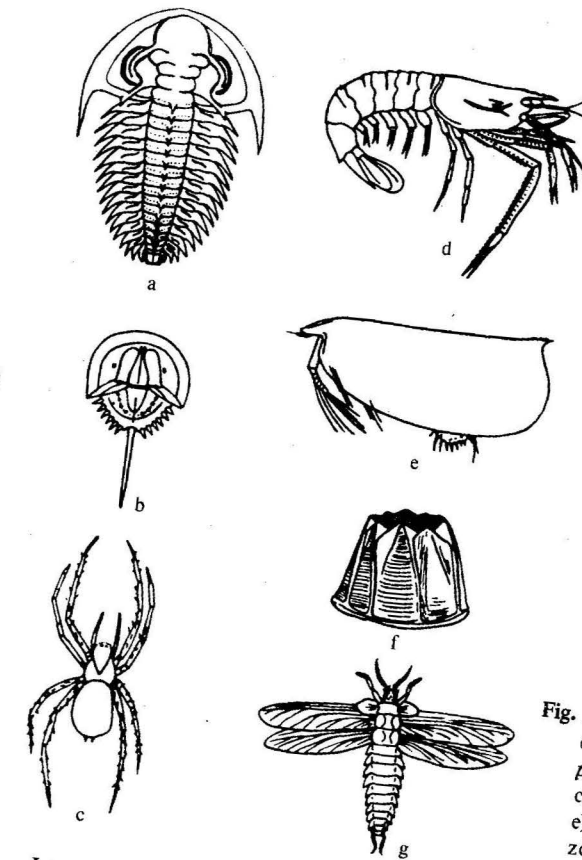


Fig. 13.1 Arthropoda. Representantes característicos del *phylum* Arthropoda: a) trilobite; b) xifosuro; c) arácnido; d) malacostráceo; e) ostrácodo; f) percebes (caparazón); g) insecto, sin escala. (Según varios autores, de Spinar, 1960.)

La articulación del cuerpo es solamente externa, pues dentro del cuerpo los somitos o anillos no están divididos entre sí (como en los anélidos). También los somitos de los artrópodos se diferencian entre sí por su forma, tamaño, función, etcétera, o sea, son *heterónomos* (metameria heterónoma) y no homónomos (iguales en forma y función) como es el caso de los anélidos (metameria homónoma). La cabeza está formada por seis somitos que se fusionan en un esqueleto firme. Los apéndices de estos somitos se transformaron en órganos sensitivos (ojos y tentáculos) o sirven como aparato masticador. El tórax está constituido por un número variable de somitos y sus apéndices sirven, por lo general, para el movimiento. En algunos artrópodos, la cabeza y el tórax se unen firmemente dando lugar al *cefalotórax*. El abdomen está constituido también por un número variable de somitos, por lo general no fusionados y mutuamente móviles, sus apéndices están reducidos o desempeñando diversas tareas.

El número de somitos que forman el tórax y el abdomen, así como la forma y el grado de reducción de los apéndices, varía según los distintos grupos sistématicos, pero dentro de cada grupo suele ser uniforme y no presentar cambios. En muchos artrópodos el abdomen termina en un somito generalmente desprovisto de apéndices que se denomina *telson*. Si los apéndices del telson están presentes se denominan *cercos*, que en conjunto forman la *furca*. Cada somito de los artrópodos presenta un par de apéndices de forma diversa, a veces reducidos en número o en algunas de sus partes. Raramente estos apéndices

están completamente reducidos o faltan; están articulados y diferenciados en forma y función para servir a diferentes propósitos.

Toda la superficie externa del cuerpo está cubierta por un *exoesqueleto* quitinoso que protege los órganos internos y suministra los puntos de inserción a los músculos. En realidad, este esqueleto externo es una cutícula complicada, formada por varias capas y atravesada por poros, la cual cubre toda la superficie externa y tapiza los extremos anterior y posterior del tubo digestivo, los órganos respiratorios y los conductores de las glándulas superficiales. En muchos casos, el esqueleto forma una armadura rígida y endurecida (esclerotizada) por sales calcáreas (generalmente carbonato de calcio).

Esta armadura externa articulada necesariamente limita el tamaño del animal, por lo que en los artrópodos se producen mudas periódicas que les permiten el crecimiento. La mayor parte de los artrópodos presentan de cuatro a siete mudas. Antes de la muda, se forma dentro del animal un exoesqueleto blando, que sustituye al esqueleto viejo que se desprende. La muda se produce cuando el esqueleto se abre dorsalmente y el animal sale lentamente, ingiriendo aire o agua. La nueva cubierta se endurece rápidamente por transformaciones químicas.

El tubo digestivo es completo, la boca y el ano se encuentran en los extremos opuestos del cuerpo y por lo general son terminales. El sistema circulatorio es abierto (lagunar), es decir, el corazón dorsal distribuye la sangre por arterias y venas a los órganos y tejidos, desde los cuales regresa al corazón por los espacios del cuerpo. La respiración la realizan de distintas formas: por branquias, tráqueas, sacos pulmonares, o por la superficie del cuerpo. El sistema nervioso está formado por grandes ganglios cerebrales situados encima de la boca, desde los cuales parte un par de cordones nerviosos ventrales. Los sexos están generalmente separados, y los machos suelen ser distintos a las hembras (dimorfismo sexual). Su desarrollo ontogenético es corto, o presentan fase larvaria, con metamorfosis frecuentemente.

13.2 Sistemática

La sistemática de los artrópodos está basada en el modo de división del cuerpo (cabeza, tórax y abdomen, o cefalotórax y abdomen) y en la forma de organización de los apéndices. El *phylum* se divide en cuatro *subphyla*, que son:

Subphylum Trilobitomorpha (Cámbrico-Pérmico)

Subphylum Chelicerata (Cámbrico-Reciente)

Subphylum Crustacea (Cámbrico-Reciente)

Subphylum Tracheata (Devónico-Reciente).

13.3 Subphylum Trilobitomorpha (Cámbrico-Pérmico)

Los trilobitomorfos se caracterizan por presentar apéndices preorales desarrollados como antenas, mientras los apéndices postorales son numerosos.

En este grupo hay una clase muy importante, la clase *Trilobita* (Cámbrico-Pérmico), cuyos representantes, conocidos como los trilobites, fueron formas muy abundantes en el Paleozoico.

Los trilobites presentan los apéndices uniformes, con el cuerpo (incluyendo el exoesqueleto dorsal) dividido en cabeza o cefalón, tórax, y abdomen o pigidio. Cada una de estas tres partes está dividida, a su vez, en una parte axial y dos laterales.

El cuerpo de un trilobite tiene forma elíptica. Según el eje mayor del cuerpo, este queda dividido en *cabeza* o cefalón, tórax y pigidio (fig. 13.2). También, según el eje menor, el cuerpo queda dividido en tres partes, pues existen dos surcos longitudinales dorsales que van desde el extremo anterior de la cabeza hasta el extremo posterior del pigidio (fig. 13.2). Estos dos surcos provocan la existencia de una zona abultada central, que en el cefalón se denomina *glabella* y en el resto del cuerpo eje o *rachis*, y dos partes laterales, que en el cefalón se denominan *carrillos* y en el resto del cuerpo, *lóbulo pleurales*.

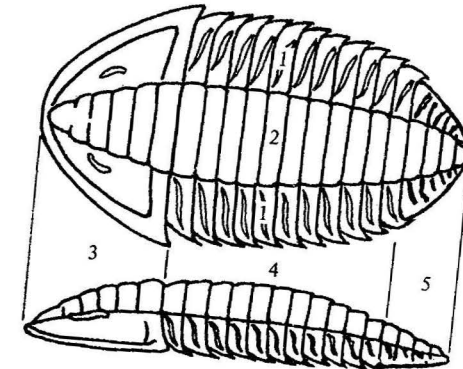


Fig. 13.2. Esquema del caparazón de un trilobite para mostrar la división del cuerpo en cefalón (cabeza), Thorax (tórax) y pygidium (pigidio), así como en axis (parte axial) y lóbulos pleurales. 1) lóbulo pleural; 2) eje; 3) cefalón; 4) tórax; 5) pigidio. (Según Moore, 1952.)

El cuerpo está cubierto por un caparazón dorsal que en las márgenes del cuerpo está doblado hacia abajo, cubriendo las márgenes del lado ventral del cuerpo (fig. 13.3). Esta dobladura recibe el nombre de *duplicadura*. El resto de la parte ventral del cuerpo era blanda y no presenta caparazón.

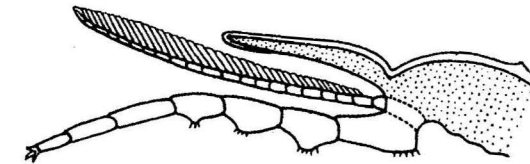


Fig. 13.3. Reconstrucción de apéndices torácicos de un trilobite (*Triarthrus catoni* Hall). Vista anterior, aumento x10. (Según Storer, de Hupé, 1953.)

El *escudo cefálico* (fig. 13.4 a y fig. 13.5) es la parte dorsal de la cabeza; tiene forma semicircular o semielíptica, es duro y compacto. Por su parte posterior se fija al primer somito del tórax. Los bordes posterior y laterales del escudo cefálico forman un ángulo denominado *ángulo facial* (fig. 13.6), el cual a veces es muy prolongado y forma una *punta general* (fig. 13.5 P) a cada lado.

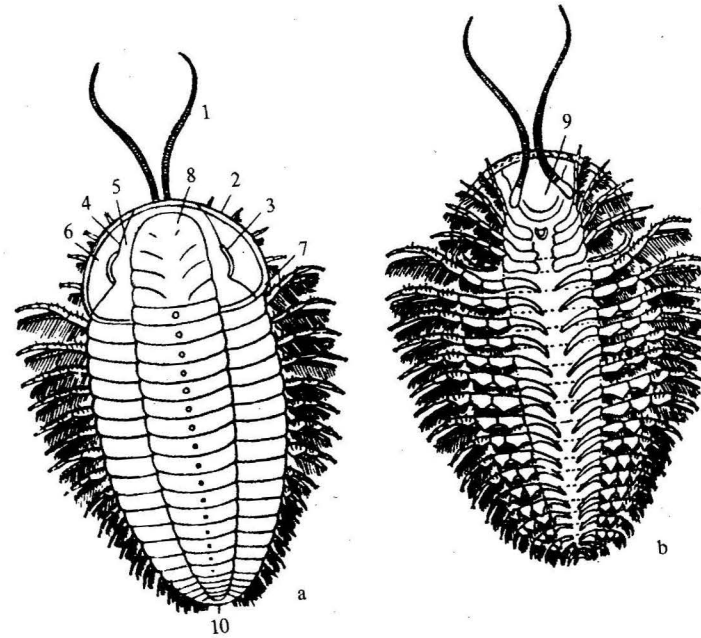


Fig. 13.4 Reconstrucción de apéndices de un trilobite del Ordovícico (*Triarthrus becki*): a) vista dorsal; b) vista ventral, 1) antena, 2) cabeza, 3) ojo, 4) sutura facial, 5) carrillo fijo, 6) carrillo libre, 7) ángulo genal, 8) glabella, 9) hipostoma, 10) pigidio. (Según Swinnerton, 1961.)

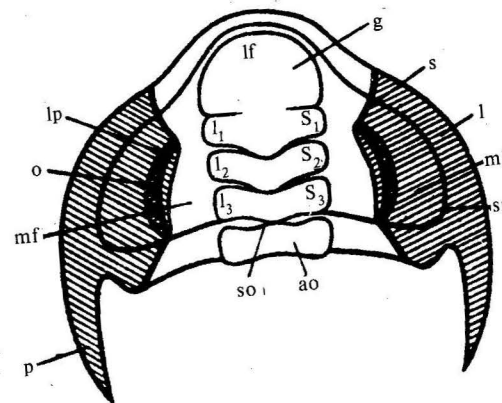


Fig. 13.5 Escudo cefálico de un trilobite (esquemático): g) glabella; lf) lóbulo frontal; l1, l2, l3) lóbulos laterales glabulares; s1, s2, s3) surcos glabulares laterales; so) surco occipital; ao) anillo occipital; s) sutura facial; ml) carrillo libre (sombreado); mf) carrillo fijo; sm) surco marginal; p) punta genal; lp) parte central de la sutura facial; o) ojo compuesto; el cranidio es blanco y los carrillos libres están sombreados. (Según Meléndez, 1965.)

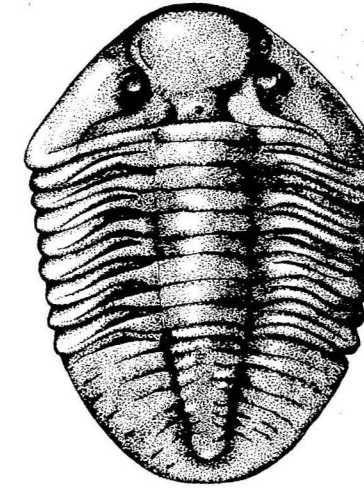


Fig. 13.6 *Asaphus expansus* Dalman, Ordovícico, Estonia. Tamaño natural. (Según Hupé, 1953.)

En su parte media, el escudo cefálico presenta una porción abultada denominada *glabella* (fig. 13.5 g) a cuyos lados se encuentran los carrillos, los cuales están separados de ella por dos surcos longitudinales que en la parte anterior se unen cerrando la glabella. Los carrillos presentan una sutura oblicua denominada *sutura facial* (fig. 13.5 s) que los divide en dos partes. Las partes más cercanas a la glabella forman los *carrillos fijos* (fig. 13.5 mf), los cuales junto con la glabella forman el *cranidio* (fig. 13.5, en blanco). Las otras partes son los *carrillos libres* (fig. 13.5 ml sombreado).

La *sutura facial* (fig. 13.5 s) que separa al cranidio de los carrillos libres, es bien distinguible en los escudos cefálicos. La sutura parte del margen anterior del escudo, pasa por el borde inferior de los ojos y continúa hasta su extremo posterior. Según el recorrido de la sutura facial se distinguen varios tipos, siendo los más importantes:

1. Opistopario (fig. 13.5 y fig. 13.6), que termina en la parte posterior del escudo cefálico.
2. Gonatopario (fig. 13.7), en la cual el recorrido termina en el ángulo facial.
3. Propario (fig. 13.8 2), que termina su recorrido en el borde lateral del escudo cefálico.
4. Hipopario (fig. 13.8 1) que es marginal, los carrillos están libres en el lado ventral de la cabeza.

En el escudo cefálico también son prominentes los ojos (fig. 13.5 O), los cuales son compuestos y están situados uno en cada carrillo libre, del lado externo de la parte central de la sutura facial.

El tórax está formado por un número variable de somitos (de 2 a 44) todos, más o menos, de la misma forma y tamaño. Cada somito está formado por una parte central abultada denominada *annulo* y dos *pleuras* laterales. El conjunto de los annulos forma el *eje* o *rachis* (fig. 13.2), mientras el conjunto de las pleuras forman los *lóbulos pleurales* (fig. 13.2). Los extremos de cada pleura, por lo general, están curvados hacia atrás formando *puntas pleurales* (fig. 13.9 pp).

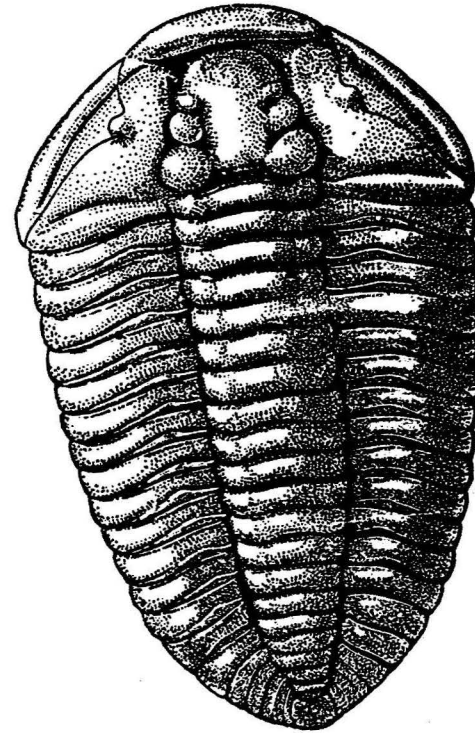


Fig. 13.7 *Calymene diademata* Barrande, Ordovícico, Checoslovaquia. Tamaño natural. (Según Hupé, 1953.)

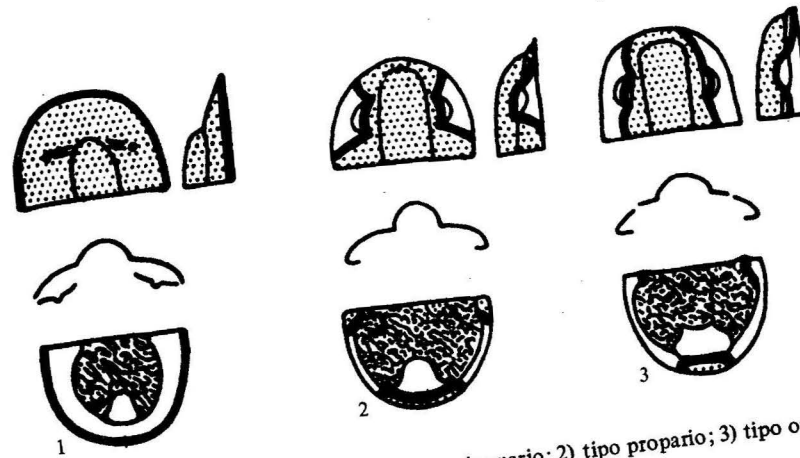


Fig. 13.8 Algunos tipos de sutura facial: 1) tipo hipopario; 2) tipo propio; 3) tipo opistopario. (Según Moore, de Spinar, 1960.)

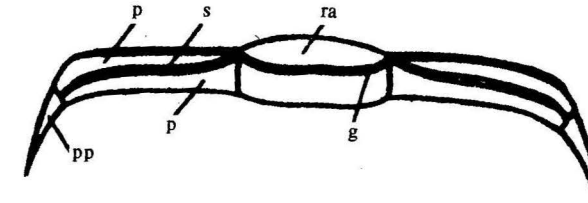


Fig. 13.9 Segmento torácico de un trilobite (esquemático); ra) annulo; p) pleura; s) surco pleural; pp) punta pleural; g) garganta articular. Según Meléndez, 1957.)

El escudo abdominal o *pigidio* cubre la última parte del cuerpo, el abdomen. Está formado por un número variable de somitos firmemente unidos entre sí. Al igual que el tórax, se encuentra dividido en *eje* o *rachis* (central) (fig. 13.10 ra) y dos *lóbulos pleurales* (fig. 13.10 pl) formado por pleuras fusionadas. El eje del pigidio está por lo general articulado, denominándose *terminal* al último de los somitos (fig. 13.10 pt). Las pleuras de los somitos se fusionan firmemente entre sí, y su margen lateral puede ser liso o estar provisto de espinas de diverso tamaño y forma (fig. 13.10). Algunas veces, en el extremo posterior del pigidio se forma una espina más o menos larga denominada *espina caudal* (fig. 13.10 pc).

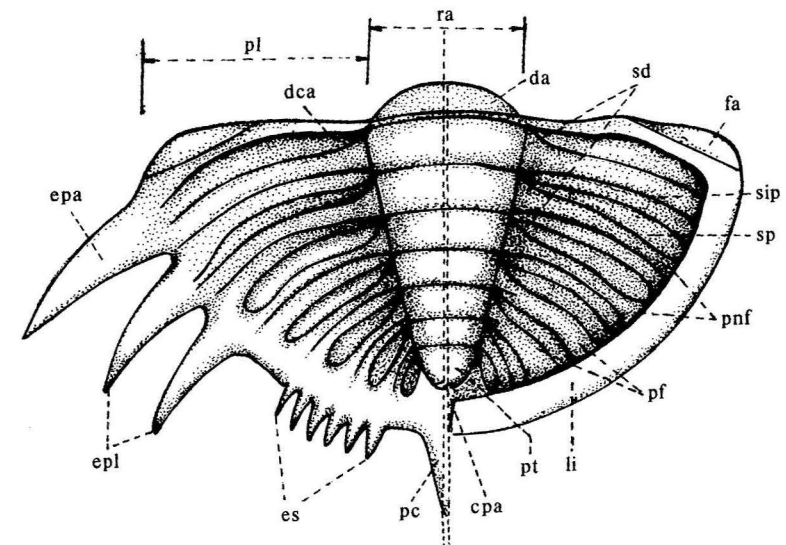


Fig. 13.10 Pírido, esquema morfológico: cpa) cresta postaxial; da) área articular del primer anillo del raquis; dca) primera costilla; epl) espina pleural anterior, epl) espinas pleurales laterales; es) espinas secundarias; fa) faceta articular; li) limbo o bordura; pc) espina caudal; pf) pleuras fusionadas; pl) lóbulo pleural; pnf) pleuras no fusionadas, pt) anillo terminal; ra) raquis; sd) surco dorsal, parte del pigidio; sip) surco interpleural. (Según Hupé, 1953.)

El tamaño del pigidio varía según los distintos grupos; en algunos es muy pequeño en comparación con la cabeza y el tórax. Estas son las formas *micropigídicas* (fig. 13.11) características para el Cámbrico Inferior. En formas más avanzadas, el pigidio era grande en comparación con la cabeza y el tórax, denominándose

estas formas como *macropigidicas* (fig. 13.6). Algunos trilobites tenían la posibilidad de enrollarse (fig. 13.12). El enrollamiento se realizaba de varias formas y en algunos ejemplares los bordes anteriores del escudo cefálico y posterior del pigidio encajan perfectamente. Los trilobites protegían así su lado ventral, que era blando y sin caparazón.

La sistemática moderna de los trilobites está basada en caracteres del caparazón tales como forma de la glabella, tipo de sutura facial, etc. Algunos géneros importantes se detallan a continuación.

Olenellus Billings, 1861 (Cámbrico Inferior). El cuerpo es casi plano, con puntas genales más o menos del mismo tamaño que las puntas pleurales. Tórax ancho, con el tercer somito que presenta puntas pleurales muy desarrolladas; el pigidio pequeño, con una larga espina caudal (fig. 13.11).

Asaphus Brogniart, 1822 (Ordovícico). El cuerpo elíptico, con el escudo cefálico y el pigidio más o menos del mismo tamaño. Ojos pequeños y sutura facial de tipo opistopario. El tórax tiene ocho somitos y el pigidio presenta el borde posterior redondo (fig. 13.6).

Phacops Emmerich, 1839 (Silúrico-Devónico). Glabella prominente que se ensancha rápidamente hacia adelante; sutura facial de tipo propio y ojos grandes. El tórax tiene once somitos, pigidio grande y redondeado (fig. 13.13 b).

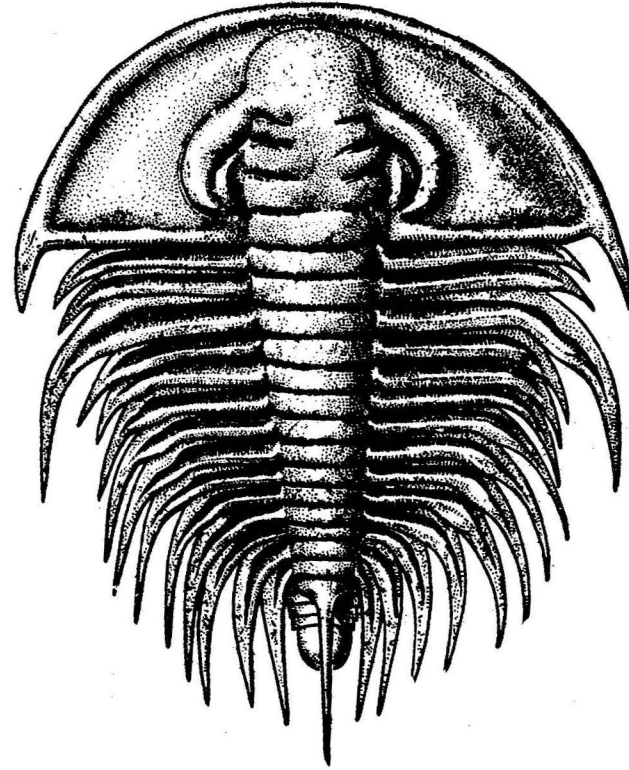


Fig. 13.11 *Olenellus thompsoni* (Hall), Cámbrico Inferior, Francia. Tamaño natural. (Según Hupé, 1953.)

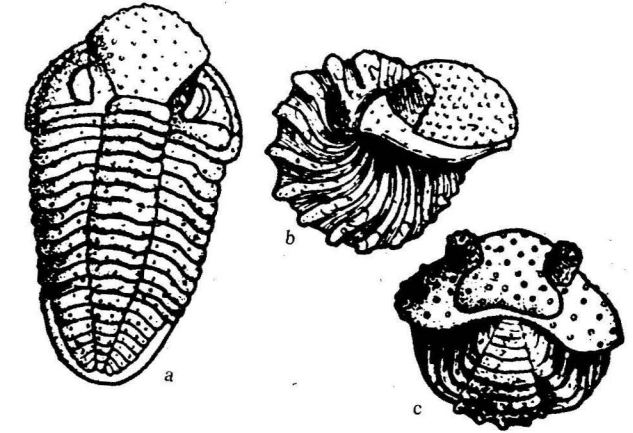


Fig. 13.12 *Phacops latifrons*, Devónico, Europa. a) ejemplar desenrollado; b) ejemplar enrollado, vista lateral; c) el mismo, vista frontal, a la mitad del tamaño natural. (Según Meléndez, 1957.)

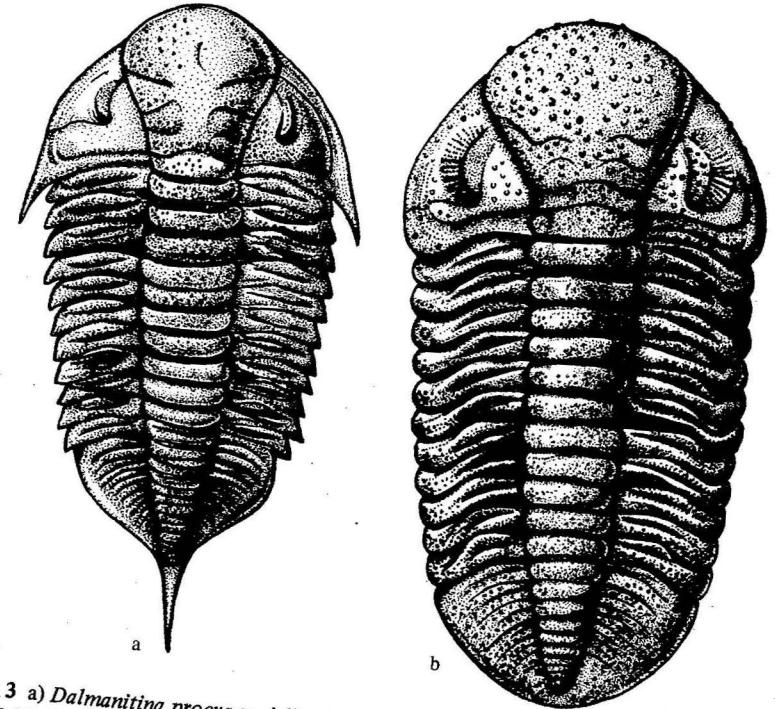


Fig. 13.13 a) *Dalmanitina proeva socialis* (Barrande), Ordovícico, Checoslovaquia, aumentado x1,5; b) *Phacops fecundus* (Barrande), Devónico, Checoslovaquia, tamaño natural. (Ambas figuras según Hupé, 1953.)

13.4 Subphylum Chelicerata (Cámbrico-Reciente)

Son artrópodos que presentan seis pares de apéndices. El primer par de apéndices (preorales) son unas pinzas denominadas quelíceras (faltan las antenas), mientras que el segundo par (postorales) reciben el nombre pedipalpos y sirven para la elaboración del alimento, pues faltan las mandíbulas verdaderas. Los otros cuatro pares de apéndices son patas. El cuerpo está formado, generalmente, por cefalotórax (con seis pares de apéndices) y abdomen (sólo hay una excepción, que es el orden *Acarida*).

Los quelicerados constituyen un grupo variado que comprende arañas, ácaros, garrapatas, escorpiones y otras formas (fig. 13.14). Los miembros de este grupo difieren en la forma del cuerpo y en la naturaleza de sus apéndices. Los representantes recientes son animales pequeños de vida libre que habitan la tierra firme. Algunos fósiles fueron marinos y alcanzaron un tamaño de casi dos metros.

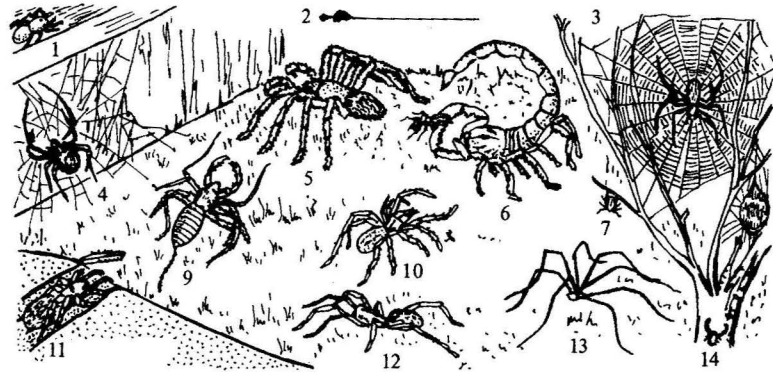


Fig. 13.14 Algunos representantes comunes de la clase arácnidos, sin escala. 1) *Salticus*; 2) araña hilando; 3) *Argiope*; 4) *Latrodectus*; 5) *Aphonopelma*; 6) *Vejovis*; 7) *Dermacentor*; 8) saco ovífero; 9) *Mastigoproctus*; 10) *Eremobates*; 11) *Bothriocyrtum*; 12) *Lycosa*; 13) *Phalangium*; 14) *Aphocheiridium*.

Desde el punto de vista sistemático, este subphylum se divide en tres clases, de las cuales sólo la clase *Merostomata* (Cámbrico-Reciente), presenta interés paleontológico. Los merostomados son quelicerados con el cuerpo formado por cefalotórax y abdomen, terminando este último en el telson. En el cefalotórax hay ojos compuestos y seis pares de apéndices. Los merostomados son animales acuáticos; entre ellos encontramos la subclase *Eurypterida* (Ordovícico-Pérmico), que tuvo importancia en el Paleozoico.

Los euryptéridos o gigantostráceos presentan un abdomen grande formado por doce somitos, de los cuales los primeros siete forman el preabdomen, mientras que los cinco restantes forman el postabdomen. La última pareja de apéndices del cefalotórax por lo general es grande, y está modificada como apéndices nadadores. Este es un grupo extinguido limitado al Paleozoico, donde habitaron en aguas dulces y en las salobres. Como ejemplo es posible citar el género *Eurypterus* De Kay, 1825 (Ordovícico-Carbonífero), que presenta cefalotórax trapezoidal con dos ojos subcentrales y grandes (fig. 13.15). El último segmento del abdomen (pretelson) posee un borde posterior muy cóncavo. El telson es largo y estiliforme.

De otros quelicerados conocemos pocos restos fósiles entre ellos el caso de algunos escorpiones (fig. 13.16).

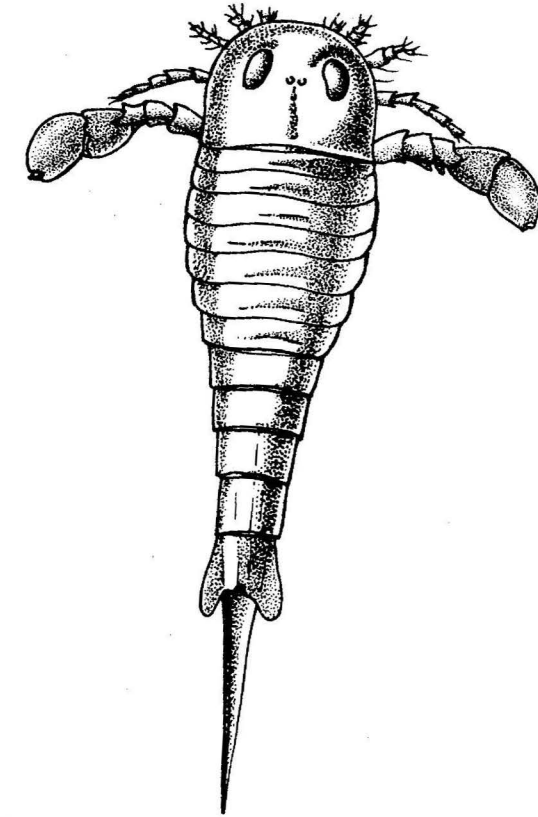


Fig. 13.15 *Eurypterus fischeri* Eichwald, Silúrico, Báltico. Vista dorsal. A la mitad del tamaño natural. (Según Storer, de Pribyl, 1965.)

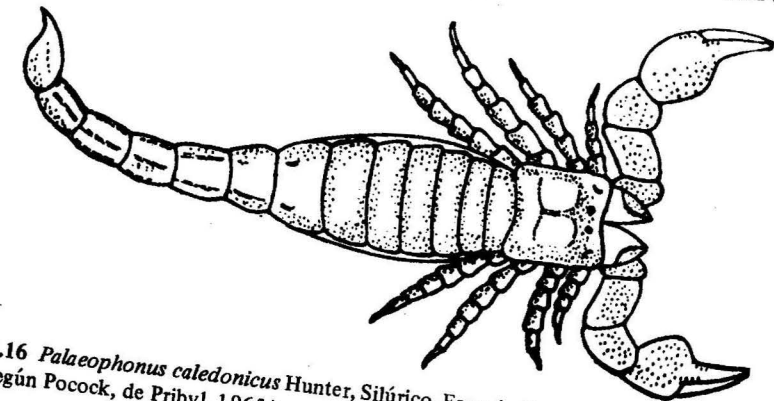


Fig. 13.16 *Palaeophonus caledonicus* Hunter, Silúrico, Escocia. Reconstrucción, aumentado x2, (Según Pocock, de Pribyl, 1965.)

13.5 Subphylum Crustacea (Cámbrico-Reciente)

Los crustáceos poseen el cuerpo dividido en cabeza, tórax y abdomen, aunque los dos primeros, en algunos casos, se unen formando el cefalotórax. El último somito del cuerpo es el telson, en el cual se halla el ano. En la cabeza hay cinco pares de apéndices, de los cuales dos son antenas, un par son mandíbulas y dos pares son maxilas. El cuerpo posee un caparazón dorsal, en la generalidad de los casos.

Entre los crustáceos encontramos pulgas de agua, cangrejos, camarones, langostas, percebes, etc. La mayor parte de ellos son marinos (fig. 13.17), muchos viven en aguas dulces (fig. 13.18), y algunos pocos, como los cochinillos de humedad, viven en tierra en las zonas húmedas. La mayor parte son de vida libre, pero algunos son sedentarios o parásitos; algunas especies parásitas están tan modificadas que sólo se reconocen como crustáceos por sus formas larvarias.

Desde el punto de vista de la sistemática, los crustáceos se dividen en ocho clases, de las cuales la clase *Ostracoda* (Cámbrico-Reciente) es muy importante.

Los ostracodos son crustáceos diminutos con el cuerpo aplastado lateralmente y cubierto por un caparazón formado por dos valvas unidas dorsalmente (como las valvas de los bivalvos), en la mayoría de los casos bien calcificadas. El cuerpo está dividido en cabeza (con cuatro pares de apéndices), tórax (con tres pares de apéndices) y el abdomen, que termina en una *furca* (fig. 13.19).

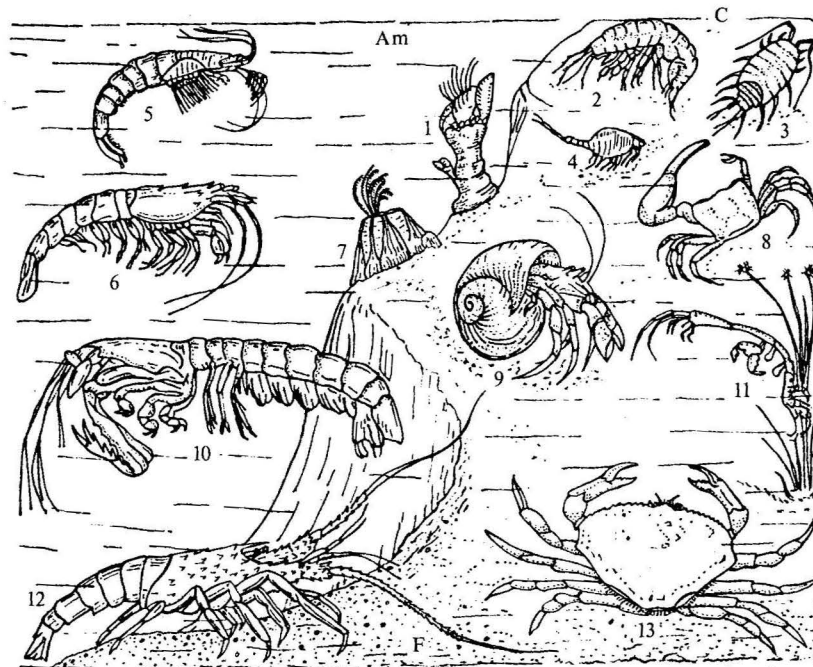


Fig. 13.17 Varios representantes del subphylum crustacea. Formas marinas y costeras. A diferentes escalas: Am) agua de mar; C) costa; F) fondo; 1) *Mitella*; 2) *Gammarus*; 3) *Ligia*; 4) *Nebalia*; 5) *Mysis*; 6) *Crangon*; 7) *Balanus*; 8) *Uca*; 9) *Pagurus*; 10) *Squilla*; 11) *Crapella*; 12) *Palinurus*; 13) *Cancer*. (Según Storer y Usinger, 1961.)

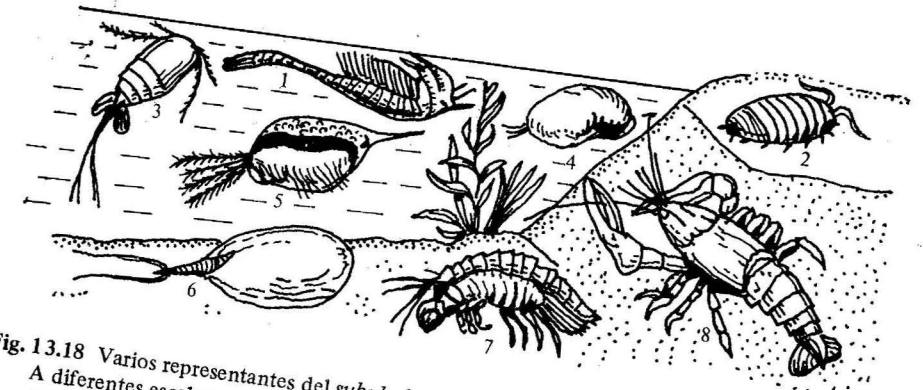


Fig. 13.18 Varios representantes del subphylum crustacea. Formas de agua dulce y tierra firme. A diferentes escalas: T) tierra; Ad) agua dulce; F) fondo; 1) *Branchinecta*; 2) *Porcellio*; 3) *Cyclops*; 4) *Eucypris*; 5) *Daphnia*; 6) *Lepidurus*; 7) *Hyalella*; 8) *Cambarus*. (Según Storer y Usinger, 1961.)

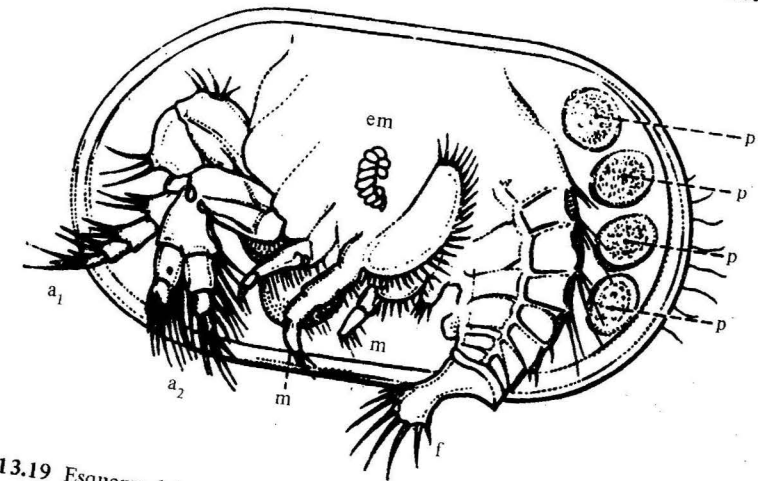


Fig. 13.19 Esquema del cuerpo de un ostrácodo (*Cytherella abyssorum* Sars). Reciente. Atlántico; hembra, vista del lado izquierdo, la valva izquierda suprimida: a₁) primeras antenas; a₂) segundas antenas; c) borde dorsal de la valva derecha; em) impresiones de los músculos abductores; m) mandíbula; mx) maxila; f) furca; p) huevos. Aumentado x62. (Según Sars, 1953.)

El caparazón está formado por dos valvas, por lo general simétricas (equivalvas), unidas dorsalmente por un ligamento elástico y por una charnela en el borde dorsal de las valvas. En cada valva podemos distinguir los bordes ventral, anterior y posterior (que en conjunto llamamos parte libre) y el borde dorsal. En general las valvas son ovaladas y poco prolongadas longitudinalmente.

En el borde dorsal (fig. 13.20 bd), ambas valvas están unidas por un ligamento flexible, quitinoso y elástico, que continuamente abre las valvas. Esta unión muchas veces está reforzada por una charnela, también situada en el borde dorsal, la cual según el número, tamaño y forma de los dientes se divide en varios tipos que reciben los mismos nombres que en los bivalvos (taxodonta, disodonta, etcétera).

Las valvas de los ostracodos son cerradas por los *músculos aductores* situados en el centro del cuerpo. Estos músculos dejan impresiones características en la superficie interna de las valvas, por lo general pequeñas y numerosas (fig. 13.20 em). El número, tamaño y posición de estas impresiones musculares tienen gran valor sistemático.

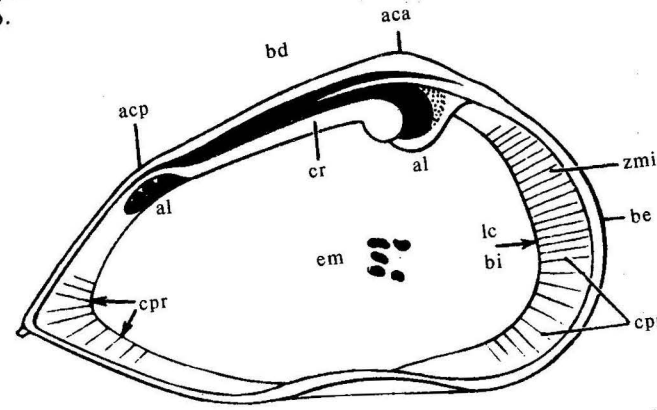


Fig. 13.20 *Brachycythere sphenoides* (Reuss), Turoniano, Argelia. Interior de la valva izquierda: ac a) ángulo cardinal anterior; acp) ángulo cardinal posterior; al) alvéolo dental; bd) borde dorsal; be) borde externo; bi) borde interno; cpr) canales radiales; cr) elemento medio de la charnela en forma de cresta; em) impresiones de los músculos aductores; lc) línea de unión de la lámina interna; zmi) zona marginal interna, aumentado x50. (Según Grakoff, 1953.)

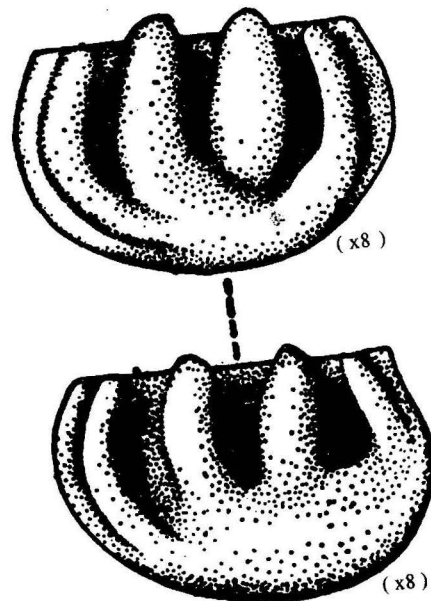


Fig. 13.21 *Drepanellina clarki*, Silúrico. EE.UU. Valva de una hembra (arriba) y de un macho (abajo). (Según Ulrich y Bassler, de Shrock y Twenhotel 1953.)

La superficie externa de las valvas puede ser lisa o con diversos elementos esculturales; son frecuentes los tubérculos, hoyos, quillas, protuberancias, espinas, etcétera. En las formas paleozoicas son frecuentes surcos que dividen la superficie externa en lóbulos (fig. 13.21).

El dimorfismo sexual está bien desarrollado en los ostracodos y es importante en la sistemática. Los machos, por lo general, presentan caparazones mayores y más escultrados.

Los ostracodos son, en general, excelentes fósiles índices, además de brindar una buena información paleoecológica.

Su estudio se ha desarrollado mucho en Cuba últimamente, describiéndose varias especies nuevas. Entre los géneros más importantes están:

Cytherella Jones, 1849 (Jurásico-Reciente). De valvas lisas (es mayor la derecha). Las impresiones musculares están ordenadas en dos hileras subparalelas orientadas verticalmente (fig. 13.22).

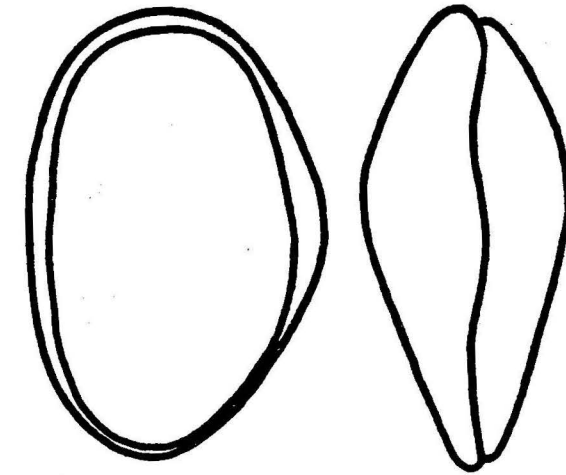


Fig. 13.22 *Cytherella ovata* Roemer, Cretácico, Texas. Valva izquierda. (Según Lalicker, 1952.)

Bairdia Mc Coy, 1846 (Ordovícico-Reciente). La valva izquierda es más grande, con impresiones musculares ordenadas irregularmente (fig. 13.23).

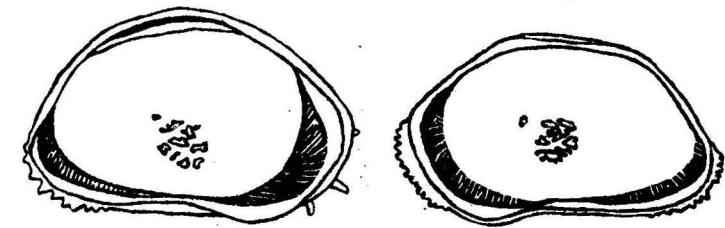


Fig. 13.23 *Bairdia formosa* Brady. Valva izquierda (a la izquierda) y derecha (a la derecha) de un individuo. Reciente, Italia. Aumentado x40. (Según Sylveser Bradley, de Pokormy, 1965.)

Cythereis Jones, 1849 (Cretácico). Las valvas están muy calcificadas y prolongadas, desde ovaladas hasta subtetraedrales. La superficie es muy esculturada, con charnela típica y dientes en ambas valvas (fig. 13.24).

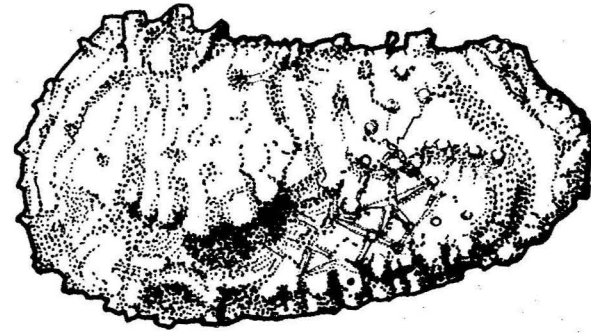


Fig. 13.24 *Cythereis ornantissima*. Reuss. Coniaciano de Checoslovaquia. Lado izquierdo del caparazón de una hembra, aumentado x100. (Según Pokorny, 1965.)

Menos importante es la clase *Malacostraca* (Cámbrico- Reciente). Los malacostráceos son crustáceos con el cuerpo constituido por 19 o 20 somitos, cinco en la cabeza, ocho en el tórax y seis o siete en el abdomen. Presentan la cabeza fusiónada con los segmentos del tórax, y en el abdomen hay varios apéndices (fig. 13.25). Dentro de los malacostráceos se encuentran los representantes del orden *Decapoda* (Triásico-Reciente), los cuales presentan restos fósiles.

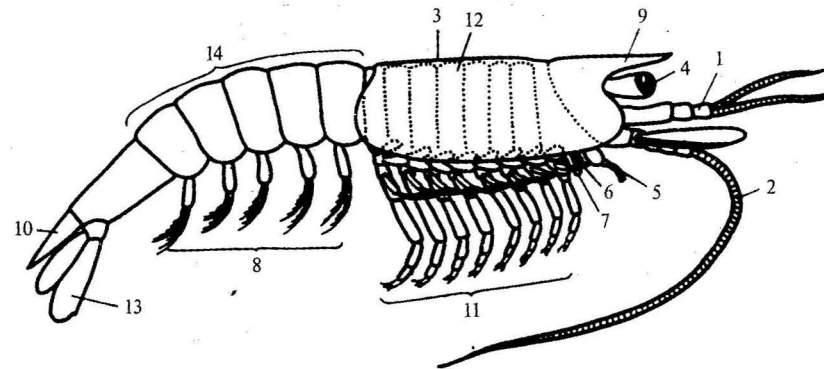


Fig. 13.25 Esquema de un malacostráceo: 1) antenula; 2) antena; 3) caparazón; 4) ojo; 5) mandíbula; 6) maxilula; 7) maxila; 8) pleópodos (apéndices de los somitos abdominales); 9) rostro; 10) telson; 11) apéndices del tórax; 12) somitos del tórax; 13) uropoda (apéndice del último somito del abdomen). (Según Calman, de Housa, 1965.)

Los decápodos presentan los tres primeros pares de apéndices desarrollados como maxilas para la elaboración del alimento. Los otros cinco pares son patas y uno o tres de los primeros pares modificados forman pinzas. Los géneros más abundantes como fósiles son los que se explican a continuación.

Palinurus Fabricius, 1798 (Jurásico-Reciente). No posee pinzas. En el borde frontal del caparazón hay dos espinas oculares grandes, mientras que en la región anterior hay espinas pequeñas. Presenta numerosos tubérculos en la región posterior del caparazón. Los representantes recientes de este género son las langostas (fig. 13.26).

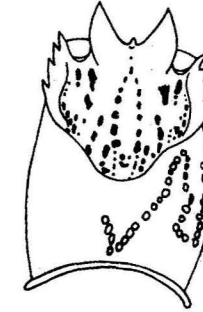


Fig. 13.26 *Palinurus woodwardi* Fritsch, Senoniano, Alemania. Dos tercios del tamaño natural. (Según Martín, de Roger, 1953.)

Callianasa Leach, 1814 (Jurásico-Reciente). Con caparazón blando, no calcificado, sólo se conservan las pinzas que son muy firmes. Estas pinzas son muy frecuentes en los sedimentos sublitorales terciarios de Cuba y del resto del mundo (fig. 13.27).

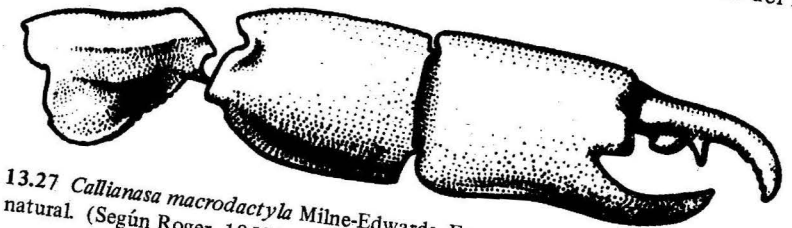


Fig. 13.27 *Callianasa macrodactyla* Milne-Edwards, Eoceno, Francia. Dos tercios del tamaño natural. (Según Roger, 1953.)

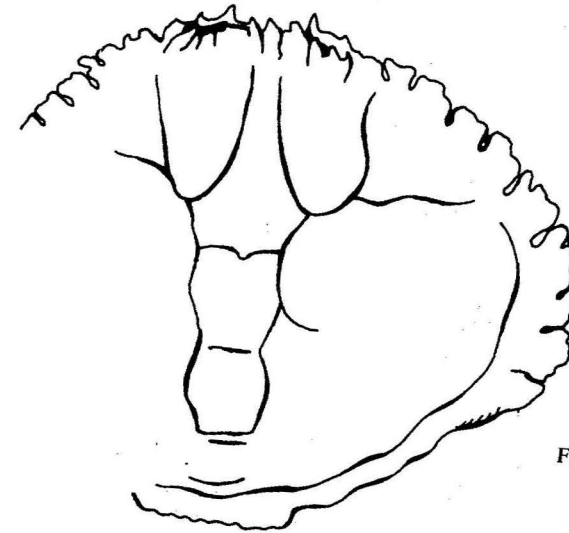


Fig. 13.28 *Cancer sismondai* Meyer, Plioceno, Italia. Casi la mitad del tamaño natural. (Según Milne-Edwards, de Roger, 1953.)

Cáncer Linnaeus, 1758 (Eoceno-Reciente). Su caparazón es prolongado transversalmente, subelíptico. Presenta borde frontal con numerosos dientes o lóbulos irregulares (fig. 13.28).

13.6 Subphylum Tracheata (Devónico-Reciente)

Son artrópodos que respiran por tráqueas, las cuales son tubos conductores del aire ramificados, que llevan el aire directamente a los tejidos. La cabeza está muy bien conformada y en ella hay un par de antenas, dos o tres pares de apéndices bucales masticadores, chupadores o lamadores. El resto del cuerpo está dividido en tórax y abdomen, pero sólo los somitos del tórax presentan patas.

Entre los traqueados se encuentra la clase *Insecta* (Devónico-Reciente), que incluye los insectos, los cuales se caracterizan por tener el cuerpo dividido en cabeza, tórax y abdomen. La cabeza posee seis somitos con antenas y tres pares de apéndices bucales. El tórax posee tres somitos, todos con apéndices, mientras que el segundo y el tercer somitos, por lo general, presentan alas. En el abdomen tiene once somitos muy modificados.

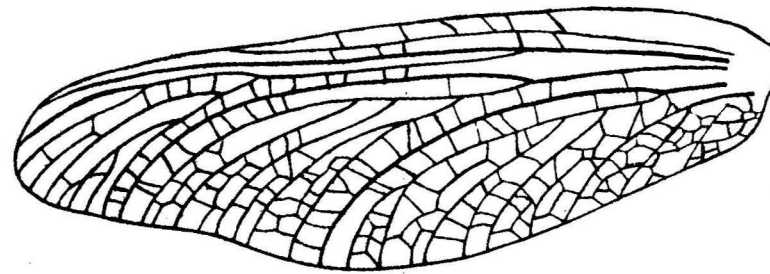


Fig. 13.29 *Dictyoneurella perfecta* Laurentiaux, Carbonífero, Francia, un ala ligeramente aumentada. (Según Laurentianux, 1953.)

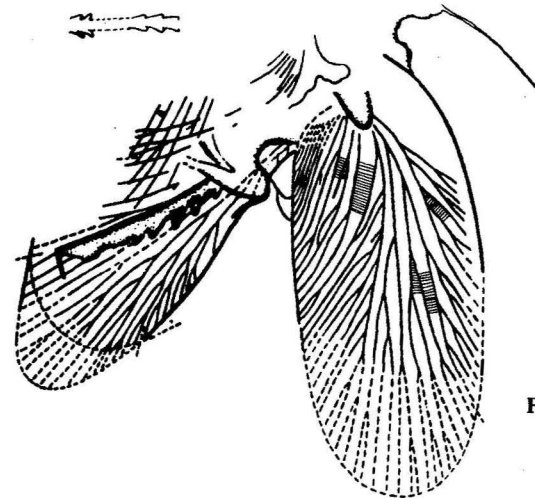


Fig. 13.30 *Prantites bohemicus* (Fric), Carbonífero, Checoslovaquia, aumentado x1,5. (Según Kukalova, 1963.)

Viven en la tierra firme, aunque hay formas de aguas dulces, y escasamente de aguas saladas. Son raros como fósiles, y se conocen usualmente por haber quedado sus cuerpos incluidos en ámbar. En el Paleozoico son conocidas sus alas (fig. 13.29), y algunos cuerpos de blatodeos (cucarachas) (fig. 13.30); de los coleópteros se conocen principalmente sus elitros (alas anteriores endurecidas).

CAPÍTULO 14

Equinodermados

Los equinodermados son animales pluricelulares con simetría radial, a la que accidentalmente puede superponerse la simetría bilateral. El cuerpo carece de segmentación y de cabeza; el carácter más sobresaliente es la presencia de un aparato por el que circula el agua marina, denominado sistema ambulacral, que está compuesto por canales radiales y pies ambulacrales. El esqueleto está formado por placas calcáreas mesodérmicas que suelen formar un endoesqueleto en forma de caja flexible o rígida, con una microestructura típica.

Entre los equinodermados están las estrellas de mar, los erizos, los pepinos de mar, etc., además de varias formas extinguidas. Todos tienen simetría radial, y la mayor parte poseen un endoesqueleto calcáreo con espinas externas. Viven en la costa y en el fondo del mar, desde la línea de las mareas hasta las grandes profundidades oceánicas. Los equinodermados son exclusivamente marinos, siendo pocos pelágicos. Ninguno es parásito ni colonial.

14.1 Phylum Echinodermata (Cámbrico-Reciente)

Un carácter típico del cuerpo de los equinodermados es su simetría radial, comúnmente pentarradiada (simetría según cinco radios). En algunos erizos se puede observar que los individuos adultos presentan simetría bilateral de manera secundaria (la simetría radial sólo se observa en los adultos, pues las larvas son bilaterales), pero aun se pueden distinguir los restos de la simetría radial original (fig. 14.1)

Un órgano muy típico, que no tiene analogía con ningún otro órgano presente en otros *phyla* de animales, es el *sistema ambulacral*, que es un sistema vascular acuífero (fig. 14.2). El sistema ambulacral está formado por el madreporito (fig. 14.2 m) que es una placa perforada que funciona como un tamiz, por el cual el agua de mar penetra en el *conducto pétreo* (fig. 14.2 kk) y en el *conducto anular* (fig. 14.2 ok). Este conducto anular está situado alrededor de la boca y de él parten cinco *conductos radiales* (fig. 14.2 rk) los cuales poseen numerosos *conductos laterales* cortos. Cada conducto lateral termina en un *pie ambulacral* (fig. 14.2 p) que sale fuera del cuerpo por unas pequeñas aberturas que se hallan en las placas del esqueleto. Los pies ambulacrales, por lo general, tienen sus extremos provistos de ventosas y son usados para la locomoción.

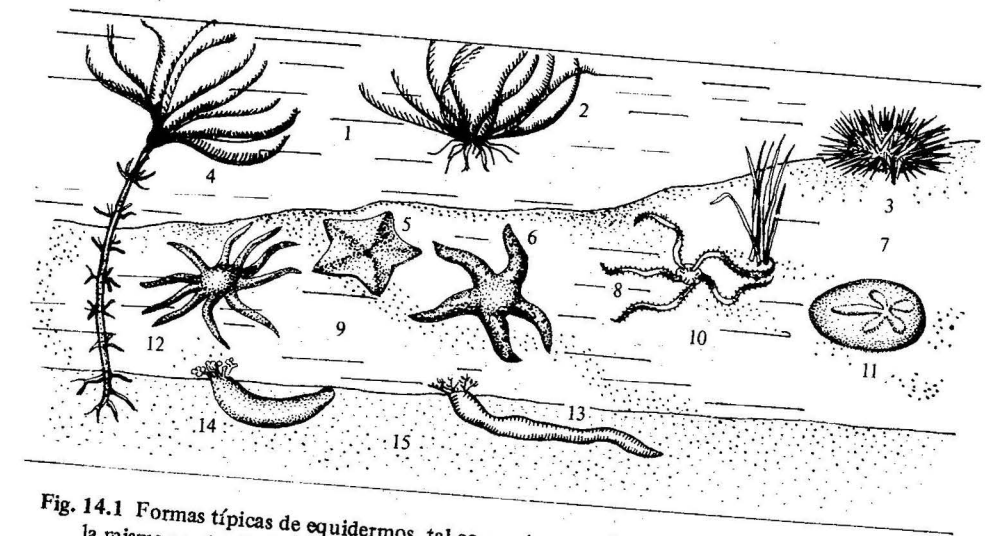


Fig. 14.1 Formas típicas de equidermos, tal como viven en el mar, todas reducidas, pero no a la misma escala: 1) Crinoidea; 2) Antedon (nador); 3) Strongylocentrotus; 4) Metacrinus (fijo); 5) Asteroidea; 6) Asteroidea; 7) Echinoidea; 8) Ophiura; 9) Asteroidea; 10) Ophiuroidea; 11) Echinorachnius; 12) Solaster; 13) Leptosynapta; 14) Thyone; 15) Holothuroidea. (Según Storer y Usinger, 1961.)

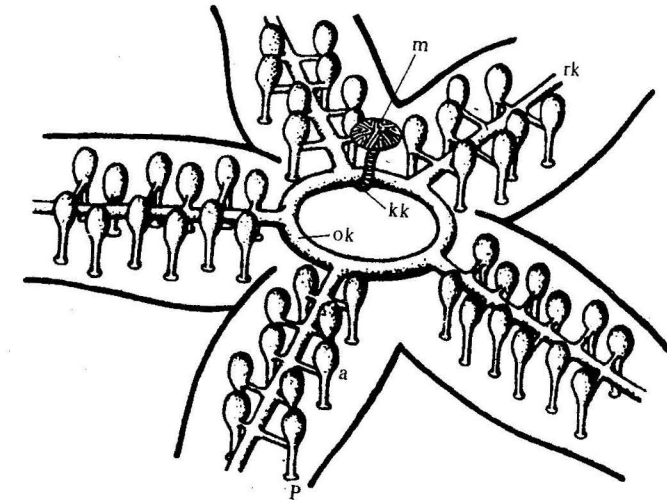


Fig. 14.2 Sistema ambulacral de una estrella de mar. Esquematizado: a) vesícula del pie ambulacral; b) conducto pétreo; c) madreporito; d) conducto anular; e) conducto radial; f) pie ambulacral. (Según Buchsbaum, de Spinar, 1960.)

La simetría radial se manifiesta en la superficie del cuerpo (o del esqueleto) por medio de diez áreas o sectores que se extienden desde la boca (fig. 14.3). Cinco de estas áreas están perforadas para permitir la salida de los pies ambulacrales, y son las denominadas *áreas ambulacrales* o *ambulacros*. Bajo las áreas ambulacrales corren los conductos radiales del sistema ambulacral. El madreporito siempre está situado en un área interambulacral (fig. 14.3).

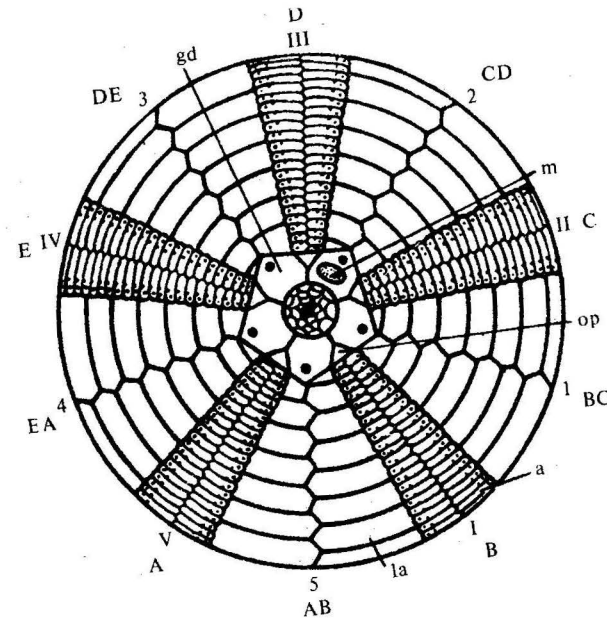


Fig. 14.3 Superficie superior del esqueleto de un erizo de mar: a) ambulacro; la) interambulacro; gd) placa genital; op) placa ocular; m) madreporito. Los ambulacros están indicados por números romanos o por mayúsculas simples, los interambulacros están indicados por números arábigos o por mayúsculas dobles. (Según Shrock y Twenhofel, de Spinar, 1965.)

Todo el cuerpo de los equinodermos está cubierto por una epidermis ciliada. Debajo de ella está el mesodermo, que forma y contiene el endoesqueleto calcáreo, formado por placas ordenadas en una estructura muy característica (fig. 14.4). Cada placa individual está constituida por un cristal de calcita, con microestructura muy porosa, por lo que el esqueleto es relativamente ligero. Las placas de los equinodermos se pueden distinguir fácilmente en las secciones delgadas por su microestructura típica (fig. 14.4 B).

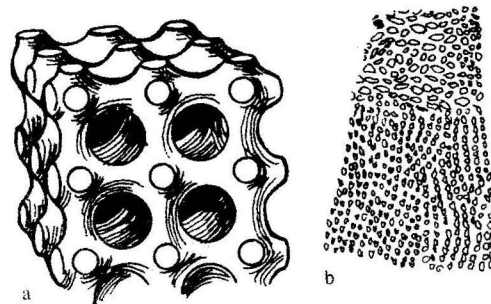


Fig. 14.4 Microestructuras de las piezas del esqueleto de los equinodermos; a) aumentado x55; b) aumentado x5. (Según Moore, 1952.)

Los sexos están separados (con raras excepciones), y son externamente iguales. La larva se denomina *dipleurula* (fig. 14.5), nada libremente y posee simetría bilateral, pues sólo después de la fijación manifiesta simetría radial. Esto hace suponer que los antepasados de los equinodermos son conocidos desde el Cámbrico Inferior, con una organización bastante elevada, por lo que los orígenes filogenéticos de este grupo hay que buscarlos en el Precámbrico.

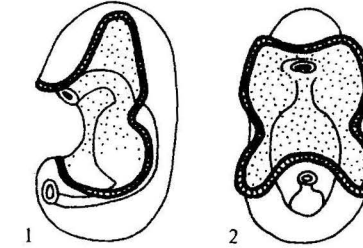


Fig. 14.5 *Dipleurula*, larva de equinodermos: 1) vista lateral; 2) vista ventral, aumentado. (Según Komarek, de Spinar, 1960.)

14.2 Sistemática

De acuerdo con la posibilidad de movimiento en el estado maduro, lo que influye grandemente en la arquitectura del esqueleto. Los equinodermos se dividen en cuatro *subphyla*:

Subphylum Pelmatozoa (Cámbrico-Reciente)

Subphylum Homalozoa (Cámbrico-Devónico)

Subphylum Haplozoa (Cámbrico)

Subphylum Eleutherozoa (Cámbrico-Reciente).

Los *subphyla Homalozoa* y *Haplozoa*, solo tienen representantes paleozoicos y no serán analizados en este capítulo. Los *subphyla Pelmatozoa* y *Eleutherozoa*, que poseen abundantes restos fósiles desde el Cámbrico, serán explicados a continuación.

14.3 Subphylum Pelmatozoa (Cámbrico-Reciente)

Son equinodermos que viven generalmente adheridos al fondo por la superficie inferior del esqueleto, o por un pedúnculo situado en esa misma región. Por eso, tanto la boca como el ano están situados en la parte superior del cuerpo, el cual tiene forma de copa, saco o disco.

El esqueleto de los pelmatozoos está formado por placas calcáreas unidas, que en conjunto pueden estar libres o unidas firmemente. El esqueleto completo llamado *teca* (fig. 14.6) está formado por un *tallo* (pedúnculo), un *cáliz* (en forma de copa) y varios *brazos*. Al conjunto del cáliz y los brazos se le denomina *corona*. En los grupos primitivos, las placas del cáliz eran irregulares y estaban ordenadas también de forma irregular, pero en las formas más avanzadas son regulares, y están ordenadas según la simetría pentarradial del *phylum*. En la superficie del cáliz hay cinco áreas ambulacrales que se unen en su centro, donde está situada la boca.

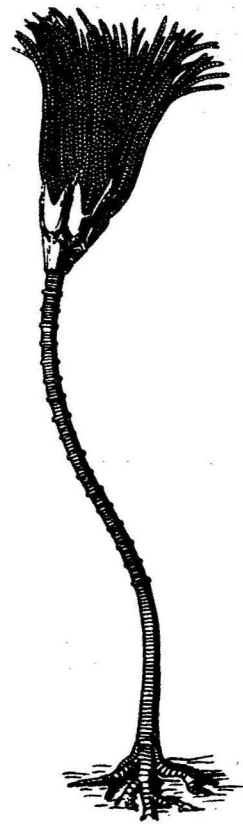


Fig. 14.6 Un blastoideo completo *Orophocrinus* (*Dimorphocrinus*) *fusiformis*. Carbonífero. Tamaño natural. (Según Bather, de Bergounioux, 1953.)

Según la arquitectura general de las tecas, los pelmatozoos se dividen en seis clases, de las cuales solo estudiaremos la clase *Crinoidea* (Ordovícico-Reciente) por su importancia estratigráfica y por su abundancia como fósiles.

Los crinoideos son pelmatozoos con la teca dividida en tallo (que puede estar reducido secundariamente) y corona, la que a su vez está formada por el cáliz y los brazos. El cáliz está formado por placas dispuestas en ciclos, con una simetría radial pentagonal perfecta. Los brazos están bien desarrollados y por lo general son ramificados (fig. 14.7).

Los crinoideos son los únicos pelmatozoos que han perdurado desde el Paleozoico hasta la actualidad. En los mares recientes viven, desde la zona litoral hasta las grandes profundidades oceánicas. Fueron especialmente abundantes en el Paleozoico y muchas calizas del mundo están formadas principalmente por crinoideas fósiles, en general, por las placas de sus tallos.

El cáliz de los crinoideos es la parte más importante del cuerpo, pues contiene los órganos del cuerpo blando. Por su extremo inferior se une al tallo, siendo raros los casos en que se fija directamente en el fondo o está libre. Es significativo que el cáliz de los crinoideos siempre esté dividido en una parte inferior o *cáliz s.s.*, el cual forma los lados y la base del cáliz, y una parte superior u oral denominada *tegmen*. En el límite entre estas dos partes se encuentran los brazos.

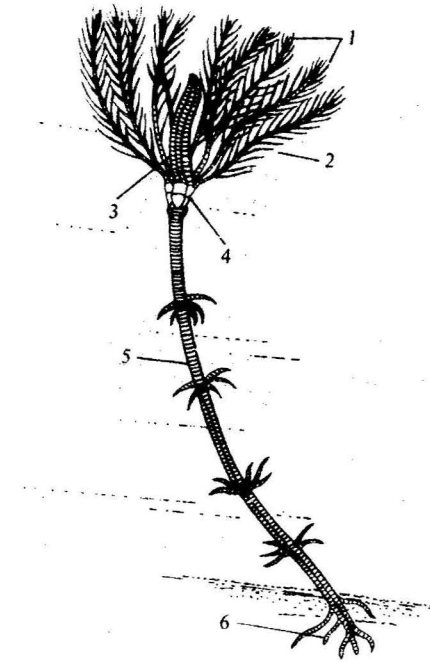


Fig. 14.7 Un crinoideo simple adherido. Disminuido: 1) pinnulas; 2) brazo; 3) tubo anal; 4) cáliz; 5) pedúnculo; 6) cirros. (Según Storer y Usinger, 1961.)

La pared del *cáliz s.s.* está formada por placas dispuestas en ciclos, cada uno con cinco placas (fig. 14.8). La pared oral del cáliz, o sea, el *tegmen*, es por lo general abovedada (fig. 14.9 F). En las formas primitivas, el *tegmen* está formado por cinco placas orales (fig. 14.9 a), pero este número aumenta de forma diversa (fig. 14.9 b, a, e). En el centro del *tegmen* está la boca, y excéntricamente el ano, que en muchos casos se encuentra en la cima de un *cono anal* (figs. 14.7 y 14.10 a).

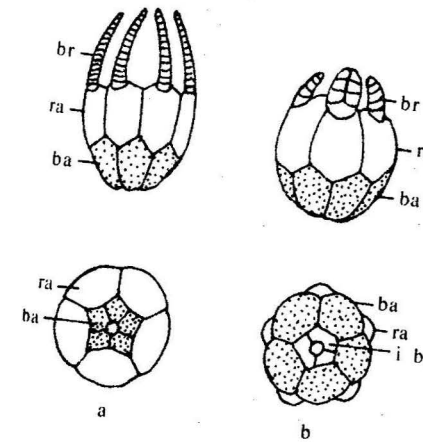


Fig. 14.8 Estructura de la teca de un cáliz monocíclico: a) *Hybocrinus* sp. y cáliz dicíclico: b) *Mysticocrinus* sp. Arriba vista lateral, abajo vista del lado inferior: br) brazo, ba) basalios, ra) radialios, i. ba) infrabasalios. (Según Swinnerton, 1961.)

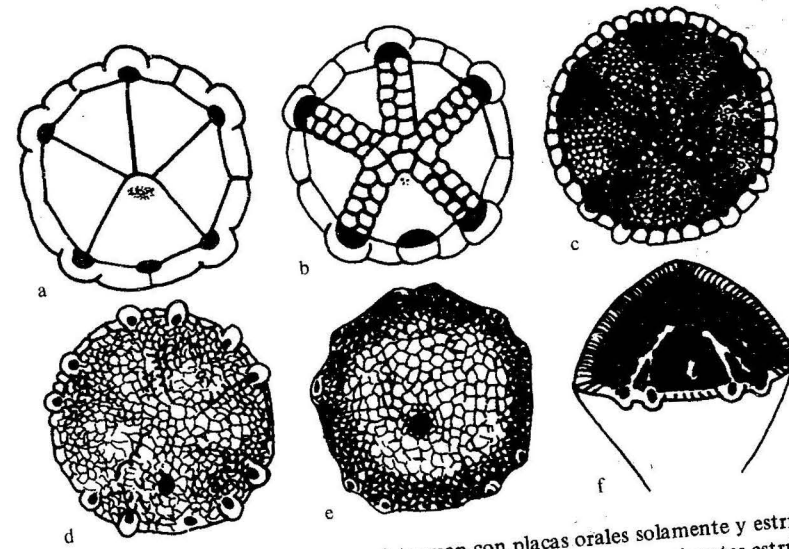


Fig. 14.9 Tipos de tegmen en crinoideos: a) tegmen con placas orales solamente y estrías de alimentación (ambulacros) abiertas; b) placas orales todavía con prominentes estrías de alimentación; c) las placas orales están reducidas, en lugar de ellas hay cubiertas con placas lacrales; las estrías de alimentación están bifurcadas, cubiertas por numerosas placas interambulacrales; las estrías de alimentación se unen más abajo, en el cáliz; d, e) las estrías de alimentación se unen más abajo, en el cáliz; f) diagrama de la estructura interna. (Según varios autores, de Swinnerton, 1961.)

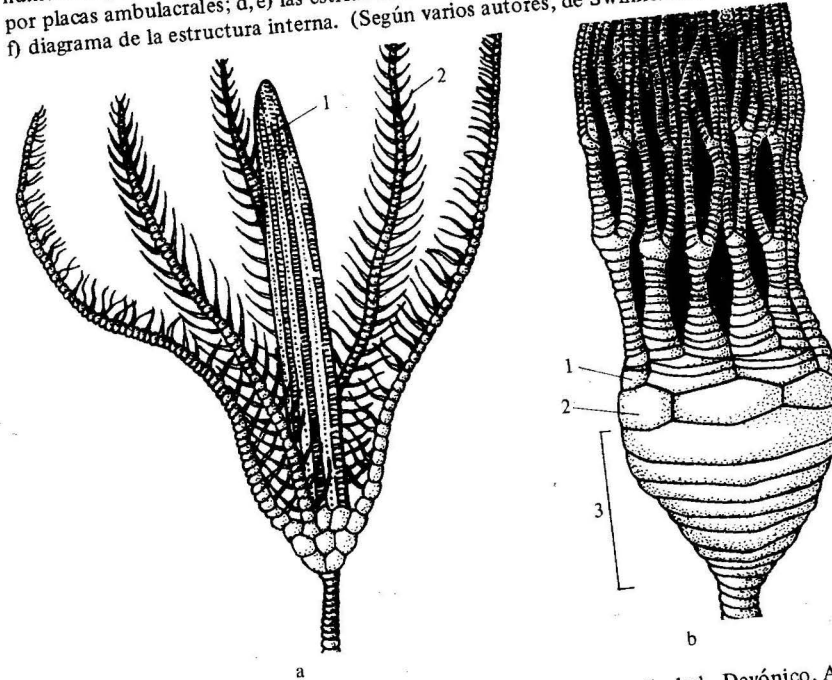


Fig. 14.10 Esqueletos de dos crinoideos: 1) *Rhenocrinus ramosus* Jaekel. Devónico, Alemania, a) cono anal, b) pínulas; 2) *Apiocrinus elegans* DeFrance, Jurásico, a) radialio, b) basalio, c) parte terminal del tallo (ensanchada). (Según Cuénnot, de Spinar, 1960.)

Los brazos constituyen la continuación de las placas basales y están presentes en todos los crinoideos. Son siempre cinco, pero en las formas más avanzadas están ramificados de diversa forma (fig. 14.11).

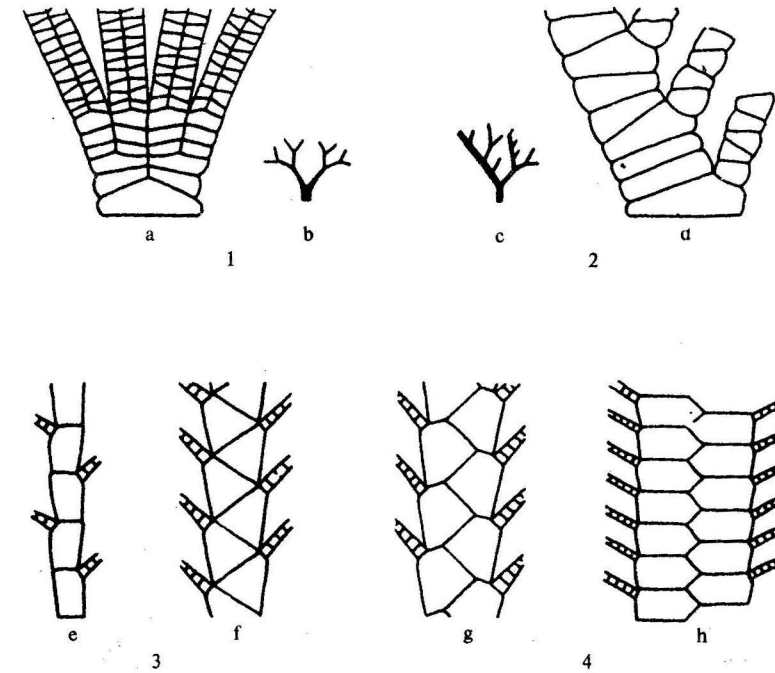


Fig. 14.11 Brazos de crinoideos: a, b) ramificación isotoma; c, d) ramificación heterótoma; e, f) brazos uniserial; g, h) brazos biserial; 1) Isotomous; 2) Heterotomus; 3) uniserial; 4) biserial. (Según Shrock y Twenhofel, 1953.)

La mayoría de los crinoideos tiene tallo, que está formado por muchas placas circulares o estrelladas (figs. 14.12 y 14.13) perforadas en el centro por una abertura circular o estrellada por la cual corre el canal axial. Estas placas circulares reciben el nombre de *artejos*, pueden ser todas del mismo tamaño o algunas periódicamente más grandes (fig. 14.12 2 y 14.13 6). Estos artejos mayores por lo general presentan excrescencias delgadas denominadas *cirros* (fig. 14.7 y 14.13 7) que en las partes inferiores del tallo forman raíces para fijarse al fondo. Las placas o artejos del tallo son las partes del esqueleto de los crinoideos que generalmente se conservan como fósiles.

Los crinoideos presentan muchos géneros fósiles de importancia estratigráfica. Como ejemplo puede tomarse el género *Pentacrinus* (Triásico-Jurásico), que presenta un cáliz en forma de cono, mientras que el tallo es corto, con los artejos en forma estrellada, en sección transversal (fig. 14.14 b).

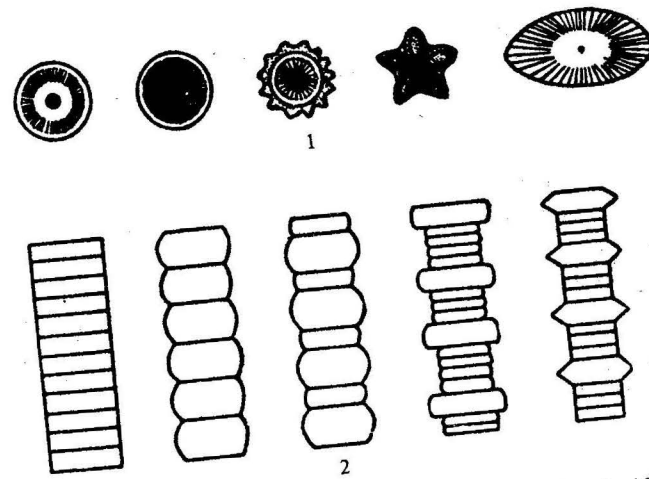


Fig. 14.12 Tallos de crinoideos: 1) forma de los artejos de los tallos de crinoideo; 2) tallos con todos los artejos simples o artejos periódicamente más grandes. (Según Shorrock y Twenhofel, 1953.)

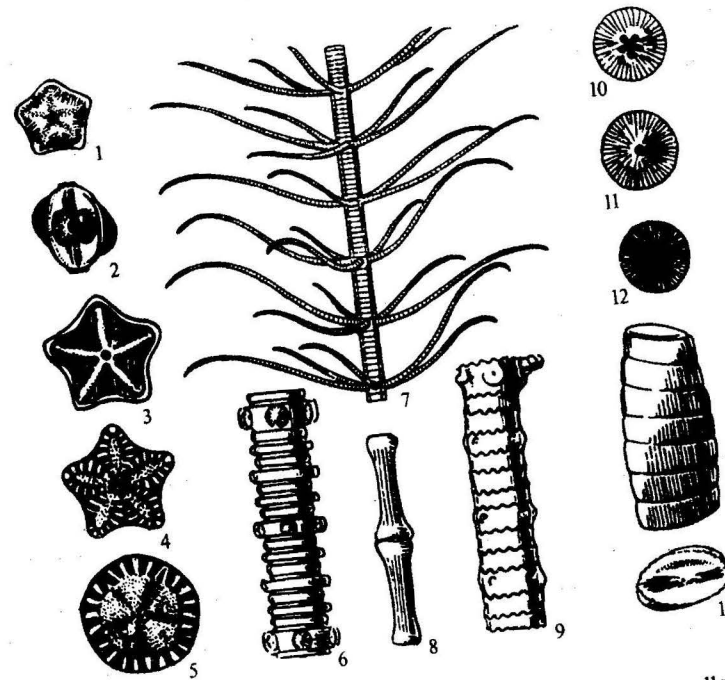


Fig. 14.13 Tallos de crinoideos: 1-5, 10-12 y 13) formas de los artejos de los tallos de crinoideos con esculturas distintas en la superficie de articulación; 6, 8 y 9) varias formas de tallos; 7) tallo con cirros, sin escala. (Según Moore, 1952.)

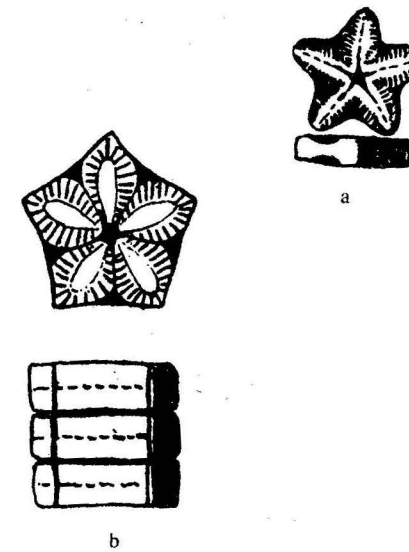


Fig. 14.14 Dos formas del género *Pentacrinus*: a) *Pentacrinus basaltiformis* Miller Cretácico, Checoslovaquia. Artejos del tallo, aumentado x4; b) *Pentacrinus californicus* Clark, Jurásico, Norteamérica. Artejo del tallo, tamaño natural. (b, según Moore; a, según Remes, todo de Boucek, 1965.)

14.4 Subphylum Eleutherozoa (Cámbrico-Reciente)

Son equinodermados libres, de cuerpo esférico, cilíndrico o estrellado, simétrico radialmente (en algunos se presenta una simetría bilateral secundaria), con el esqueleto formado por placas calcáreas ordenadas regularmente. Las áreas ambulacrales presentan pies ambulacrales provistos de ventosas que sirven para la locomoción.

La boca está situada en el lado inferior del cuerpo con excepción de un grupo (*Holothuroidea*), que tiene el cuerpo prolongado y la boca en el extremo anterior del cuerpo. El sistema ambulacral carece de importancia para la alimentación del animal, pues los eleutherozoos comen alimentos del fondo y no del plancton, como lo hacen los palmatozoos, y está transformado en un órgano de movimiento. El madreporito y el ano están colocados en el lado superior del cuerpo (con excepción de los holoturoideos, que tienen el ano situado en el extremo posterior del cuerpo).

En su mayoría, los eleutherozoos son animales bentónicos, excepto un género de holoturoideos, que es pelágico. Según la organización general del esqueleto y la estructura de los ambulacros, los eleutherozoos son divididos en seis clases, de las cuales se estudiarán, por su importancia, la clase *Stelleroidea* (Ordovícico-Reciente) y la clase *Echinoidea* (Ordovícico-Reciente).

Los miembros de la clase *Stelleroidea* tienen el cuerpo aplastado dorsoventralmente y alargado en la dirección de los ambulacros; su característica es la forma estrellada. El cuerpo está formado por un disco central del cual parten de cinco a cincuenta brazos, más o menos diferenciados del disco central. Las áreas ambulacrales están situadas en la parte inferior de los brazos y la boca es central; el madreporito y el ano están colocados en la parte superior del cuerpo contraria a la boca.

Los esteleroideos son conocidos genéricamente como estrellas de mar; se distinguen las estrellas frágiles, que pertenecen a la subclase *Ophiuroidea* (Ordovícico-Reciente), y las estrellas de mar, propiamente dicho, que pertenecen a la subclase *Stelloidea* (Ordovícico-Reciente).

Los ofiuroides o estrellas frágiles, tienen el cuerpo formado por un disco central bien delimitado, del cual parten cinco brazos estrechos, articulados y flexibles que están algunas veces ramificados (fig. 14.15). Los fósiles de ofiuroides son raros; es común encontrar sólo las partes aisladas de sus brazos. En los mares recientes son muy frecuentes y viven generalmente bajo las piedras en la región sublitoral.

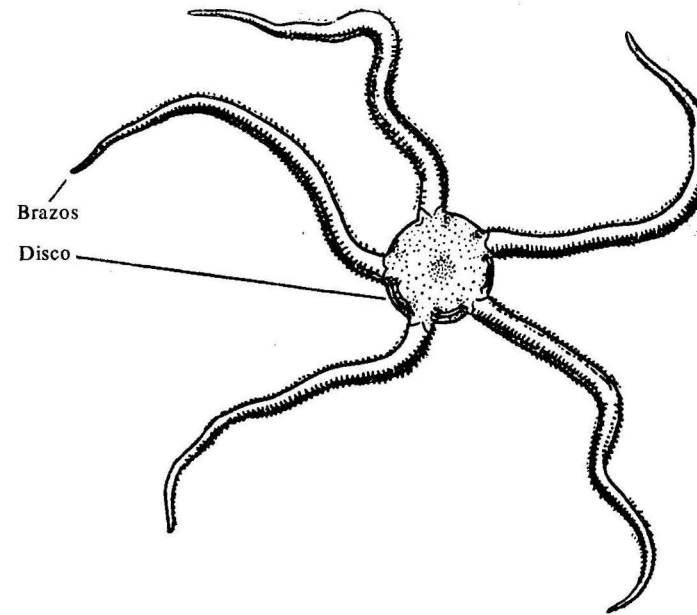


Fig. 14.15 *Ophioderma panamensis*, un ofiuideo moderno donde se aprecian las características morfológicas de las estrellas frágiles. (Según Moore, Lalicker y Fischer, 1952.)

Los esteroideos o estrellas verdaderas, tienen el cuerpo formado por un disco central, que pasa de forma ininterrumpida a unos brazos anchos de forma más o menos triangular (fig. 14.16). Los brazos son cinco generalmente, pero pueden llegar hasta 50. Los restos fósiles de cuerpos completos de estrellas de mar son raros, pero es frecuente encontrar placas aisladas de su esqueleto. De Cuba se conocen restos del género *Staurandaster* Spencer, 1907 (Jurásico-Cretácico), y en los sedimentos del Mioceno se conoce el género *Nymphaster* Sladen, 1889.

Los representantes de la clase *Echinoidea* son los denominados erizos de mar. Se caracterizan por presentar un esqueleto rígido de forma más o menos esférica, o acorazonada, constituido por placas calcáreas numerosas y firmemente unidas entre sí. En la superficie de estas placas suele haber espinas móviles bien desarrolladas, en general.

Las vísceras de los erizos están colocadas por completo dentro del esqueleto (fig. 14.17). El tubo digestivo es largo, la boca está colocada en el lado inferior del cuerpo y está provista de cinco dientes calcáreos grandes. El sistema ambulacral está formado por el madreporito, situado al lado del ano en la parte superior del cuerpo, el cual comunica con el conducto pétreo, y este, a su vez, por medio del conducto anular, conduce el agua hasta los pies ambulacrales, los cuales salen al exterior por pequeñas aberturas situadas en las placas de las áreas ambulacrales.

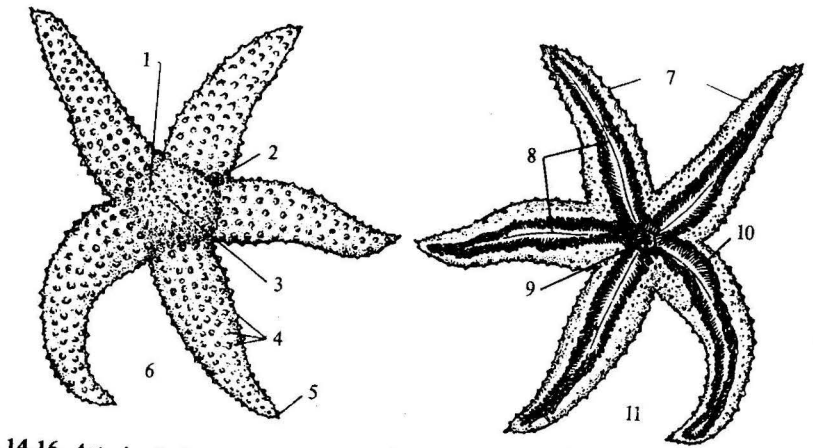


Fig. 14.16 *Asterias forbesi*, estrella de mar de la clase *Asteroidea*: 1) disco; 2) madreporito; 3) ano; 4) espinas; 5) tentáculo; 6) superficie aboral; 7) brazos; 8) surcos ambulacrales; 9) boca; 10) pies tubulosos; 11) superficie oral. (Según Storer y Usinger, 1961.)

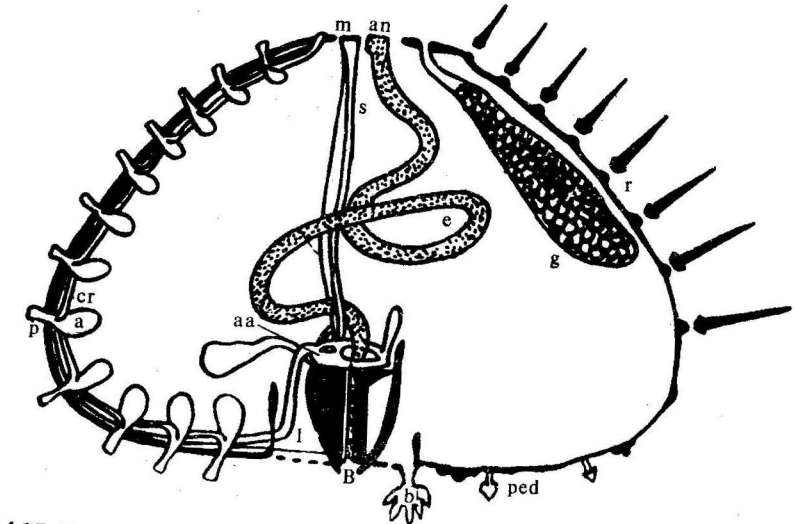


Fig. 14.17 Esquema de la organización interna de un erizo de mar: a) vesícula del pie ambulacral; aa) conducto anular; an) ano; B) boca; b) branquia; cr) canal radial; e) intestino; g) gónada; i) linterna de Aristóteles; m) madreporito; p) pie ambulacral; ped) pedicelario; t) espinas; s) canal pétreo. (Según Termier et Termier, 1953.)

Entre las espinas que existen en la superficie del cuerpo se encuentran unos órganos denominados *pedicelarios*, que están provistos de tres mandíbulas y cuya función principal es mantener limpia la superficie del erizo.

El esqueleto de los erizos está formado por placas calcáreas firmemente unidas entre sí, en las cuales podemos distinguir cuatro conjuntos principales: *corona*, *peristoma*, *sistema oculogenital* y *periprocto*.

La corona forma la parte principal del esqueleto, pues constituye sus paredes. Presenta una abertura en la parte inferior donde se encuentra el peristoma con la boca en su centro, y otra abertura en la parte superior donde se encuentra el periprocto rodeado por las placas que forman el sistema oculogenital. Las placas que forman la corona están distribuidas en diez áreas: cinco ambulacrales y cinco interambulacrales (fig. 14.18). Las placas de las áreas ambulacrales son pequeñas, numerosas y con perforaciones para la salida de los pies ambulacrales, mientras que las placas de las áreas interambulacrales son mayores, no están perforadas y son menos numerosas.

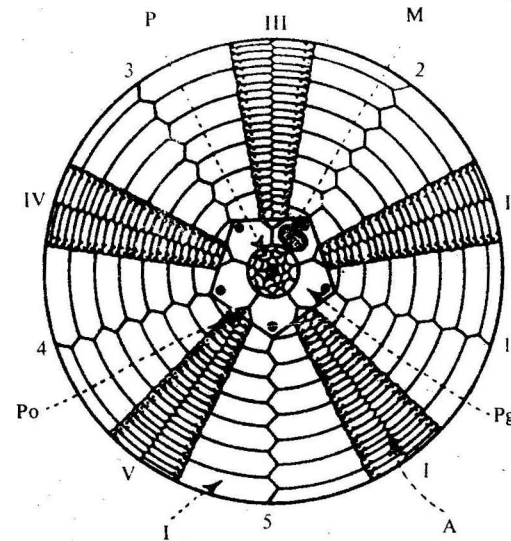


Fig. 14.18 Diagrama de la parte aboral (superior) de un erizo de mar, regular. Los ambulacros los designamos con números romanos; los interambulacros, con números arábigos. El madreporito se encuentra siempre en el interambulacro 2. El esqueleto de los erizos irregulares se prolonga según el plano en la figura orientado verticalmente (el ambulacro 3 en el extremo anterior, el interambulacro 5 forma el extremo posterior): P) periprocto; M) madreporito; Po) placa ocular; Pg) placa genital; I) interambulacro; A) ambulacro. (Según Shrock y Twenhofel, 1953.)

El esqueleto de la mayoría de los erizos es muy simétrico radialmente, sin embargo, algunos presentan simetría bilateral secundaria a consecuencia de la prolongación del cuerpo en forma oval o acorazonada (fig. 14.19). Durante este proceso cambia la posición de la boca y el ano, pues la primera se desplaza del centro de la parte inferior del esqueleto hacia el borde, mientras que el segundo se hace excéntrico por completo en la parte superior del esqueleto, saliendo fuera del sistema oculogenital. Las formas con corona de simetría radial se denominan *regulares*, mientras que las formas que poseen un plano de simetría bilateral se conocen como *irregulares*.

En los erizos regulares, las áreas ambulacrales se prolongan desde el periprocto hasta el peristoma, y las perforaciones de sus placas están distribuidas regularmente en toda la longitud del ambulacro. Esto no sucede en los erizos irregulares, donde las áreas ambulacrales están desarrolladas solamente en la parte superior del cuerpo (fig. 14.20), donde forman una *roseta apical* con áreas ambulacrales de forma petaloidea.

230

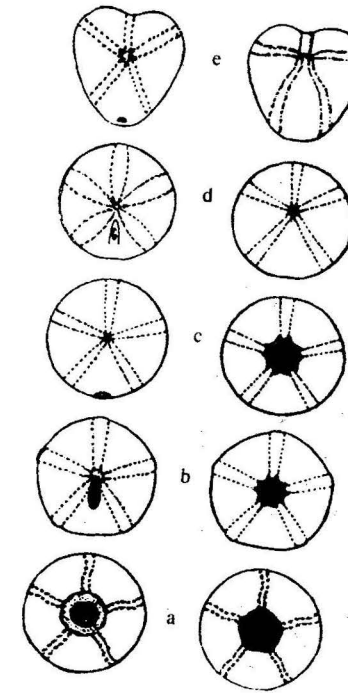


Fig. 14.19 Diagrama ilustrativos del paso de simetría radial a bilateral en los equinoideos modernos. Izquierda: vista apical. Derecha: vista oral: a) un cidárido; b) *Pygaster* sp.; c) *Holactopus* sp.; d) *Clypeus* sp.; e) *Micraster* sp. En negro, el peristoma con la boca; rayado, el periprocto con el ano; punteado, el anillo oculogenital. Las líneas interrumpidas encierran los ambulacros. (Según Swinnerton, 1961.)

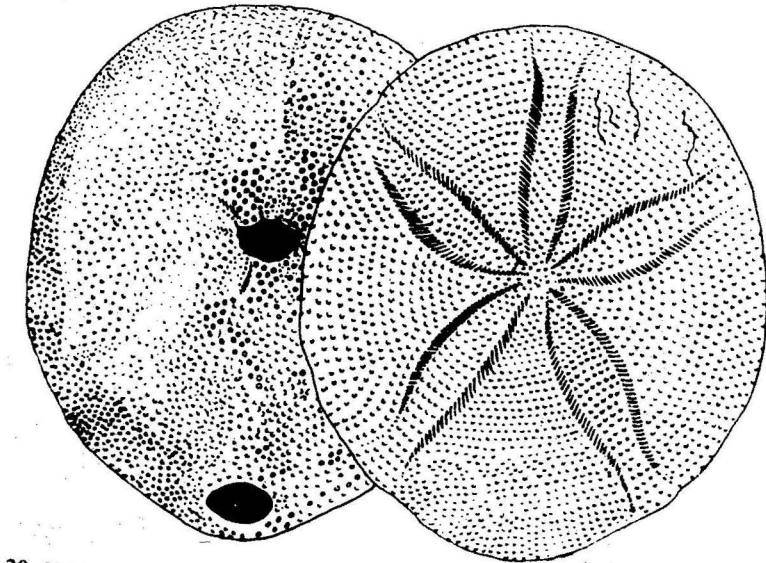


Fig. 14.20 *Echinolampas hemisphaericus linkii* Goldfuss, Mioceno, Austria. El lado oral (izquierdo) y aboral (derecho). Tres cuartos del tamaño natural. (Según Laube, de Kalabis, 1965.)

El *peristoma* está formado por una *pared cutánea* en la cual existen placas calcáreas pequeñas (fig. 14.21) denominadas *bucales*. En el centro del peristoma se encuentra la boca, con dientes grandes que están sostenidos por una armazón compleja denominada *linterna de Aristóteles*, que sólo se presenta en los erizos regulares

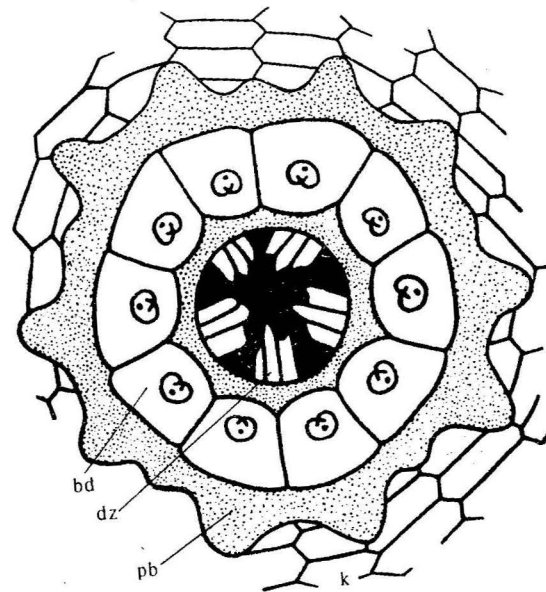


Fig. 14.21 Peristoma. Boca (parte negra) con dientes en la "linterna de Aristóteles" (dz); bd) placas bucales; pb) pared cutánea; k) corona. (Según Fisher, de Spinar, 1960.)

El sistema oculogenital (fig. 14.22) está formado por cinco placas *oculares* en las cuales terminan los ambulacros, y por cinco placas *genitales* donde terminan los interambulacros. Cada placa ocular posee un órgano sensible a la luz y cada placa genital posee una abertura para una gónada u órgano sexual. En una de las placas genitales se encuentra el *madrepórito*. En el centro de este sistema se encuentra el *periprocto*.

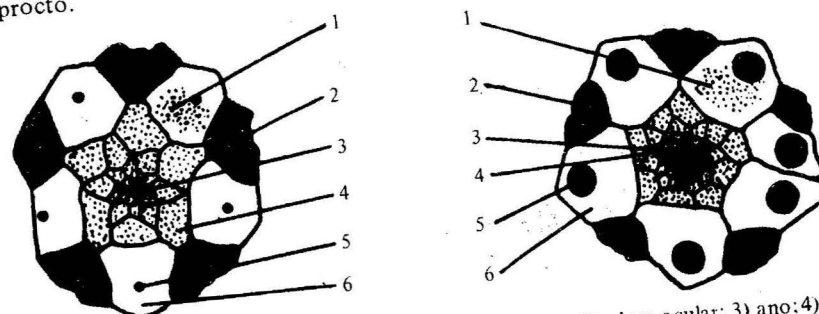


Fig. 14.22 Círculo oculogenital y periprocto. 1) madrepórito; 2) placa ocular; 3) ano; 4) periprocto; 5) gonoporo; 6) placa genital. En el caso de la figura de la derecha existe una anormalidad: hay seis placas genitales. (Según Mortensen, de Spinar, 1960.)

El *periprocto* (fig. 14.22) cubre la abertura donde se encuentra el ano. En los erizos regulares, el *periprocto* se halla en el centro del círculo oculogenital (fig. 14.19 A), pero en los erizos irregulares está desplazado más o menos lateralmente. El *periprocto* está formado por placas cutáneas; el ano está en el centro de él cuando se trata de erizos regulares, y excéntricos en las formas irregulares.

Generalmente, la superficie externa de los erizos está cubierta por espinas, las cuales se desarrollan en las áreas interambulacrales (fig. 14.23). Estas espinas son variables en cuanto a forma y longitud, además de ser móviles, pues están articuladas con las placas del esqueleto, con músculos que se insertan en la base de la espina (fig. 14.24) los cuales permiten este movimiento.

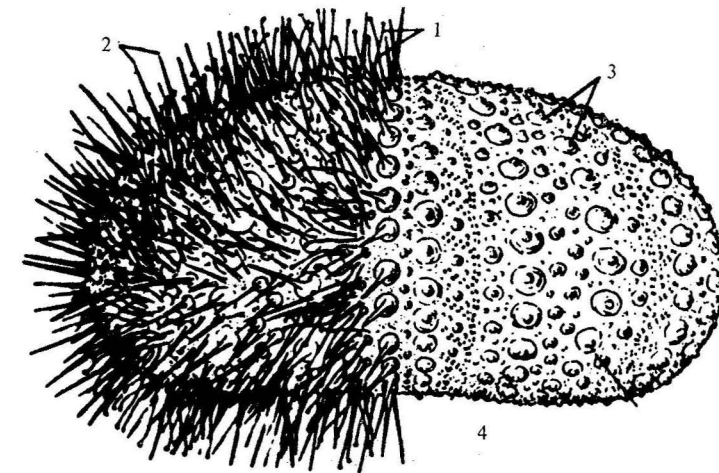


Fig. 14.23 *Strongylocentrotus* sp. Reciente. Los pies ambulacrales y las espinas se hallan *in situ* en el lado izquierdo de la figura, pero se han separado en el derecho: 1) pies ambulacrales; 2) espinas; 3) tubérculo; 4) superficie oral. (Según Storer y Usinger, 1961.)

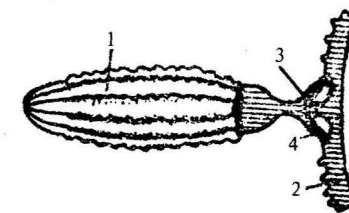


Fig. 14.24 Esquema de la inserción de una radiola: 1) radiola o espina; 2) placa esquelética; 3) mamelón; 4) músculos.

De acuerdo con la simetría del esqueleto, los erizos se dividen en dos subclases, la subclase *Regularia* (Ordovícico-Reciente), y la subclase *Irregularia* (Jurásico-Reciente).

Los erizos que pertenecen a la subclase *Regularia* son los denominados regulares; poseen simetría radial, la boca está en el centro de la superficie inferior del

cuerpo, y el ano situado en el centro de la superficie superior del cuerpo, dentro del círculo oculogenital. En la boca presentan la linterna de Aristóteles. En Cuba están descritos algunos géneros fósiles de erizos regulares, de los cuales citaremos el género *Goniopygus* Agassiz, 1838 (Jurásico-Eoceno), el cual presenta el esqueleto aplastado en la parte inferior con poros en los ambulacros (fig. 14.25). De Cuba se conoce *G. supremus* Hawkins y otras especies del Cretácico-Superior.

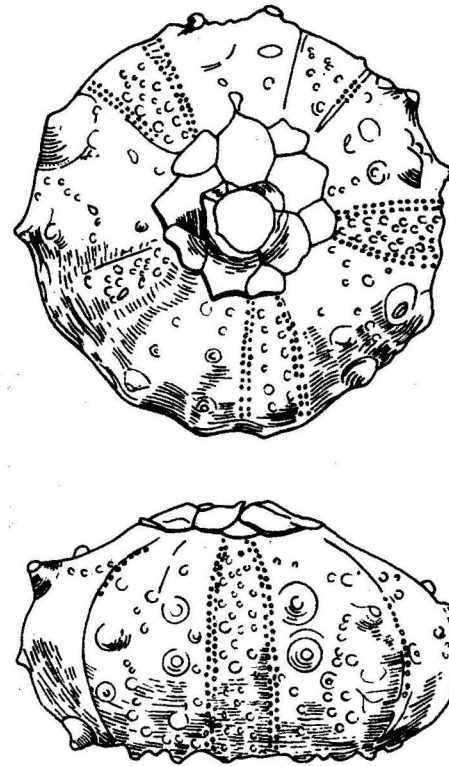


Fig. 14.25 *Goniopygus meslei* Peron et Gauthier, Cenomaniano, Maroco. (Según Termier et Termier, 1953.)

Por su parte, los erizos de la subclase *Irregularia*, denominados irregulares, poseen el esqueleto con simetría bilateral; el peristoma y la boca están ligeramente desplazados hacia el lado anterior, mientras que el periprocto y el ano están desplazados más o menos hacia el lado posterior. La linterna de Aristóteles falta o no es completa. De los géneros fósiles, algunos de los más conocidos en Cuba son:

Echinolampas Gray, 1825 (Eoceno-Reciente). Con ambulacros petaloideos y cortos. Peristoma subcentral y periprocto desplazado hacia el lado inferior. Varias especies de este género abundan en el Eoceno, Oligoceno y Mioceno Inferior de Cuba (fig. 14.20). La especie más frecuente es *E. licopersicus* Guppy, del Mioceno Inferior, que es muy abundante y está distribuida en toda la Isla.

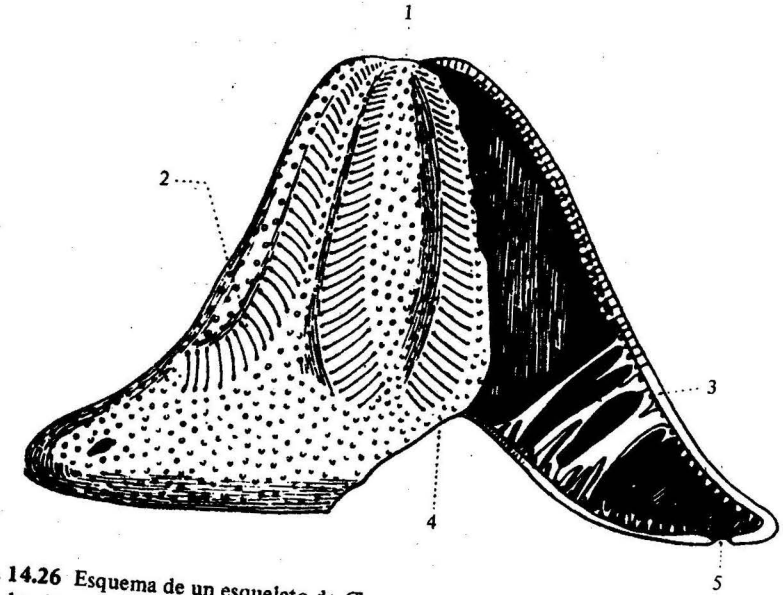


Fig. 14.26 Esquema de un esqueleto de *Clypeaster* sp. Una parte del esqueleto, a la derecha, ha sido cortada para observar los pilares internos. 1) ápice; 2) pétalos ambulacrales; 3) pilares; 4) peristoma; 5) periprocto. (Según Termier et Termier, 1953.)

Clypeaster Lamarck, 1801 (Eoceno-Reciente). Tienen el esqueleto en forma de campana con ambulacros petaloideos. El peristoma es central y el periprocto es marginal o inframarginal (fig. 14.26). Este género es muy frecuente en Cuba; se encuentran muchas especies en el Oligoceno Superior (*C. batheri* Lambert y otras) y algunas en el Mioceno (*C. antillarum* Cotteau y otras). De los sedimentos del Pleistoceno de Cuba se conoce *C. rosaceus* Linnaeus.

CAPÍTULO 15

Hemicordados y metazoos incertae-sedis

Los hemicordados son animales pluricelulares con simetría bilateral. Poseen cordones nerviosos (ventral y dorsal) y hendiduras branquiales pares durante toda la vida. Su cuerpo está dividido en tres partes: prosoma, mesosoma y metasoma. Detrás de la boca presenta una corta evaginación del tubo digestivo dirigida hacia adelante, que recibe el nombre de *estomacordio*. Los hemicordados vivos son animales pequeños, de cuerpo blando, que habitan los fondos arenosos o de barro.

15.1 Phylum Hemichordata (Cámbrico-Reciente)

En la organización del cuerpo de los hemicordados hay algunos caracteres que los acercan al *phylum* de los cordados. En primer lugar tenemos el estomocordio (fig. 15.1), el cual está sostenido algunas veces por un esqueleto cartilaginoso que por su origen recuerda al *notocordio* de los verdaderos cordados. Otro de los caracteres que los acerca a los cordados es la presencia de hendiduras branquiales que conducen el agua a la faringe, de modo que los hemicordados respiran de forma análoga a los cordados primitivos. La tercera característica es la presencia de un *cordón nervioso dorsal*, con indicios de forma tubular, lo que también es típico para los cordados. Sin embargo, al contrario de los cordados, presentan también un cordón nervioso ventral, y el estomocordio (por su posición, origen, tamaño, etcétera) difiere un tanto del notocordio de los verdaderos cordados.

Desde el punto de vista sistemático, los hemicordados se dividen en cuatro clases, de las cuales la clase *Graptolitha* (Cámbrico-Carbonífero) presenta abundantes restos fósiles en las pizarras paleozoicas.

Los graptolitos son hemicordados coloniales que forman un esqueleto externo pseudoquitinoso. Cada individuo está alojado dentro de una *teca* externa que se comunica con las restantes por medio de estolones.

Al esqueleto de toda la colonia se le denomina *rhabdosoma*. El rhabdosoma tiene forma variable; puede ser de una rama simple o de varias ramas, incluso en forma de abanico. En algunos casos está muy ramificado, formando una verdadera red. La materia que compone al rhabdosoma es orgánica, parecida a la quitina (pseudoquitina) que es muy flexible.

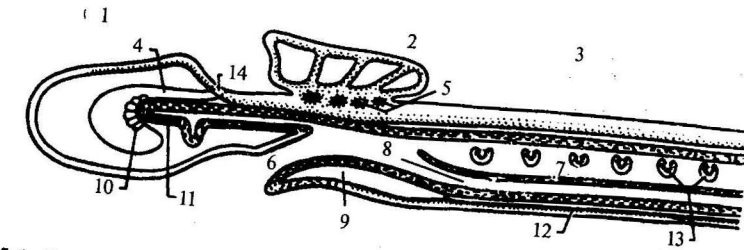


Fig. 15.1 *Sacoglossus*, un hemicordado. Esquema de la parte anterior del cuerpo, sección media. 1) Proboscis; 2) collar; 3) tronco; 4) cavidad de la proboscis; 5) sistema nervioso central; 6) boca; 7) faringe; 8) esófago; 9) celoma; 10) glómulo; 11) estomocordio; 12) cordón nervioso ventral; 13) hendiduras branquiales; 14) poro; 15) cordón nervioso dorsal. (Según Storer y Usinger, 1961.)

El rhabdosoma está formado por tecas ordenadas de varias formas (fig. 15.2). Comienza con la teca inicial denominada *sícula*, y de otras tecas ordenadas por lo general en líneas. Según el número de líneas podemos distinguir rhabdosomas uniseriales (fig. 15.3), biseriales (fig. 15.4), cuadriseriales, etcétera.

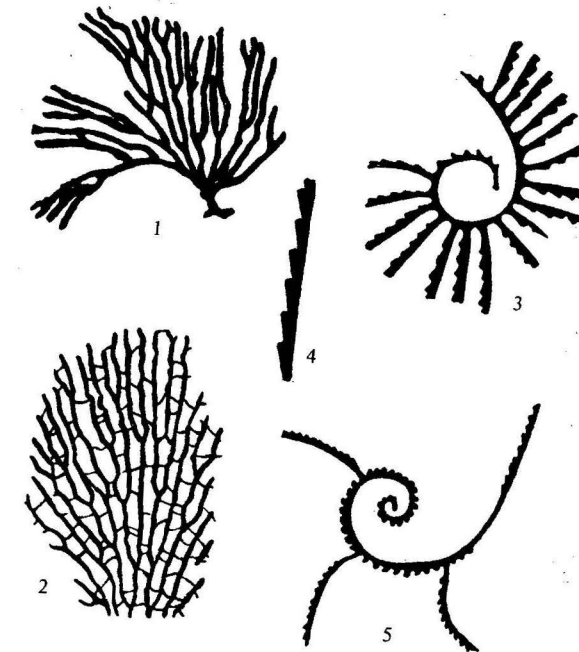


Fig. 15.2 Graptolitos. Varios representantes del orden *Dendroidea* (1, 2) comparados con representantes del orden *Graptoloidea* (3, 4, 5): 1) *Aspidograptus obuti* Bouček, Silúrico, Checoslovaquia; 2) *Dictyonema elongatum* Bouček, Ordovícico; 3) *Cyrtograptus radians* Tornquist, Silúrico, Checoslovaquia; 4) *Linograptus posthumus* (Richter); 5) *Cyrtograptus murchisoni* Bouček, Silúrico, Checoslovaquia. (Según varios autores, de Spinar, 1960.)

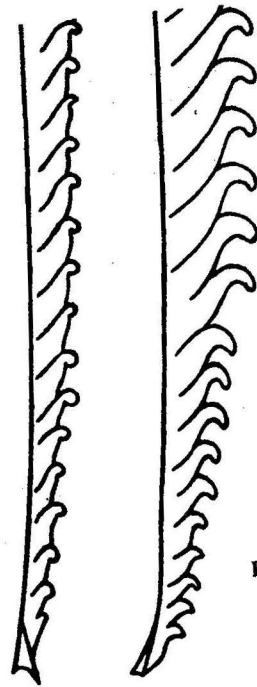


Fig. 15.3 A la izquierda, *Monograptus vomerinus* Nicholson, Silúrico, Inglaterra, aumentado x3; a la derecha, *Monograptus perodon* Bronn, Silúrico, Inglaterra, aumentado x3. (Según Waterlot, 1953.)

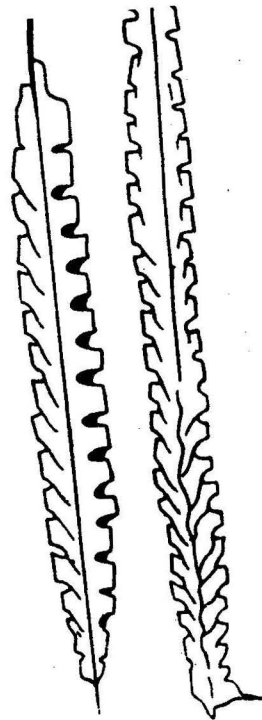


Fig. 15.4 A la izquierda: *Climacograptus antiquus* Lapworth, Ordovícico, Texas, aumentado x3; a la derecha, *Climacograptus modestus* Ruedemann, Ordovícico, EE.UU., aumentado x4,5. (Según Ruedemann, de Waterlot, 1953.)

Las tecas que forman las ramas son de tres tipos: autotecas, bitecas y estolotecas. En algunos graptolitos existen los tres tipos (por ejemplo *Dendroidea*), en otros existen solamente autotecas (por ejemplo, *Graptoloidea*).

En el orden *Dendroidea*, las autotecas son más grandes (fig. 15.5 a_1, a_2, a_3 , etc.), y al lado de ellas están colocadas las bitecas (fig. 15.5 b_1, b_2, b_3 , etc.) que son menores y que por lo general se adhieren a la superficie de las autotecas (fig. 15.6). Las

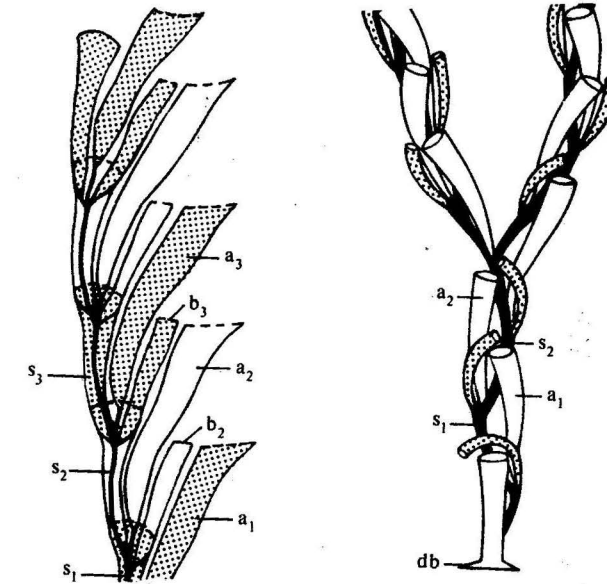


Fig. 15.5 Constitución del rhabdosoma en el orden Dendroidea: a) autotecas; b) bitecas; s) estolotecas; db) disco basal (Según Kozłowski, de Waterlot, 1953.)



Fig. 15.6 Reconstrucción de una rama de *Dictyonema flabelliforme* (Eichwald) (orden *Dendroidea*), aumentado. (Según Bulman, de Swinnerton, 1961.)

estolotecas (fig. 15.5 S_1, S_2, S_3 , etc.) contienen un estolón central, y de ellas por gemación, se forman los otros dos tipos de tecas. En el orden *Graptoloidea* los rhabdosomas están formados solamente por autotecas (fig. 15.7).

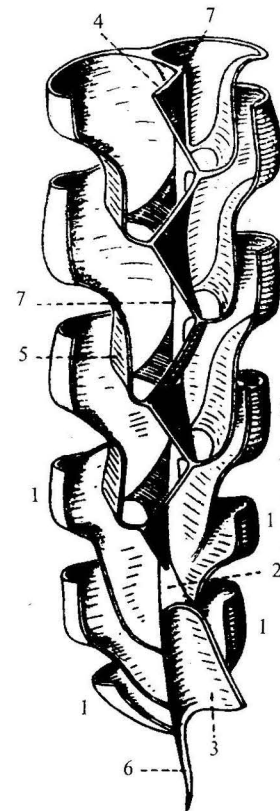


Fig. 15.7 Constitución del rhabdosoma en el orden *Graptoloidea* (*Climacograptus schalenbergi* Lapwortha). 1) autotecas; 2) sícula; 3) abertura de la sícula; 4) pared entre las tecas; 5) pared medial longitudinal; 6) vírgula; 7) nema. (Según Bulman, de Waterlot, 1952.)

Cada colonia comienza por la sícula, que por lo general tiene forma de cono prolongado (fig. 15.8 y fig. 15.7 2). La sícula está formada por una parte embrionaria denominada *prosícula* (fig. 15.8 3) y por una parte apertural denominada *metasícula* (fig. 15.8 2). La prosícula muchas veces continúa o se prolonga por medio de una estructura denominada *nema* (fig. 15.8 1), mientras la metasícula también se prolonga en un eje firme conocido como *vírgula* (fig. 15.8 4). Lastecas de la colonia se adhieren a la vírgula en muchos casos, mientras que en otros casos se orientan contrarias a la sícula y se pegan a la superficie del nema.

Los rhabdosomas de algunos graptolitos del orden *Graptoloidea* se unían formando grandes colonias denominadas *sinrhabdosomas*. Cada rhabdosoma se fijaba a un flotador común, formado por un neumatóforo central con gonóforos laterales de menor tamaño (fig. 15.9).

A continuación se explican algunos géneros importantes de graptolitos.

Dictyonema Hall, 1851 (Cámbrico-Carbonífero). Rhabdosoma en forma de embudo, formado por ramas casi paralelas y bifurcadas, unidas por comisuras transversales delgadas (figs. 15.2 2, 15.6 y 15.10). La especie *D. flabelliforme* (Eichwald) es un fósil guía importante para el Ordovícico Inferior.

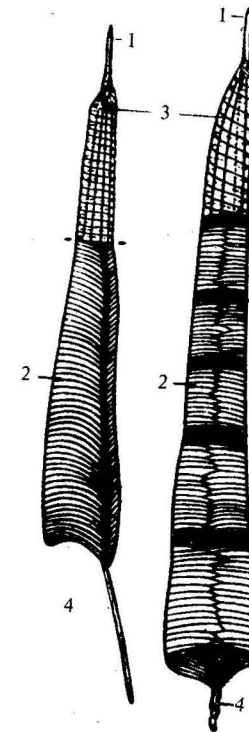


Fig. 15.8 Sícula del orden *Graptoloidea*: 1) nema; 2) metasícula; 3) prosícula; 4) vírgula, aumentado x30. (Según Kraft, de Waterlot, 1953.)

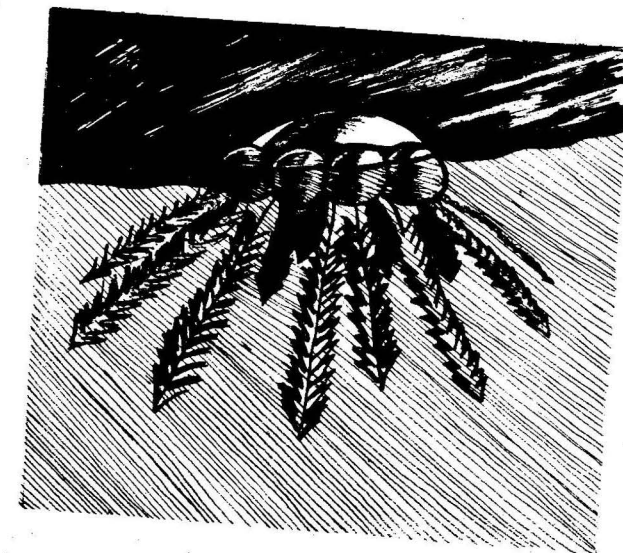


Fig. 15.9 Conjunto de colonias de graptolitos colgadas en un flotador común. Esta colonia de colonias se llama *sinrhabdosoma*. (Según Fisher, 1952.)

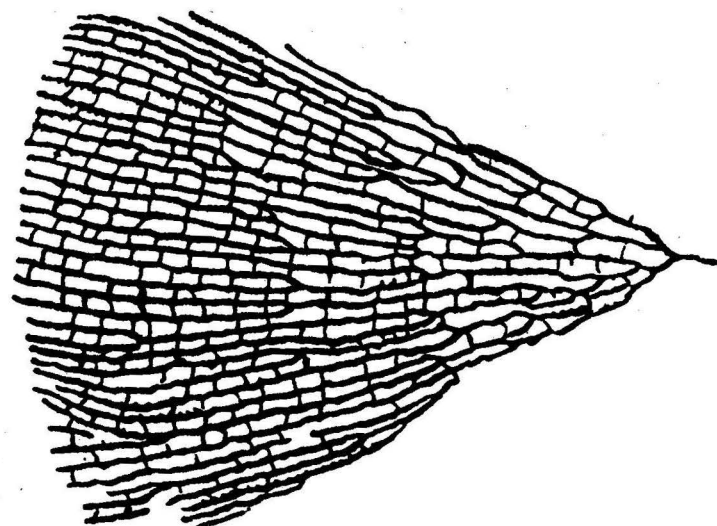


Fig. 15.10 *Dictynonema flabelliforme* (Eichwald), Ordovícico Inferior, Checoslovaquia. Un poco disminuido. (Según Boucek, 1965.)

Monograptus Geinitz, 1852 (Silúrico). Rhabdosoma simple no ramificado, por lo general recto o poco curvado (fig. 15.3). Las tecas forman una sola fila y se tocan entre sí por sus partes basales, pero en sus partes distales son libres y se curvan hacia atrás. Las especies *M. priodon* (Bronn) y *M. testis* (Barrande) están muy distribuidas.

Climacograptus Hall, 1865 (Ordovícico-Silúrico). Rhabdosoma biserial, recto, con las tecas formando dos filas a cada lado del eje del rhabdosoma (fig. 15.4).

Existen algunos grupos de metazoos cuya ubicación sistemática presenta serios problemas, pues solo con sus restos esqueléticos no es posible realizar su ubicación. En la mayoría de los casos no conocemos sus partes blandas, lo que sería de gran utilidad para su sistemática. Estos grupos se conocen genéricamente como metazoos *incertae-sedis*, y a continuación nos referiremos a los más conocidos.

15.2 Clase Tentaculita (Ordovícico?, Silúrico-Devónico)

La concha es calcárea, cónica y alargada (1 a 70 mm), con sección transversal circular. La abertura de la concha es simple y está situada en la parte de mayor diámetro del cono. En la parte interna y apical de la concha pueden presentarse tabiques. Es común que la superficie externa de la concha presente anillos transversales (fig. 15.11).

Por su semejanza con ciertos gasterópodos pelágicos (los pterópodos), fueron incluidos entre los moluscos, pero en la sistemática moderna son considerados como *incertae-sedis*, aceptándose que sus semejanzas con los pterópodos se deben al modo de vida común.

Son formas limitadas solamente al Paleozoico Inferior.

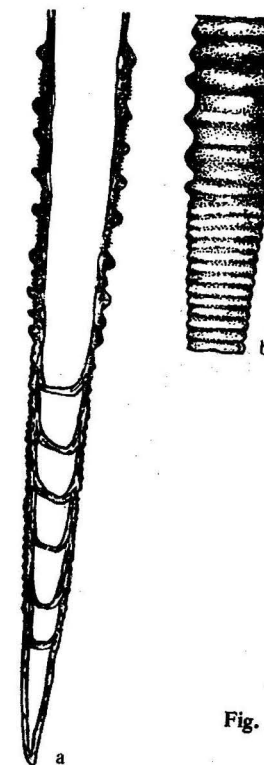


Fig. 15.11 *Tentaculites* sp. a) esquema del corte longitudinal, aumentado x20; b) parte central de la concha, aumentado x20. (Según Ljasenko, de Bouck, 1965.)

15.3 Clase Hyolitha (Cámbrico-Pérmico)

Son animales con simetría bilateral, que poseen una concha cónica de sección transversal generalmente subtriangular. La concha posee un opérculo que cubre la abertura, en la cual, en algunos casos, se presentan apéndices aperturales especiales. La parte ventral de la concha puede ser plana o algo abovedada, mientras que la parte dorsal es muy convexa. La concha, por lo general, es recta, con el ápice casi siempre tabicado (fig. 15.12).

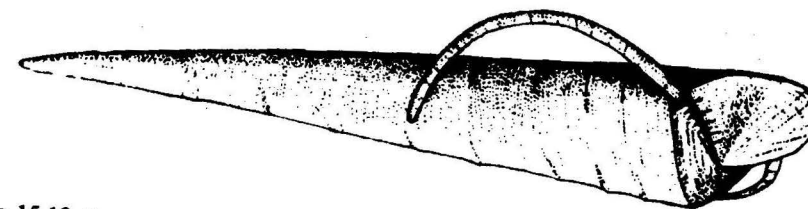


Fig. 15.12 Reconstrucción de la concha completa del género *Hyolithes*, aumentado. (Según Mrek, 1965.)

15.4 Clase Conodonta (Cámbrico-Triásico, Cretácico?)

Los conodontos son piezas dentiformes microscópicas, constituidas por fosfato de calcio con mezclas de otros compuestos (figs. 15.13 y 15.14).



Fig. 15.13 *Prioniodus elegans* Pander, Ordovícico, Báltico, aumentado. (Según Pander, de Zikmundova, 1963.)

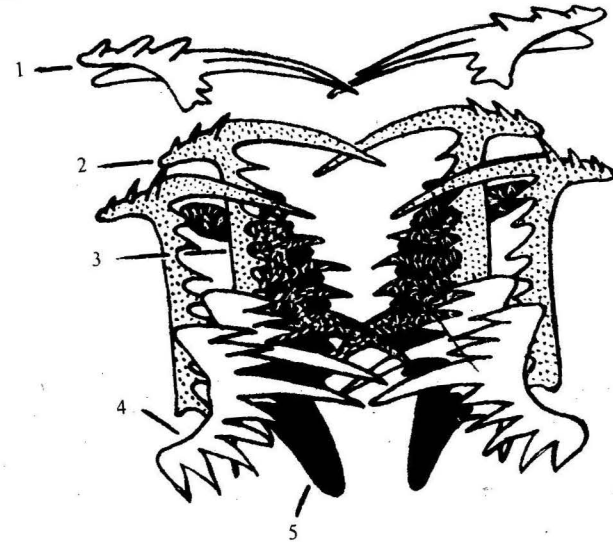


Fig. 15.14 *Duboisella typica* Rhodes, Carbonífero, U.S.A. Hallazgo de un aparato masticador constituido por dientes, los cuales (cada uno) son clasificados como géneros diferentes: 1) *Habbardella* sp., 2) *Ligonodina* sp., 3) *Lonchodina* sp., 4) *Metalonchidina* sp., 5) *Neoprionodus* sp. (Según Rhodes, de Zikmundova, 1965.)

Probablemente fueron los aparatos masticadores de algunos organismos de cuerpo blando (quizás gusanos) que se extinguieron por completo. Son excelentes fósiles guías del Paleozóico, donde se les considera un grupo de mucha importancia.

CAPÍTULO 16

Cordados. Desarrollo del mundo vegetal

Este gran *phylum* comprende, en primer lugar, a los denominados cordados inferiores, que son los tunicados y los cefalocordados (anfioxos), y en segundo lugar, a los cordados superiores, que son los peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Todos son pluricelulares con simetría bilateral.

16.1 Phylum Chordata (Ordovícico-Reciente)

Los cordados poseen tres características que los diferencian del resto de los animales:

1. Notocordio (cuerda dorsal). Es una especie de cuerda o cordón formado por grandes células vacuoladas, rodeadas de varias capas de tejido conjuntivo resistente. Es el principal órgano de sostén del cuerpo, y se extiende a todo lo largo de él, entre el cordón nervioso dorsal y el tubo digestivo. En los vertebrados, el notocordio está rodeado por la columna vertebral.
2. Cordón nervioso dorsal. Es de forma tubular, hueco y está situado encima del notocordio. Su extremo anterior, en todos los vertebrados, se ensancha y se engruesa para dar origen al cerebro.
3. Hendiduras branquiales. Se encuentran a ambos lados de la faringe y sirven para la respiración, pues cada hendidura es una branquia. El agua penetra por la boca, pasa por la faringe y sale por las hendiduras branquiales (que son pares), dejando el oxígeno en los vasos sanguíneos de las branquias y conduciendo al exterior el CO₂ (dióxido de carbono) de las mismas. Estas hendiduras branquiales persisten en los cordados acuáticos durante toda la vida, mientras que en los anfibios desaparecen durante la metamorfosis; en los cordados pulmonados (reptiles, aves y mamíferos) sólo aparecen en el estadio embrionario.

16.2 Sistemática

Desde el punto de vista de la sistemática, el *phylum Chordata* se divide en tres *subphyla*, según la posición del notocordio y del cordón nervioso dorsal, y según la

presencia o ausencia de columna vertebral:

- Subphylum Urochordata* (Reciente)
- Subphylum Cephalochordata* (Reciente)
- Subphylum Vertebrata* (Ordovícico-Reciente).

Los urocordados y cefalocordados no presentan partes duras que puedan fosilizarse, por lo que se conocen solamente los recientes (animales marinos de cuerpo blando). Los vertebrados (craneados), por poseer un esqueleto interno resistente son conocidos como fósiles de relativa abundancia. Los rasgos básicos de los tres tipos de cordados pueden observarse en la fig. 16.1

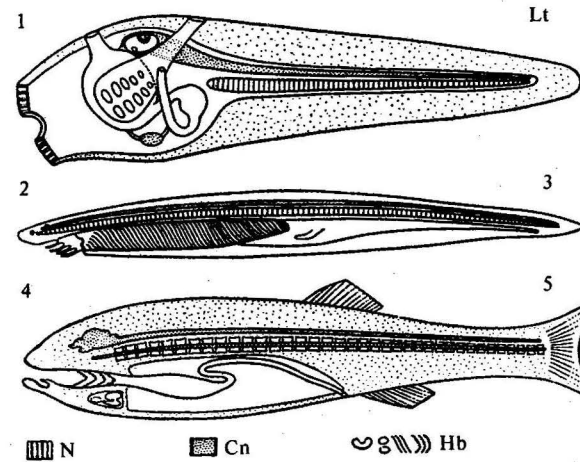


Fig. 16.1 Rasgos básicos de tres *subphyla* de cordados. (Esquema: Lt) larva de tunicado; N) notocordio; Cn) cordón nervioso; Hb) hendiduras branquiales; 1) Tunicata; 2) Cephalochordata; 3) Anfióxoro; 4) Gnathostomata; 5) Pez. (Según Storer y Usinger, 1961.)

16.3 Subphylum Vertebrata (Ordovícico-Reciente)

Los vertebrados son cordados con cráneo y columna vertebral (fig. 16.2). La columna vertebral está formada por vértebras cartilaginosas en las formas inferiores y óseas en las superiores. El notocordio está cubierto (o forrado) por la columna vertebral y se extiende desde la base del cráneo hasta la cola. En la cabeza se encuentran los órganos de los sentidos (pares) y el cerebro, dentro de la cavidad craneana. El sistema circulatorio es cerrado. Además del cráneo y de la columna vertebral, otra de las características de los vertebrados es la de poseer un esqueleto interno articulado que sostiene el cuerpo, sirve de base para la fijación de los músculos y protege algunos órganos vulnerables. Este esqueleto interno es cartilaginoso en los vertebrados inferiores, pero óseo en los superiores.

En los vertebrados se incluye a los ciclostomados, peces cartilaginosos (tiburones y rayas), peces óseos, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, incluyendo al hombre. Los vertebrados adquieren su alimento de modo activo y no pasivo, como lo hace la mayoría de los cordados inferiores. Su modo de vida activo, sin duda, ha influido en el perfeccionamiento de sus sistemas y órganos, de modo que es posible observar en ellos una serie continua de mejoramientos morfológicos y funcionales, desde los inferiores hasta los superiores.

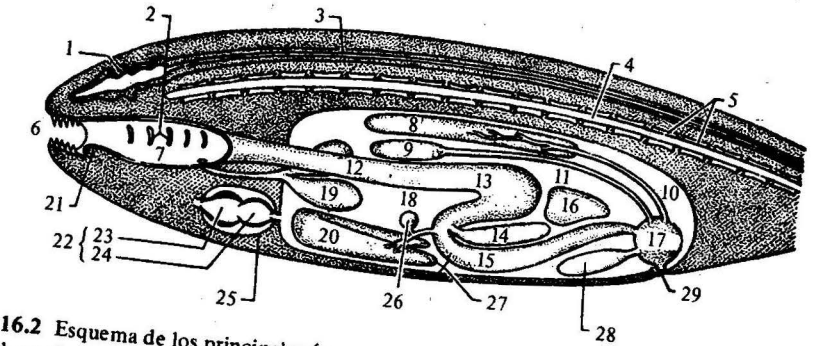


Fig. 16.2 Esquema de los principales órganos de un craneado o vertebrado (se presentan tanto los pulmones, como las branquias, pero rara vez se hallan simultáneamente): 1) cerebro; 2) hendiduras branquiales; 3) cordón nervioso; 4) Notocordio; 5) vértebras; 6) boca; 7) faringe; 8) riñón; 9) gónada; 10) conducto excretor; 11) conducto genital; 12) esófago; 13) estómago; 14) páncreas; 15) intestino; 16) brazo; 17) cloaca; 18) celoma; 19) pulmón; 20) hígado; 21) lengua; 22) corazón; 23) ventrículo; 24) aurícula; 25) pericardio; 26) vesícula de la piel; 27) peritoneo; 28) vejiga de la orina, 29) ano.

El origen de los vertebrados, al igual que el de los cordados, de los cuales ellos forman parte, presenta aún puntos oscuros. Existen varias teorías que hacen derivar a los cordados, y por consiguiente, a los vertebrados, de los gusanos, de los equinodermos y de los arácnidos (euriptéridos), pero presentan en general problemas difíciles de explicar, por lo que el origen de los cordados y de los vertebrados, por extensión, se puede considerar incierto.

16.4 Sistemática

Aunque es posible confeccionar la sistemática de los vertebrados desde diferentes puntos de vista, según el criterio que se tome, ya sea la presencia o la ausencia de patas (tetrápodos y peces), la presencia o ausencia de amnios (la más interna de las membranas que envuelven al embrión), la más general y útil es la basada en la presencia o en la ausencia de mandíbulas según la cual la sistemática queda en la forma siguiente:

- Superclase *Agnatha* (Ordovícico-Reciente)
 - Clase *Ostracodermi* (Ordovícico-Devónico)
 - Clase *Cyclostomata* (Reciente)
- Superclase *Gnathostomata* (Silúrico-Reciente)
 - Clase *Placodermi* (Silúrico-Pérmico)
 - Clase *Chondrichthyes* (Devónico-Reciente)
 - Clase *Osteichthyes* (Devónico-Reciente)
 - Clase *Reptilia* (Carbonífero-Reciente)
 - Clase *Aves* (Jurásico-Reciente)
 - Clase *Mammalia* (Jurásico-Reciente).

16.5 Superclase Agnatha (Ordovícico-Reciente)

Los agnatos son vertebrados que carecen completamente de mandíbulas y son considerados como los más inferiores. Son animales acuáticos que generalmente no

poseen apéndices pares, y si los presentan, tienen forma de aletas pectorales primitivas. Los sentidos del olfato y del oído son extremadamente primitivos. La mayoría de los agnatos posee una sola fosa nasal, en vez de dos, como en el resto de los vertebrados. Sin embargo, algunos poseen dos fosas nasales; sin dudas, son los antecesores del resto de los peces paleozoicos, especialmente de los placodermos.

16.6 Clase Ostracodermi (Ordovícico-Devónico)

Los ostracodermos, primeros peces con restos fósiles conocidos, son los llamados *peces blindados* del Ordovícico. Su edad se calcula en unos 450 millones de años. Los restos de ostracodermos sólo aparecen bien conservados en el Silúrico, se mantienen hasta el Devónico Superior y desaparecen posteriormente de la escena fósil.

Los ostracodermos presentaban en la cabeza y en la parte anterior del tronco un grueso escudo protector formado por placas dérmicas (fig. 16.3). Naturalmente, carecen de mandíbulas, y por lo general, sólo presentan aletas impares, siendo la caudal (aleta posterior) heterocerca, es decir, el lóbulo superior o dorsal es mayor, y comprende la extremidad de la columna vertebral, mientras el lóbulo ventral es mucho menor. Existen ostracodermos con dos fosas nasales que son los antecesores directos de los demás peces paleozoicos.

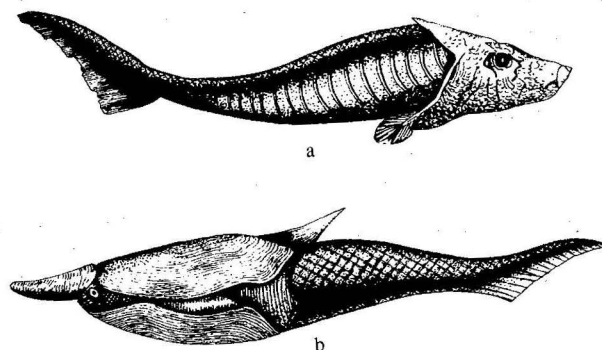


Fig. 16.3 Diversos tipos de ostracodermos del Devónico Inferior de Escocia: a) *Cephalaspis lyelli* (x1/2); b) *Preraspis rostratus* (x 2/3). (Según Stensio, Traguair y Kiaer, de Bermudo Meléndez, 1955.)

16.7 Clase Cyclostomata (Reciente)

Los ciclostomados (lampreas y mixinoideos) son agnatos que poseen el cuerpo cilíndrico y alargado (anguiliforme); su piel es lisa, no poseen escamas y carecen de aletas pares y mandíbulas. En la cabeza presentan dos ojos regulares y un ojo pineal, situado detrás de la única abertura nasal que poseen. La boca, que es anterior, está situada en la parte ventral de la cabeza y tiene adaptación para la succión (chupadora). La mayoría de los ciclostomados son parásitos (fig. 16.4).

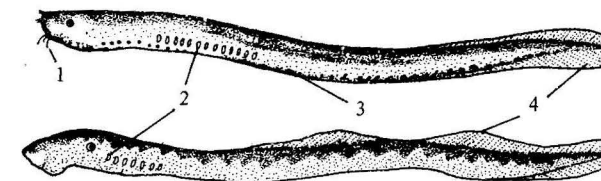


Fig. 16.4 Clase Cyclostomata. Arriba: *Politostrema stoiti* de California, con boca blanda o chupadora, cuatro pares de tentáculos y doce pares de hendiduras branquiales. Abajo: Lamprea marina (*Petromyzon marinus*) con embudo bucal, ojo y siete pares de hendiduras branquiales. 1) tentáculos; 2) hendiduras branquiales; 3) glándulas mucosas; 4) aletas medianas. (Según Walcott modificado, de Storer y Usinger, 1961.)

Los ciclostomados, sin duda, se derivan de los ostracodermos paleozoicos, pues presentan muchos caracteres comunes con ellos; sin embargo, la falta de un esqueleto osificado en los ciclostomados (su esqueleto es cartilaginoso), que es característico para los ostracodermos, provoca un hiato paleontológico que impide el enlace entre ellos. No obstante, se conocen casos de degeneraciones similares, por lo que la descendencia de los ciclostomados a partir de los ostracodermos paleozoicos es muy posible.

16.8 Superclase Gnathostomata (Silúrico-Reciente)

En este grupo taxonómico están incluidos todos los vertebrados que presentan mandíbulas, es decir, los peces más evolucionados (incluyendo los modernos), los anfibios, los reptiles, las aves y los mamíferos.

Las mandíbulas, el rasgo principal del grupo, son el producto del desarrollo del primer arco branquial de los agnatos. La mandíbula superior es fija y está unida al cráneo, mientras que la inferior es móvil. El esqueleto de los gnathostomados se perfecciona y se osifica gradualmente, el notocordio se reduce paulatinamente y los apéndices pares se desarrollan de forma notable. Las hendiduras branquiales se reducen en los representantes marinos (de uno a cinco) y desaparecen en los terrestres. El órgano del olfato siempre está dividido en dos narices (dos aberturas nasales).

16.9 Clase Placodermi (Silúrico-Pérmico)

Los placodermos presentan un esqueleto interno cartilaginoso parcialmente osificado; la parte anterior del cuerpo está cubierta por placas óseas, pero sus mandíbulas eran primitivas y sin dientes. En la cabeza, los placodermos poseían dos ojos y dos aberturas nasales. Junto con aletas impares en la parte posterior del cuerpo, presentaban aletas pares con su esqueleto propio. Los primeros placodermos tenían el lado ventral aplastado, por lo que se supone que vivían sobre el fondo, pero luego evolucionaron hacia la vida pelágica y desarrollaron la mandíbula, el aparato branquial, las aletas y el sistema nervioso en general (esta línea de desarrollo, aunque no comprobada totalmente, es muy probable).

Los placodermos son los auténticos peces acorazados del Paleozoico (fig. 16.5 y 16.6); aparecieron en el Silúrico en las aguas dulces e invadieron el mar en el

Devónico. Constituyen una rama filogenética ciega, porque los vertebrados superiores no se derivan de ellos. El origen de los placodermos no está aún muy definido, pero posiblemente proceden de ostracodermos primitivos.

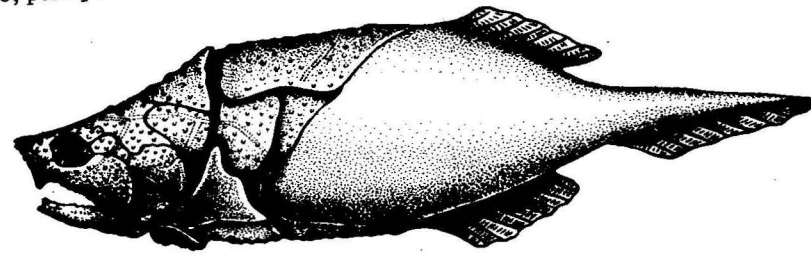


Fig. 16.5 *Coccosteus deciptens*, placodermo del Devónico de Alemania, x 1/3. (Según Heints y Traquair, de Bermudo Meléndez, 1955.)

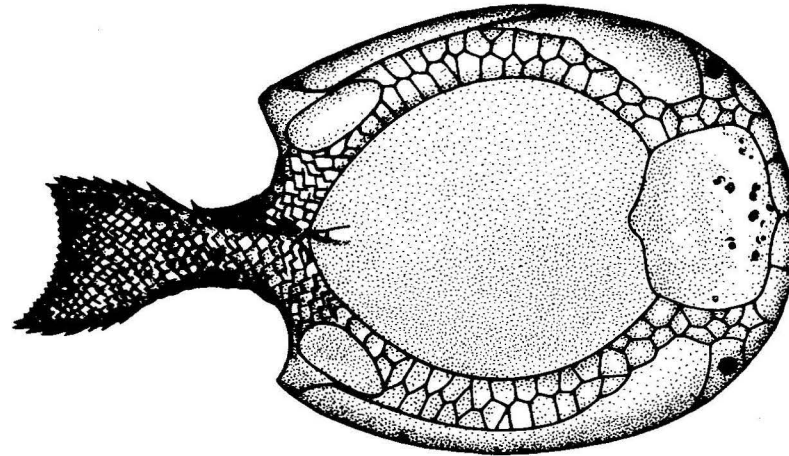


Fig. 16.6 *Drepanaspis genuendenensis*, curioso placodermo del Devónico Inferior de Bundenbasch (Alemania), que presenta notables caracteres de convergencia con los batoideos actuales. (Según Traquair, de Bermudo Meléndez, 1955.)

16.10 Clase Chondrichthyes (Devónico-Reciente)

Son los conocidos como peces cartilaginosos, denominados así por presentar el esqueleto interno totalmente cartilaginoso, a veces reforzado por carbonato de calcio.

El esqueleto externo nunca está desarrollado y puede presentar o no presentar escamas. Las mandíbulas poseen numerosos dientes verdaderos y presentan, además, de cinco a siete hendiduras branquiales. La boca es terminal o ventral, y cerca de ella hay dos sacos olfatorios ciegos, abiertos sólo externamente. Carecen de vejiga natatoria, pero presentan aletas pares con radios dérmicos. El notocordio

persiste completo o dividido en espacios intervertebrales formados por vértebras separadas y completas (fig. 16.7).

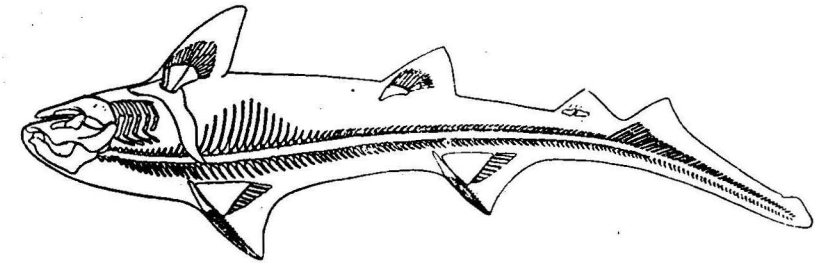


Fig. 16.7 *Hybodus hauffianus*, un tiburón del Mesozoico; el original medía alrededor de 7,5 pies de longitud. (Según Smith Woodward, de Romer, 1953.)

Es un grupo independiente de los peces óseos desde el punto de vista filogenético. Desde el Devónico se desarrollaron mucho hasta comienzos del Mesozoico, en que disminuyeron, aunque en el Jurásico aparecen ya bien representados los tipos modernos. Los representantes actuales de este grupo son las rayas o mantas y los tiburones. Este grupo posee muy malas condiciones para la fosilización, por lo que en los sedimentos se encuentran generalmente sus dientes, que son de forma variada (fig. 16.8).

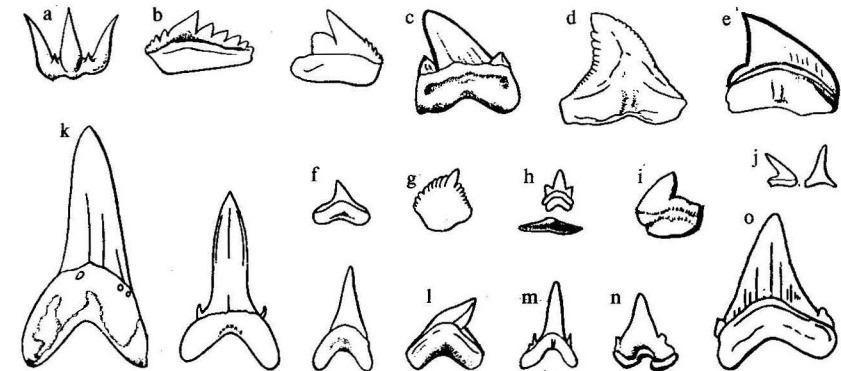


Fig. 16.8 Dientes de varios tiburones cretácicos y terciarios: a) *Chlamydoselache*; b) *Hexanchus*; c) *Otodus*; d) *Hemipristis*; e) *Squalicorez* (*Corax*); f) *Sphyrna*; g) *Ginglymostroma*; h) *Heterodontus* dientes anterior y posterior; i) *Squalus*; j) *Rhina* (*Squatina*); k) *Isurus*; l) *Galeocordo*; m) *Scapanorhynchus*; n) *Scyliorhinus* (*Scyllium*); o) *Charcharodon*. La mayoría, a la mitad de su tamaño natural, *Rhina* y *Squalus* un poco aumentados, *Charcharodon* x 1/4. (Según Fowler y Smith Woodward, de Romer, 1953.)

16.11 Clase Osteichthyes (Devónico-Reciente)

Los denominados peces óseos presentan el esqueleto interno completamente osificado, mientras que la superficie externa del cuerpo está cubierta por escamas

de varios tipos (en algunos casos no existen escamas, y la superficie externa es lisa). Las mandíbulas presentan dientes verdaderos bien desarrollados, mientras que los arcos branquiales nunca son más de cinco. La boca, por lo general es terminal. Los sacos olfatorios son ciegos y se abren en la cavidad bucal o sólo externamente. Las vértebras son numerosas y están bien desarrolladas y dividen al notocordio de forma parcial o total. Presentan aletas pares con radios cartilaginosos u óseos. En la actualidad, algunos presentan pulmones, aunque la mayoría transformó este órgano en la vejiga natatoria.

Este es un grupo complejo, pues su evolución filogenética culmina en los mamíferos y en las aves. Comienzan su desarrollo en el Devónico, de forma paralela, pero independientes de los peces cartilaginosos; son los primeros de agua dulce e invadieron los mares a finales del Paleozoico. Lo más notable de este grupo, que incluye a los peces óseos modernos, es la presencia de un conjunto de características en su esqueleto, tanto en el cráneo como en las aletas pares, las cuales se encuentran, a partir de ellos en todos los demás vertebrados, por ejemplo, la disposición de los huesos de las aletas anteriores (carpo, metacarpo, cúbito, radio, etcétera).

Sistemáticamente se dividen en cuatro subclases, que son las siguientes:

Subclase *Acanthodii* (Silúrico-Pérmico)

Subclase *Actinopterygii* (Devónico-Reciente)

Subclase *Crossopterygii* (Devónico-Reciente)

Subclase *Dipnoi* (Devónico-Reciente).

Los miembros de la subclase *Acanthodii* (acantódidos) eran pequeños y tenían el cuerpo cubierto con escamas óseas. Se extinguieron en el Pérmico y habitaban sólo en las aguas dulces (fig. 16.9).

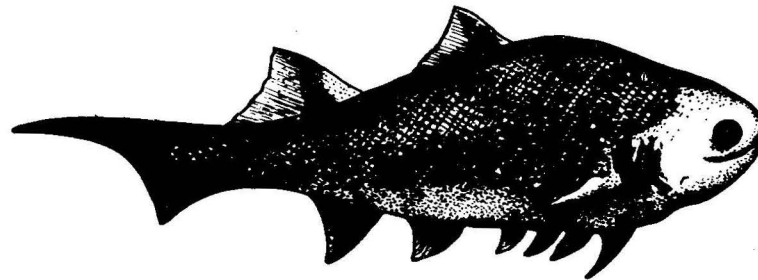


Fig. 16.9 *Climatus scutiger*, un acantódido típico del Devónico Inferior de Escocia, x1. (Según Watson, de Bermudo Meléndez, 1955.)

En la subclase *Actinopterygii* (actinoptergios) se encuentran formas que se caracterizan por un gran desarrollo de los radios dermales de las aletas. A esta subclase pertenecen los peces marinos modernos (fig. 16.10).

Los miembros de la subclase *Crossopterygii* (crossoptergios) presentan en sus aletas pares un esqueleto interno que forma un muñón basal en el que pueden distinguirse todos los elementos de las extremidades del resto de los vertebrados (fig. 16.11). Sólo un género, *Latimeria*, sobrevivió hasta el Reciente.

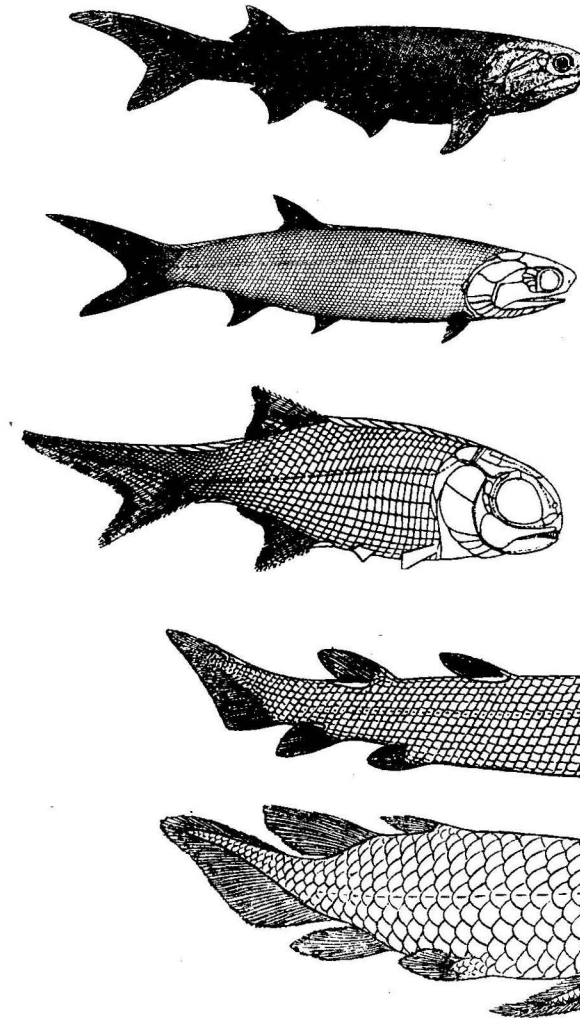


Fig. 16.10 Actinoptergios primitivos. Arriba, *Cheirolepis* un género primitivo del Devónico, a 1/3 de su tamaño natural. Centro, *Palaeoniscus* del Pérmico; cerca de 1/3 de su tamaño natural. Abajo, *Canobius* del Carbonífero, con su tamaño natural. (Según Traquair y Moy-Thomas y Dine, de Romer, 1953.)

Fig. 16.11 Crossoptergios primitivos. Arriba, *Osteolepis*, un género primitivo del Devónico. Medio, de cerca de nueve pulgadas de longitud. Abajo, *Holoptychius* del Devónico Tardío, con apéndices aplanados parecidos a los que presentan los peces pulmonados. (Según Traquair, de Romer, 1953.)

En la subclase *Dipnoi* (dipnoos) se encuentran formas que poseen pulmones; son peces de agua dulce que en épocas de seca se hunden en el fango de los ríos y de los lagos y respiran entonces mediante los pulmones dejando las branquias para respirar en el agua (fig. 16.12).

Las cuatro subclases surgen y se desarrollan en el Devónico, pero ya a fines del Paleozoico, los actinoptergios dominan las aguas dulces e invaden el mar, dando lugar a los peces marinos modernos. Los crossoptergios (sólo hay un género reciente) también a finales del Paleozoico invadieron las aguas marinas; su importancia

radica en que por sus semejanzas anatómicas con los anfibios, no cabe duda de que estos últimos derivaron de los primeros por un proceso evolutivo de adaptación a la vida continental.

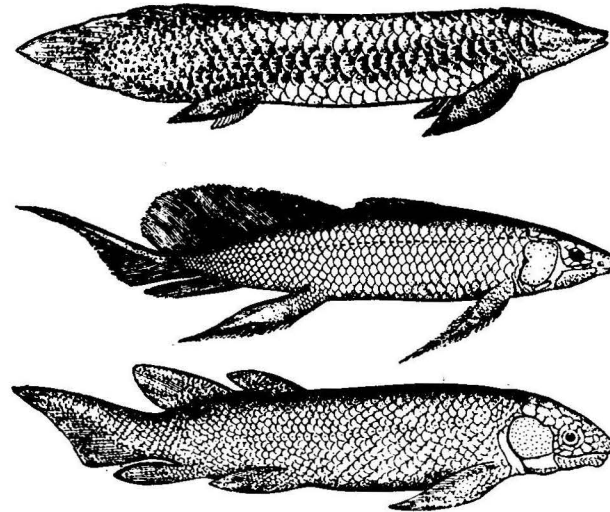


Fig. 16.12 Dipnoos. Arriba, El *Epiceratodus* Reciente, con las aletas mediales fusionadas formando una aleta caudal simétrica. Centro, *Scaumenacia* del Devónico Superior con las aletas mediales concentradas posteriormente. Abajo, el *Dipterus* del Devónico, un género primitivo con aleta caudal heterocerca y las aletas mediales comparables a las de los crotopterigios. (Según Traquair, Hussakof y Norman, de Romer, 1953.)

16.12 Clase *Amphibia* (Devónico-Reciente)

Los anfibios son gnatostomados que poseen características nuevas, propias de la adaptación a la vida continental. Dichas características son:

- a) presentan dos pares de patas, a veces reducidas secundariamente;
- b) son organismos poiquiloterms (temperatura corporal variable);
- c) poseen dos orificios nasales que comunican el exterior con la cavidad bucal;
- d) aparecen en ellos los huesos del oído;
- e) presentan el notocordio reducido;
- f) sus huevos están recubiertos por una membrana gelatinosa;
- g) sus larvas respiran primero por branquias en las aguas dulces, y luego durante la metamorfosis desarrollan pulmones para la respiración aérea.

En realidad, la anatomía general de los anfibios es casi la misma que la de sus antecesores, los peces. Sus diferencias básicas están en la respiración pulmonar del estado adulto, y en la transformación de las aletas pectorales y pélvicas en patas para la locomoción terrestre. Otra diferencia de los anfibios en relación con los pe-

ces es que los huesos que forman la cintura escapular se independizan del cráneo y se articulan sólo con la columna vertebral, lo que permite los movimientos de la cabeza con independencia del tronco. Las patas de los anfibios están formadas por los mismos huesos que constituyen los muñones basales de las aletas pectorales de los peces (fig. 16.13).

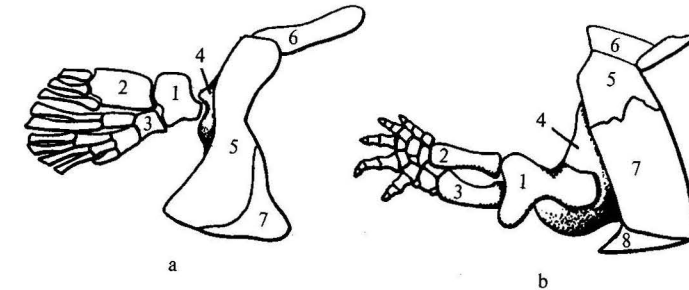


Fig. 16.13 Comparación entre la aleta de un crotopterigio y la pata de un tetrápodo: a) cintura pectoral y aleta de un crotopterigio del Devónico, el género *Sauripterus* (según Gregory); b) representación diagramática de la pata de un tetrápodo; 1) húmero, 2) radio, 3) ulna, 4) escapulocaracoide (cintura primaria), 5) cleithrum, 6) supracleithrum, 7) clavícula, 8) interclavícula. (De Romer, 1953.)

Los anfibios actuales son los sapos, las ranas, las salamandras, etc. Constituyen el primer grupo de vertebrados que viven la mayor parte de su vida fuera del agua (fig. 16.14).

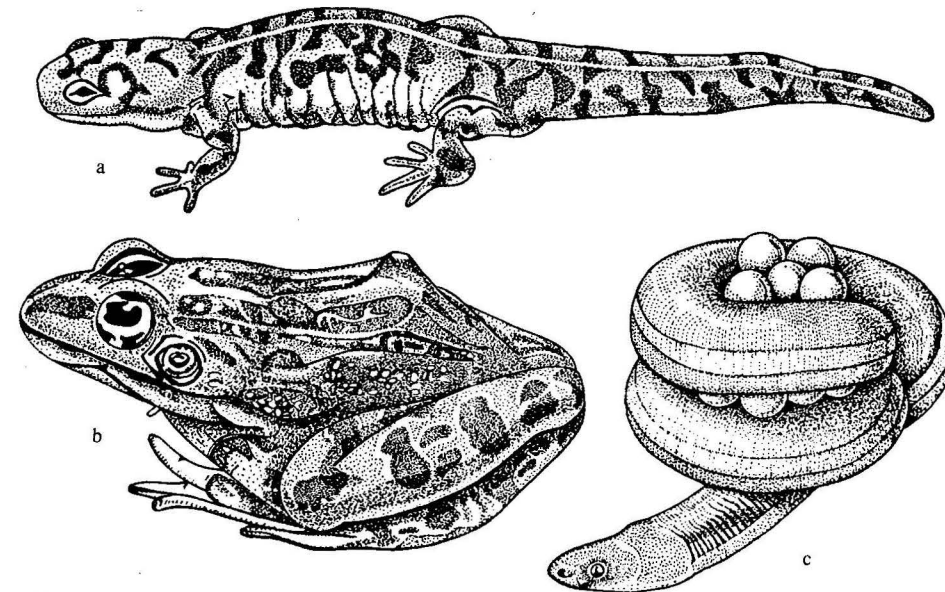


Fig. 16.14 Representantes de los anfibios: a) salamandra tigrada (*Ambystoma tigrinum*); b) rana leoparda (*Rana pipiens*); c) una cecilia tropical o anfibio ápodo (*Ichthyophis glatinosus*). (Según Storer y Usinger, 1962.)

Los anfibios aparecen en la escena de la vida como producto de un largo proceso de adaptación a la vida terrestre. Un grupo de semejanzas anatómicas con los crosopterigios hace suponer que se derivan de estos. Para adaptarse a la vida terrestre, en la cual el contenido de oxígeno es mayor que en el agua, los cambios de temperatura son bruscos y sus movimientos requieren un mayor esfuerzo físico; los crosopterigios que habitaban las aguas dulces sufrieron varias modificaciones.

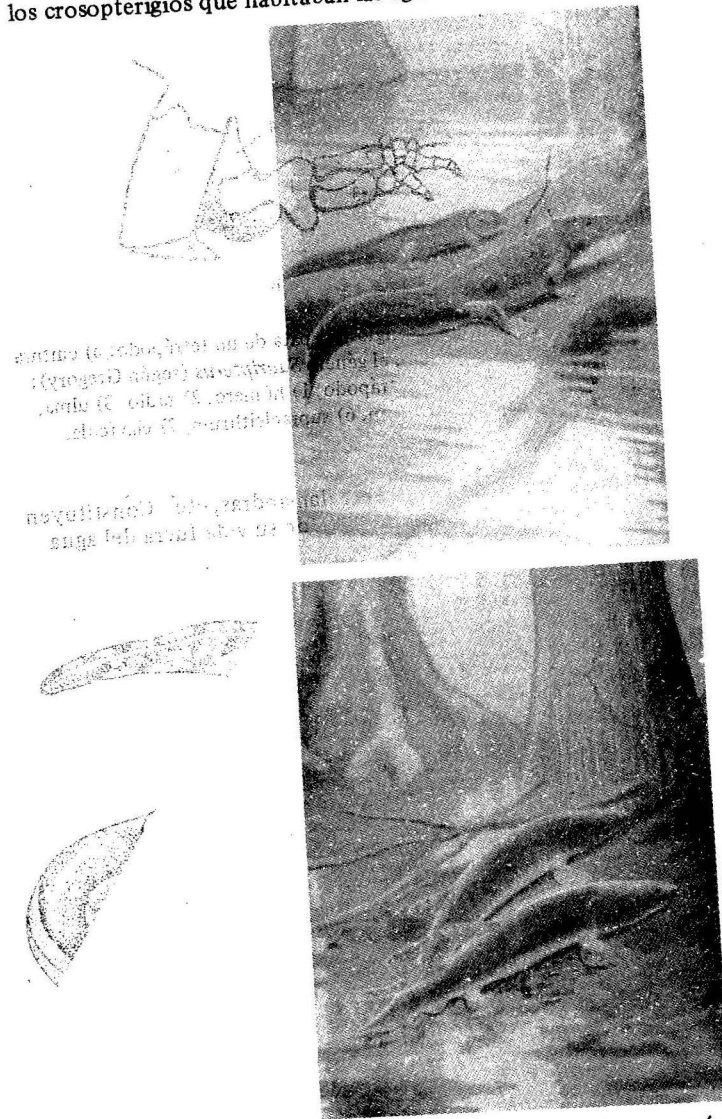


Fig. 16.15 Transición de los crosopterigios a los labirintodontos, según N. K. Gregory. Arriba, crosopterigios del Devónico. *Eusthenopteron*, abandonando el agua por medio de sus fuertes y musculosas aletas. Debajo, un labirintodonto primitivo, *Diplovertebron*, de las capas del Carbonífero Inferior de Bohemia. (American Museum of Natural History, Según Dunbar, 1968.)

Evidentemente, los crosopterigios que poseían pulmón (y que utilizaban en épocas de seca) buscaban su alimento en las aguas poco profundas de los ríos, lagos y charcos donde habitaban, pues allí abundaban pequeños crustáceos e insectos que les servían de sustento. De este modo, prácticamente se arrastraban por el fondo, por lo que sus aletas pectorales fueron utilizadas como patas; esto provocó que todos los cambios mutantes en esa dirección fueran favorecidos por el medio (fig. 16.15). En caso de secarse el lago o el charco, sólo sobrevivieron aquellos que fueron capaces de arrastrarse y buscar un nuevo charco, pues habían perfeccionado más su pulmón.

Es indudable que el ambiente continental habitado sólo por invertebrados pequeños no ofreció resistencia a los anfibios, los cuales se desarrollaron rápidamente y a finales del Carbonífero estaban muy diversificados.

Sistemáticamente, la clase *Amphibia* se divide en tres subclases:

Subclase *Labyrinthodontia* (Devónico-Triásico)

Subclase *Lepospondyli* (Carbonífero-Pérmico)

Subclase *Lissamphibia* (Triásico-Reciente).

Los laberintodontos reciben este nombre por presentar dientes en forma laberíntica, donde el esmalte presenta repliegues característicos (fig. 16.16). Otra característica de estos anfibios es que presentan el cráneo cubierto por una serie de placas óseas (fig. 16.17), de forma muy similar a sus antecesores, los peces crosopterigios. Los laberintodontos son, sin duda, el enlace entre los peces y los anfibios, pues la cabeza acorazada y el esmalte de los dientes de algunos crosopterigios es extraordinariamente parecido a los anfibios laberintodontos más antiguos conocidos (fig. 16.15).

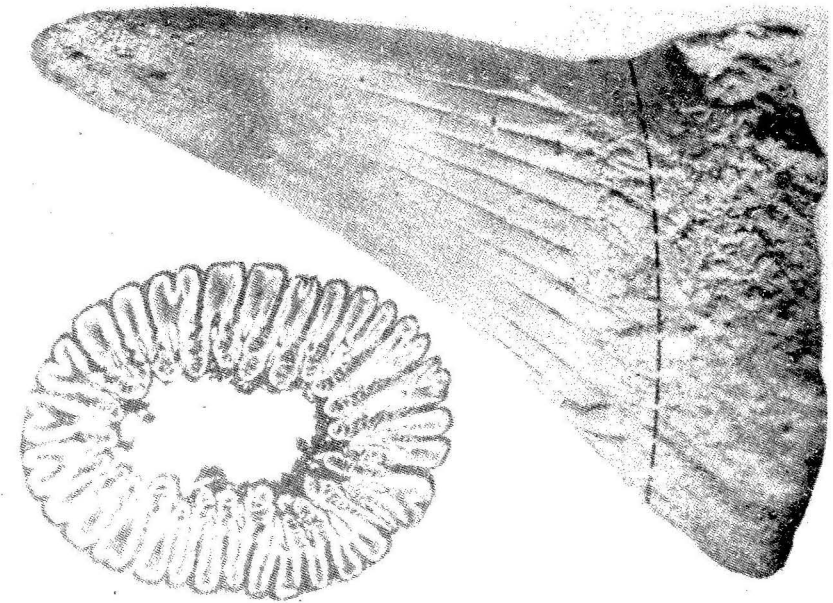


Fig. 16.16 Un diente de labirintodonto, visto de lado y en sección transversal (x6). El esmalte está replegado como se observa en la sección transversal, la cual está indicada por una línea discontinua. (Según Dunbar, 1968.)

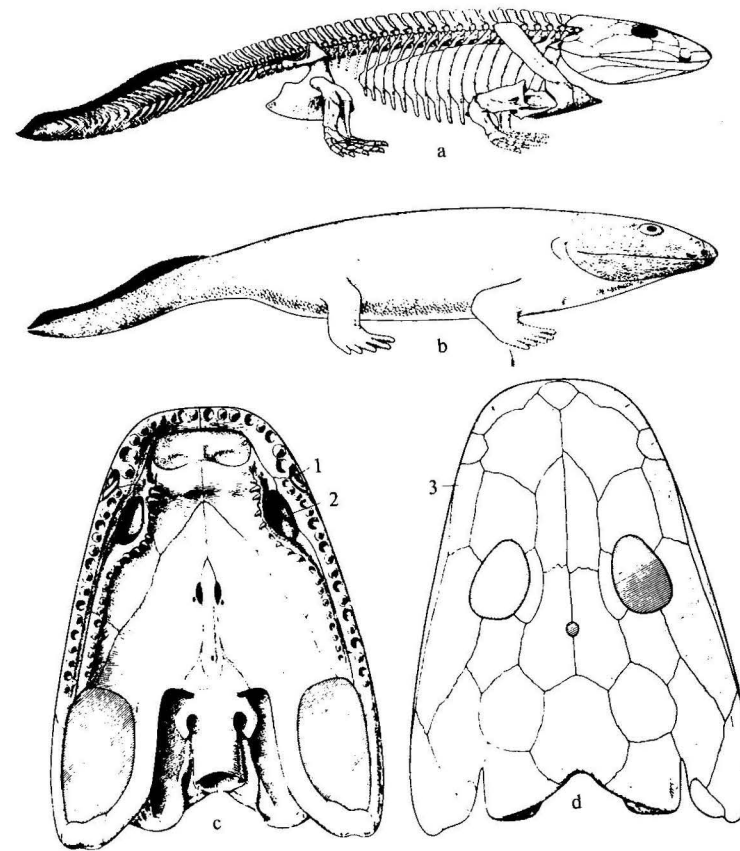


Fig. 16.17 *Ichthyostega*, el tetrápodo más antiguo conocido, que procede de las capas del Devónico Superior de Groenlandia: a y b) restauración del esqueleto y del animal completo hecha por Jarvick, 1952; c y d) vistas ventral y dorsal del cráneo según Jarvick, 1952, 1) orificios nasales externos, 2) orificios nasales internos, 3) línea lateral. (Según Dunbar, 1968.)

Los lepospóndilos presentan un tipo distinto de vértebras en forma de anillos, dientes lisos, y eran formas pequeñas abundantes en los períodos Carboníferos y Pérmico. A los lisanfibios pertenecen los anfibios modernos como las ranas, las salamandras, etc. (fig. 16.14), que se caracterizan por presentar los elementos del cráneo muy reducidos, y las patas traseras adaptadas, por lo general, para el salto.

16.13 Clase Reptilia (Carbonífero-Reciente)

Los reptiles que ocuparon un lugar predominante en las faunas de la Era Mesozoica, presentan las características siguientes:

- a) están provistos de dos pares de patas, a veces reducidas secundariamente;
- b) son animales poiquiloterms;

- c) en la cabeza hay dos fosas nasales que comunican la cavidad bucal con el exterior;
- d) respiran por pulmones toda su vida;
- e) el notocordio desaparece en el estado maduro;
- f) la piel es seca y córnea, muchas veces cubierta de escamas;
- g) el embrión se desarrolla dentro de un huevo con abundante vitelo (sustancia alimenticia);
- h) desarrollo directo sin fase larvaria; los embriones no se desarrollan en el agua.

Los reptiles son superiores a los anfibios de los cuales proceden, por presentar el cerebro más desarrollado, mayor separación de la sangre oxigenada y no oxigenada en el corazón, esqueleto osificado con extremidades bien desarrolladas que facilitan el movimiento rápido, huevos provistos de membranas y cáscara protectora, órganos internos más efectivos, y fecundación interna.

Aunque los reptiles no poseen cubierta aisladora del cuerpo, regulación de la temperatura corporal y algunos otros rasgos que presentan las aves y los mamíferos, sin embargo, poseen membranas embrionarias (amnios, carión, saco vitelino y alantoides) durante todo su desarrollo ontogenético temprano. Por eso, los reptiles junto a las aves y los mamíferos forman el grupo *Amniota*, mientras que las clases inferiores, sin membranas embrionarias, forman el grupo *Anamnia*. Los reptiles, que son los primeros vertebrados adaptados a una vida exclusivamente terrestre, en la actualidad están representados por lagartos, serpientes, tortugas, cocodrilos y caimanes (fig. 16.18).

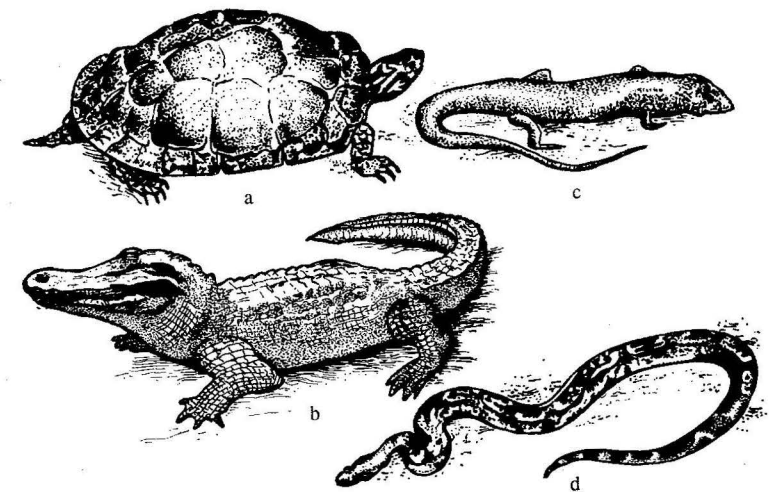


Fig. 16.18 Reptiles vivos, sin escala: a) tortuga pintada (*Chrysemys Picta*); b) caimán (*Alligator mississippiensis*); c) un lagarto (*Eumeces*); d) boa, una serpiente. (Según Palmer *Fieldbook of Natural history*, de Storer y Usinger, 1961.)

El origen de los reptiles está ligado a una aridez relativa del clima, la cual ocurrió a finales del Paleozoico. El renacuajo de los anfibios que necesita agua era un eslabón débil en la cadena evolutiva de modo que el desarrollo se dirigió hacia la

producción de huevos con cáscara, que conservaran la humedad para el embrión y lo protegieran de la sequedad del medio.

La sistemática de los reptiles está muy ligada a su modo de vida, el cual determina varias características anatómicas de su cuerpo. La clase se divide en seis subclases:

Subclase *Anapsida* (Carbonífero-Reciente)

Subclase *Lepidosauria* (Pérmico-Reciente)

Subclase *Archosauria* (Pérmico-Reciente)

Subclase *Synaptosauria* (Pérmico-Cretácico)

Subclase *Synapsida* (Carbonífero-Triásico)

Subclase *Ichthyopterygia* (Pérmico-Cretácico).

En anápsidos se incluyen las tortugas o quelonios (fig. 16.18), que prosperaron de forma relativa desde el Triásico hasta el presente, y además, algunas formas paleozoicas y triásicas como los cotilosaurios (fig. 16.19), que no guardan parecido alguno con las tortugas.

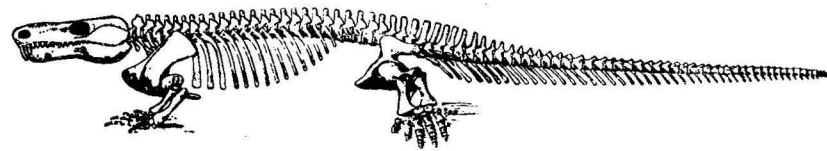


Fig. 16.19 Esqueleto de un reptil sencillo, *Limnoscelis* del Pérmico de Texas, con un largo de alrededor de 1,90 m. (Según S.W., Williston, *Am. Jour. Sci*, 1912, de Woodford, 1970.)

Los ichtiopterigios fueron formas acuáticas entre las cuales se encuentran los mesosaurios, que fueron reptiles de agua dulce parecidos a pequeños cocodrilos, pero con los miembros traseros en forma de paletas (fig. 16.20). Los mesosaurios tenían el cuerpo con un largo de alrededor de un metro. También entre los ichtiopterigios se encuentran los ictiosaurios, que fueron formas marinas con figuras de pez, provistas de un hocico largo con dientes (fig. 16.21). Los ictiosaurios se extinguieron en el Cretácico Superior, aunque fue encontrado un ejemplar muy notable, con la piel carbonizada, en el Jurásico Inferior de Alemania (fig. 16.22). Aproximadamente tenía dos metros de longitud.

Los sinaptosaurios fueron reptiles acuáticos que vivieron a finales del Paleozoico y también en el Mesozoico. En este grupo de reptiles se distinguen los plesiosaurios, que fueron formas marinas que poseían un largo cuello que terminaba en una pequeña cabeza. El cuerpo era ancho y corto, provisto de largas extremidades que hacían las veces de remos (fig. 16.23). Los mayores plesiosaurios conocidos tuvieron una longitud de 15 metros.

Entre los lepidosaurios se encuentran las modernas serpientes, lagartos e iguanas. Son reptiles cuya piel está cubierta de escamas o placas córneas, con una gran movilidad en las mandíbulas. Los lagartos aparecen en el Triásico, y han sido abundantes desde entonces, mientras que las serpientes aparecen, ya en abundancia, a comienzos del Terciario.

Uno de los grupos de reptiles que tuvo un enorme desarrollo fueron los arcosaurios, de los cuales sólo los cocodrilos viven todavía. Los arcosaurios son formas con las patas posteriores, por lo general, mayores que las anteriores, las cuales es-



Fig. 16.20 *Mesosaurus brasiliensis*, tal como fue restaurado por Mc Gregor, con un largo total de 40 m. (University of Chicago Press, 1914, de Woodford, 1979.)



Fig. 16.21 Ictiosaurio con su cría. (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)

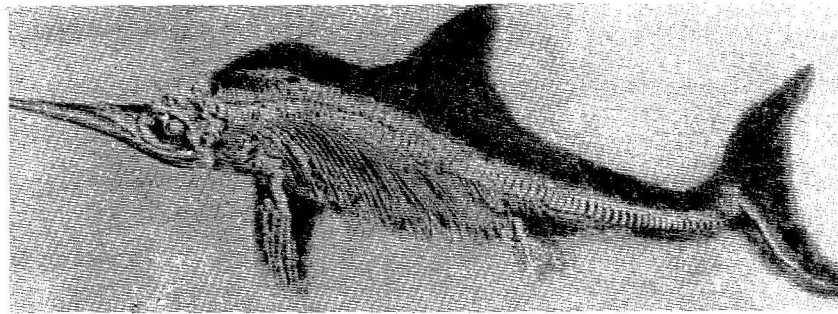


Fig. 16.22 *Ichthyosaurus quadriscissus*, con piel, de 1,60 m de largo del Jurásico Inferior de Holzmaden, sudeste de Alemania. (American Museum of Natural History de Woodford, 1970.)

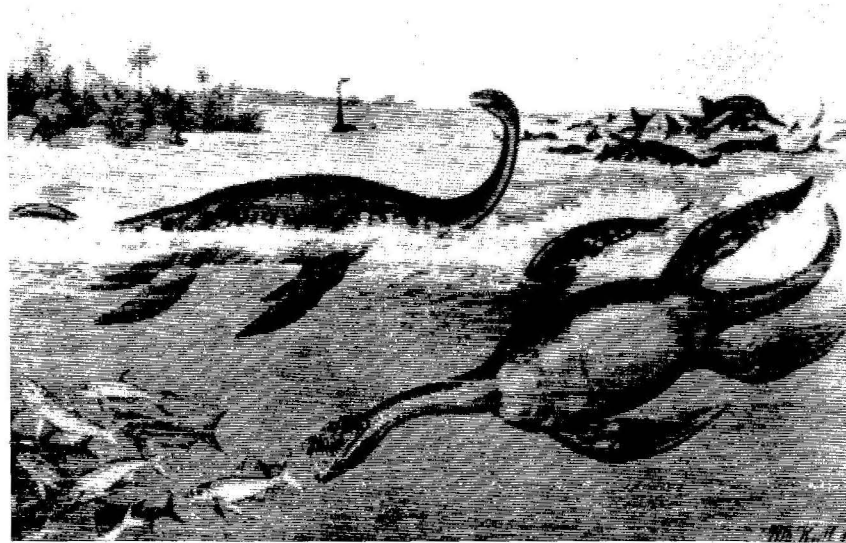


Fig. 16.23 Restauración de plesiosaurios del Jurásico Inferior de Europa. A la izquierda *Plesiosaurus guilelmi*, de cuello largo. A la derecha *Thaumatosaurus victor*, de cuello corto y cabeza larga (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)

tán más o menos atrofiadas. Poseen, además, una cola grande y fuerte, y la piel está cubierta por escamas o placas córneas. Entre los arcosaurios fósiles se distinguen los reptiles voladores (orden *Pterosauria*) y los dinosaurios (orden *Saurischia* y orden *Ornithischia*).

Los pterosaurios o reptiles voladores, poseían un esqueleto semejante al de las aves, además de alas membranosas que le permitían volar. Los pterosaurios del Jurásico poseían dientes como el género *Rhamphorhynchus* (fig. 16.24), mientras que los del Cretácico no los tenían, presentando un pico córneo alargado como el género *Pteranodon* (fig. 16.25) que alcanzaba con sus alas extendidas una longitud de siete metros.

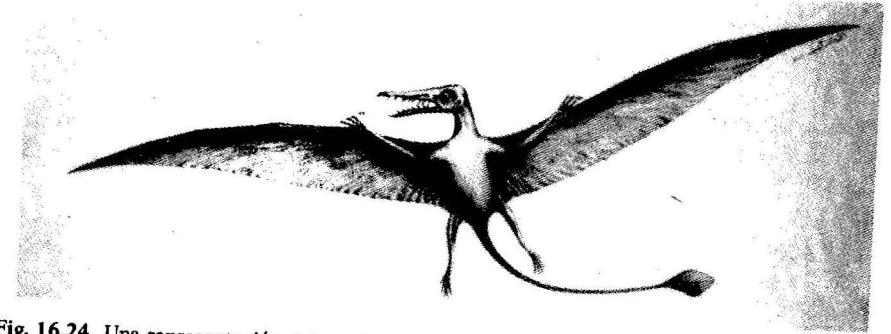


Fig. 16.24 Una representación del reptil volador *Rhamphorhynchus*. (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)

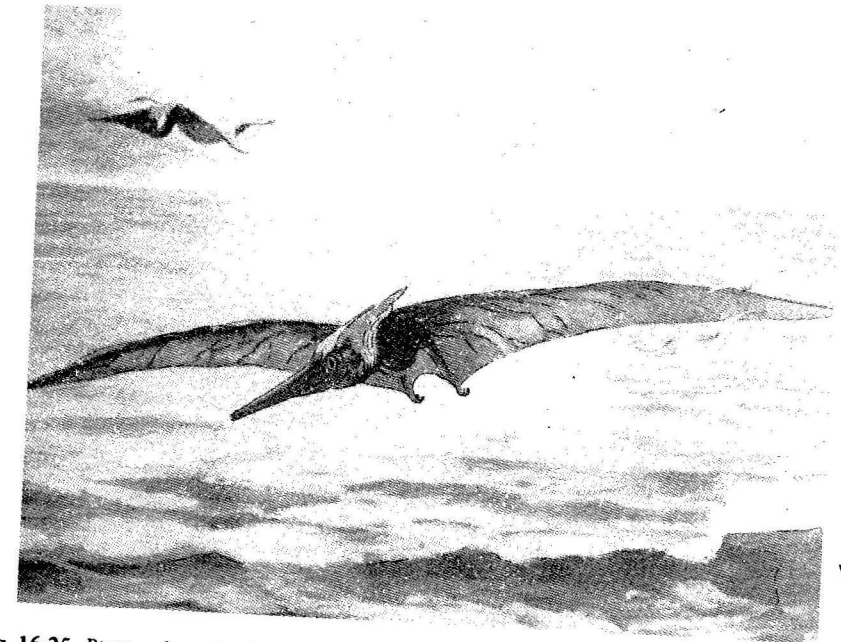


Fig. 16.25 *Pteranodon*, el más grande de los reptiles voladores, con una longitud de 7-7,60 m con las alas extendidas. (U. S. National Museum, de Dunbar, 1968.)

Los dinosaurios fueron fantásticas criaturas mesozoicas que pueden dividirse perfectamente en dos grupos, los que pertenecen al orden *Saurischia* (saurisquios), y los que pertenecen al orden *Ornithischia* (ornitisquios). Esta división se hace principalmente atendiendo a la diferente distribución de los huesos de la cintura pélvica en ambos grupos. Los dinosaurios son los fósiles más espectaculares, pues muchos de ellos son de enorme tamaño y representan las criaturas más grandes que han existido sobre la Tierra. Es bueno destacar que no todos los dinosaurios fueron criaturas enormes, pues existieron algunos no mayores que un carnero.

Los saurisquios estaban representados por formas carnívoras y herbívoras, entre las cuales están los representantes de mayor tamaño entre los dinosaurios. En-

tre los saurisquios carnívoros se distingue el *Tyrannosaurus* del Cretácico Superior (figs. 16.26 y 16.27), forma bípeda que medía unos 15 metros de largo desde el hocico hasta la cola, y que parado sobre sus patas traseras medía aproximadamente unos seis metros de altura. Equipado con enormes dientes (fig. 16.28) fue, sin dudas, el carnívoro más terrible que ha existido sobre la tierra. Los saurisquios herbívoros también alcanzaron tamaños enormes, distinguiéndose en este aspecto el *Brontosaurus* del Jurásico Superior (fig. 16.29) que llegó a medir 26 metros de largo, con unas 40 toneladas de peso; es el animal terrestre de mayor tamaño que ha existido.

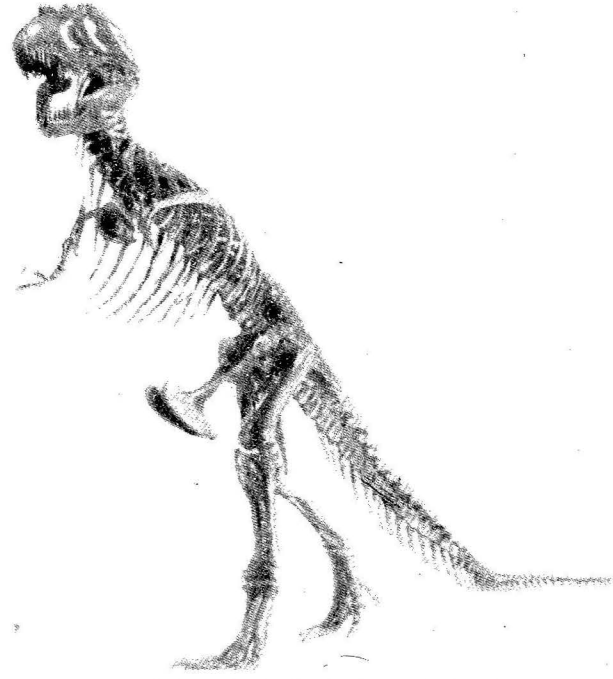


Fig. 16.26 *Tyrannosaurus rex*, dinosaurio tetrápodo gigante del Cretácico Superior del Oeste de América del Norte. (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)



Fig. 16.27 Un paisaje del Cretácico Superior en el Oeste de América del Norte. El gran carnívoro *Tyrannosaurus* y el herbívoro *Triceratops* con cuernos, con un fondo de densa vegetación. (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)

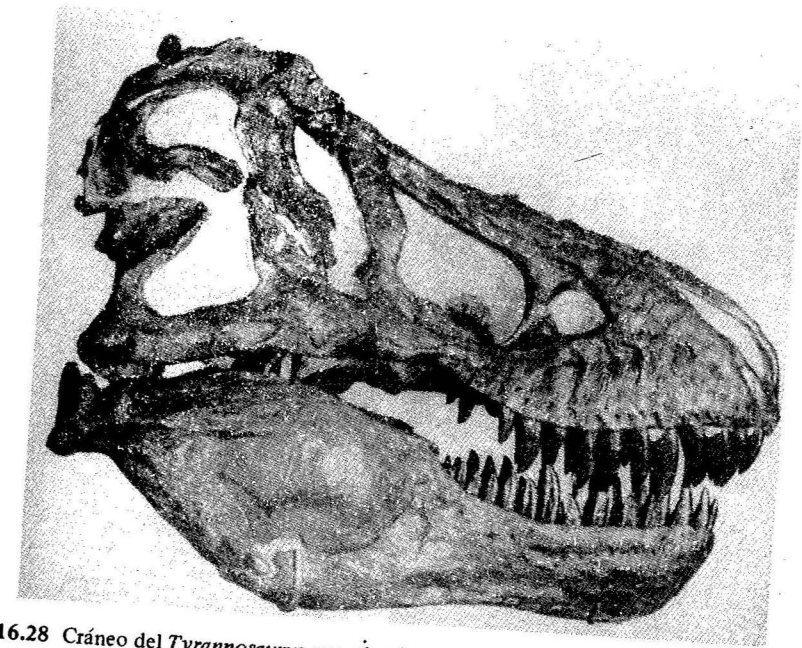


Fig. 16.28 Cráneo del *Tyrannosaurus rex*, el más grande de todos los dinosaurios carnívoros conocidos. La longitud del cráneo es de 1,40 m (American Museum of Natural History, de Dunbar, 1968.)

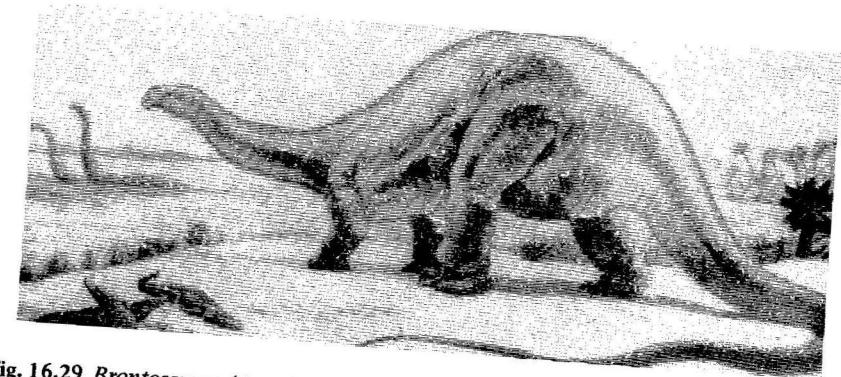


Fig. 16.29 *Brontosaurus*. (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)

Los ornitisquios fueron formas herbívoras que andaban sobre sus cuatro patas, aunque las delanteras eran más cortas que las traseras. Entre los ornitisquios se destacan los dinosaurios con pico de pato, como el *Trachodon* Cretácico (fig. 16.30), que se alimentaba de plantas acuáticas en las regiones pantanosas; el *Estegosaurus* (fig. 16.31) que era una forma de regular tamaño (de 7,50 a nueve metros de largo y diez toneladas de peso) con la columna vertebral armada de grandes placas triangulares y una cola con cuatro espinas. Por último, en el Cretácico Superior se distinguió el *Triceratops* (figs. 16.27 y 16.32), que poseía tres cuernos en la cabeza y tenía un largo de aproximadamente nueve metros.

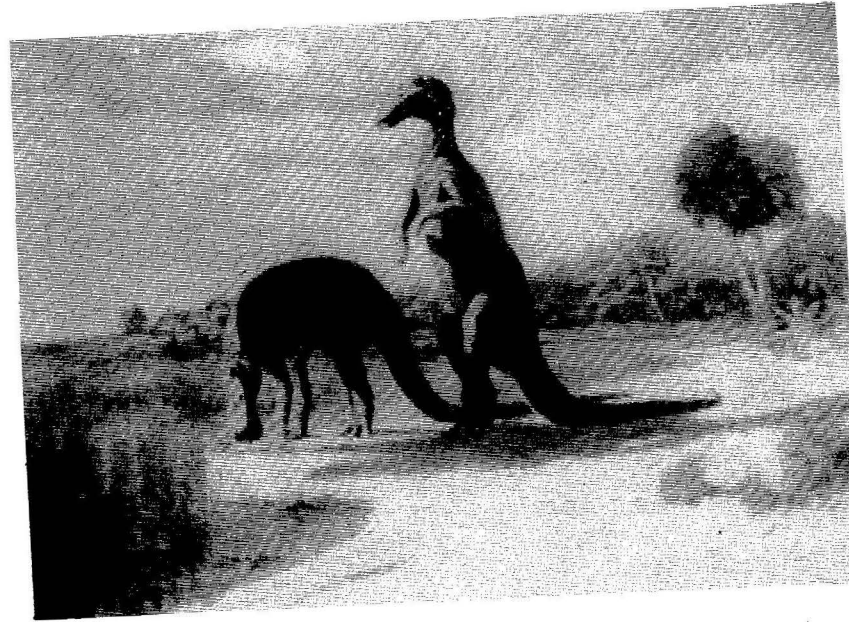


Fig. 16.30 *Trachodon*. (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)

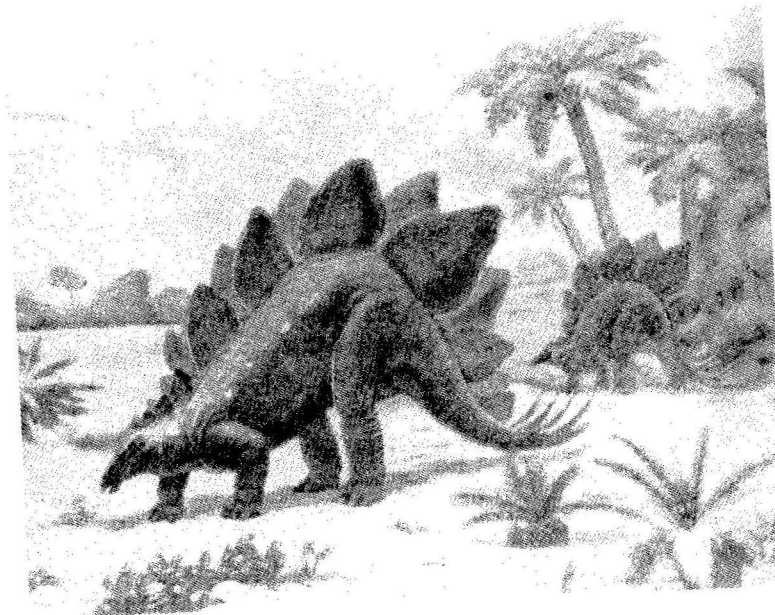


Fig. 16.31 *Stegosaurus*, con un fondo donde aparecen cicadáceas y otras plantas. (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)

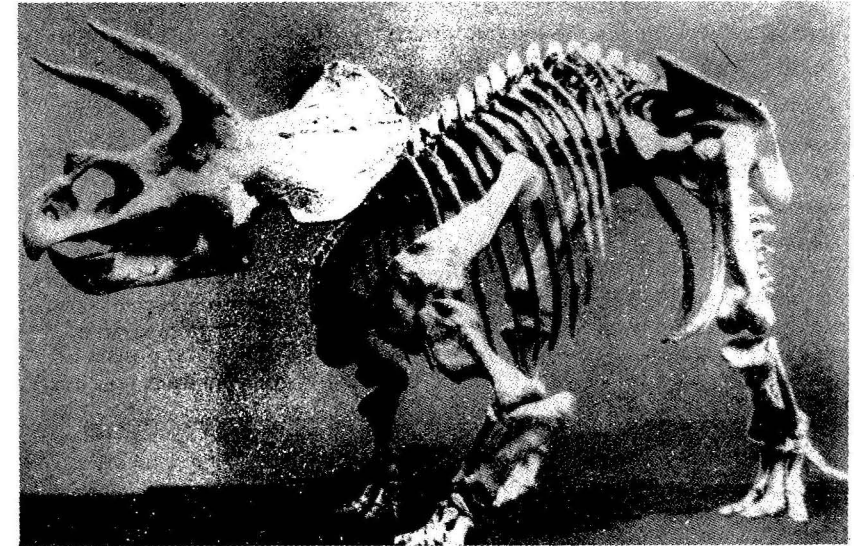


Fig. 16.32 *Triceratops prorsus*, 2,40 m de largo, uno de los últimos dinosaurios con cuernos, de la Formación Lane, Cretácico Superior del condado de Niobrara, Wyoming. (S.S. National Museum, de Woodford, 1970.)

Por último están los reptiles sinápsidos, los cuales eran de pequeño tamaño y se desarrollaron tempranamente en el Pérmico. Aunque fueron eclipsados por otros reptiles en el Triásico, son importantes, pues el orden *Therapsida* (terápsidos) presenta formas que son muy semejantes a los primeros mamíferos, por lo que se cree que estos se derivan de esas formas terápsidas. Entre los sinápsidos fósiles se distinguen los pelicosurios, que poseían una elevación dorsal en forma de vela (fig. 16.33).

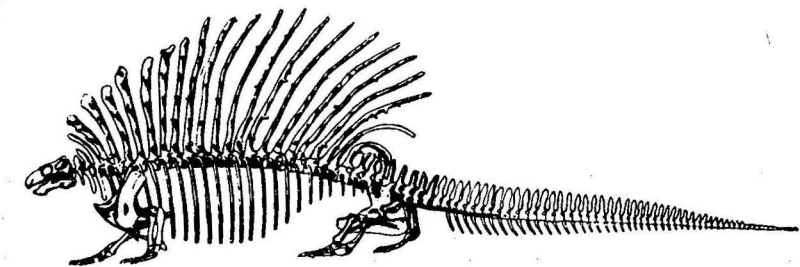


Fig. 16.33 Un pelicosaurio (*Edaphosaurus*) del Pérmico de Texas, con una cresta dorsal espinosa en forma de vela. (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)

16.14 Clase *Aves* (Jurásico-Reciente)

Las principales características que distinguen a las aves son las siguientes:

- a) extremidades anteriores convertidas en alas;

Las neornites forman las aves modernas, que carecen de dientes. Aparecieron antes del fin del Cretácico, y en el Eoceno están representados varios de los órdenes actuales. Una forma fósil notable de este grupo es el género *Phororhacos* (fig. 16.37) del Mioceno de las pampas, el cual tenía una altura de 2,10-2,40, m un cráneo macizo de 58 cm de longitud y un pico fuertemente curvado.

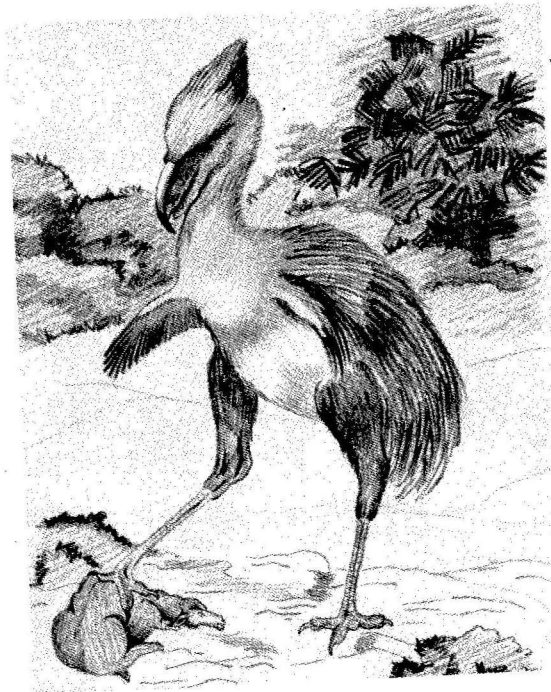


Fig. 16.37 *Phororhacos*, un pájaro gigante sin la facultad de volar, de las capas del Mioceno de la Patagonia. (Según F. A. Lucas, de Dunbar, 1968.)

16.15 Clase *Mammalia* (Triásico-Reciente)

Los mamíferos son, sin duda, los animales más desarrollados que existen sobre la tierra. Se expandieron notablemente en la Era Mesozoica y presentan un conjunto de características:

- a) dos pares de extremidades variadamente adaptadas;
- b) cuerpo cubierto de pelo, en la generalidad de los casos, y homotermo;
- c) dientes diferenciados en incisivos, caninos, molares y premolares, con dos generaciones (de leche y permanentes);
- d) sistema nervioso muy desarrollado, con cerebro y cerebelo grandes;
- e) embriones retenidos en el útero para su desarrollo posterior;
- f) presentan todas las membranas embrionarias;
- g) piel con numerosas glándulas.

Clasificados como mamíferos se encuentran los topos, murciélagos, roedores, gatos, monos, ballenas, caballos, ciervos, el hombre, etc. (fig. 16.38). Esta clase comprende una multitud de formas vivientes y extinguidas que se adaptaron y se adaptan a numerosos ambientes. El nombre de la clase se deriva de las glándulas mamarias que las hembras poseen para alimentar a sus hijos.

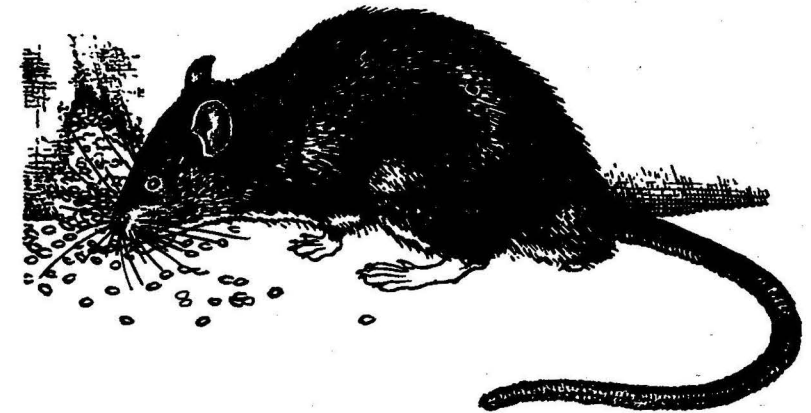


Fig. 16.38 Rata doméstica (*Rattus norvegicus*), un representante de los mamíferos.

Los mamíferos difieren de los reptiles de los cuales proceden, porque tienen la piel cubierta de pelos, en lugar de escamas (aunque estas persisten en la cola de algunos de ellos); la mandíbula inferior está articulada directamente con el cráneo y no por medio del hueso cuadrado; presentan tres huesos en el oído (estribo, yunque y martillo) en contraste con uno solo, que presentan los reptiles; sus dientes pueden remplazarse una sola vez, y además, presentan un gran desarrollo de las cuerdas vocales.

Los primeros mamíferos están relacionados, de forma general, con los reptiles terápsidos del Triásico Superior. Está definido que los reptiles terápsidos muestran una estrecha afinidad con los antecesores comunes de varios grupos de mamíferos mesozoicos.

Desde el punto de vista de la sistemática, los mamíferos se dividen en cuatro subclases: Subclase *Prototheria* (Pleistoceno-Reciente); Subclase *Heterotheria* (Triásico-Cretácico); Subclase *Allotheria* (Triásico-Eoceno) y Subclase *Theria* (Triásico-Reciente).

Los prototerios son mamíferos muy primitivos, de los cuales desconocemos sus formas prepleistocénicas. Entre sus características más notables está la de poner los huevos de los cuales se desarrollan los individuos, que se alimentan de las glándulas mamarias que las hembras poseen en el abdomen. El ejemplar más conocido de esta subclase es el *Ornithorhynchus* de Australia y Tasmania (fig. 16.39) el cual posee pico y patas semejantes a las de los patos, pone huevos como las aves, pero alimenta a sus crías como los mamíferos.

En cuanto a los heteroterios, se puede afirmar que son mamíferos extinguidos, de reproducción desconocida, de los cuales sólo se conservan los dientes. Es muy probable que los heteroterios se desarrollaran a partir de los reptiles terápsidos pero como una línea lateral ciega.

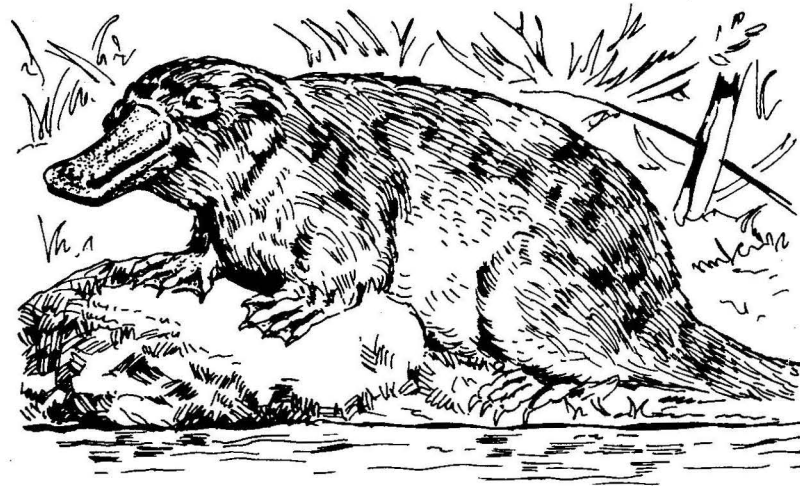


Fig. 16.39 El ornitorrinco (*Ornithorhynchus anatinus*), mamífero ponedor de huevos de Australia. (Según Vogt y Specht, de Storer y Usinger, 1961.)

En la subclase de los aloterios incluimos el orden *Multituberculata*, es decir, los multituberculados (fig. 16.40). Los multituberculados eran criaturas pequeñas que se alimentaban de plantas, poseían una dentadura muy característica formada por incisivos adaptados para cortar, y molares alineados en largas quijadas, los cuales estaban coronados por muchos tubérculos. Aunque eran abundantes en el Paleoceno, desaparecieron a principios del Eoceno.

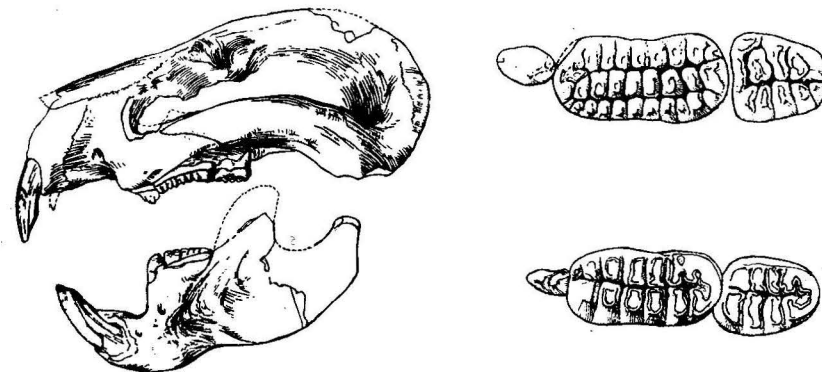


Fig. 16.40 Un multituberculado del Eoceno, *Taeniolabis*, de Nuevo México. Vista de perfil del cráneo (x 1/2) y vistas de las coronas de los dientes de la parte superior e inferior de la quijada izquierda (aumentadas). Según Granger y Simpson, de Dunbar, 1968.)

Por último, están los terios, grupo que incluye a los mamíferos modernos. Los terios son vivíparos, es decir, nacen vivos, y aunque en las formas fósiles no es conocida su reproducción, son clasificados como terios por la anatomía de su esqueleto. Los mamíferos superiores o terios, son prácticamente los únicos que

estuvieron presentes en Eurasia, África y América del Norte, desde los comienzos del Eoceno.

Entre los terios primitivos es posible clasificar a los condilardos y a los ambli-podos (ungulados primitivos), los cuales se desarrollan en el Paleoceno, desapareciendo posteriormente en el Eoceno. Los condilardos (fig. 16.41) eran de cuerpo ligero, ágiles, semejantes a los carnívoros, pero sus dientes correspondían plenamente a los de un herbívoro. Los ambli-podos (fig. 16.42) eran gordos y pesados con patas fornidas y achatadas. Los caninos de los ambli-podos eran largos como colmillos, pero los de las quijadas eran pequeños y de coronas bajas. Los condilardos llegaron hasta la mitad del Eoceno, mientras que los ambli-podos estuvieron presentes hasta finales de ese período.

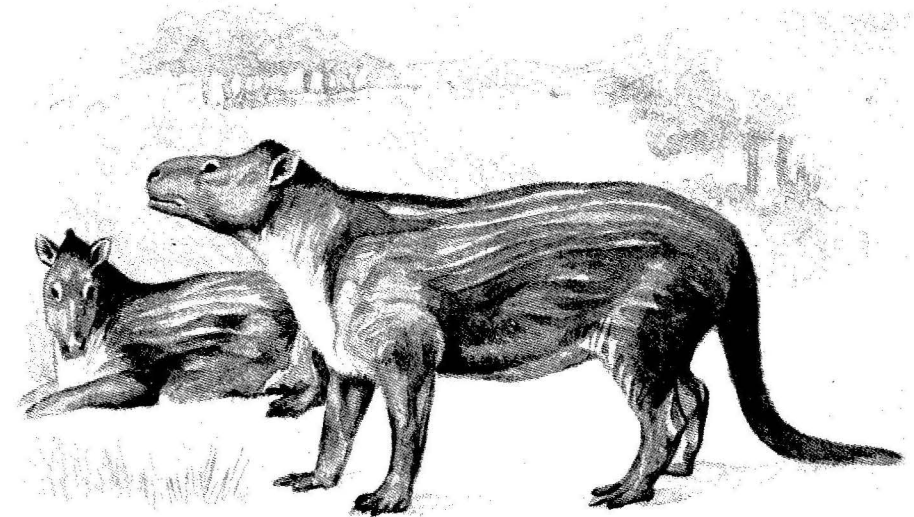


Fig. 16.41 Restauración del *Phenacodus*, un condilardo del Paleoceno, de Wyoming. (American Museum of Natural History, de Dunbar, 1968.)



Fig. 16.42 Restauración de *Coryphodon*, un ambli-podo del Eoceno Inferior, de Wyoming. (American Museum of Natural History, de Dunbar, 1968.)

Los carnívoros primitivos puede dividirse en varios grupos, que fueron reemplazados gradualmente por tipos modernos, más avanzados, como los félidos y los cánidos. Existieron dos clases de félidos: la variedad con dientes de sable y los felinos verdaderos. El grupo con dientes de sable (macairodontidos), presentaba caninos muy largos y delgados, sobre todo los de la mandíbula superior (fig. 16.43 y 16.44). Los macairodontidos se extinguieron al final del Pleistoceno, sobreviviendo solamente los tipos modernos de felinos verdaderos, como leones, tigres y otros.

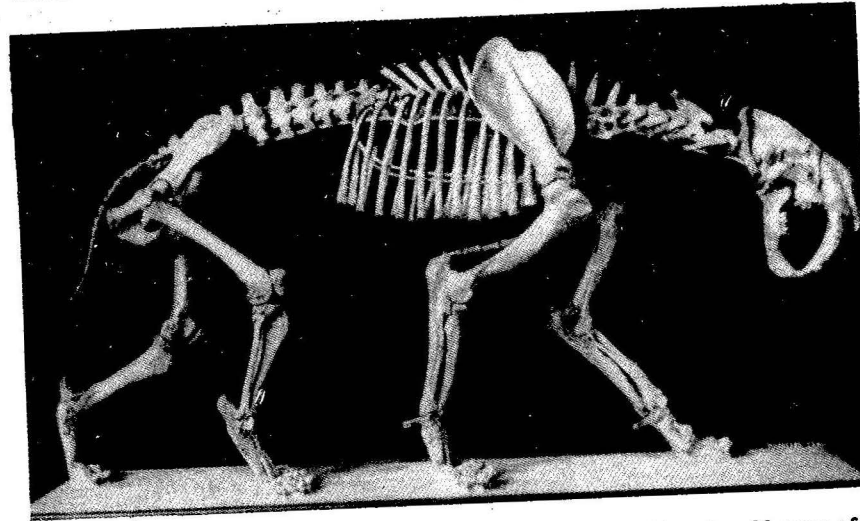


Fig. 16.43 Esqueleto del "diente de sable" gigante sudamericano. (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)

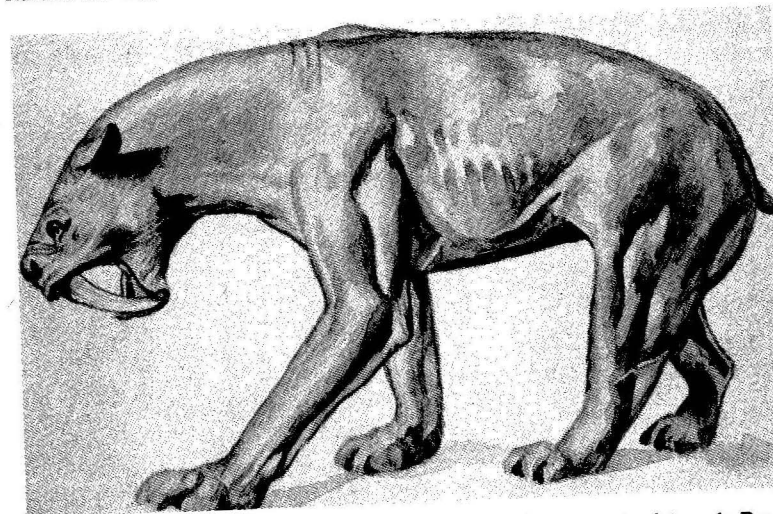


Fig. 16.44 El gran tigre "diente de sable" *Smilodon*, común en los depósitos de Rancho La Brea, en Los Angeles, California, con una altura de 90 cm. Su edad es Pleistoceno. (Según R. S. Lull, Yale Peabody Museum, de Dunbar, 1968.)

El grupo mejor conocido en el Cenozoico es, sin duda, el de los ungulados, entre ellos los rinocerontes, los brontoterios, los camélidos, los proboscidos y los équidos. Los rinocerontes aparecen por primera vez a comienzos del Eoceno; eran abundantes en el Oligoceno, donde se distinguió el grupo de los rinocerontes verdaderos, que a su vez desarrolló varios tipos durante el Mioceno. Una de las formas típicas miocénicas fue *Teleoceras* (fig. 16.45) de patas extremadamente cortas. En Asia, durante el Oligoceno y principios del Mioceno, se desarrolló un grupo de gran tamaño que no poseían cuernos, sobre todo el género *Baluchitherium* (fig. 16.46), que alcanzó una altura de 5,40 m y una longitud de 7,50 m. Los rinocerontes se extinguieron en América en el Plioceno, pero sobrevivieron los que emigraron al viejo mundo.

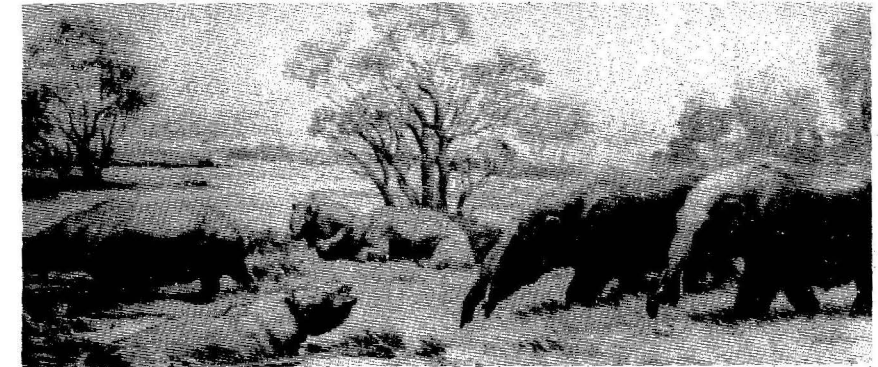


Fig. 16.45 Paisaje del Mioceno Superior de Nebraska, mostrando a la izquierda un grupo de rinocerontes de piernas cortas, *Teleoceras*, y a la derecha un par de mastodontes de cuatro colmillos y quijadas largas. (Chicago Natural History Museum, de Dunbar, 1968.)

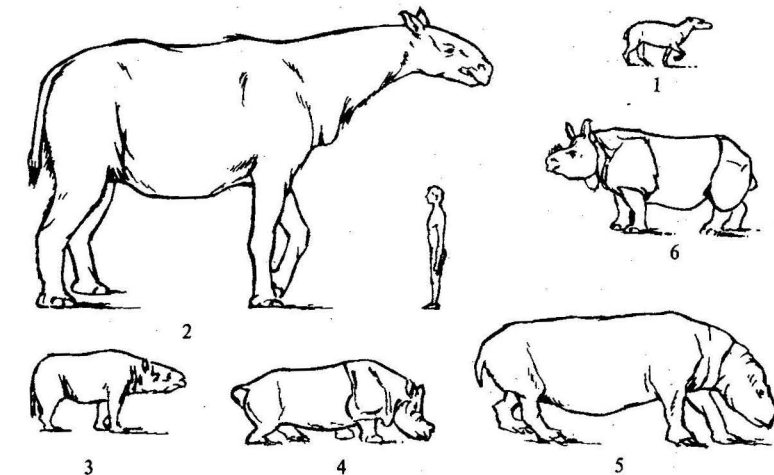


Fig. 16.46 Rinocerontes fósiles y modernos. La figura humana sirve de comparación para la escala. El *Hyracodon* es uno de los rinocerontes corredores del Oligoceno, el *Baluchitherium* representa al mamífero más grande de todos los tiempos. 1) *Hyracodon*; 2) *Baluchitherium*; 3) *Aceratherium*; 4) *Teleoceras*; 5) *Metamynodon*; 6) rinoceronte indio. (Según Dunbar, 1968.)

Los brontoterios, denominados también titanoterios, están limitados al Paleógeno. Eran angulosos, con tres o cuatro dedos en las patas, con un cerebro bastante pequeño en comparación con el tamaño del animal. Hacia el final de su existencia, se desarrollaron formas gigantes con cuernos dobles que alcanzaron hasta 2,5 m de altura (fig. 16.47).



Fig. 16.47 El gran brontoterio (*Brontotherium*), de las tobas del Oligoceno de la región de las montañas rocosas (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)

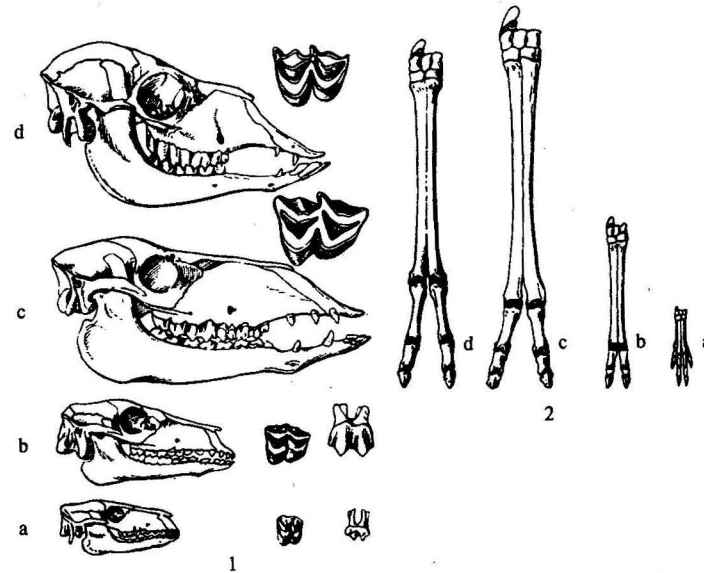


Fig. 16.48 Evolución de los camélidos como se indica (1) por el cráneo y molares y (2) por las patas delanteras: A, *Protylepus*, del Eoceno; B, *Poebrotherium* del Oligoceno; C, *Procamelus* del Mioceno Superior, todos del Oeste de América del Norte; D, *Lama guanicoe*, el guanaco viviente de América del Sur. (Según W. B. Scott, de Woodford, 1970.)

Otro grupo interesante incluye a los camélidos, que son ungulados, con dedos pares. Al igual que sus parientes los bovinos, los ovinos y los cérvidos, desarrollaron patas muy especializadas y dientes con una media luna de esmalte característica (fig. 16.48). Los camélidos comenzaron su desarrollo en el Eoceno, extendiéndose hasta el Reciente, donde están representados por los camellos del suroeste y noreste de Asia y el norte de África, las llamas y otras formas similares, de América del Sur. La extinción de todos los camélidos en América del Norte a finales del Pleistoceno se produjo probablemente por el desarrollo de un hábitat desfavorable.

La evolución sufrida por los proboscídeos es también interesante. Comienzan su desarrollo en el Eoceno y están representados por los elefantes actuales. Los proboscídeos desarrollaron patas columnares pesadas con pies de cinco dedos. En

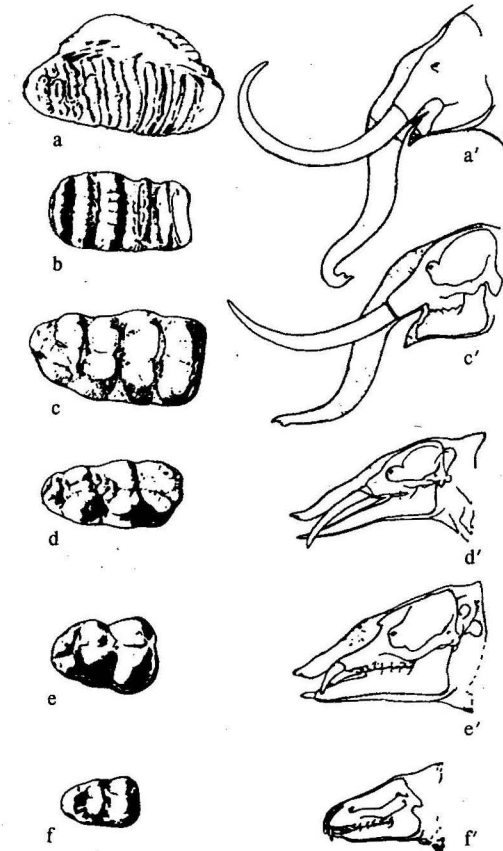


Fig. 16.49 Evolución de la cabeza y los molares de mastodontes y elefantes:
ff' *Moeritherium*, Eoceno de Egipto
ee' *Palaeomastodon* Oligoceno de Egipto
dd' *Gomphotherium*, Mioceno
cc' *Mastodon* (Mammut), Pleistoceno
b *Stegodon*, del Plioceno
aa' *Elephas*, del Pleistoceno
(American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)

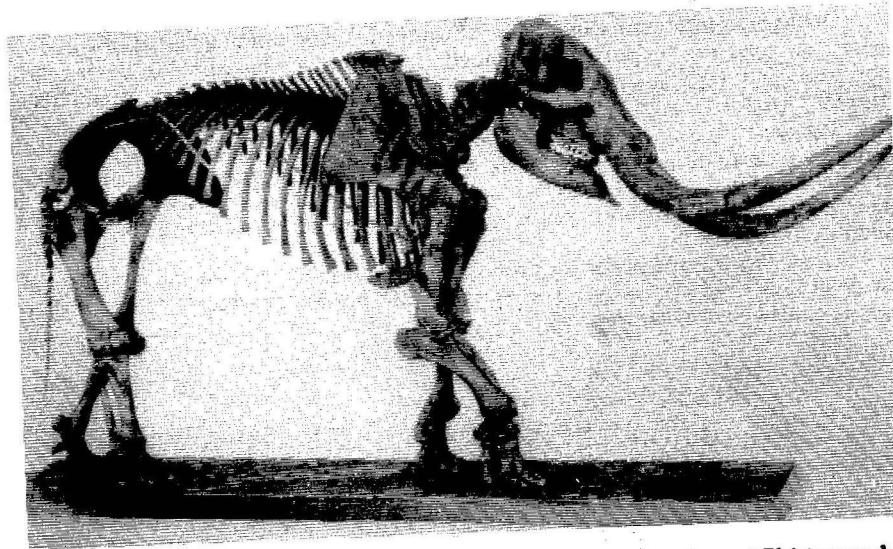


Fig. 16.50 El mastodonte, ejemplar de *Mammuthus americanus*, encontrado en el Pleistoceno del Estado de Nueva York. (American Museum of Natural History, de Woodford, 1970.)



Fig. 16.51 Escena en el valle del Mississippi durante el Pleistoceno. A la izquierda, el mastodonte americano, en el centro el bisonte real, a la derecha caballos salvajes, *Equus scotti*. (American Museum of Natural History, de Dunbar, 1968.)

este grupo se destaca un desarrollo progresivo de los incisivos de la mandíbula superior hasta alcanzar los colmillos de los elefantes actuales, y una fusión de la nariz con el labio superior para formar una trompa o proboscis que le da nombre al grupo (fig. 16.49). Las formas más evolucionadas de este grupo son los mastodontes (mamut) del Neógeno tardío y Pleistoceno de Europa y América del Norte, y los elefantes, propiamente dichos (*Elephas*). Los mastodontes (figs. 16.50 y 16.51) poseían colmillos de tres metros y medio de largo; fueron formas que desaparecieron en el Plioceno, posiblemente exterminados por el hombre. El elefante actual, género *Elephas*, apareció en el Neógeno Tardío en Eurasia, África y América del Norte, pero en la actualidad está limitado solamente al sur de Asia y África, por lo que se supone que el grupo ha pasado su período culminante.

El grupo de los équidos proporciona una de las series paleontológicas más completas que se conocen, pues su evolución se ha seguido paso a paso, de modo tal, que se conocen con bastante certeza las modificaciones sufridas en los huesos de las patas y en la dentición de este grupo. El caballo es nativo de América del Norte desde comienzos del Eoceno hasta finales del Pleistoceno; después desapareció de este hemisferio.

El miembro conocido más antiguo de esta estirpe es el *Eohippus* (fig. 16.52), animal pequeño de larga cola, que tenía cuatro dedos en las patas delanteras y tres en las traseras, con dientes adaptados, en lo fundamental, para alimentarse de ramas y no de pastos, por lo que se supone que habitaba en los bosques y no en las praderas. La evolución posterior condujo al *Mesohippus* (fig. 16.53) de tamaño parecido a un carnero, con tres dedos en cada pata y con dientes de corona baja, como su predecesor.

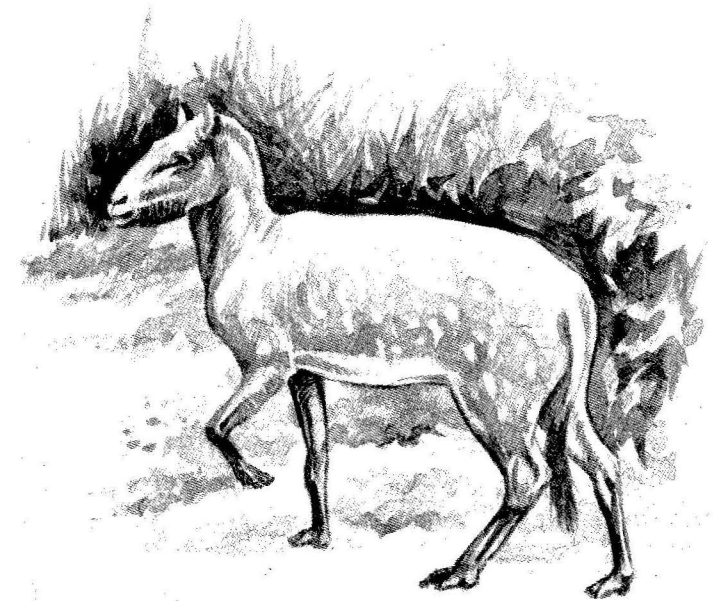


Fig. 16.52 *Eohippus*, el caballo primitivo de las capas (Wind River) del Eoceno. Su altura, hasta los hombros, es de alrededor de 30 cm (American Museum of Natural History, de Dunbar, 1968.)

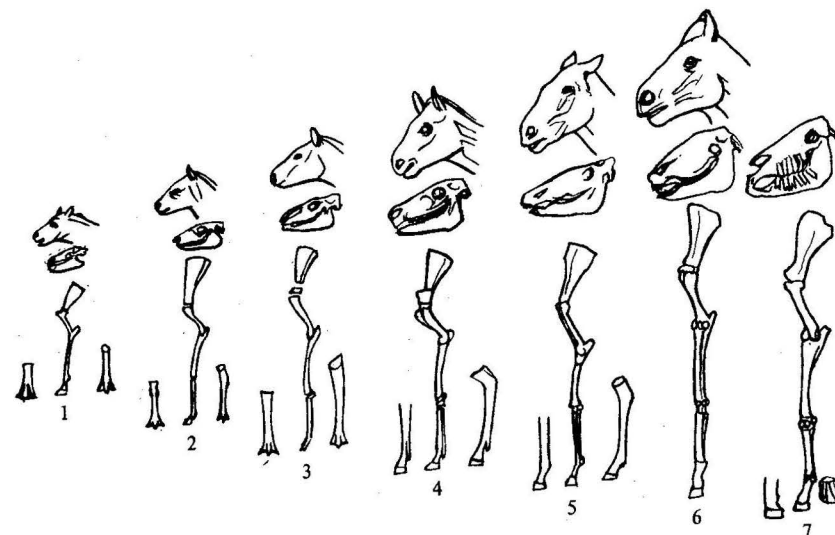


Fig. 16.53 Evolución del caballo vista a través de los miembros y cráneos encontrados en zonas sucesivas de las rocas del Cenozoico de EE.UU. Los miembros delanteros indican en cada caso aproximadamente la altura hasta los hombros, y la posición del cráneo muestra la altura a que fue llevada la cabeza en cada género: 1) *Eohippus* (Eoceno); 2) *Meshippus* (Oligoceno); 3) *Miohippus* (Oligoceno); 4) *Merychippus* (Mioceno); 5) *Pliohippus* (Plioceno); 6) *Equus* (Pleistoceno); 7) *Equus* (Reciente). (Yale Peabody Museum, de Dunbar, 1968.)

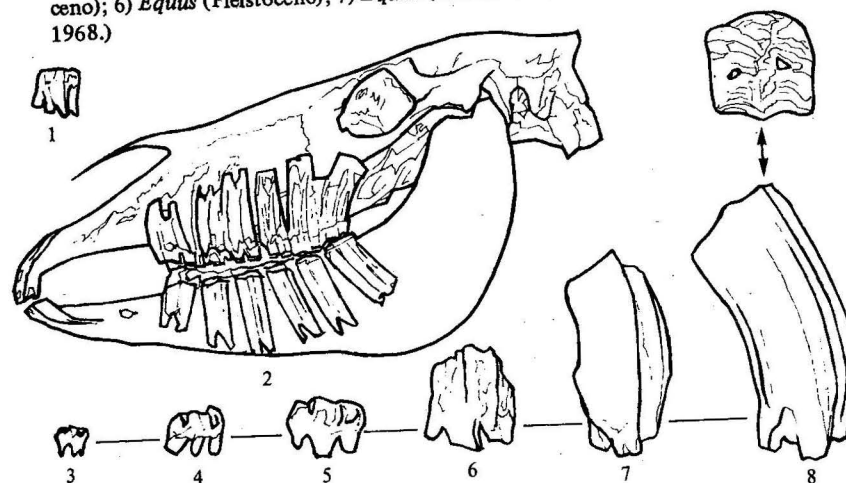


Fig. 16.54 Molares con coronas altas y bajas. Arriba, a la izquierda, molar de un puerco con la corona más corta que las raíces; a la derecha, dientes de un caballo moderno, *Equus*, cuya corona es casi cinco veces más larga que las raíces. Al centro el cráneo de un caballo (x 1/6) seccionado para mostrar en su sitio los molares de corona alta. La hilera inferior representa una serie de molares superiores izquierdos de los caballos fósiles desde el *Eohippus* hasta el *Equus*, todos a una escala natural (x 1/2) del tamaño natural. 1) cerdo; 2) *Equus*; 3) *Eohippus*; 4) *Meshippus*; 5) *Miohippus*; 6) *Merychippus*; 7) *Pliohippus*; 8) *Equus*. (Yale Peabody Museum, de Dunbar, 1968.)

Otro eslabón importante en esta cadena es el *Merychippus* (fig. 16.53) del Mioceno, que tenía el tamaño de un *poney* con tres dedos en cada pata, pero con el dedo central más largo, de modo que los otros dos dedos no tocaban el suelo. Además, las quijadas de este pequeño caballo eran largas y profundas, pues sus molares tenían coronas altas y prismáticas (Fig. 16.54). El *Pliohippus* (fig. 16.53) fue el primer caballo de un solo dedo, era algo mayor que el *Merychippus*, con dientes de corona alta y largas quijadas que se asemejan a la de los caballos actuales. En el *Pliohippus*, los dedos laterales forman un par de sobrehuesos colocados a lo largo del metatarso e invisibles exteriormente (fig. 16.55). El caballo moderno *Equus* (fig. 16.55), que apareció en América del Norte a finales del Plioceno y que desapareció en la última glaciación del Pliostoceno, representa la culminación de esta línea evolutiva. Los caballos en el Reciente se extendieron a Europa y Asia, donde sobrevivieron. Esta migración probablemente se efectuó a través de la vía Alaska-Siberia.

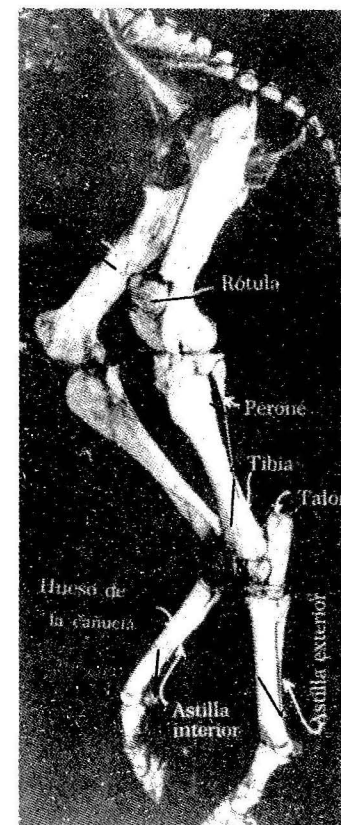


Fig. 16.55 Esqueleto de las patas traseras de un caballo moderno mostrando las estructuras atrofiadas. 1) fémur; 2) rótula; 3) peroné; 4) tibia; 5) talón; 6) hueso de la cañuela; 7) astilla interior; 8) astilla exterior.

16.16 Primates

Los primates son un grupo de gran importancia dentro de los terios, pues el hombre pertenece a este grupo. Los primates fósiles son raros, excepto en el

Eoceno Inferior, del cual se conocen pequeños fragmentos de los esqueletos. Los primates pueden ser divididos en tres subgrupos:

1. Lemúridos (fig. 16.56), que son pequeños, como las ardillas, y viven actualmente en las Indias orientales y Madagascar, y en otros sitios en el Océano Índico. Son formas cuadrúpedas, con esqueleto y dientes semejantes a los nuestros.
2. Társideos (fig. 16.57), que tienen un representante moderno, nocturno y arbóreo; anatómicamente son muy semejantes a los primates superiores.
3. Primates superiores, que incluyen a los monos del Nuevo Mundo, tales como los pequeños monos arañas, los monos del Viejo Mundo; difieren de los anteriores en los dientes y otros rasgos esqueléticos, y los grandes simios (gorila, chimpancé) y el hombre.

Los restos de homínidos (rama de los primates a la que el hombre pertenece como último eslabón) son escasos. Generalmente se encuentran cráneos, mandíbulas y dientes asociados con faunas de otros mamíferos y acompañados también por diversos utensilios como armas talladas y otros enseres de trabajo. Estos restos tanto prepleistocénicos como pleistocénicos, se presentan en gravas y otros depósitos aluviales a lo largo de ríos, fundamentalmente en Europa (Francia y Alemania), África y Asia.

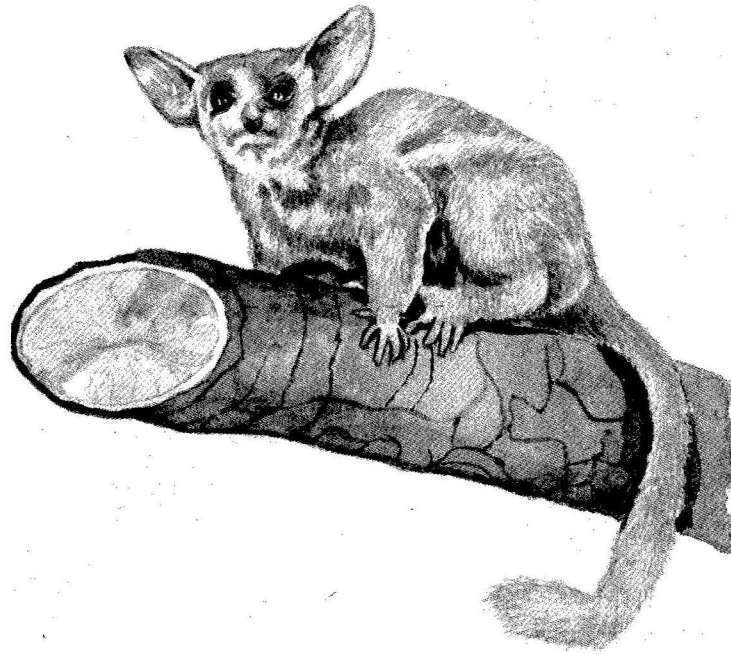


Fig. 16.56 *Galago*, un tipo avanzado de lemur del norte de Rhodesia, África. El cuerpo tiene unos 15 cm de largo. (Yale Peabody Museum, de Dunbar, 1968.)



Fig. 16.57 El *Tarsier*, nativo de las Islas Filipinas. Casi del tamaño natural. (Según Lilo Hess, de Dunbar, 1968.)

16.17 Homínidos del Pre-Pleistoceno y Pleistoceno Temprano

Se puede decir que esta es la etapa de la prehistoria humana. Se han encontrado restos en África y en la India de edad prepleistocénica, que eran criaturas semierectas, antecesores directos de los hombres del Pleistoceno. En África se han encontrado en los últimos años huesos y utensilios de homínidos del Pleistoceno Temprano, como es el caso de Limeworks Cave, al norte de Kimberley, África del Sur, donde fueron encontrados numerosos fragmentos de huesos, y huesos más o menos enteros de cinco individuos, que según sus estructuras pélvicas parece que caminaban erectos sobre sus dos pies. Estos restos, que han recibido el nombre genérico de australopitecinos, estaban asociados con huesos de antílopes, cabra, rinocerontes y otros mamíferos.

Descubrimientos más recientes de australopitecinos han sido efectuados en la garganta de Olduvai, Tanzania, al sur del lago Victoria. Se ha podido establecer la presencia de un nuevo australopitecino que recibió el nombre de *Zinjanthropus*, cuya capacidad craneana (fig. 16.58) es próxima a la de los grandes simios e inferior a la del hombre moderno (1 350 ml). El nivel donde se encuentra el *Zinjanthropus* data en 1 700 000 años por el método del argón-potasio, mientras que los utensilios más antiguos de Olduvai *Zinjanthropus* fue datado en 2 300 000 años.

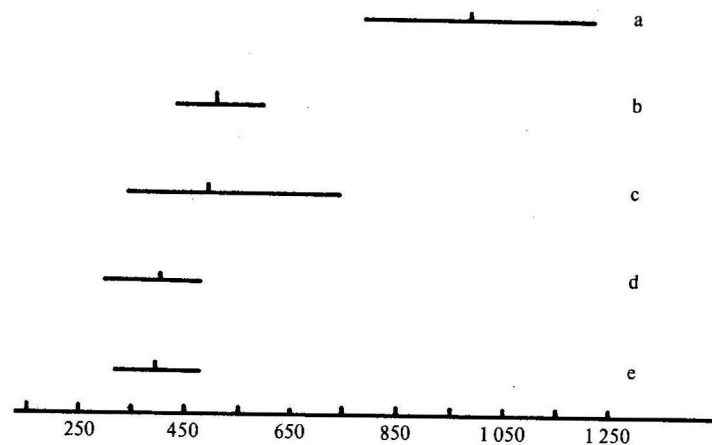


Fig. 16.58 Capacidades craneales de simios y hombres: a) *Homo (Pithecanthropus)*; b) Australopitecino (incluido el *Zinjanthropus*); c) gorila; d) orangután. (Según P. V. Tobias, de Woodford, 1970.)

16.18 Homínidos del Pleistoceno Medio

Varios homínidos han sido encontrados en el Pleistoceno Medio, tan semejantes al hombre actual (género *Homo*) que se han considerado subgéneros de este género. Un subgénero, el *Pithecanthropus*, ha sido encontrado en dos localidades de Asia. El *Homo (Pithecanthropus) erectus* fue encontrado en Java en una localidad tropical, mientras que el *Homo (Pithecanthropus) pekinensis* (fig. 16.59) fue encontrado cerca de Pekín, en el norte de China, asociado con huesos de mamíferos y granos de polen que indican un clima glacial. El otro subgénero es conocido como el hombre de Heidelberg *Homo Heidelbergensis*, del cual se conoce sólo una mandíbula encontrada en Alemania, asociada con una fauna de mamíferos del Pleistoceno Medio.

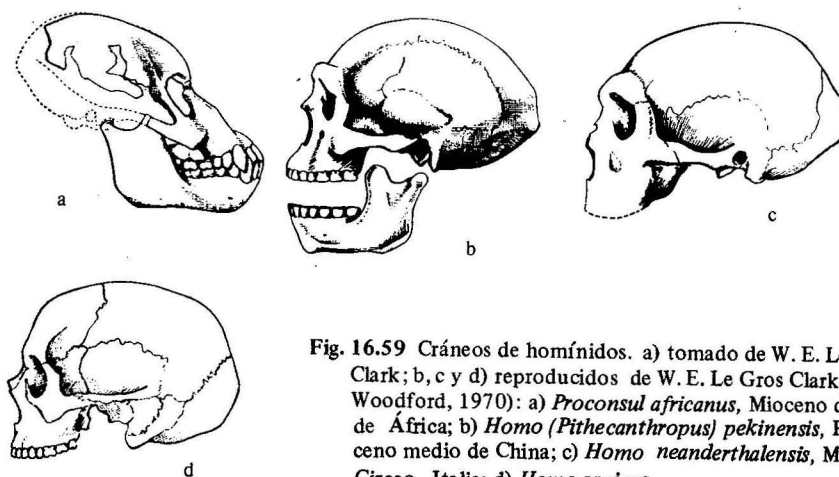


Fig. 16.59 Cráneos de homínidos. a) tomado de W. E. Le Gros Clark; b, c y d) reproducidos de W. E. Le Gros Clark, de Woodford, 1970): a) *Proconsul africanus*, Mioceno del este de África; b) *Homo (Pithecanthropus) pekinensis*, Pleistoceno medio de China; c) *Homo neanderthalensis*, Monte Circeo, Italia; d) *Homo sapiens*.

16.19 Homínidos del Pleistoceno Tardío

En Europa han sido encontradas varias docenas de esqueletos, más o menos completos, y otros restos fragmentarios que pertenecen a homínidos del Pleistoceno Tardío. También otros restos han sido encontrados en el Cercano y en el Medio Oriente, que complementan a los anteriores. Se distinguen, por lo menos, dos tipos de hombres: uno más primitivo, de frente baja y cuerpo encorvado, denominado el hombre de Neanderthal, *Homo neanderthalensis* (fig. 16.59), que habitó en Europa durante el último período interglacial, y otro tipo, que es el hombre de Cro-Magnon, de frente alta, de cuerpo erecto y de alta estatura, que pertenece, sin dudas, a la especie *Homo sapiens*, que incluye todas las razas humanas existentes. El hombre de Cro-Magnon fue un habitante de Europa, del Cercano Oriente y del Oriente Medio, durante la última glaciación, y no está descartado que conviviera con el hombre de Neanderthal.

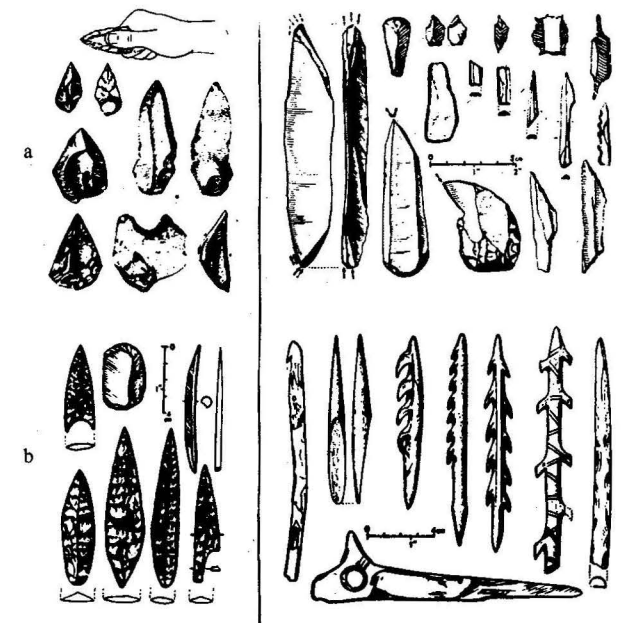


Fig. 16.60 Instrumentos de la Edad de Piedra Antigua: a) según Henry Fairfield Osborn; b) c) y d) de Denise de Sonneville-Bordes, de Woodford, 1970.)

En el Pleistoceno Tardío son numerosísimos los instrumentos hallados (fig. 16.60); son notables también las pinturas rupestres que escenifican lances de cazas, que han sido encontradas en el oeste de Europa, la mayoría en Francia y en España (fig. 16.61).

Las plantas, al igual que los animales poseen un desarrollo que comenzó en el Precámbrico. Surgieron en el mar, pero luego invadieron la tierra firme, diversificándose progresivamente hasta alcanzar el estadio actual, que corresponde a las plantas modernas. El desarrollo del mundo vegetal presenta determinadas etapas que se explican a continuación.

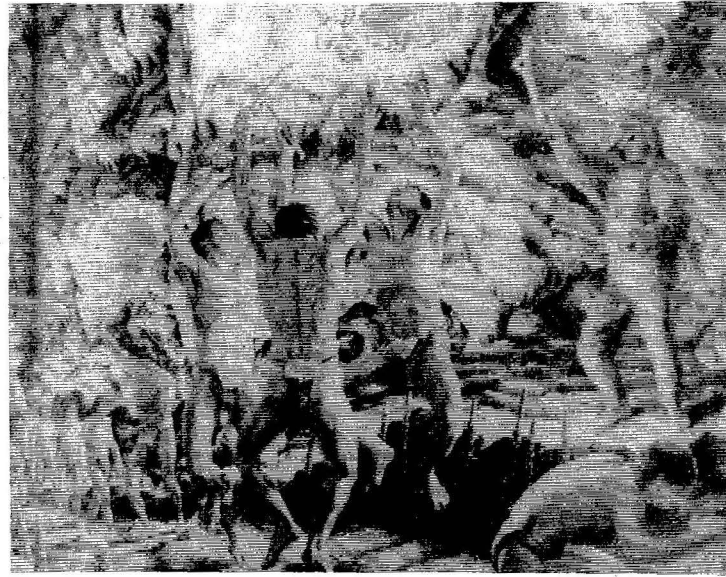


Fig. 16.61 Rito ceremonial de los cro-magnones en lo profundo de una caverna, cuyos muros han sido adornados con pinturas polícromas. (Según R. F. Zallinger, de Dunbar, 1968.)

16.20 Plantas precámbricas y paleozoicas

En algunas calizas precámbricas y cámbricas, se encuentran estructuras concéntricas y bandeadas denominadas estromatolitos, que incluyen también las formas denominadas *Cryptozoon* (fig. 16.62). Estas estructuras son aceptadas en la actualidad como depositadas bajo la influencia de algas azules o verdes. Otras estructuras precámbricas aún más complejas (fig. 16.63) no ofrecen duda de su carácter orgánico y probablemente son restos de algas.

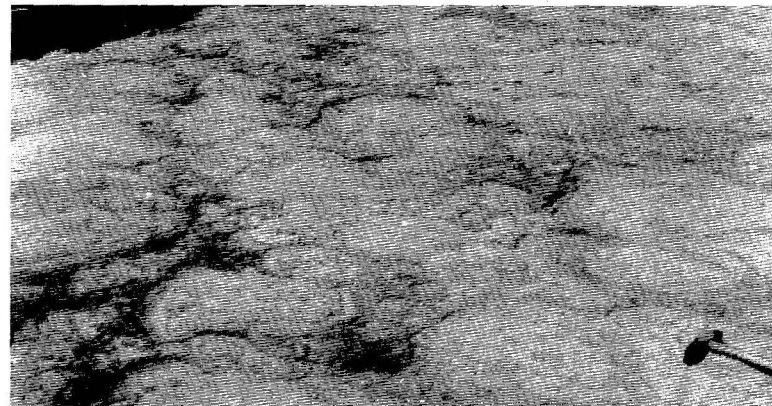


Fig. 16.62 Algas calcáreas (*Cryptozoon*), Saratoga, New York. (Según L.V. Richard, de Woodford, 1970.)

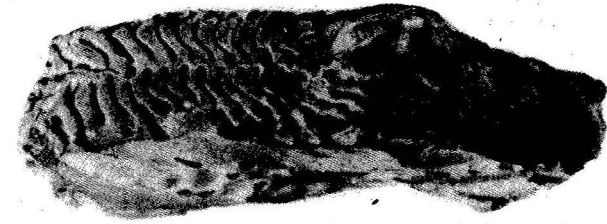


Fig. 16.63 *Newlandia major*, un alga calcárea de la caliza Newland de la serie Belt, del precámbrico, 17,5 km al Oeste de White Sulphur Spring, Montana. El ejemplar tiene un largo de 22 cm. (Peabody Museum Yale University, de Woodford, 1970.)

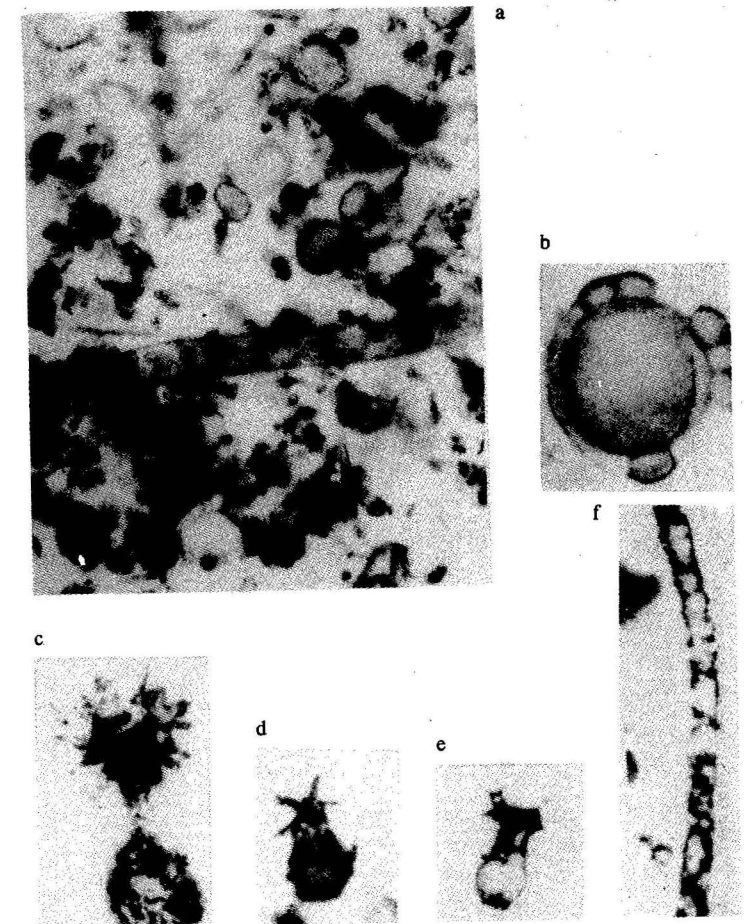


Fig. 16.64 Microorganismos en ftanita de la formación Gunflint (Animikiánico), en el sur de Ontario, al norte del Lago Superior: a,b) x1500; c) d) y e) x2100; f) x2150. (Según E.S. Barghoorn, de Woodfird, 1970.)

En rocas de la Formación Gunflint, al sur de Ontario, EE.UU., han sido estudiados microorganismos que en parte son restos de algas azul-verdosas y hongos (fig. 16.64). Los descubrimientos de restos incuestionablemente vegetales en rocas precámbricas, son de relevante importancia y constituyen una de las hazañas paleontológicas del presente siglo.

En rocas del Silúrico y del Devónico existen restos de plantas denominadas psilópsidas. La primera encontrada fue *Psilophyton*, en Quebec, Canadá, y luego *Rhynia* (fig. 16.65), en Escocia. Plantas similares han sido encontradas en el Silúrico Superior y Devónico Inferior de Australia y otras partes del mundo. Otras plantas devónicas fueron muy diferentes a las psilópsidas; así, la flora del Devónico Superior está formada en su mayor parte por plantas semejantes a los helechos, como *Archaeopteris* (fig. 16.66), y árboles escamosos pequeños. Esta flora es muy semejante a la del Carbonífero Inferior.

Las plantas fósiles más abundantes y distribuidas del Paleozoico aparecen en las rocas carboníferas, llegando a constituir la denominada flora del carbón. Los restos de plantas más comunes en las rocas carboníferas son hojas semejantes a helechos (figs. 16.67 y 16.68). Son muy comunes también los troncos, ramas y hojas de licopodiales como *Lepidodendron* y *Sigillaria* (fig. 16.69 y 16.70), conocidos como árboles escamosos, pues presentan en sus troncos las muescas o huellas

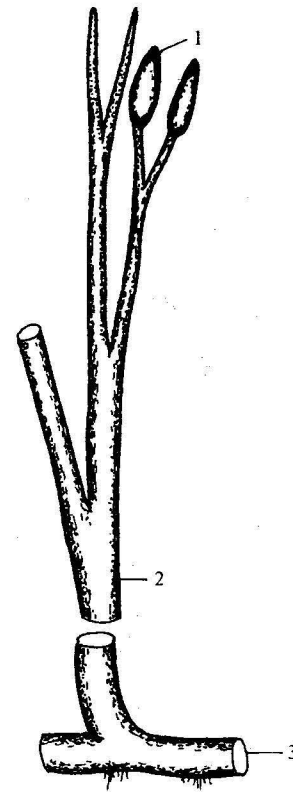


Fig. 16.65 *Rhynia*, del Old Red Sandstone de Escocia, x0,7: 1) Esporangio; 2) eje (tronco); 3) rizoma. (Según Lyman Benson, de Woodford, 1970.)



Fig. 16.66 *Archaeopteris*, una planta semejante a un helecho, del Devónico Superior, con frondes fértiles, de la Isla Bear, Océano Ártico. El ejemplar es de 17,5 cm de ancho. (Según A. G. Nathorst, de Woodford, 1970.)

donde se insertaban las hojas. En el Paleozoico Tardío fueron abundantes los juncos de cola de caballo (esfenópsidas), como es el caso de *Calamites* (fig. 16.69), que presentaba troncos largos y segmentados que crecían a partir de un tallo horizontal con hojas que formaban círculos; también las cordaitales o coníferas primitivas, entre las cuales se distingue *Cordaite* (fig. 16.69), que presentaba un tronco alto y delgado con ramas y hojas sólo en la parte superior. Algunas hojas de helechos carboníferos poseían semillas, por lo que son incluidas en el grupo extinguido de los helechos con semillas que se desarrollaron desde el Devónico hasta el Jurásico.

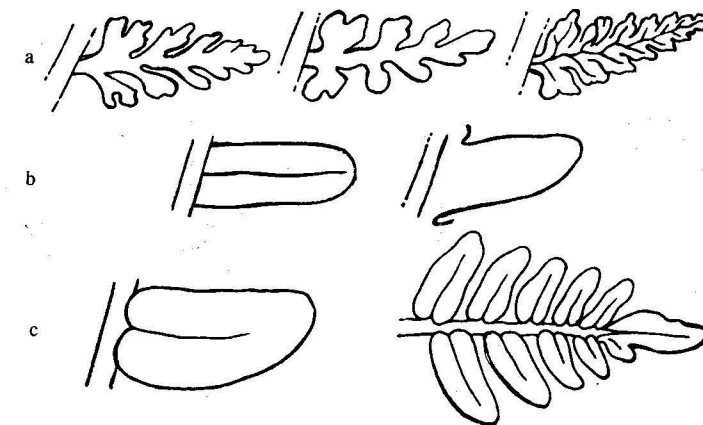


Fig. 16.67 Hojas con formas semejantes a los helechos. (Según Walter Gothan y Hermann Weyland, de Woodford, 1970.): a) forma esfenopteridea; b) forma pecopteridea; c) forma neuropteridea.

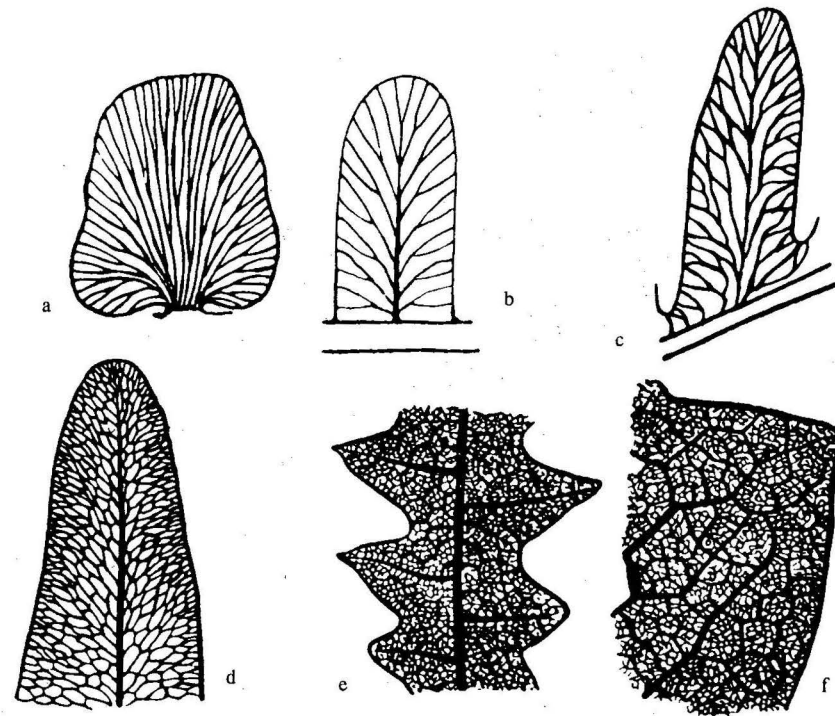


Fig. 16.68 Nervaduras de las hojas. (Según Walther Gothan y Hermann Weyland, de Woodford, 1970.): a) nervadura de abanico; b) nervadura en forma de pluma con nervio central; c) transición de la nervadura en forma de pluma a la de la malla; d) nervadura de malla sencilla con nervio central; e) nervadura de malla compuesta; f) nervadura de malla compleja, como en las hojas del tulípero.

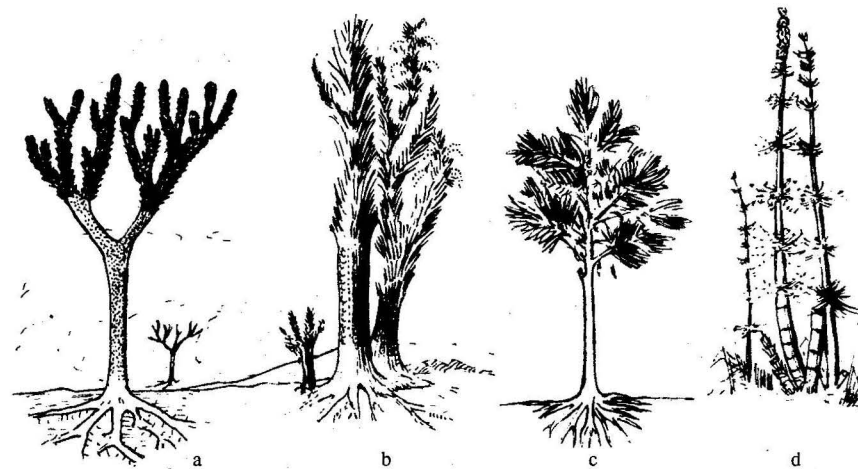


Fig. 16.69 Cuatro de los tipos dominantes de árboles en los bosques del Pensilvánico: a) *Lepidodendron*; b) *Sigillaria*; c) *Cordaites*; d) *Calamites*. (Según Dunbar, 1968.)

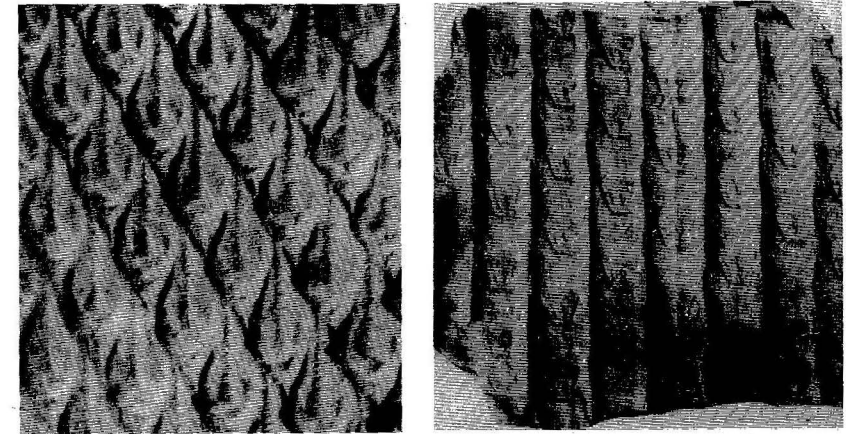


Fig. 16.70 Piezas de la corteza de "árboles escamosos" mostrando la disposición característica de las cicatrices foliares. A la derecha, *Lepidodendron*; a la izquierda, *Sigillaria*. (Yale Peabody Museum, de Dunbar, 1968.)

16.21 Plantas mesozoicas

Las plantas mesozoicas son descendientes directas de las especies paleozoicas, aunque algunas de estas formas arcaicas penetran en el Triásico. Sin embargo, las floras mesozoicas son nuevas y diferentes; predominan las benetiales (parecidas a las cicadáceas modernas), aunque también los helechos y las coníferas fueron un elemento importante. Las grandes lycopodiales (*Lepidodendron* y *Sigillaria*) están ausentes, por lo que las floras mesozoicas tuvieron una altura moderada; sólo las coníferas constituyen una excepción, pues alcanzaron hasta 30 m de altura. Los juncos de cola de caballo (esfenópsidas) tienen diversos géneros representativos. Desde el Mesozoico Tardío hacen su aparición las angiospermas o plantas con semillas, las cuales forman el elemento más importante de la vegetación terrestre hasta nuestros días.

Sin dudas, la Era Mesozoica está caracterizada por las cicadeoideas denominadas benetiales, emparentadas con las modernas cicadáceas (fig. 16.71) características de las regiones tropicales y subtropicales. Las especies vivientes de cicadáceas se caracterizan por tener un tronco corto cubierto de hojas muertas colgantes o de las cicatrices que marcan los lugares donde se fijan las hojas. El tronco termina en una corona de hojas de forma palmeada. Las benetiales fósiles, sin duda alguna, eran bastante semejantes a las cicadáceas. Una de las formas más abundantes de benetiales fósiles es *Sphenozamites*, con hojas de casi 1,5 m de largo, mientras que otro tipo, *Macrotaeniopteris*, tenía hojas simples de un metro de longitud. Las cicadeoideas dominaron en el Jurásico en las floras terrestres, pues las dos quintas partes de las plantas fósiles conocidas son de este tipo. Estas formas jurásicas estuvieron muy difundidas, pues se encuentran hojas en rocas de esa edad en Inglaterra, Groenlandia, Alaska, Oregón, Australia y la Antártida. Las formas cretácicas eran abundantes y algo diferentes a los primeros tipos, siendo comunes los troncos, las flores y los frutos. Los troncos de las cicadeoideas cretácicas tenían hasta dos metros de altura, con hoyuelos donde se insertaban las hojas y los frutos (fig. 16.72). Después del Cretácico Temprano, los tipos principales comienzan a declinar y desaparecen.

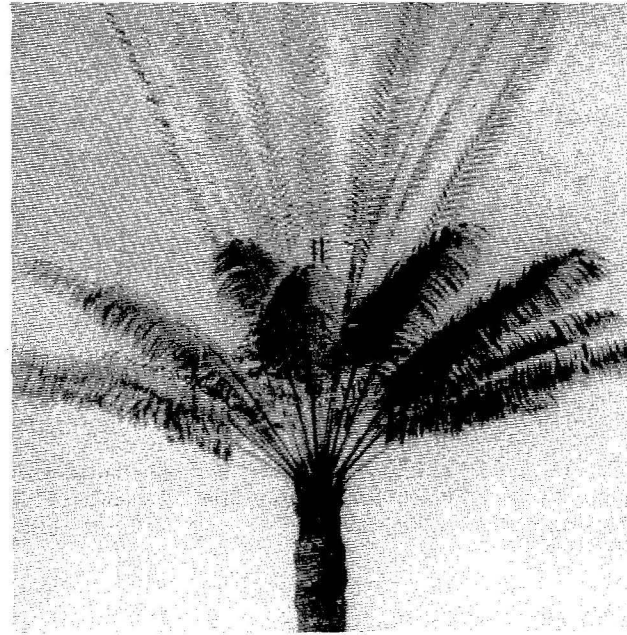


Fig. 16.71 Un cicadácea viviente. El tronco corto está cubierto por numerosas bases foliares y hojas pinnadas en su parte superior, que son características para el grupo. (Yale Peabody Museum, de Dunbar, 1968.)

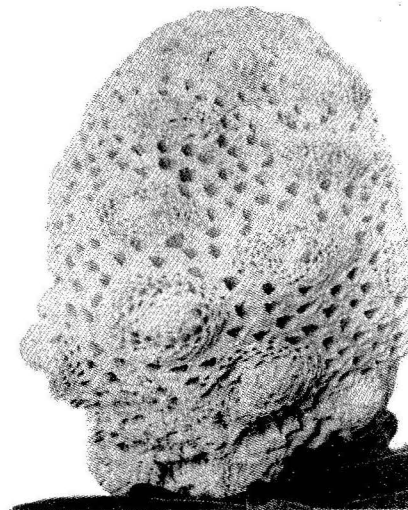


Fig. 16.72 Tronco silicificado de una cicadeoidea (*Cycadeoidea*), de la arenisca Dakota, situada en el borde de las Colinas Negras, Dakota del Sur. Los nudos se encuentran en zonas donde los botones ya estaban por florecer, y los hoyos profundos fueron formados al desprenderse las hojas viejas. (Según G. R. Wieland, de Dunbar, 1968.)

Las coníferas, grupo al cual pertenecen los pinos y los cedros, fueron un elemento importante en las floras mesozoicas, aunque su registro fósil es fragmentario. En el desierto de Arizona, EE.UU., existe una localidad que es un verdadero bosque petrificado, donde los bosques de coníferas del Triásico aparecen sustituidos por sílice (fig. 16.73). El diámetro promedio de estos troncos es de 1,5 m y su longitud, de 18 a 24 metros, aunque algunos troncos tienen un diámetro de más de dos metros, con una longitud de 40 metros. Las rocas jurásicas y cretácicas de América del Norte contienen también troncos petrificados de coníferas, así como impresiones de hojas y pequeñas piñas que estas plantas producen.



Fig. 16.73 Troncos silicificados en el Monumento Nacional del Bosque Petrificado, Arizona. (Según Joseph Muench, de Dunbar, 1968.)

Aproximadamente, un tercio de las floras mesozoicas conocidas están representadas por helechos, los cuales son bien conocidos en el Triásico de América del Norte, en zonas donde las capas de carbón muestran un medio pantanoso. En este ambiente, los helechos fueron parte dominante, alcanzando algunos gran tamaño. En el Cretácico Tardío, el desarrollo de las plantas superiores redujo la importancia de los helechos.

Los descendientes de los juncos de cola de caballo (esfenópsidas) del Paleozoico, presentan formas triásicas con tallos costillados de diámetro de 20 cm y 6,7 m de altura. Ya en el Cretácico estas formas son más pequeñas.

Son muy interesantes dentro de las floras mesozoicas unas plantas denominadas Ginkgo, muy abundante en el Jurásico y que sólo poseen en la actualidad una sola especie nativa de China y Japón. Poseían troncos lisos con hojas triangulares y alcanzaban una altura de hasta 20 m. Los ginkgo actuales, probablemente, son los árboles vivientes más viejos que existen.

Las plantas con flores denominadas angiospermas, que son el elemento dominante en las floras modernas; aparecen por primera vez en rocas del Cretácico Inferior, representadas por hojas que pertenecen a 16 familias. Sin embargo, se conocen granos de polen en capas de carbón del Jurásico, siendo los restos de angiospermas más antiguos que se conocen. Las flores del Cretácico Superior presentan un predominio de las angiospermas, pues se encuentran gran cantidad de hojas bien preservadas con muchos elementos modernos. En Groenlandia y Alaska existen capas del Cretácico Superior que contienen restos de coníferas y maderas duras, con muchas de las especies que se hallan en las partes sur y central de los Estados Unidos de Norteamérica.

16.2.2 Plantas cenozoicas

La principal característica del reino vegetal en el Cenozoico es la prominencia de las plantas con flores (angiospermas). Estas plantas modernas superaron pronto en número y variedad a los otros grupos, y se adaptaron prácticamente a todos los ambientes, desde los trópicos hasta las regiones polares, y desde el fondo de los valles hasta las altas montañas. En cuanto a tamaño y longevidad, existen ejemplares de algunos milímetros de altura, pero también los hay gigantes, como algunos árboles de California que alcanzan hasta 150 m de altura, así como ejemplares que sólo duran una estación (hierbas), y ejemplares que pueden vivir varios miles de años (fig. 16.74).

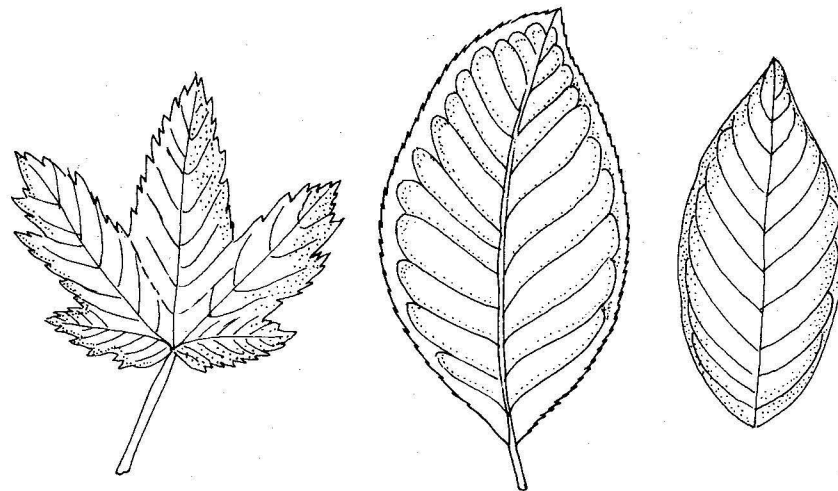


Fig. 16.74 Hojas fósiles en formaciones del Neógeno al oeste de EE.UU. La hoja de la izquierda es un arce (*Acer*); las de la derecha son dos especies de nogal (*Juglans*). Tres cuartas partes de su tamaño natural. (Según Moore, 1952.)

Muchos géneros del Eoceno son iguales a los actuales, pero a partir del Neógeno comenzaron su desarrollo especies nuevas. En rocas miocénicas y pliocénicas, existen restos de plantas que han persistido hasta la actualidad.

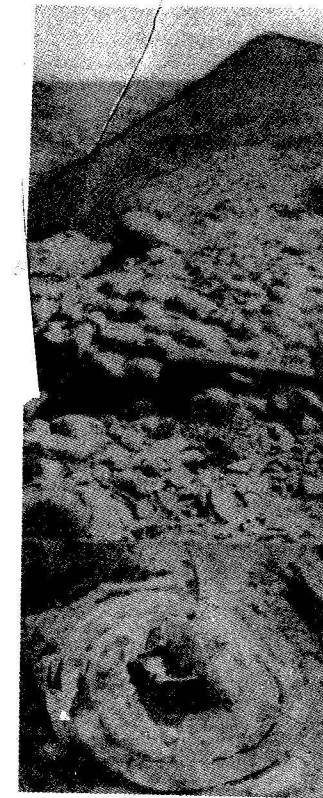


Fig. 16.75 Algas calcáreas del Eoceno de Wyoming. (Según W. H. Bradley de Moore, 1952.)

Las floras del Cenozoico se caracterizan porque junto a tipos de plantas avanzados, se encuentran otros tipos menos avanzados, como algas calcáreas, coníferas, helechos, cicadáceas, etc. Por ejemplo, en depósitos lacustres del Eoceno de EE.UU. se encuentran masas laminadas y concéntricas, que son depósitos formados por algas calcáreas muy semejantes a las del Paleozoico Temprano y a las precámbricas (fig. 16.75).

BIBLIOGRAFÍA

-
- DUNBAR, CARL O: *Geología histórica*. Compañía Editorial Continental, S.A., México, 1968.
- FURRAZOLA BERMÚDEZ, GUSTAVO *et al*: *Geología de Cuba*. Editorial Pueblo y Educación, La Habana, 1972.
- FURRAZOLA BERMÚDEZ, GUSTAVO y K. KREISEL: "Los tintínidos fósiles de Cuba", en *Revista Tecnológica*, vol. 1, 1973, pp. 27-45.
- HOUSA, VACLAV y W. HAMEL: *Paleontología general y sistemática*. Escuela de Ingeniería Geológica, Universidad de Oriente, 1968-1969.
- MOORE, RAYMOND y otros: *Invertebrate fossils*. Mc Graw Hill Book Company Inc., New York, 1952.
- PARKER, T. JEFFER y otros: *A text-book of Zoology*. Edición Revolucionaria, La Habana, 1966.
- PIVETEAU, JEAN: *Traité de Paleontologie*. Masson et C^{ie} Editeurs, Boulevard Saint Germanin, París, 1952.
- ROMER, ALFRED: *Vertebrate Paleontology*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 1963.
- STORER, TRACY I. y otros: *Zoología general*. Edición Revolucionaria, La Habana, 1968.
- WOODFORD, A. O.: *Geología histórica*. Ediciones Omega, S. A., Barcelona, 1970.

Este título ha sido impreso
por el Combinado Poligráfico
Osvaldo Sánchez
Se terminó de imprimir en el
mes de agosto de 1986
Año del XXX Aniversario del
desembarco del Granma