

CONTRIBUCION AL ESTUDIO COMPARATIVO DE LA ESTRUCTURA Y CRECIMIENTO DE LA CONCHA DE BRAQUIOPODOS ACTUALES Y FOSILES

F. ALVAREZ, G. B. CURRY Y C. BRIME

TRABAJOS DE
GEOLOGIA



Alvarez, F., Curry, G. B. y Brime, C. (1985).—Contribución al estudio comparativo de la estructura y crecimiento de la concha de braquiópodos actuales y fósiles. *Trabajos de Geología*, Univ. de Oviedo, 15, 211-217. ISSN 0474-9588.

La estructura de la concha de braquiópodos actuales y fósiles ha sido estudiada mediante microscopía electrónica de barrido. Su comparación ha demostrado que existe una gran semejanza entre los distintos componentes ultraestructurales lo que hizo posible la comparación directa de la historia de crecimiento de estos fósiles con la de algunos braquiópodos actuales en los que la secuencia de actividad celular, que produce la secreción de la concha, es conocida. Las lamelas, presentes en la superficie externa de varios géneros pertenecientes a la familia Athyrididae, han sido interpretadas como depositadas por sucesivas extensiones hacia afuera de las células del epitelio externo, responsables de la secreción de la concha.

Comparison of the shells of living and fossil brachiopods has demonstrated a great similarity in gross morphology between the various ultrastructural components, thus it is possible to directly compare the growth-histories of fossil brachiopod with that of living brachiopod species in which the sequence of cell activity resulting in shell secretion is known. The frills, seen on the external surface of several Athyrididae genera, have been interpreted as deposited by outwardly-growing extensions of the outer epithelial cells responsible for shell secretion.

Fernando Alvarez, Departamento de Paleontología, Universidad de Oviedo, España; Gordon B. Curry, Department of Geology, The University, Glasgow G12 8QQ, Scotland; Covadonga Brime, Departamento de Cristalografía y Mineralogía, Universidad de Oviedo, España, Manuscrito recibido el 27 de diciembre de 1984.

La concha de algunos braquiópodos devónicos de la Cordillera Cantábrica (NO de España) está extraordinariamente bien conservada, hasta el extremo que han podido ser observados al microscopio electrónico detalles estructurales de escala micrométrica (Alvarez 1983). Una gran ventaja de esta excelente conservación es que hace posible la comparación directa de la historia del crecimiento de estos fósiles con la de algunos braquiópodos actuales en los que la secuencia de actividad celular—que produce la secreción de la concha— ha sido determinada. En particular, las investigaciones llevadas a cabo por Williams (1956, 1965, 1966, 1968 a, b, 1971 a, b, 1977, 1984), proporcionaron un modelo para la interpretación de la secreción de la concha basado en el estudio detallado de conchas de braquiópodos actuales y de los tejidos blandos, utilizando para ello microscopios elec-

trónicos de transmisión y barrido. La gran semejanza morfológica entre los distintos componentes ultraestructurales de las conchas actuales y fósiles permite asegurar que el modelo propuesto por Williams es igualmente aceptable para la interpretación de los procesos de crecimiento de la concha en braquiópodos fósiles. Esta asunción es de particular importancia al presentar los braquiópodos fósiles un mayor rango de estructuras morfológicas que las que caracterizan a las relativamente restringidas faunas actuales. Con la presente nota, que forma parte de un estudio más amplio del crecimiento de la concha de los braquiópodos, así como de los controles químicos y cristalográficos que afectan a dicho crecimiento, se pretende mostrar la semejanza ultraestructural existente entre los braquiópodos actuales y las especies devónicas estudiadas (todas ellas per-

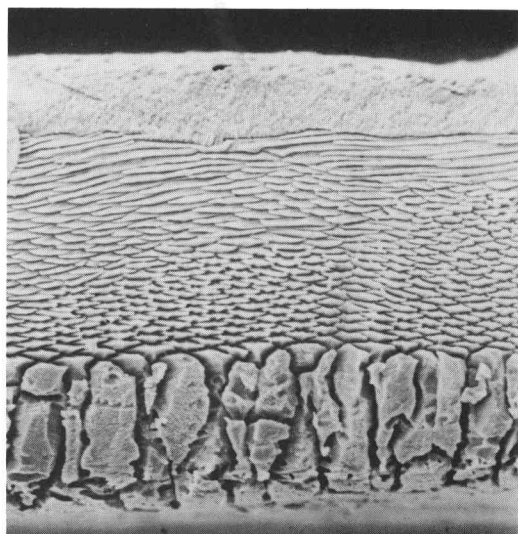


Fig. 1.—*Gryphus vitreus* (Born), actual, Bahía de Nápoles. Sección longitudinal mostrando la presencia de capas primaria (parte superior), secundaria y terciaria. Interior de la concha parte inferior de la foto; región anterior situada a la izquierda (BMNH ZB 3808). $\times 375$.

tenecientes a la familia Athyrididae Davidson) y esbozar una secuencia de actividad celular que razonablemente se puede proponer para explicar la formación de las pronunciadas lamelas de crecimiento que caracterizan a este grupo de braquiópodos fósiles.

Las valvas de los ejemplares actuales fueron introducidas durante media hora en una solución de hipoclorito sódico con el fin de eliminar los tejidos blandos adheridos. Posteriormente fueron lavadas concienzudamente en una disolución poco concentrada de detergente (TEE-POL) y luego con agua desionizada. Con el propósito de estudiar y comparar mejor el tipo de crecimiento y la estructura esquelética, tanto

del material fósil como actual, los ejemplares fueron embebidos en resina transparente (EM301-PA) y cortados en distintas direcciones utilizando una sierra con filo de diamante (Buchler Isomet). Las superficies así obtenidas fueron pulidas, bien con óxido de estaño o con alúmina, y atacadas, en el caso de los recientes, con una solución al 2 % de E.D.T.A. durante un tiempo no superior a 30 minutos, y con ácido clorhídrico al 5 % durante 20 ó 40 segundos, en los fósiles. Finalmente, todas las superficies fueron cubiertas con una capa de oro/paladio de 15 a 20 nm de espesor, previamente a su estudio en el microscopio electrónico.

COMPARACIÓN DE LAS CAPAS DE LA CONCHA

La capa más externa, segregada en primer lugar, de la concha de los braquiópodos articulados, está compuesta por finos cristales aciculares de calcita. En secciones a través de la concha (Figs. 1 y 2) se ve que esta capa externa o capa primaria, constituye sólo una pequeña proporción del espesor total de la concha. La capa primaria, debido a su pequeño espesor y a los efectos diagenéticos y de abrasión de la concha, raramente se conserva en los braquiópodos fósiles. Sin embargo, ha sido reconocida claramente en todos los atíridos estudiados (Fig. 2 a y d).

Por debajo de la capa primaria, la capa secundaria está compuesta por un conjunto de fibras estrechas, largas, perfectamente empaquetadas (Figs. 1 y 2) que constituyen la mayor parte del espesor total de la concha. En los braquiópodos devónicos estudiados, las fibras de la capa secundaria se encuentran generalmente muy bien conservadas siendo su tamaño, empaquetamiento y distribución similares a los que presentan en los actuales.

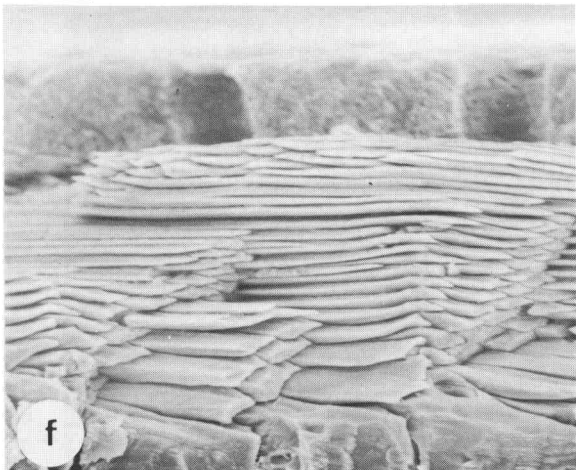
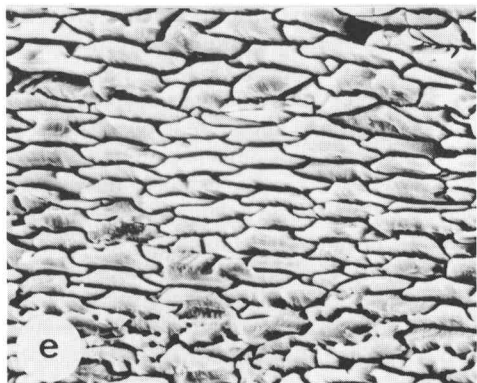
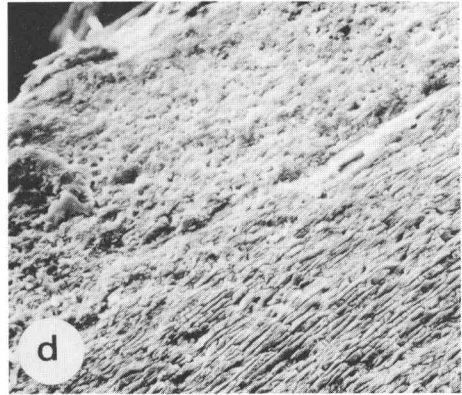
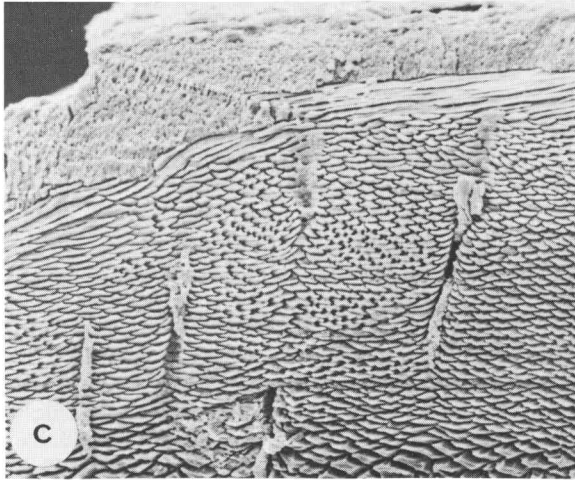
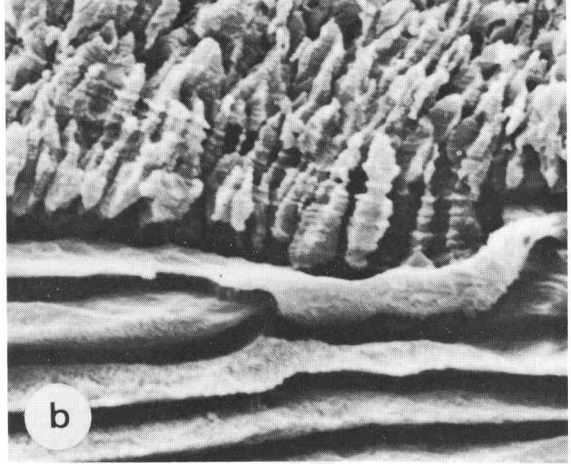
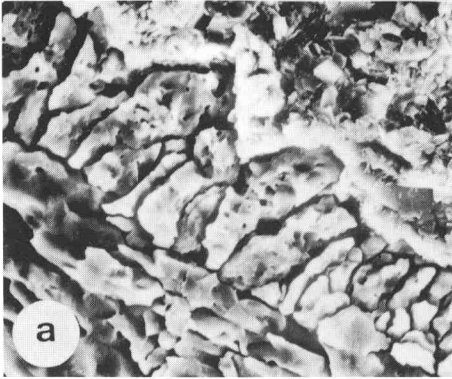
Fig. 2.—a. *Plicathyris ezquerrai* (Verneuil y Archiac), del Emsiense de Colle (León). Valva ventral en sección longitudinal mostrando la presencia de capa primaria y secundaria. Exterior de la concha parte superior de la foto; región anterior situada a la izquierda. $\times 650$.

b-c. *Gryphus vitreus* (Born), actual, Bahía de Nápoles. Secciones longitudinales a través de la capa primaria y secundaria, mostrando la presencia de líneas de crecimiento microscópicas (b, $\times 1.500$) y macroscópicas (c, $\times 375$). Exterior de la concha parte superior de las fotos; región anterior situada a la izquierda.

d. *Anathyris phalaena* (Phillips), del Emsiense de Ferroñes (Asturias). Sección transversal de la valva ventral: capa primaria (parte superior izquierda), capa secundaria (parte inferior derecha). $\times 120$.

e. *Plicathyris ezquerrai* (Vern. y Arch.) del Emsiense de Colle (León). Sección transversal de la valva ventral mostrando el empaquetamiento y sección de las fibras de capa secundaria. Exterior de la concha parte superior de la foto. $\times 700$.

f. *Gryphus vitreus* (Born), actual, Bahía de Nápoles. Capa primaria (parte superior), secundaria y terciaria en una superficie longitudinal de fractura. Interior de la concha parte inferior de la foto; región anterior situada a la derecha. (BMNH ZB 3793). $\times 750$.



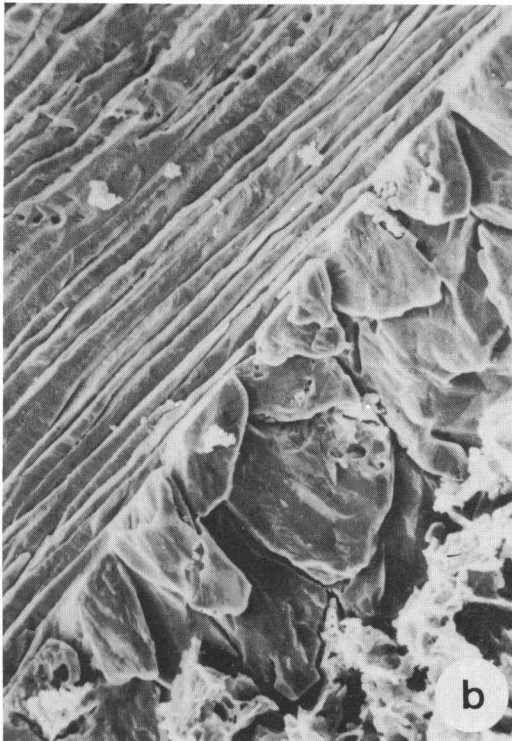


Fig. 3.—Secciones longitudinales mostrando el paso de fibras de capa secundaria a prismas de terciaria.

a. *Gryphus vitreus* (Born), actual, Bahía de Nápoles. Región anterior parte superior de la foto; interior de la concha a la derecha. (BMNH ZB 3793). $\times 750$.

b. «*Athyris*» aff. *campomanesi* del Emsiense de Valporquero (León). $\times 650$.



Algunas de las especies devónicas estudiadas, además de poseer una sucesión bien desarrollada de capas primaria y secundaria, poseen en ambas valvas un depósito interno de grandes cristales de calcita, perpendiculares a la superficie externa de la concha, semejante al que aparece en formas actuales tales como *Gryphus vitreus* (Born). (Fig. 3).

CRECIMIENTO DE LAS LAMELAS PERIFÉRICAS

Dentro de la familia Athyrididae Davidson, algunos géneros tales como *Anathyris* y *Plicathyris* entre otros presentan en la superficie externa de ambas valvas numerosas lamelas concéntricas, regularmente espaciadas, más o menos imbricadas, que se proyectan anteriormente a veces de forma considerable. Cuando se observan en sección se comprueba que están formadas por capa primaria bajo la que se sitúan unas seis filas de fibras secundarias. Las lamelas que son rectas o ligeramente convexas hacia adentro, forman con la superficie interna de la valva un ángulo que oscila entre 15 y 30°, su espesor en la zona próxima a la superficie de la valva es de unas 25 μ y su longitud es variable, oscilando entre 300 y 600 μ , dependiendo de su situación en la valva y, por supuesto, de su estado de conservación (Figs. 4 y 6). La orientación de estas lamelas indica que se depositaron por sucesivas extensiones hacia afuera de las células del epitelio externo responsables de la secreción de la concha (Fig. 5). Bajo condiciones «normales» las funciones secretoras del epitelio se realizan al abrigo de la concha segregada previamente, lejos de la acción de posibles predadores (Fig. 5 a). En cambio, durante el período de formación de la lamela, estas células han debido estar completamente expuestas y desprotegidas (Fig. 5 b). Parece, pues, probable que las lamelas fuesen depositadas de una manera relativamente rápida dentro de la zona generativa periférica. Las células responsables de la secreción de las lamelas deben haber sido lo suficientemente elásticas como para formarlas



Fig. 4.-*Plicathyris ezquerrai* (Vern. y Arch.), del Emsiense de Colle (León). Sección radial de la valva ventral mostrando una lamela de gran extensión situada en el tercio anterior de la concha. $\times 100$.

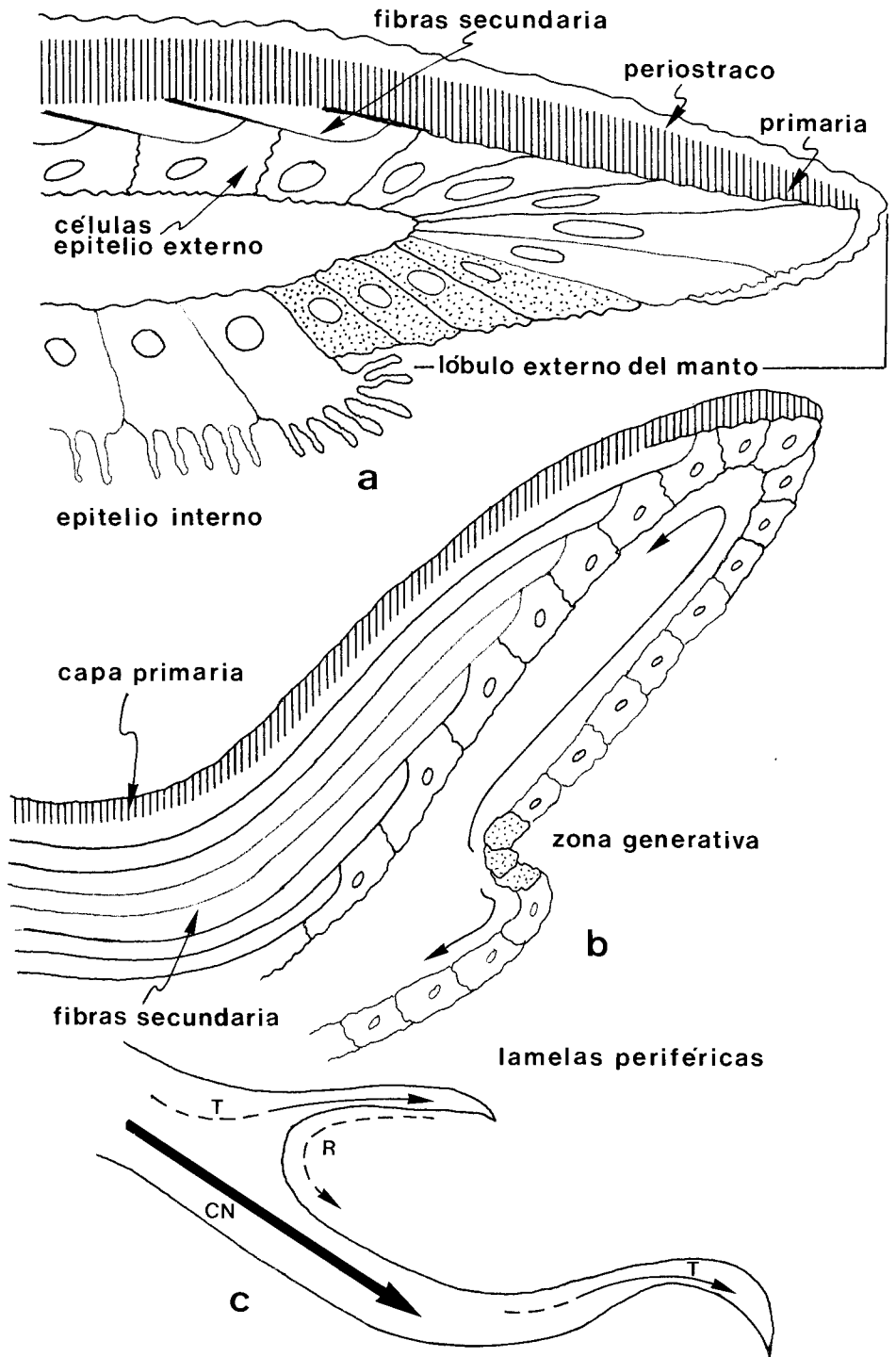


Fig. 5.-Sección radial del borde anterior de la concha mostrando el desarrollo de las lamelas periféricas.
 a. Secreción normal de la concha (según Williams 1984 ligeramente modificado).
 b. Formación de una lamela periférica.
 c. Diagrama mostrando la dirección de crecimiento normal de la concha (CN) y la seguida por las células del epitelio externo durante las transgresiones (T) y las regresiones (R) que dan lugar a las sucesivas lamelas periféricas.



Fig. 6.—*Anathyris* sp. del Emsiense de Valporquero (León). Lamelas de crecimiento en el tercio anterior de la valva dorsal en sección radial. $\times 220$.



sin ocasionar una desorganización de la disposición celular en la zona generativa. De esta forma el modelo de crecimiento normal de la concha sería restaurado rápidamente tras la formación de la lamela y la contracción de las células que la segregaron (Fig. 5 c).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Mr. D. Claugher de la «Electron Microscope Unit» del British Museum (Nat. Hist.), Londres su constante ayuda y al British Council el soporte económico facilitado durante la realización de la presente investigación.

BIBLIOGRAFIA

- Alvarez, F. (1983).—Estructura de la concha de los Athyrididae (Brachiopoda) del Devónico de la Cordillera Cantábrica. Nota Preliminar. *Trab. Geol. Univ. Oviedo*, 13, 93-96.
- Williams, A. (1956).—The calcareous shell of the Brachiopoda and its importance to their classification. *Biol. Rev.*, 31, 243-287.
- (1966).—Growth and structure of the shell of Living Articulate Brachiopods. *Nature*, 211, 1.146-1.148.
- (1968 a).—Evolution of the shell structure of articulate brachiopods. *Spec. Pap. Palaeontol.*, 2, 1-55.
- (1968 b).—A history of skeletal secretion among articulate brachiopods. *Lethaia*, 1, 268-287.
- (1971 a).—Comments on the growth of the shell of articulate brachiopods. *Smithson. Contributions to Paleobiology*, 3, 47-67.
- (1971 b).—Scanning Electron Microscopy of the calcareous skeleton of fossil and living brachiopods. In: V. H. Heywood (Ed.), *Scanning Electron Microscopy: Systematic and Evolutionary Applications*. Academic Press (for the Systematics Association), London, 37-66.
- (1977).—Differentiation and growth of the brachiopod mantle. *Amer. Zool.*, 17, 107-120.
- (1984).—Lophophorates. In: J. Bereiter-Hahn, A. G. Matoltsy y K. S. Richards (Eds.), *Biology of the Integument. Vol. 1. Invertebrates*. Springer-Verlag, Berlin, 728-745.
- y Rowell, A. J. (1965).—Brachiopod anatomy, morphology. In: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Kansas Univ. Press, Kansas, H6-H155.

