

CEMENTACION EN BRAQUIOPODOS ARTICULADOS

Por
JENARO L. GARCIA-ALCALDE
y
MARIA LUISA MARTINEZ-CHACON
Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias.
Universidad de Oviedo.

RESUMEN

El tipo de fijación al sustrato de los Braquiópodos Articulados tuvo, antaño, gran valor sistemático. La cementación, en concreto, ha sido considerada generalmente, como exclusiva del orden Strophomenida. En este trabajo se compendian las observaciones más recientes mostrando que, grupos cementantes como Thecideidina y Thecospiracea, son más bien terebratulidos o espiriferidos modificados, mientras que los Davidsoniidae deben ser reasignados al orden Spiriferida.

Se señala, por primera vez, el desarrollo del hábito cementante en un miembro de la familia Leptaenidae, el género *Leptaenomendax* n. gen., cuya descripción, así como la de su especie-tipo, *L. chaconae* n. sp., se aborda al final del trabajo.

ABSTRACT

The attachment of Articulate Brachiopods had a great systematic value long ago. The cementation, specifically, has been regarded for the most part, as exclusive of the orden Strophomenida. This paper summarizes recent data showing that cemented groups as Thecideidina and Thecospiracea, are rather modified terebratulids or spiriferids, whereas Davidsoniidae must be reassigned to the order Spiriferida.

Development of cementation is shown for the first time in a leptaenid genus, *Leptaenomendax* n. gen. which is described, as well as its type-species *L. chaconae* n. sp.

Los Braquiópodos Articulados constituyen un grupo zoológico peculiar, cuya evolución parece haberse producido de forma críptica, a nivel de categorías taxonómicas superiores. La mayoría de caracteres aparecen, en general, recombinados de tal manera que, muy pocos de ellos, pueden singularizarse como diagnósticos de taxones de rango elevado, ordinal y subordinal sobre todo.

La historia de la sistemática del grupo, sin embargo, se encuentra jalonada por numerosos ensayos impregnados de supuestos de exclusividad de ciertos

caracteres que, a la postre, se revelaron como insuficientes para establecer una clasificación natural.

Por ejemplo, el tipo de fijación al sustrato, deducido de la conformación de la región peduncular o de la presencia de órganos esqueléticos o señales pertenecientes a sistemas menos ortodoxos, en los organismos fósiles, ha tenido una gran relevancia en clasificaciones antiguas. Algunas modalidades, como la cementación, figuran aún entre los caracteres más generalmente considerados, entre los Braquiópodos Articulados, como criterios ordinales de valor absoluto.

Los Braquiópodos, después de una fase larvaria de vida libre, nadadora, se adosan a un cuerpo soportante de naturaleza variada: sedimentos, objetos, masas rocosas del fondo u otros organismos.

La cementación, en concreto, consiste en la fijación, parcial o total, de la valva peduncular del animal a un sustrato adecuado, mediante secreción de sustancias aglutinantes. El medio cementante de los organismos fósiles, de acuerdo con WILLIAMS (1973), debía tener una composición similar al de la película de mucopolisacáridos que recubre el periostraco de los Braquiópodos actuales y que constituye el cemento orgánico mediante el cual se fijan los representantes vivientes del Inarticulado *Crania* y, probablemente, del Articulado *Thecidellina*.

Cuando, por cualquier razón, el organismo es separado de su soporte, el área de cementación aparece como una superficie irregular, sin la ornamentación propia del resto de la concha. *Cicatrices* similares, en conchas fósiles, permiten deducir el hábito cementante de los organismos correspondientes.

Hasta hoy, el fenómeno de la cementación había sido puesto claramente de manifiesto, dentro de los Braquiópodos Articulados, en representantes de Strophomenidina, Orthotetidina, Productidina, Oldhaminidina, así como en Thecideidina, Thecospiracea y Davidsoniidae, cuya situación sistemática discutiremos más adelante.

Nuestras propias observaciones, permiten incluir la familia Leptaenidae, uno de cuyos miembros, *Leptaenomendax* n. gen., descrito más adelante, se cementaba por el umbo ventral a otros cuerpos, principalmente colonias de Briozoos fistulipóridos y fenestélidos (Lám. 1, Figs. 1-10).

Todos los taxones reseñados fueron clásicamente considerados, y aún lo son por muchos autores como RUDWICK (1968, 1970) y COWEN & RUDWICK (1967), como pertenecientes al orden Strophomenida. En este supuesto, la cementación aparecería como carácter diagnóstico de dicho grupo.

Sin embargo, en el caso de los Thecideidina, Thecospiracea y Davidsoniidae, se ha acumulado, en los últimos tiempos, información de gran importancia, tendente a establecer su parentesco con órdenes diferentes de Strophomenida. Así, los trabajos de WILLIAMS (1968, 1973) y MACKINNON (1974), sobre todo, muestran que la microestructura de la concha, la conformación del cardinalio y el tipo de braquidio y dentición de los dos primeros taxones mencionados, son

caracteres más propiamente espiriféridos o terebratúlidos que estrofoménidos. Los pseudopuntos desarrollados en formas de ambos grupos, difieren de los típicos pseudopuntos estrofoménidos, en su carácter imperistente y textura, siendo, en cambio, estrechamente comparables con los de *Cadomella* (Spiriferida) y otros koninckináceos, y con los del terebratúlido actual *Megerlia* (WILLIAMS, *ops. cit.*; BRUNTON & MACKINNON, 1972).

La afirmación de BAKER (1970, p. 90) de que, al menos, el thecideidino *Moorellina* dispuso de un foramen supraapical, en el extremo de un tubo peduncular (*pedicle sheath*), se contradice con la manifestación posterior del mismo autor, de que dicha estructura cerraba, en principio, el delirio. Un foramen de este tipo sería más bien transapical, como el de la mayoría de terebratúlidos y muchos espiriféridos.

El desarrollo de cobertura delirial completa, en Thecideidina y Thecospiracea, es interpretable como consecuencia directa de la atrofia del pedúnculo ante la adquisición de otro tipo de fijación al sustrato. Esta respuesta fisiológica se registra, no sólo en Strophomenida, sino también en espiriféridos como *Theocyrtella* y en otros grupos.

En estas condiciones, el carácter cementante de dichos grupos sería el único obstáculo importante que se opondría a su remoción de los Strophomenida. La cementación, empero, no es un fenómeno exclusivo de los Braquiópodos Articulados, puesto que se produce también, por ejemplo, en los Inarticulados y en los Lamelibranquios. Por ello, parece más lógico aceptar que pudo evolucionar en otros grupos de Articulados que oponerle, como carácter estrofoménido prevaliente, a la gran masa de evidencias morfológicas y estructurales que señalan otras afinidades.

Los Davidsoniidae constituyen un caso similar al de los anteriores, aunque ha sido tratado de manera algo diferente.

La familia, como visualizada por HAVLICEK (1965) y WILLIAMS (1965), comprendía los géneros *Davidsonia*, *Biconostrophia* y *Pro davidsonia*, cuyo carácter más llamativo es la posesión de sendos conos calcáreos surcados espiralmente, en la valva ventral.

Los autores referidos, incluyeron el grupo dentro de los Strophomenida, basándose WILLIAMS (*op. cit.*), aparentemente, en la supuesta estructura pseudopuntuada de la concha y posesión de pseudodeltidio de los géneros considerados, así como en el hábito cementante de *Davidsonia*.

El descubrimiento en *Carinata* de conos calcáreos, similares a los de los Davidsoniidae, realizado por JOHNSON & BOUCOT (1972), y la evidencia de que *Biconostrophia* y *Pro davidsonia* tenían estructura impuntuada, cobertura delirial con sutura media, foramen apical y cardinalio no estrofoménido, condujo a dichos autores a proponer una clasificación radicalmente diferente. En ella, *Biconostrophia* y *Pro davidsonia* eran removidos de los Davidsoniidae integrando, junto

con *Carinatina* y otros géneros, el núcleo principal de la subfamilia Carinatinae, dentro del orden Spiriferida (Lám. 1, Figs. 11-19).

JOHNSON (1973, 1975), completando sus observaciones sobre los orígenes, evolución y relaciones de las anteriores formas, concluyó proponiendo la superfamilia Carinatinae, constituida por Carinatinae y Notanopliidae. Carinatinae comprendiendo, a su vez, dos subfamilias, Carinatinae, con la misma composición genérica supuesta por JOHNSON & BOUCOT (1972), salvo *Gracianella* y *Dnestrina* que formarían la otra subfamilia del grupo, Gracianellinae.

Las razones por las cuales, los autores referidos no osaron trasladar la totalidad de los Davidsoniidae al orden Spiriferida radican, en nuestra opinión, en el carácter cementante de *Davidsonia*, así como en el desconocimiento de la estructura de la concha y tipo de órganos deltidiales de dicho género.

Nuestras observaciones evidencian que *Davidsonia verneuli* posee cobertura deltidial con una clara sutura media (Lám. 1, Figs. 18-19), la cual se patentiza, igualmente, en las figuraciones de dicha especie y de *D. bouchardiana* debidas a KONINCK (1853) y en las de WILLIAMS (1965, fig. 262) y HAVLICEK (1967, pls. 49, 51, fig. text. 88A). Este tipo de cobertura deltidial no es otra cosa que un deltidio, cuya génesis y estructura difiere sensiblemente de la del pseudodeltidio de los Strophomenida. La desaparición del foramen peduncular sería, igual que en el caso de Thecideidina y Thecospiracea, una consecuencia directa de la adopción del hábito cementante.

Por otra parte, los estudios preliminares que realizamos sobre la estructura de la concha de *Davidsonia*, parecen indicar que es impuntuada.

Añadiendo a los datos anteriores, la presencia en *Davidsonia* de un braquidio espiralado, que se acomoda a los conos calcáreos de la valva ventral (GARCÍA-ÁLCALDE, 1973), la ausencia de un área perideltial, como la que caracteriza a todos los Strophomenida «davidsoniáceos» primitivos, la dentición cirtomatodonta y la esencial similitud del resto de caracteres internos, con los de *Biconostrophia* y *Pro davidsonia*, parece incuestionable que los tres géneros deben tener un destino común.

Esto significa que todos los Davidsoniidae deben ser reasignados al orden Spiriferida y, por tanto, que la cementación evolucionó en órdenes diferentes de Strophomenida. Las conclusiones de WILLIAMS (1968, 1973) y MACKINNON (1974), respecto al origen de Thecideidina y Thecospiracea, y las de JOHNSON & BOUCOT (1972) y las nuestras propias, sobre el de Davidsoniidae, se apoyan, en este contexto, mutua e indirectamente.

Estas observaciones provocan cambios sistemáticos importantes que conviene puntualizar.

En primer lugar, la exclusión de Davidsoniidae del orden Strophomenida, obliga a utilizar otro nombre superfamiliar para los taxones estrofoménidos relacionados, hasta ahora, con dicha familia. Por ello, aceptando en parte, la clasificación de COOPER & GRANT (1974), proponemos como nombre superfamiliar substi-

tutivo, el de Chilidiopsacea, por ser Chilidiopsidae BOUCOT, 1959, la familia válida más antigua de dicho grupo.

En segundo lugar, la incorporación de Davidsoniidae a Carinatinacea *sensu* JOHNSON, 1975, entraña el cambio de este último nombre por el de Davidsoniacea, de acuerdo con el artículo 23, del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

SISTEMATICA

Por J. L. GARCÍA-ALCALDE

Leptaenidae HALL & CLARKE, 1894

Leptaenomendax n. gen.

Especie-tipo. *L. chaconae* n. sp. Emsiense Superior, Cordillera Cantábrica (NO de España).

Diagnóstico. Conchas lepteniformes, asimétricas, cementadas por el umbo ventral a otros cuerpos. Ornamentación irregular, rugosa y costulada. Seudodeltidio mucho más alto que el quilidio. Foramen peduncular persistente a través de la ontogenia. Interior de ambas valvas similar al de *Leptagonia* MCCOY.

Discusión. *Leptaenomendax* difiere del resto de Leptaenidae, en su hábito cementante. Algunos géneros de Leptaenoideidae WILLIAMS, 1953, presentan un tipo de fijación similar, pero difieren profundamente de *Leptaenomendax* en su morfología externa e interna.

Especies asignadas. Sólo la especie tipo.

Leptaenomendax chaconae n. sp.

Lám. 1. Figs. 1-10

Derivatio nominis. Dedicada a M. L. Martínez-Chacón.

Material. Holotipo DPO 431 (Lám. 1. Figs. 1-3) y cerca de 200 paratipos, procedentes del estrato y localidad típicos, depositados en la Colección del Departamento de Paleontología de Oviedo. Los paratipos DPO 432, 433, 477, 6259 y 6260 son también figurados.

Estrato y localidad típicos. Paquete de calizas margosas del tercio superior del Grupo La Vid (Emsiense Superior), unos 50 m por debajo del contacto con la Fm. Santa Lucía, cerca de la Iglesia del pueblo de Colle (Sabero, prov. de León), Coordenadas en el Mapa Topográfico del Instituto Geográfico y Catastral de España. E. 1 : 50.000, Hoja n.º 104 (Boñar). $x = 1^{\circ}33'45''$. $y = 42^{\circ}50'33''$.

Descripción. Conchas asimétricas, transversas, pequeñas, biconvexas a cóncavoconvexas, fuertemente geniculadas en dirección dorsal. Superficie de ambas valvas cubierta de depresiones. Ornamentación a base de arrugas concéntricas irregulares, en número de 8-10 en la región media de la concha, estrías de crecimiento y cóstulas radiales finas, bifurcantes y sinuosas.

Disco ventral suavemente convexo, con región umbonal deprimida o aplanada, debido a la presencia de una cicatriz de cementación de bordes irregulares, más o menos extensa (Lám. 1, Figs. 7, 9).

Interárea ventral alta, apsaclina. Seudodeltidio convexo, cubriendo todo el delirio. Foramen apical, circular y pequeño.

Disco dorsal convexo en la región umbonal, aplanado o algo cóncavo en el resto de la superficie. Generalmente presenta un pliegue medio irregular que se continúa en la cola, complementado por una depresión media en la cola ventral.

Interárea dorsal casi linear, anaclina. Quilidio convexo, 3-5 veces más bajo que el pseudodeltidio.

Dientes cardinales fuertes, crenulados. Lamelas dentales largas, con bases arqueadas, delimitando una plataforma muscular elevada, subpentagonal, que ocupa casi la mitad de la longitud del disco, apoyada en un corto septo medio (Lám. 1, Figs. 4, 8). Campo muscular dividido por un miofragma al que se adosan las huellas lanceoladas, largas y estrechas de los aductores. Huellas de los diductores semicirculares, surcadas por finas elevaciones radiales, limitando lateralmente las huellas de los aductores, pero situadas en un plano inferior.

Reborde subperiférico ventral, ancho y redondeado, definiendo, posterolateralmente, áreas auriculares. La superficie interna del disco, salvo la plataforma muscular, está cubierta de gruesos tubérculos.

Proceso cardinal bilobado. Lóbulos finos y altos, separados por una depresión estrecha y profunda. Mióforos subcuadrados, hendidos en su parte media, dirigidos posteroventralmente. Rebordes internos (*inner socket ridges*), rectos, largos, estrechos y bajos, con taludes posteriores crenulados. Cavidades glenoides, algo oblicuas y poco profundas.

Campo muscular implantado sobre una plataforma triangular elevada que se extiende casi hasta el borde anterior del disco, bisectada por un brevissepto, cuya altura y grosor aumentan distalmente (Lám. 1, Fig. 5). Campo muscular separado de la base del proceso cardinal por una depresión circular amplia. Huellas del par medio de aductores situadas sobre relieves longitudinalmente ovalados, separados por una depresión fusiforme, en cuyo fondo nace el brevissepto. Huellas del par lateral de aductores, mucho mayores que las otras y separadas de ellas por débiles septos transmusculares, algo desprendidos distalmente de la plataforma. La región anterior de la plataforma, se encuentra en un plano inferior al campo muscular y presenta sendas depresiones ovales, separadas por el brevissepto, de función desconocida.

Disco dorsal contorneado por un diafragma muy alto, subperiférico. La superficie interna del disco, salvo la plataforma, está cubierta de gruesos tubérculos.

D i s c u s i ó n . *Leptagonia praepostera* (BARRANDE), se parece a nuestra especie, en su aspecto deforme, pero carece de cicatriz de cementación y de ornamentación rugosa.

BIBLIOGRAFIA

- BAKER, P. G. (1970).—The growth and shell microstructure of the thecideacean brachiopod *Moorellina granulosa* (MOORE) from the Middle Jurassic of England. *Palaeontology*, (1) **13**: 76-99.
- BOUCOT, A. J. (1959).—A new family and genus of Silurian orthotetacid brachiopods. *Journ. Paleont.*, (1) **33**: 25-28.
- BRUNTON, C. H. C. & MACKINNON., D. I. (1972).—The systematic position of the Jurassic Brachiopod *Cadomella*. *Palaeontology*, (3) **15**: 405-411.
- CÓDIGO INTERNACIONAL DE NOMENCLATURA ZOOLOGICA (1972).—Congreso Internacional de Zoología de Mónaco. Traducción española. Ed. Herman Blume, 1976.
- COOPER, G. A. & GRANT, R. E. (1974).—Permian Brachiopods of West Texas, II. *Smithsonian Contrib. Paleobiol.*, **15**: 233-458.
- COWEN, R. & RUDWICK, M. J. S. (1967).—*Bittnerula* HALL and CLARKE, and th Evolution of Cementation in the Brachiopoda. *Geol. Mag.*, (2) **104**: 155-159.
- DACIS, A. S. (1972).—Ultrastructure of Thecospirid shells and their position in brachiopod systematics. (Trad. del ruso). *Pal. Zhur.*, **3**: 87-98.
- GARCIA-ALCALDE, J. L. (1973).—Braquiópodos Devónicos de la Cordillera Cantábrica. 5) El aparato braquial de *Davidsonia* BOUCHARD-CHANTEREAUX, 1849 (Strophomenida, Davidsoniacea). *Brev. Geol. Asturica*, **1**: 1-5.
- HAVLICEK, V. (1956).—The brachiopods of the Branik and Hlubocepy limestones in the immediate vicinity of Prague. (En checo, resumen en inglés). *Sborn. Ust. Ustav. Geol.*, 116 pp.
- (1965).—Superfamily Orthotetacea (Brachiopoda) in the Bohemian and Moravian Paleozoic. *Zvlast. Ot. Vest. Ustred. Ust. Geol.*, (4) **40**: 291-294.
- (1967).—Brachiopoda of the suborder Strophomenidina in Czechoslovakia. *Rozpr. Ustred. Ust. Geol.*, **33**: 235 pp.
- JAANUSSON, V. (1971).—Evolution of the Brachiopod hinge. *Smithsonian Contrib. Paleobiol.*, **3**: 33-46.
- JOHNSON, J. G. (1973).—Mid-Lochkovian brachiopods from the Windmill Limestone of Central Nevada. *Journ. Paleont.*, (6) **47**: 1.013-1.030.
- (1975).—Devonian Brachiopods from the *Quadrithyris* zone (Upper Lochkovian), Canadian Arctic Archipelago. *Contrib. Canadian Paleont. CSC Bull.*, **235**: 5-57.
- & BOUCOT, A. J. (1972).—Origin and composition of the Carinatininae (Devonian Brachiopoda). *Journ. Paleont.*, (1) **46**: 31-38.
- KONINCK, L. DE (1853).—Notice sur le genre *Davidsonia*. *Mém. Soc. r. Sci. Liège*, **8**: 129-139.
- LENZ, A. C. (1968).—Two new Lower Devonian Atrypid Brachiopods from Royal Creek, Yukon Territory, Canadá. *Journ. Paleont.*, (1) **42**: 180-185.
- MACKINNON, D. I. (1974).—The shell structure of Spiriferide Brachiopoda. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol.*, (3) **25**: 187-261.
- RUDWICK, M. J. S. (1968).—The feeding mechanism and affinities of the Triassic brachiopods *Thecospira* ZUGMAYER and *Bactrynum* EMMRICH. *Palaeontology*, (3) **11**: 329-360.
- (1970).—Living and Fossil Brachiopods. Ed. Hutchinson and Co. (Publishers) Ltd., 178-202 Great Portland Street, London. 199 pp.
- WILLIAMS, A. (1965).—Superfamily Davidsoniacea. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Brachiopoda*, part H (1), 403-412.
- (1968).—Evolution of the shell structure of Articulate brachiopods. *Spec. Pap. Palaeontology*, **2**: 55 pp.
- (1973).—The secretion and structural evolution of the shell of Thecideidine brachiopods. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, (865) **264**: 439-478.

LAMINA 1

- Figs. 1-10.—*Leptaenomendax chaconae* n. gen. n. sp. Colle (Sabero, prov. León). Parte alta del Grupo La Vid (Emsiense Superior).
- Figs. 1- 3.—Holotipo DPO 431. Vistas dorsal, ventral y frontal, $\times 2$. Obsérvese en Fig. 2, el soporte al que se cementa la concha, un briozoo fenestélido.
- Fig. 4 —Paratipo DPO 432. Interior ventral, $\times 2$.
- Fig. 5 —Paratipo DPO 6259. Interior dorsal, $\times 2$.
- Figs. 6- 7.—Paratipo DPO 477. Vistas dorsal y ventral, $\times 2$. Obsérvese el gran desarrollo del pseudodeltidio (Fig. 6) y la cicatriz de cementación en el ápice ventral (Fig. 7).
- Fig. 8 —Paratipo DPO 433. Fragmento de valva ventral en vista interna, mostrando la alta plataforma muscular, $\times 2$.
- Figs. 9-10.—Paratipo DPO 6260. Vistas ventral y dorsal, $\times 3$. Obsérvese en Fig. 10, el gran desarrollo del sudodeltidio y la irregularidad de la valva dorsal.
- Figs. 11-13.—*Pro davidsonia* sp. Valle del río Carrión (prov. Palencia). Parte alta de la Fm. Gustalapedra (Cuviniense Sup.).
- Figs. 11-12.—Ejemplar DPO 13271. Vistas ventral y dorsal, $\times 4$.
- Fig. 13 —Vista ampliada de la interárea ventral del ejemplar anterior, mostrando el foramen apical, algo dañado, y la sutura deltoidal, $\times 8$.
- Figs. 14-19.—*Davidsonia verneuili* BOUCHARD-CHANTEREAUX.
- Figs. 14-15.—Ejemplar DPO 6701, cementado a un coral colonial. Vistas interna y lateral de la valva ventral, $\times 3$. Carretera de Cornellana a La Planadera (prov. Oviedo). Tercio inferior de la Fm. Candás (Givetiense).
- Figs. 16-17.—Valva dorsal algo fragmentada del ejemplar anterior. Vistas interna y externa, $\times 3$.
- Fig. 18 —Ejemplar DPO 13272a, cementado a un coral colonial plano. Valva ventral en vista interna, mostrando la sutura deltoidal, $\times 2$. Las Pozas de Santa Eugenia (O de Aviadus, prov. León). Tercio inferior de la Fm. Portilla (Givetiense).
- Fig. 19 —Ejemplar DPO 13273a, cementado a un coral colonial plano. Vista posterodorsal de una valva ventral, mostrando la sutura del deltidio, $\times 2$. Misma procedencia, formación y edad que el ejemplar anterior.

LAMINA 1



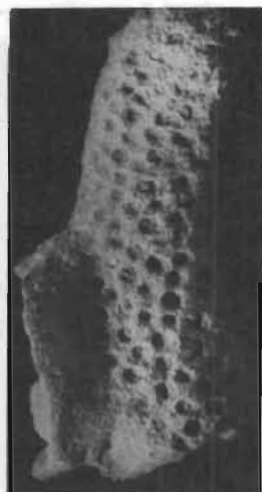
1



2



14



15



16



3



4



6



17



11



5



7



9



13



8



10



12



18



19