

Ornamentación desarrollada por algunos braquiópodos del orden Athyridida

F. Álvarez

Departamento de Geología, Universidad de Oviedo, Oviedo 33005, España.
Correo electrónico: fernando@asturias.geol.uniovi.es

Recibido el 30 de Septiembre de 1998.

Aceptado el manuscrito revisado el 5 de Enero de 1999.

Resumen: En el presente artículo se describe, de forma sucinta, la variada ornamentación desarrollada por los principales grupos de atíridos *sensu lato* y se constata, e ilustra, la presencia de espinas huecas (consideradas comúnmente como típicas, sino exclusivas, de otros órdenes de braquiópodos articulados) en los parazígidos (grupo primitivo dentro de los rincospirinoideos).

Palabras clave: Braquiópodos, atíridos, parazígidos, ornamentación, lamelas, espinas.

Abstract: Different types of external athyridid ornamentation are described and the presence of hollow spines (commonly considered as exclusive of other orders of articulated brachiopods) is clearly showed in the parazygids (group which appear as ancestral of all other rhynchospirinooids).

Key words: Brachiopods, athyridides, parazygids, ornamentation, lamellae, spines.

Al estudiar los braquiópodos atíridos para la edición revisada del *Treatise of Invertebrate Paleontology*, se ha observado que éstos poseen conchas con una gran complejidad en sus estructuras internas (soportes pedunculares, plataformas para los músculos, cardinalio, espiralio) y una gran variabilidad en su forma externa (contorno, perfil, grado de convexidad, curvatura del umbo ventral, plegamiento, ornamentación, etc.). En artículos recientes, se describieron gran número de estas estructuras (Álvarez, 1990; Brunton *et al.*, 1996; Álvarez y Carlson, 1998; Álvarez *et al.*, 1998) y en el presente, se describen de forma breve los tipos principales de ornamentación externa y se constata, e ilustra, la presencia de espinas huecas en los Rhynchonellata (Athyridida).

Depósito. Los ejemplares ilustrados que tengan USNM como prefijo, se encuentran depositados en el National Museum of Natural History, Washington; BB, en The Natural History Museum, London; y DPO, en el Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo.

Ornamentación lamelosa

Una de las características más evidentes de las conchas de los atíridos es el desarrollo de lamelas de crecimiento de tipo muy diverso y en algunos casos de tamaño espectacular (e.g. *Actinoconchus*). En sección radial o longitudinal, estas lamelas aparecen como extensiones de la concha hacia el exterior, formadas a intervalos regulares. Su tamaño, forma y orientación varía según las especies, su posición relativa en la valva, y si ésta es ventral (peduncular) o dorsal (braquial) (véanse Álvarez *et al.*, 1985, 1987; Álvarez, 1990, 1992; Álvarez y Brunton, 1991). En el Silúrico, la mayoría de los meristélidos poseen lamelas planas tangentes a la superficie externa de la concha. En muchos géneros devónicos (e.g. los plicatiridinos) las lamelas se curvan fuertemente hacia la superficie externa de la valva. En *Pachyplax* son gruesas y se solapan en gran medida, de forma que la combinación de lamelas y de sedimento atrapado entre ellas (matriz) ofrece un as-

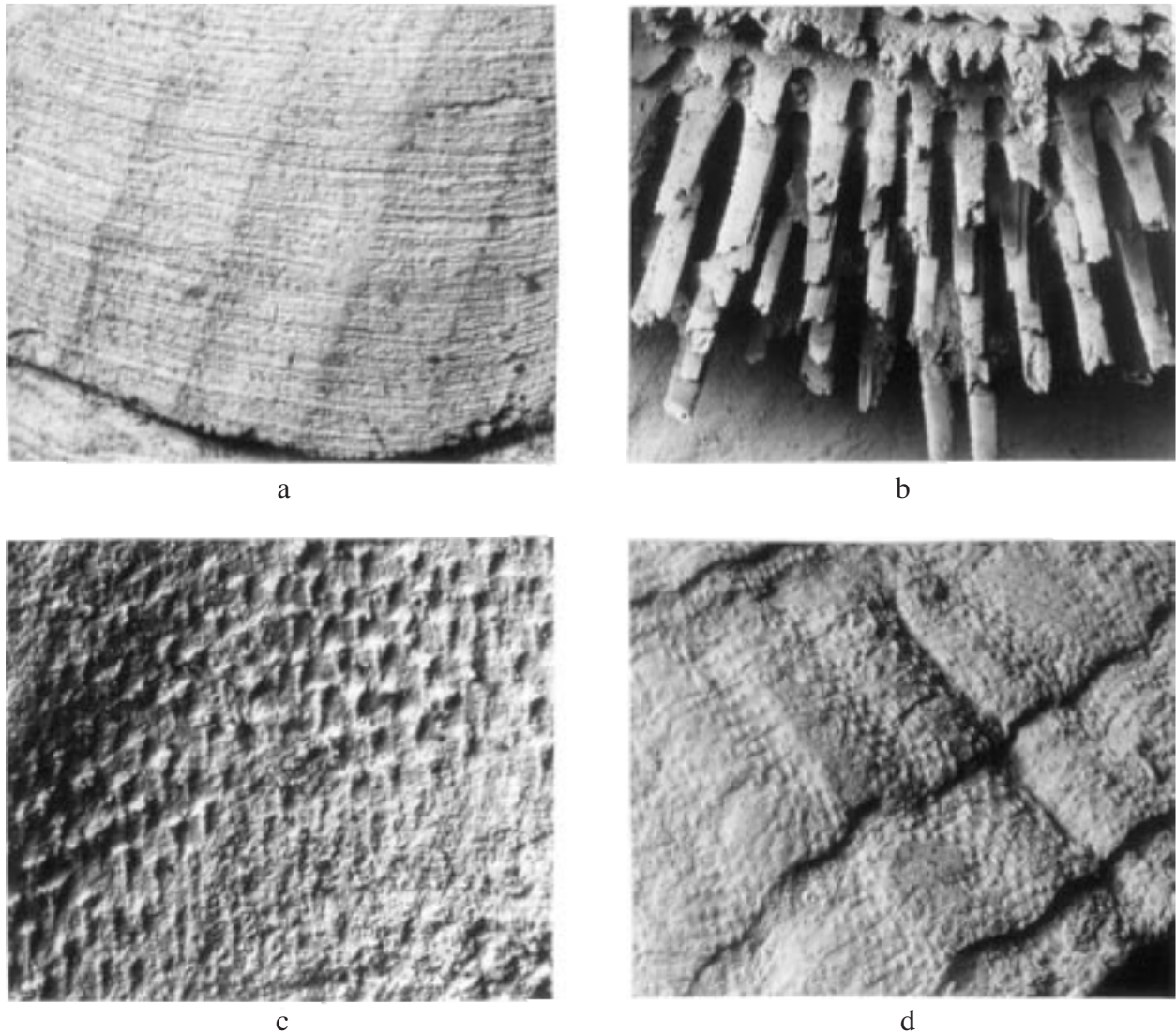


Fig. 1. a) *Meristella atoka* Girty, detalle del exterior de la concha mostrando, sobre una lamela larga y plana, numerosas líneas de crecimiento y una débil ornamentación radial, USNM497422, x 21, del Devónico Inferior (Haragan) de Oklahoma (USA). b) *Cleiothyridina fimbriata* (Phillips), detalle de la región anterior de una valva dorsal con numerosas lamelas de crecimiento, concéntricas, imbricadas, muy próximas, que se proyectan anteriormente en espinas macizas, planas, de sección rectangular, BB 63452, x 14, del Carbonífero Inferior (Viseense) del Condado de Fermanagh, (Irlanda del Norte). c) *Pradoia torenoi* (Verneuil y Archiac), detalle de la microornamentación en forma de cuña, DPO F24244, x 52, del Devónico Inferior (Émsiense Superior) de Colle (N. de León, España). d) *Parazyga hirsuta* (Hall), superficie externa mostrando lamelas de crecimiento, costillas y pequeñas espinas, USNM 497414, x 11, del Devónico Medio (Givetense) de Nueva York (USA). (Todas las fotografías fueron obtenidas utilizando un microscopio electrónico de barrido. La región anterior de la concha se sitúa hacia la zona inferior de las figuras).

pecto externo áspero, rugoso. Algunos géneros de finales del Devónico y del Carbonífero, desarrollaron unas lamelas largas y delicadas (por tanto, raramente conservadas), generalmente lisas (a veces con una fina estriación radial), con el borde –anterior o anterolateral– entero (e.g. *Actinoconchus*, *Lamellosathyris*). En otros géneros, como *Hexarhytis*, son frecuentes zonas en las que las lamelas concéntricas de crecimiento tienen “sobreimpuesta” una fina “crenulación”. Estas “cre-

nulaciones”, que no llegan a desarrollar espinas, quizás permitieron la salida al exterior de las sedas sensitivas del manto. La aparición de taxones con ornamentación radial más o menos fina es un hecho frecuente en la evolución de los atríridos *sensu lato*. La presentan la mayoría de los retziidinos, los retzielloides, y algunos atiridoides (e.g. *Atrythyris*, *Johnsonathyris*, y todos los atirisininos) y meristelloides (e.g. *Meristella*, *Camarophorella*) (Fig. 1a).

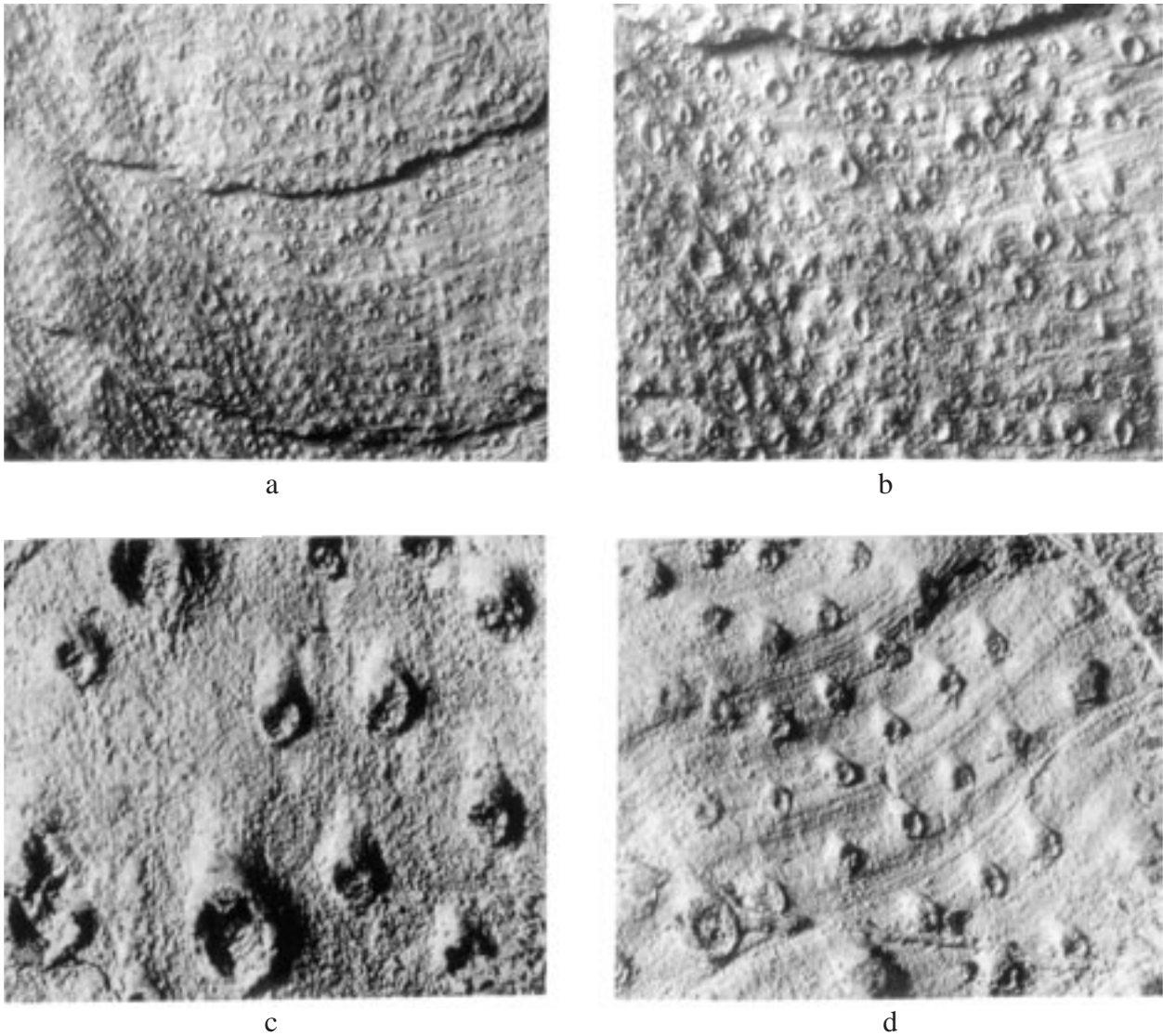


Fig. 2. a-d) *Parazyga hirsuta* (Hall), superficie externa mostrando lamelas (a y b) y líneas de crecimiento (d), y las bases de numerosas espinas huecas, dirigidas en dirección anterior, USNM 497414, x 13, x 35,5, x 117,5, x 59, del Devónico Medio (Givetense) de Nueva York (USA). Todas las fotografías fueron obtenidas utilizando un microscopio electrónico de barrido. La región anterior de la concha se sitúa hacia la zona inferior de las figuras.

Ornamentación espinosa

En muchos atíridos, el borde anterior no es “entero”. Así, por ejemplo, en *Cleiothyridina*, y otros géneros afines, cada lamela se divide y proyecta anterior y anterolateralmente en espinas **macizas**, planas, de sección rectangular (Fig. 1b). En *Nucleospira* –género con amplia distribución temporal– ambas valvas están ornadas con líneas de crecimiento irregulares, generalmente concentradas en la región anterior de la concha, y con espinas muy finas de diámetro irregular, que se proyectan radialmente, con ángulos altos,

desde la superficie de las valvas (e.g. Brunton, 1984, fig. 4). Espinas aún más finas (*fimbriae*) han sido citadas en las lamelas de crecimiento de *Helenathyris* (Alekseeva, 1969). Los Pradoiinae, presentan una microornamentación en forma de cuña, con su parte más estrecha dirigida anteriormente (véase García-Alcalde, 1986 y la Fig. 1c en este artículo).

Espinas **huecas** fueron descritas en braquiópodos “articulados” de las clases Strophomenata y Rhynchonellata, aunque no en el orden Athyridida. Recientemente, durante la revisión de los atíridos, se encontraron (Figs. 1d y 2) parazígid

–grupo situado en la base de los rincospirinoideos (véase Álvarez y Carlson, 1998; Álvarez *et al.*, 1998)– con espinas huecas, numerosas, dirigidas anterior o anterolateralmente, de sección ovalada o redondeada, semejantes a las cilíndricas desarrrolladas por los productidos, que no parecen tener relación con las bases de las lamelas de crecimiento ni presentar las “líneas de unión” visibles en algunos Rhynchonellata (Brunton y Álvarez, 1989, fig. 4). Este hallazgo es importante dado que este tipo de ornamentación es comúnmente considerado típico, sino exclusivo, de otros órdenes (e.g. Brunton *et al.*, 1995; Williams *et al.*, 1997), siendo ésta la primera vez que se ha observado entre los atíridos *sensu lato*.

Dado el pequeño diámetro del hueco central de las espinas calcíticas, no parece probable que éstas hubiesen podido albergar, tal como sugirió Rudwick (1965), extensiones del manto que habrían actuado como “mecanismos sensitivos”. Tanto las espinas

huecas, como las macizas, se entrecruzaban en los atíridos *sensu lato* formando una “rejilla” que impedía, junto con pequeñas lamelas, el paso de partículas extrañas, posibles depredadores etc., al interior de la concha a través de la abertura comisural (véase Rudwick, 1965; Shiells, 1968; Álvarez *et al.*, 1987), y el asentamiento de depredadores y bentos cementante, sobre las valvas (e.g. Álvarez y Taylor, 1987).

Agradecimientos

Se agradece a C. H. C. Brunton y S. Long (The Natural History Museum, London), R. E. Grant (+), R. Doescher, J. Thompson y M. S. Florence (National Museum of Natural History, Washington, D.C.), el haber permitido estudiar sus colecciones, consultar sus bases de datos y el préstamo de ejemplares. El personal técnico del Natural History Museum (London) ayudó en el estudio mediante microscopía electrónica de barrido y procesó las películas de las que fueron seleccionadas las fotos utilizadas para ilustrar este artículo. Se agradecen también los comentarios y sugerencias realizadas por C. H. C. Brunton, C. Brime y los revisores del manuscrito (J. L. García-Alcalde y A. Marcos) y la ayuda técnica de C. Blanco Abarrio.

Bibliografía

- Alekseeva, R. E. (1969): Novye Svoeobraznyye Nizhnedivonskiye Spiriferidy (Podotriad Athyrididina). (Espiriferidos, Suborden Athyrididina, nuevos y poco comunes, del Devónico Inferior). *Doklady, Akademii Nauk SSSR*, 187: 1157-1159.
- Álvarez, F. (1990): Devonian athyrid brachiopods from the Cantabrian Zone (NW Spain). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 11: 1-311.
- Álvarez, F. (1992): Biomineralization and growth. *En: Lecture Course on Palaeobiology: Preparing for the Twenty-First Century* (F. Álvarez y S. Conway Morris, Organizers). *Instituto Juan March de Estudios e Investigaciones, Centro de Reuniones Internacionales Sobre Biología*, Madrid, 31-44.
- Álvarez, F. and Brunton, C. H. C. (1991): Shell growth and structure of some athyrids, or how to grow fat on regressions. *En: Brachiopods Through Time* (Eds: MacKinnon, D. I., Lee, D. E. and Campbell, J. D.) A. A. Balkema, Rotterdam, 155-158.
- Álvarez, F. and Carlson, S. J. (1998): Evolución y relaciones filogenéticas entre los grupos de mayor rango taxonómico de atíridos y otros “braquiópodos articulados”. *Revista Española de Paleontología*, 13: 209-234.
- Álvarez, F. and Taylor, P. D. (1987): Epizoan ecology and interactions in the Devonian of Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 61: 17-31.
- Álvarez, F., Brime, C. and Curry, G. B. (1987): Growth and function of the micro-frills present on the Devonian brachiopod *Athyris campomanesi* (Verneuil and Archiac). *Royal Society of Edinburgh, Transactions, Earth Sciences*, 78: 65-72.
- Álvarez, F., Curry, G. B. y Brime, C. (1985): Contribución al estudio comparativo de la estructura y el crecimiento de la concha de braquiópodos actuales y fósiles. *Trabajos de Geología*, 15: 211-217.
- Álvarez, F., Rong Jia-yu and Boucot, A. J. (1998): The classification of athyridid brachiopods. *Journal of Paleontology*, 72: 827-855.
- Brunton, C. H. C. (1984): Silicified brachiopods from the Viséan of County Fermanagh, Ireland (III). Rhynchonellids, Spiriferids and Terebratulids. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology series*, 38: 27-130.
- Brunton, C. H. C. and Álvarez, F. (1989): The relationship between major lamellae and epithelial regressions in some articulate brachiopods. *Lethaia*, 22: 247-250.
- Brunton, C. H. C., Álvarez, F. and MacKinnon, D. I. (1996): Morphological terms used to describe the cardinalia of articulate brachiopods: homologies and recommendations. *Historical Biology*, 11: 9-41.
- Brunton, C. H. C., Lazarev, S. S. and Grant, R. E. (1995): A review and new classification of the brachiopod Order Productida. *Palaeontology*, 34: 915-936.
- García-Alcalde, J. L. (1986): Pradoiinae, Nouvelle Sous-Famille de Brachiopodes Athyridides du Devonien d'Europe. *En: Les brachiopodes Fossiles et Actuels* (Eds: Racheboeuf P. R. and Emig C. C.). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 4: 65-78.
- Rudwick, M. J. S. (1965): Sensory spines in the Jurassic brachiopod *Acanthothyris*. *Palaeontology*, 8: 604-617.
- Shiells, K. A. G. (1968): *Kochiproductus coronus* sp. nov. from the Scottish Viséan and a possible mechanical advantage of its flange structure. *Royal Society of Edinburgh, Transactions, Earth Sciences*, 67: 477-510.
- Williams, A., Brunton, C. H. C. and MacKinnon, D. I. (1997): Morphology. *En: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda*, Revised. Volumen 1, editado por R. L. KAESLER, pp. 321-422. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas.