

Horacio H. Camacho
Susana Damborenea
Claudia J. del Río

INTRODUCCIÓN

Los bivalvos constituyen una clase de moluscos ampliamente reconocida por el público en general. La conchilla o esqueleto calcáreo que, en vida contiene a las partes blandas del animal, frecuentemente es hallada mezclada con los sedimentos depositados en las playas marinas o a lo largo de los cursos fluviales. Varias especies son utilizadas para la alimentación humana.

Vulgarmente denominados «almejas», en la literatura científica también son designados «lamelibranquios» o «pelecípodos», el primer término en alusión a las características de los órganos respiratorios o branquias, el segundo, con referencia a la forma del pie u órgano que participa en la locomoción.

El nombre de Bivalvia, introducido por Linneo en 1758, adaptado del uso dado por Buonanni en 1681, y aceptado en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Cox et al., 1969) y por la mayoría de los autores paleontólogos, se fundamenta en que la conchilla de muchos de estos moluscos está integrada por dos piezas o

valvas articuladas y fosilizables, característica esta última que no ocurre con las partes blandas, si bien algunas de ellas pueden dejar evidencias de su presencia a través de marcas de adherencia a la superficie interior valvar.

Entre los invertebrados existen otros grupos con dos valvas, como los braquiópodos, pero la observación cuidadosa de sus respectivas conchillas permite diferenciarlos con facilidad. Las valvas de los Bivalvia en su gran mayoría son iguales o subiguales, lo que determina un plano de simetría bilateral que contiene al **eje de articulación**, que coincide con la dirección ántero-posterior del organismo (Figura 14. 1).

Estos moluscos son típicamente acuáticos, la mayoría habitantes de ambientes marinos bien oxigenados, desde la zona intermareal hasta la abisal; en una menor proporción viven en aguas salobres o dulces. Predominantemente bentónicos, pueden ser epifaunales, parcial o totalmente infaunales, y unas pocas especies se trasladan en la masa de agua, por cortos trechos. Las especies epifaunales viven apoyadas sobre el sustrato o fijas al mismo mediante un dispositivo orgánico (**biso**) o cementadas. El sustrato puede ser el propio fondo blando o rocoso, o el esqueleto de otros organismos, incluso de un bivalvo. Muchos habitan excavaciones o perforaciones que realizan en los fondos arenosos o duros (rocosos, maderas). No se conocen formas típicamente pelágicas, pero ciertas especies fósiles de gran distribución durante el Paleozoico y Mesozoico podrían haberlo sido; en las especies vivientes la dispersión se efectúa por la larva que tiene una existencia planctónica de pocos días o semanas.

Su distribución general se extiende desde las regiones ecuatoriales hasta las polares, aunque principalmente a nivel genérico y específico suelen ser bastante sensibles a las temperaturas predominantes.

Las formas vivientes miden desde menos de 1 mm hasta más de 1 m de largo pero inicialmente, en el Cámbrico, no superaban los 5 mm (la mayoría medía menos de 2 mm), y recién a

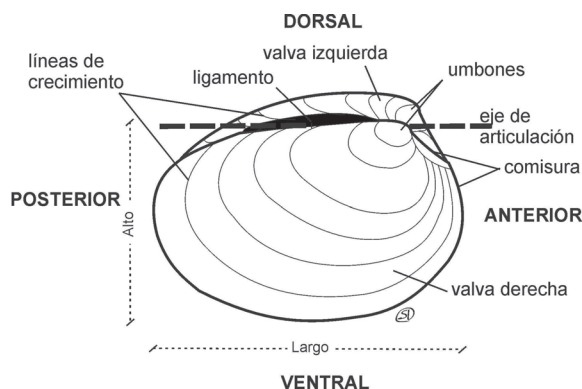


Figura 14. 1. Características generales de la conchilla de los bivalvos. Esquema en vista dorso-lateral derecha de un heterodonto hipotético con las valvas cerradas, mostrando el aspecto exterior y la orientación general de la conchilla.

partir del Ordovícico empezaron a aumentar de tamaño. *Tridacna gigas* es el bivalvo viviente más grande del mundo y su manto posee un hermoso colorido debido a que aloja en sus tejidos delicadas algas simbióticas (Zooxanthales) que, mediante la utilización de la luz solar, proporcionan alimento al bivalvo; habita en el Pacífico sudoccidental y alcanza una longitud máxima de 1,70 m.

La mayoría de los bivalvos son suspensívoros y se alimentan de diatomeas, dinoflagelados, otras algas, protozoos y bacterias. Pocos son comedores de detritos orgánicos para lo cual usan estructuras especializadas, y un reducido número es carnívoro.

Se conocen algunas formas comensales sobre equinodermos, crustáceos, tunicados o espongiarios y también un género parásito en el intestino de holoturoideos.

Existe bastante divergencia entre los autores en cuanto al número de especies vivientes y fósiles conocidas; las primeras podrían hallarse en unas 15000, mientras que las segundas, comprendiendo desde el Paleozoico Inferior hasta el Pleistoceno, superarían dicha cantidad.

Entre los bivalvos vivientes hay especies comestibles de gran valor comercial y la industria de las perlas es una de las más valiosas. En los mares australes sudamericanos habitan especies de importancia económica y alto valor alimentario, tales como las vieiras (*Aequipecten tehuelchus*, *Zygochlamys patagonica*), el mejillón (*Mytilus edulis platensis*, *M. e. chilensis*), el mejillín (*Brachidontes purpuratus*), la cholga (*Aulacomya ater*), la almeja amarilla (*Mesodesma mactroides*), la almeja (*Mulinia edulis*), etc. (Gordillo, 1995; Lasta *et al.*, 1998). El nácar proporcionado por algunas especies sirve para la fabricación de botones y otros objetos, y las valvas pulverizadas, cuando se trata de acumulaciones importantes, pueden utilizarse como fertilizantes, alimento y para la fabricación de cal, como en el litoral de la provincia de Buenos Aires. No obstante, también hay especies que provocan importantes daños económicos, como las que perforan las maderas de los muelles y las embarcaciones. Otras formas de agua dulce invaden cañerías y canales donde la acumulación de sus conchillas suele afectar la normal circulación de las aguas. Este perjuicio puede estar acompañado por un daño ecológico, en particular si se trata de especies invasoras exóticas, es decir, provenientes de regiones geográficas lejanas y que, por circunstancias accidentales (transporte por el hombre, embarcaciones) llegaron a su actual área de residencia en la que compiten con las pobla-

ciones autóctonas (Oresanz *et al.*, 2002). Si dichas formas exóticas tienen una elevada capacidad adaptativa, pueden afectar el equilibrio biológico existente al momento de su arribo y hasta provocar extinciones.

Durante los últimos años, la cuenca del Río de la Plata está experimentando una rápida invasión de especies asiáticas (*Limnoperna fortunei*, *Corbicula fluminea*, *Corbicula largillierii*) que, de no controlarse a tiempo, podrá convertirse en un serio peligro para la fauna de moluscos autóctonos (Darrigran, 1997; Darrigran y Damborenea, 2005 a y b).

Los bivalvos constituyen uno de los alimentos preferidos de otros organismos y esta relación presa-depredador existiría desde el Ordovícico (Carter, 1968). Entre los depredadores principales se hallan: aves, tiburones, peces teleosteos, fócidos, espongiarios, gastrópodos carnívoros y asteroideos. Ciertas características morfológicas desarrolladas por estos moluscos pudieron haber servido como estrategia defensiva contra los enemigos, aunque seguramente también resultan útiles para otros propósitos. Las conchillas lisas y de contorno hidrodinámico se introducen más rápido que otras en el sustrato; el incremento del tamaño y espesor de las valvas aumenta la protección contra los depredadores pequeños y la obtención de un hermético cierre valvar dificulta la apertura de la conchilla y así ofrece mayor protección a las partes blandas (Carter, 1968).

El registro actual y fósil señala a los asteroideos como los mayores depredadores de bivalvos; las aves depredan preferentemente sobre los habitantes de la región intermareal; los tiburones y fócidos se alimentan de bivalvos bentónicos de todos los tamaños; los gastrópodos perforan las conchillas para poder extraer las partes blandas. El gastrópodo *Urosalpinx* primero con su rádula raspa la superficie y luego, la ablanda segregando una enzima que disuelve el carbonato de la conchilla. En nuestras costas es frecuente hallar las valvas de la almeja *Tawera gayi* con perforaciones efectuadas por el caracol *Trophon geversianus*.

Finalmente, resulta útil destacar la participación de ciertos bivalvos, en diversas partes del mundo, como factores transvectoriales en la transmisión de la «marea roja». La ingestión por los mejillones y cholgas de dinoflagelados tóxicos motiva que se pueda producir una elevada concentración de toxinas en el bivalvo, el que al ser consumido por otros organismos, principalmente el ser humano, afecta seriamente su sistema nervioso y hasta alcanza consecuencias letales (Balech, 1986).

MANTO

Todas las partes blandas de los bivalvos se hallan contenidas en un espacio limitado por un integumento o **manto**, el que se compone de dos partes o **lóbulos del manto**, que tapizan interiormente a cada una de las valvas (Figura 14. 2).

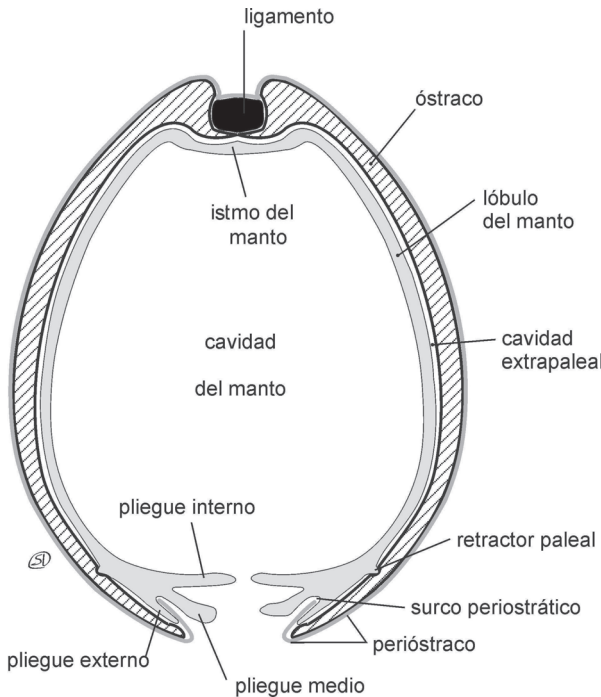


Figura 14. 2. Relación del manto con la conchilla. Esquema de una conchilla cortada transversalmente, con la región dorsal hacia arriba (basado en Yonge, 1954).

En su borde, el manto muestra tres pliegues: el interno contiene los músculos radiales (músculos paleales), el medio lleva tentáculos y órganos sensoriales, y el externo tiene la función

de segregar el material orgánico e inorgánico del periostraco, ligamento y capa calcárea externa de la conchilla. En la base del pliegue externo se encuentra el **surco periostrático**, importante por su función secretora. Las partes viscerales están adheridas dorsalmente al manto, dejando ventralmente un espacio amplio, la **cavidad del manto** o **paleal**, que aloja a las **branquias** u órganos respiratorios (pero que también pueden colaborar en la alimentación). Además, sirve como cámara receptora de las corrientes que llevan el alimento y excretora de los productos genitales y del metabolismo.

El cuerpo, lateralmente comprimido, a diferencia del de los gastrópodos y cefalópodos, carece de una cabeza diferenciada y la boca está representada por una fisura transversal, situada en la región anterior. Tampoco se halla presente una rádula, debido a que fundamentalmente son organismos micrófagos, ni tienen órganos sensoriales concentrados en la región anterior, aunque éstos pueden existir en otras partes del cuerpo.

Los alimentos llegan a la cavidad del manto transportados por una corriente de agua inhalante, la que también proporciona el oxígeno necesario al aparato branquial; otra corriente exhalante se encarga de remover de la cavidad del manto a los productos genitales y aquellos derivados de las funciones renales.

El manto se encuentra adherido a la conchilla a lo largo de una franja angosta (**línea paleal**), próxima y paralela a su borde. El espacio entre la superficie restante del manto y la conchilla constituye la **cavidad extrapaleal**, donde se aloja el **líquido extrapaleal**.

Los lóbulos del manto se hallan dorsalmente unidos en una extensión que se conoce como **istmo del manto**, pero a lo largo del resto de sus bordes pueden permanecer libres o fusionados (Figura 14. 3). En el primer caso, la cavidad del manto comunica ampliamente con el medio exterior y la corriente inhalante ingresa por la re-

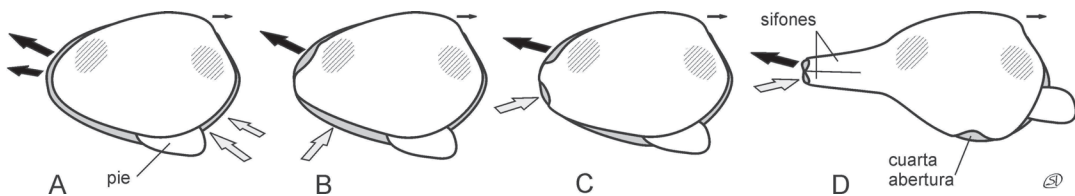


Figura 14. 3. Distintos grados de fusión que pueden presentar los márgenes del manto. Se representa esquemáticamente al manto sin la conchilla que lo cubre, en vista lateral derecha (parte anterior hacia la derecha). Lóbulo derecho del manto: blanco. Lóbulo izquierdo del manto: gris. Músculos aductores: rayado. Corriente inhalante: flecha gris; corriente exhalante: flecha negra. A. márgenes del manto no fusionados; B. márgenes del manto con una región de fusión posterior, separando las áreas inhalante y exhalante; C. márgenes del manto con dos puntos de fusión, separando las corrientes inhalante y exhalante y la abertura anterior para el pie; D. márgenes del manto fusionados con dos sifones posteriores, abertura anterior para el pie y una cuarta abertura paleal ventral (basado en Cox *et al.*, 1969).

gión ventral o anterior, mientras que la exhalante sale por la posterior (Figura 14.3A).

La fusión a lo largo de los lóbulos nunca es total, ya que pueden quedar una o dos aberturas en la parte posterior vinculadas con las corrientes inhalantes y exhalantes, además de otra más amplia, de posición ventral-anterior, para la salida del pie. Cuando existe solo un orificio posterior, éste es utilizado por la corriente exhalante, mientras la inhalante ingresa por la abertura pedal (Figura 14.3 B). Muchos bivalvos poseen dos aberturas posteriores: exhalante dorsal e inhalante ventral (Figura 14.3 C).

Los bivalvos infaunales **opistosifonados** tienen la parte posterior de sus lóbulos alargada, en forma de dos tubos cilíndricos, de extensión variable y generalmente retráctiles, denominados **sifones**, el dorsal o superior **exhalante** y el ventral **inhalante** (Figura 14.3 D). Los sifones pueden hallarse total o parcialmente separados en toda su longitud. Otros bivalvos (los **anfisisifonados**) presentan un sifón inhalante anterior y otro exhalante posterior, o bien pueden ser **monosifonados**, con un único sifón exhalante.

PIE Y BISO

El **pie** es un órgano musculoso, dilatado, que emerge desde la masa visceral a lo largo de la línea media, en dirección anterior, ventral o ántero-ventralmente (Figuras 14.3 y 4). Su forma es variable y la denominación de **Pelecypoda** alude a que, en algunos bivalvos, el pie tiene aspecto de hacha con el borde filoso. Su función original fue la de servir como un elemento excavador y locomotor en sustratos relativamente blandos, pero los hábitos adoptados por ciertos linajes de bivalvos a lo largo de su evolución han motivado que, a veces, este órgano

se pierda durante las primeras etapas de la ontogenia, o bien, se haya adaptado para repartir sobre un fondo duro.

Muchos bivalvos viven fijados al sustrato por medio de filamentos orgánicos que, en conjunto, se conocen con el nombre de **biso**. Esta fijación puede extenderse durante toda la etapa poslarval o solo en el estadio poslarval temprano. El biso está formado por una sustancia proteica segregada por la **glándula bisal**, ubicada en la base del pie (Figuras 14.4 y 9 B-C). El fluido emitido por la glándula solidifica instantáneamente al contacto con el agua originando un **filamento bisal** terminado en un pequeño disco adherente. En caso necesario, la fijación puede ser interrumpida y restablecida en otro lugar más conveniente; el movimiento necesario requerido para ello es realizado por músculos retractores pedales modificados.

El biso se halla ausente en ciertas formas adultas que viven fijadas por la cementación de una de sus valvas al sustrato; la materia cementante es carbonato de calcio segregado por la glándula bisal y con posterioridad a la cementación, se produce la atrofia del pie. El biso también se halla ausente o muy poco desarrollado en adultos de ciertas especies muy móviles y otras perforadoras o excavadoras.

La glándula bisal probablemente se originó como un órgano poslarval que servía para el anclaje del individuo juvenil a los granos de arena de la capa superficial del sustrato, en el momento de la metamorfosis. La extensión de la actividad de dicha glándula a la vida adulta habría ocurrido a través de un proceso de pedomorfosis y tuvo gran importancia en la evolución posterior de los bivalvos, pues permitió que muchos linajes pudieran colonizar los sustratos duros, rocosos. En su fase inicial de la evolución, quizá en el Precámbrico, los bivalvos solo pudieron colonizar los depósitos de arena o fango-arenoso, donde permanecían

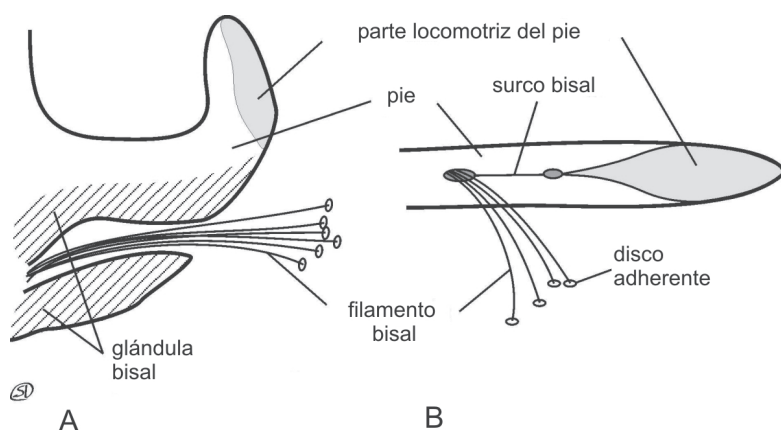


Figura 14.4. Bisos. Esquema del pie de *Pinctada* mostrando la relación entre el pie y el biso. A. Corte del pie en sección sagital; B. Vista de la cara ventral del pie (basado en Cox et al., 1969).

cían semisumergidos, alimentándose de la materia orgánica contenida en los mismos, y carecían de biso.

BRANQUIAS

La respiración se efectúa por medio de un par de ctenidios, excepcionalmente por la pared del cuerpo. Cada **ctenidio** se compone de un eje longitudinal adosado a la pared visceral, desde el cual parten ventralmente, a uno y otro de sus lados, **filamentos branquiales** ciliados recorridos interiormente por vasos sanguíneos (Figura 14. 5). Los filamentos poseen una disposición alineada y se hallan en contacto por los cilios constituyendo, en conjunto, una **lámina branquial**. Así, cada branquia se compone de dos láminas o **demibranquias** dispuestas simétricamente, una interna y otra externa.

Las branquias más primitivas, conocidas como **protobranquias**, presentes en el orden Nuculoida, son pequeñas, anchas y foliformes (Figura 14. 5 A, D). Solo participan en la respiración, mientras que en la alimentación intervienen los **palpos labiales**, que son dos expansiones ciliadas del **labio** o repliegue que rodea a la boca (Figura 14. 6).

La casi totalidad de los restantes bivalvos llevan branquias **lamelibranquias**, en las que los filamentos son láminas estrechas y alargadas que tienen sus extremos doblados hacia arriba, determinando un perfil branquial en forma de W. En las **filibranquias** los filamentos adyacentes están en contacto solo por sus respectivos cilios, aunque también pueden existir conexiones ciliadas entre las demibranquias ascendente y descendente (Figura 14. 5 B, E), a diferencia de las **eulamelibranquias**, cuyas ramas se adhieren al manto y/o pie, además de tener conexiones interlaminares a través de un tejido orgánico vascularizado, lo que produce una mayor eficiencia en el filtrado del agua (Figuras 14. 5 C, F y 6).

Un grupo de bivalvos carnívoros y de aguas profundas (superfamilia Poromyoidea, superorden Anomalodesmata) tiene **septibranquias**, consistentes en un tabique muscular transversal perforado, que divide a la cavidad branquial en dos partes (Figura 14. 5 G).

Las branquias se disponen dentro de la cavidad del manto ántero-posteriormente, y la dividen en una subcavidad inhalante (ventral) y otra exhalante (dorsal) (Figuras 14. 5 D-G y 6).

Los movimientos de los cilios branquiales generan una corriente de agua que lleva a la

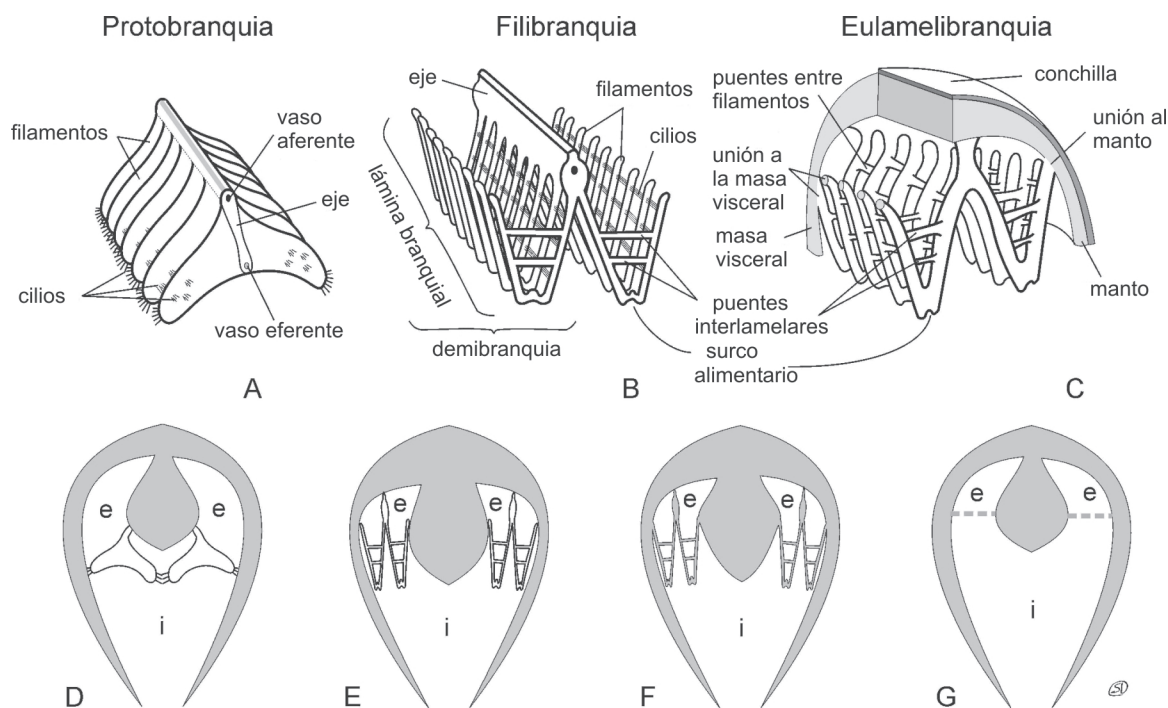


Figura 14. 5. Tipos de branquias. A-C. esquemas simplificados de una porción de una branquia de cada tipo mostrando la morfología general: A. protobranquia; B. filibranquia; C. eulamelibranquia. D-F. esquemas de cortes transversales de conchillas con la parte dorsal hacia arriba, mostrando la disposición de las branquias en la cavidad del manto: D. protobranquias; E. filibranquias; F. eulamelibranquias; G. septibranquias. i = subcavidad inhalante; e = subcavidad exhalante de la cavidad del manto.

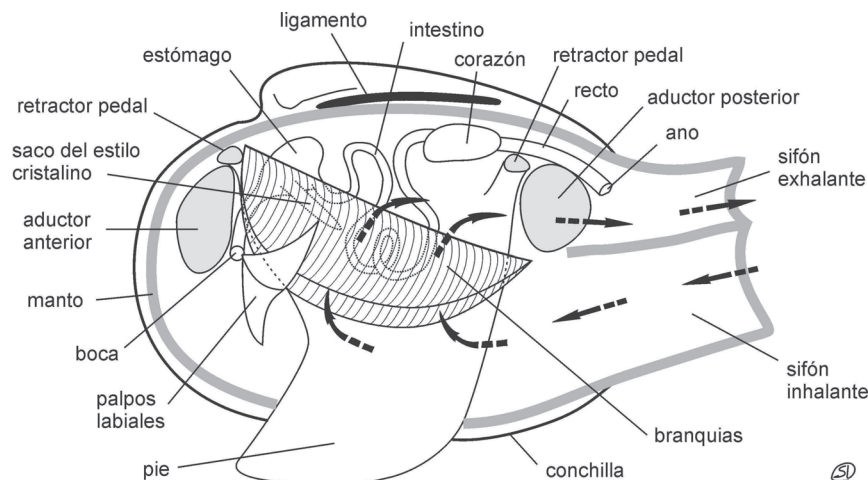


Figura 14. 6. Anatomía. Esquema general de un bivalvo hipotético, con la valva y el lóbulo del manto izquierdos removidos, mostrando la relación entre las distintas partes del cuerpo. Las flechas señalan el sentido de circulación del agua dentro de la cavidad del manto.

cavidad del manto un conjunto heterogéneo de partículas, las que sufren un proceso de selección, eliminándose algunas a través del plano de comisura valvar, mediante contracciones de los músculos aductores. El material restante, después de ser filtrado por las branquias y mezclado con mucus, llega a los palpos labiales donde, previa una nueva selección, pasa a la boca. Las partículas rechazadas, junto con los productos del metabolismo eyectados desde el ano y el CO_2 proveniente del intercambio gaseoso, son descargados por una corriente de agua exhalante (Figura 14. 6).

SISTEMAS DIGESTIVO Y CIRCULATORIO

El sistema digestivo (Figura 14. 6) se inicia en la **boca** rodeada por el labio y los palpos labiales los cuales, principalmente en las formas detritívoras, poseen extensiones ciliadas denominadas **probóscides** o **trompas**, que intervienen en la alimentación. Un corto esófago conecta la boca con el estómago donde las partículas alimenticias son nuevamente seleccionadas y digeridas, con la ayuda del **estilete cristalino**, dotado de un movimiento rotatorio que permite mezclar y disgregar las sustancias ingeridas. El estilete produce una enzima que, mezclada con el contenido estomacal, actúa como fermento para la digestión de los carbohidratos. El alimento parcialmente digerido llega a una glándula digestiva donde ocurre la digestión y absorción. Desde el intestino, la materia fecal, aglutinada por una mucosidad, es descargada a través del ano.

El sistema circulatorio consta de un corazón de posición dorsal contenido en la **cavidad pericárdica**,

llena de líquido; lo integran dos aurículas y un ventrículo, este último rodea al recto (Figura 14. 6). La sangre incolora contiene amebocitos que colaboran con el transporte y asimilación del alimento, excreción y conducción del carbonato de calcio. Impelida por el corazón a través de las aortas y arterias llega a senos sanguíneos en los que se produce su oxigenación aunque ya había experimentado este proceso en las branquias. La sangre distribuida por el sistema arterial pasa al sistema venoso y vuelve al corazón, previa purificación en los riñones o nefridios.

SISTEMA EXCRETOR

Se ubica en la parte inferior de la cavidad pericárdica y tiene la forma de un tubo doblado hacia atrás ($\supset$), con dos ramas paralelas y una sobre la otra. La rama inferior es un riñón verdadero cuya extremidad anterior se comunica con la cavidad pericárdica, llena de fluido, mientras que la posterior continúa en una vejiga que yace sobre el riñón, y abre anteriormente en la cavidad branquial.

Los riñones extraen los desechos del metabolismo de la sangre y del fluido pericárdico, los cuales, mediante una corriente de agua generada por la pared ciliar de la vejiga, son llevados al medio exterior.

SISTEMA NERVIOSO Y ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

El sistema nervioso comprende tres pares de ganglios principales: cerebro-pleural y visceral, conectados por el nervio paleal, y pedal.

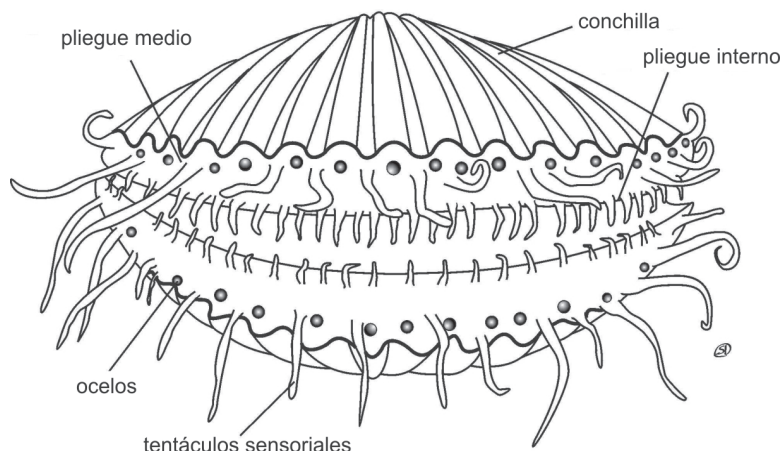


Figura 14. 7. Órganos de los sentidos. Esquema de un pectinoideo con las valvas abiertas, mostrando la posición de los ocelos y tentáculos (redibujado de una fotografía en Abbot y Dance, 1982).

Los órganos de los sentidos están distribuidos por diversas regiones del cuerpo, principalmente en los bordes de los lóbulos del manto y los extremos de los sifones. Los primeros suelen llevar **tentáculos sensoriales**, y entre ellos pueden existir **ojos (ocelos)** bastante elaborados, en otros situados en la extremidad de los sifones, o en el propio borde del manto (Figura 14. 7).

Próximo a la región pedal se ubican un par de pequeños **estatocistos** cuya función consistiría en mantener el equilibrio. Son dos cavidades llenas de líquido, con las paredes tapizadas por células sensoriales, conteniendo una concreción esférica o **estatolito**.

En la entrada del sifón inhalante, un **osfradio** sirve para detectar la calidad de los alimentos y provoca el cierre de la cavidad paleal cuando la cantidad de sedimentos transportados supera cierto límite.

SISTEMA MUSCULAR

Una musculatura, por lo general bien desarrollada, participa en el accionar de las partes blandas y duras de los bivalvos. Las marcas o impresiones que estos músculos dejan sobre la superficie valvar, correspondientes a sus áreas de inserción, son muy útiles para reconocer su existencia en las conchillas fósiles. Entre los principales se encuentran los aductores, paleales, sifonales y pedales.

Los **músculos aductores** son los de mayor desarrollo y sirven para el cierre de las valvas, ejerciendo así una acción opuesta a la del **ligamento**, encargado de la apertura de las mismas. De acuerdo con su ubicación, los múscu-

los aductores se diferencian en **anteriores** y **posteriores** (Figura 14. 8). En los bivalvos **dimiarios**, poseedores de ambos músculos, el tamaño de los mismos puede ser igual o subigual (**isomiarios** u **homomiarios**, Figura 14. 8 A) o diferir notoriamente (**heteromiarios** o **anisomiarios**, Figura 14. 8 B, C). Cuando la reducción en tamaño del anterior llega hasta su total desaparición, permaneciendo solo el posterior, se dice que el bivalvo es **monomiario** y, en este caso, la única impresión muscular existente ocupa una posición subcentral, aunque siempre algo desplazada hacia la parte posterior (Figura 14. 8 D).

En muchos casos es posible distinguir, aun en las impresiones, las porciones de fibras lisas y estriadas de cada músculo aductor, ya que los haces están separados. La relativa importancia de los tipos de fibras musculares está relacionada con la forma de vida del bivalvo: en especies sedentarias (como ostras o pectínidos apoyados o bisados) la porción de fibra lisa es dominante, mientras que en pectínidos nadadores la mayor parte del músculo aductor está integrado por fibras estriadas.

El manto se adhiere a la conchilla por medio de los **músculos paleales**, los que actúan en la retracción del mismo antes del cierre de las valvas, y su mayor desarrollo lo presentan a lo largo de los márgenes paleales formando la **línea paleal**. Esta última, en las especies dimiarias conecta a ambos músculos aductores (Figura 14. 8 A, C), mientras que en algunas de las monomiarias se halla ausente (Figura 14. 8 D).

La línea paleal puede ser doble, indicando que los músculos tuvieron una doble línea de inserción o que anteriores áreas de fijación del manto no fueron cubiertas por la capa más in-

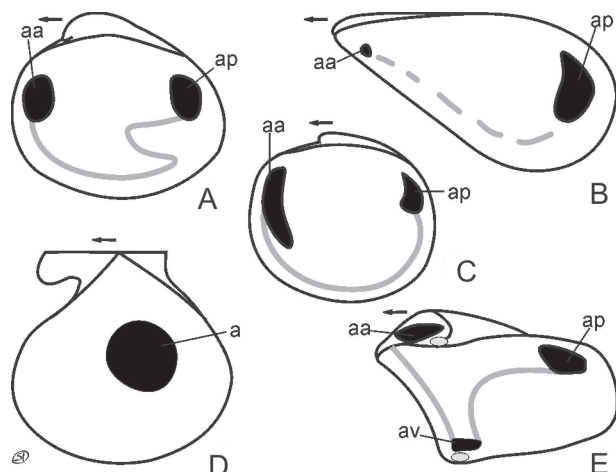


Figura 14. 8. Impresiones de músculos aductores y paleales. Esquemas del interior de valvas derechas; la región anterior de la conchilla se halla hacia la izquierda de cada figura. A. veneroideo; B. mytiloideo; C. lucinoideo; D. pectinoideo; E. foladoideo. a = aductor; aa = aductor anterior; ap = aductor posterior; av = aductor ventral. Aductores (en negro): A-C. dimiarios; A. dimiario isomiar; B-C. dimiarios heteromiar; D. monomiar; E. con tres músculos aductores, el accesorio ventral desarrollado a partir de los paleales; en gris los cóndilos de apoyo para el movimiento ántero-posterior de las valvas. Paleales (en gris): A, E. con seno paleal; B. línea paleal discontinua; C. línea paleal continua sin seno; D. línea paleal ausente.

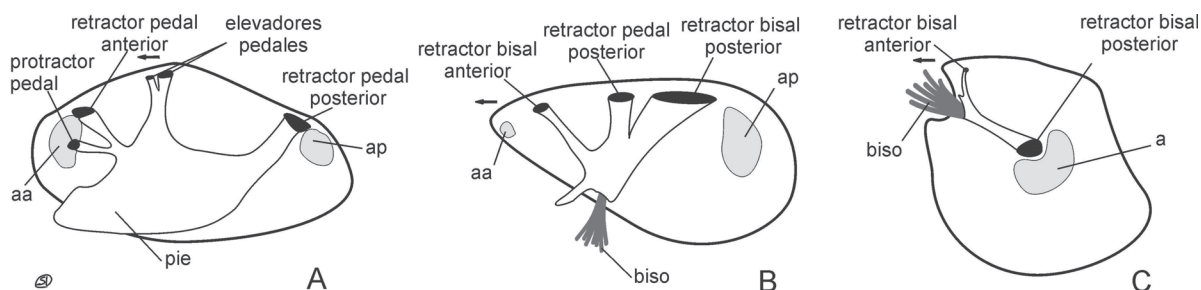


Figura 14. 9. Músculos pedales y bisales. Esquemas del interior de valvas derechas, mostrando la posición de las impresiones de los aductores anterior (aa) y posterior (ap) en gris, de los pedales y bisales en negro. A. dimiario con pie activo (*Tellina*, tellinoideo); B. bisado heteromiar (*Mytilus*, mytiloideo); C. bisado monomiar (*Isognomon*, pterioideo) (esquemas basados en Yonge, 1954).

terna de las valvas. En algunas especies, la línea paleal está definida por una alineación de pequeñas improntas revelando que las fibras musculares del manto se agrupaban en haces (Figura 14. 8 B). El grupo de las folas presenta una modificación de los músculos paleales por la presencia de un músculo aductor, de posición ventral (Figura 14. 8 E).

Los sífonos son retraídos total o parcialmente entre ambas valvas por medio de los **músculos retractores sífonales**, los que son modificaciones de los músculos paleales. La necesidad de disponer de espacio para los sífonos retraídos motiva el retroceso de la línea paleal, originándose una entrante o **seno paleal** (Figura 14. 8 A). Según posean o no seno paleal, las especies se denominan **senopaleadas** (Figura 14. 8 A, E) o **integripaleadas** (Figura 14. 8 B, C), respectivamente.

Los **músculos pedales** actúan en la retracción (**retractores pedales**), extensión (**protractores pedales**) y elevación (**elevadores pedales**) del pie, aunque pueden faltar en ciertas familias cuando el pie se halla atrofiado o ausente. En general producen impresiones equivalentes en ambas valvas, pero en algunos monomiaros

inequivalvos las dejan en una sola de ellas. Las marcas de impresión de los retractores, por lo general, se encuentran emplazadas en la región posterior al aductor anterior, y anterior al aductor posterior en el caso de las especies isomiaras (Figura 14. 9 A), y las de los protractores, por detrás o debajo del aductor anterior (Figura 14. 9 A). Las marcas de los pedales elevadores se emplazan en la cavidad umbonal, por encima de las impresiones retractoras (Figura 14. 9 A). Los retractores bisales derivan de los pedales (Figura 14. 9 B, C).

ALIMENTACIÓN

Todos los bivalvos son micrófagos y no poseen mandíbulas, rádulas o aparatos especiales para manipular, cortar o masticar. De acuerdo con el método de alimentación, los bivalvos pueden ser suspensívoros, detritívoros o carnívoros. La mayoría se alimenta de partículas (diatomeas, dinoflagelados, otras algas y bacterias) que se hallan en suspensión en la masa del agua (**suspensívoros**), algunos lo hacen de partículas alimenticias que se encuentran en

el sedimento que los rodea (**detritívoros**), y unos pocos consumen presas vivas o muertas que atrapan activamente de distinta manera (**carnívoros**).

Estos tres tipos principales de alimentación están relacionados con diferentes clases de branquias: los suspensívoros poseen lameli-branquias, que no solamente filtran el agua para atrapar las partículas en suspensión, sino que además son las encargadas de dirigir esas partículas hasta la boca. Estos bivalvos tienen claramente separadas las corrientes inhalante y exhalante, y filtran gran volumen de agua dentro de su cavidad del manto. Los bivalvos detritívoros pertenecen a dos grandes grupos: los **protobranquios**, con estructuras anteriores ciliadas que penetran el sedimento y lo llevan directamente a la boca, y los **tellinoideos**, que poseen sífones posteriores largos que les permiten aspirar detritos orgánicos o micro-organismos de la interfase sedimento/agua. Por su parte los bivalvos carnívoros poseen septibranquias, que ayudan a succionar el agua o la capa superficial del sustrato para atrapar pequeños organismos o sus restos. Este último hábito alimenticio está por lo menos representado en cuatro familias de Anomalodesmata.

La distinción entre suspensívoros y detritívoros es a veces difícil, debido a la existencia de «comedores oportunistas», capaces de usar más de un método de alimentación (Cadée, 1984). Algunas especies de Tellinoidea, pertenecientes a los géneros *Tellina*, *Macoma*, *Scrobicularia*, son suspensívoras y detritívoras. Tradicionalmente, los protobranquios Nuculoidea y Nuculanoidea fueron considerados exclusivamente detritívoros, pero tienen especies suspensívoras. *Mytilus edulis* es una especie suspensívora pero también usaría el pie para coleccionar material depositado en el exterior de la conchilla.

Unos pocos bivalvos desarrollaron otros mecanismos especiales de alimentación. En los que perforan madera (*Teredo* y *Xylophaga*) las branquias no recolectan partículas alimenticias, y el estómago se ha modificado para digerir celulosa. Unos pocos son comensales (Galeommatoidea), y los escasos parásitos viven en los sacos bucales de holoturoideos.

Algunos bivalvos poseen organismos **fotosimbiontes** o **quimiosimbiontes** alojados en distintas partes del cuerpo. Existe una relación de simbiosis entre algunos Cardioidea y Tridacnoidea, que pueden alcanzar gran tamaño, y algas fotosintéticas que se alojan en su manto. Este mecanismo se supone existía también entre los rudistas (Hippuritoidea), grupo mesozoico extinguido restringido a mares so-

meros tropicales (Seilacher, 1998). Por otra parte, se ha descubierto recientemente una relativa variedad de bivalvos (entre ellos varios lucinoideos) que poseen organismos quimiosimbiontes (bacterias quimioautotróficas, metanofílicas o sulfofílicas) alojados en sus branquias o distintas partes del cuerpo, que les permiten habitar ambientes anóxicos, pobres en nutrientes y aun altamente tóxicos (Seilacher, 1990). La acción de las bacterias sobre el sulfuro de las aguas produce carbohidratos y aminoácidos que pueden ser usados como alimentos. En algunos de estos bivalvos (*Solemya*) el tubo digestivo está muy atrofiado. Hábitos similares se han observado en ciertas comunidades de bivalvos habitantes de surgentes volcánicas existentes en las profundidades oceánicas, como la fosa tectónica de las islas Galápagos.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO ONTOGENÉTICO

La mayoría de los Bivalvia tiene un sistema reproductor simple y los sexos son separados; las gametas son descargadas en la cavidad del manto y luego pasan al medio acuático circundante donde se produce la fertilización y el desarrollo del embrión. Algunos muestran caracteres especializados, como hermafroditismo funcional, reversión del sexo, incubación del embrión durante su desarrollo y las etapas larvales y, también, la transformación de una parte del ctenidio como una bolsa incubadora. Los casos de partenogénesis son muy raros.

El **hermafroditismo funcional** ocurre cuando los óvulos y espermatozoides desarrollan y maduran sincrónicamente, pero si el desarrollo de los espermatozoides se acelera con respecto al de los óvulos, resulta el **hermafroditismo protándrico**, como el de *Teredo navalis* y *Ostrea edulis*, donde se produce una alternancia regular de los sexos, con una fase masculina y otra femenina, por cada año. La mitad de la población reproductora comienza como masculina en cada estación y cambia a femenina en la siguiente, mientras en la otra mitad ocurre a la inversa, por lo que siempre se hallan presentes ambos sexos.

A partir del embrión, el desarrollo ontogenético puede darse en forma directa o indirecta. En el caso del desarrollo directo, el bivalvo completa su formación dentro del huevo. En el desarrollo indirecto, el plan básico incluye a dos estadios larvales consecutivos, aunque en algunas especies uno de ellos puede estar ausente. En el primero (**trocóforo**, Figura 14. 10 A) la

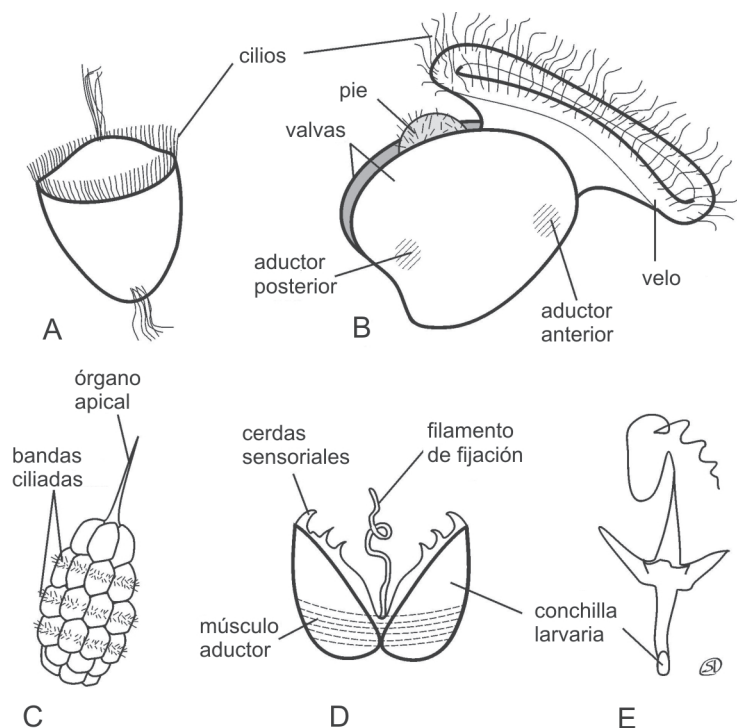


Figura 14. 10. Tipos de larvas de los bivalvos, no a escala. A. trocófora; B. veliger de ostreoideo; C. trocófora con células cobertoras de *Yoldia*; D. gloquidio de Unionidae; E. lasidio de *Mycetopoda* (A, C, D. basados en Ruppert y Barnes, 1969; B. basado en Cox *et al.*, 1969; E. basado en Bonetto y Ezcurra, 1965).

invaginación del ectodermo origina a la **glándula de la conchilla**, aparecen los cilios periféricos (**prototroco**) y por último, desarrolla el **surco periostrático**. Los protobranquios poseen larvas trocóforas algo diferentes (Figura 14. 10 C), cubiertas por grandes células externas. Cuando el prototroco origina al **velo**, se produce el segundo estadio o **veliger** (Figura 14. 10 B). El velo es un órgano natatorio que consta de dos lóbulos ciliados semicirculares. La larva velígera posee pie, ojos, tentáculos y todas las estructuras primitivas, precursoras de los sistemas del organismo. Al desprenderse el velo, ocurre la metamorfosis desde el estadio larval al organismo juvenil bentónico completamente formado. Al estadio intermedio, cuando coexisten el pie y el velo, se lo denomina **seudoveliger**.

Las larvas velígeras se clasifican en **planctotróficas** y **no planctotróficas** (o **lecitotróficas**), según su tipo de alimentación. Las primeras proceden de huevos con bajo contenido de vitelo, pueden permanecer en el plancton hasta más de 6 meses, se nutren del fitoplancton y poseen gran capacidad de dispersión. Las larvas no planctotróficas proceden de huevos con alto contenido de vitelo y no necesitan alimentarse del fitoplancton. Se las divide en larvas lecitotróficas planctónicas y de desarrollo di-

recto. Las primeras poseen un breve período de permanencia en el plancton (entre minutos hasta unos pocos días), con la consiguiente escasa capacidad de dispersión; en las de desarrollo directo, el organismo se desarrolla íntegramente dentro del huevo, o sea que pasa al estadio veliger y se metamorfoza dentro del mismo, emergiendo un individuo juvenil bentónico.

En algunos bivalvos marinos y de agua dulce, los embriones desarrollan en **bolsas incubadoras** o **marsupios**, dentro de la cavidad del manto, entre las láminas branquiales, y la existencia de la incubación puede quedar revelada en la forma de la conchilla, dando lugar al dimorfismo sexual observable en los árcidos y venerídeos recientes y en ciertos fósiles terciarios argentinos, como *Ostrea alvarezii* y *Venericardia inaequalis* (Iribarne *et al.*, 1990; del Río, 1995).

En ciertos pelecípodos de agua dulce, los Unionoidea Unionidae, los huevos permanecen un tiempo en incubación en las branquias y desarrollan una larva pequeña, denominada **gloquidio** (Figura 14. 10 D), con dos valvas unidas por un fuerte aductor larval, pero sin boca ni ano; el manto sirve como órgano de nutrición y el pie es rudimentario. Ya fuera del progenitor, la larva puede adherirse al exte-

rior de un pez por dos largos cordones utilizados para la fijación a las aletas, opérculos o arcos branquiales, hasta completar la metamorfosis y luego vivir al estado libre en el fondo.

Otros bivalvos dulceacuícolas, los Unionoidea Mutelidae, comprenden un grupo de África y otro de América del Sur. Los primeros tienen larva **haustoria**, ectoparásita, grande, con conchilla no calcificada y dos apéndices tubulares, largos, anteriores, que penetran en los tejidos del pez. En los Mycetopodidae sudamericanos, la larva **lasidio**, ectoparásita, con conchilla no calcificada, carece de los apéndices largos y tiene un tamaño mucho menor que la haustoria (Figura 14. 10 E).

Los mencionados tipos larvales de los bivalvos de agua dulce, diferentes de la veliger característica de las formas marinas, son consecuencia de la larga historia de sus respectivos grupos. *Dreissena* y *Nausitoria* son los únicos bivalvos de agua dulce con larva veliger, libre, nadadora, por lo que serían integrantes relativamente modernos de estos ambientes (Purchon, 1977).

CONCHILLA

MINERALOGÍA, ESTRUCTURA Y DESARROLLO

Los bivalvos poseen un exoesqueleto compuesto por carbonato de calcio y materia orgánica, denominado **conchilla**. Ésta se encuentra formada por dos valvas, que en su gran mayoría están compuestas por tres capas calcáreas, que constituyen el **óstraco** (Figura 14. 11 A). Exteriormente, la capa externa calcárea está recubierta por el **perióstraco**, de composición orgánica. Algunos géneros recientes de las superfamilias Galaeommatoidea y Chlamydoconchoidea presentan una conchilla interna, formada por dos valvas, con el área juvenil muy grande y circular, sin dientes y sin marcas musculares o paleales.

El carbonato de calcio está representado por los polimorfos **aragonita** y **calcita**, si bien se conoce la presencia de **dahlita** (fosfato carbonático de calcio) en la parte más juvenil de *Pinctada martensi*, y en el perióstraco de *Lithophaga nigra*. Cuando presentes en una misma valva, los sectores calcíticos y aragoníticos siempre están delimitados claramente, integrando distintas capas, y nunca se producen mezclas mineralógicas, ni interdigitaciones cristalográficas o microestructurales. Hay conchillas compuestas íntegramente por aragoni-

ta y otras por aragonita y calcita, pero se desconoce la existencia de taxones con conchilla formada únicamente por calcita. Aun en las especies con alto contenido de calcita, la zona larval de la conchilla, la porción calcificada del ligamento y las áreas de fijación musculares, siempre son de composición aragonítica. La materia orgánica de la conchilla, de naturaleza proteica, se denomina **conquiolina**, y es depositada alrededor y dentro de los cristales, así como entre las distintas capas de las valvas.

Las células epiteliales de la superficie del manto segregan el carbonato de calcio y la materia orgánica en el líquido extrapaleal, desde donde se produce la depositación de los polimorfos carbonáticos bajo sus variedades microestructurales. Mientras la capa más externa de la conchilla es segregada por la parte exterior del pliegue externo del manto, las capas media e interna lo son por la superficie general del manto. Por esa razón, las capas interna y media solamente se extienden hasta la línea paleal, y en la franja entre el margen y la misma, la conchilla está integrada por la capa externa únicamente.

Carter (1980) sintetizó el conocimiento del control biológico y ambiental sobre la presencia de las variedades mineralógicas, cristalinidad y estructurales de los bivalvos, concluyendo que la formación de los distintos polimorfos así como las microestructuras generadas, resultan del control fisiológico ejercido por el líquido extrapaleal y la materia orgánica. Por otra parte, en ciertos grupos las condiciones ambientales podrían producir modificaciones en los mecanismos secretores. Así, mientras algunas especies de aguas frías de la subfamilia Mytilinae, han incorporado calcita a sus esqueletos, las cogenéricas de aguas tropicales son enteramente aragoníticas. Además, la relación calcita/aragonita en *Mytilus edulis* y *Mytilus californianus* resulta modificada, entre otros factores, por la temperatura y salinidad del agua. De esta manera, el análisis de los polimorfos y microestructura presentes en conchillas fósiles permite inferir condiciones paleoambientales, siempre y cuando se puedan efectuar correlaciones confiables con representantes modernos del grupo en estudio.

La incorporación de calcita a las conchillas durante la evolución de los bivalvos, originalmente aragoníticos, trajo una serie de ventajas de carácter mayormente mecánico. Así, la presencia de capas aragoníticas y calcíticas en contacto, cada una con sus diferentes propiedades físico-mecánicas, evita la propagación de fracturas verticales desviando la energía en

Cuadro 14. 1. Importancia paleoecológica de los elementos traza en las conchillas.

Además del calcio constituyente de las conchillas, existen otros elementos foráneos como parte integrante de las mismas. De acuerdo con su concentración mínima se los considera elementos trazas o minoritarios. Los más frecuentes son el magnesio y el estroncio, ya que por sus cargas y radios atómicos similares a los del calcio, fácilmente lo sustituyen en las moléculas de calcita o aragonita. Ambos elementos se encuentran tanto en la superficie, cuanto en el interior de los cristales, ya sea incorporados como una fase mineralógica en distintos sectores del esqueleto o diseminados dentro de la materia orgánica. La concentración del magnesio y estroncio en una conchilla depende de varios factores:

a- Proporción original del Mg/Ca de las agua oceánicas.

b- Presencia de calcita o aragonita en el esqueleto: esto obedece al hecho que el magnesio sustituye más fácilmente al calcio del polimorfo calcita, debido a que la magnesita es isoestructural con la calcita, mientras que la estroncianita lo es con la aragonita.

c- Control fisiológico: el organismo determina o favorece la presencia de uno u otro catión en ciertas microestructuras, o controla la variación de la relación Mg/Ca durante el desarrollo ontogenético del mismo.

d- Diagénesis: los efectos diagenéticos pueden reducir notablemente la concentración original del magnesio en las conchillas.

e- Temperatura de las aguas circundantes: es sabido que existe una relación directa entre el aumento de la temperatura y la concentración del Mg en los depósitos inorgánicos, mientras que es inversa para con el Sr. Sin embargo esta relación es muy variables en los organismos vivos, ya que la misma se ve influenciada por factores fisiológicos. Ej. *Mytilus*.

La relación de los isótopos estables del oxígeno, carbono y estroncio contenidos en las conchillas, resulta una excelente herramienta paleoambiental, siempre y cuando las influencias diagenéticas y fisiológicas sobre los mismos sean apropiadamente evaluadas. Estos isótopos se encuentran en los exoesqueletos, y debido al equilibrio entre la relación isotópica de la conchilla con la del agua, cualquier variación ocasionada por cambios en la temperatura o salinidad de las aguas oceánicas, se refleja en la composición isotópica de las conchillas. De esta forma, el cálculo de relaciones isotópicas en los organismos fósiles, permite reconstruir la evolución de las paleotemperaturas a través del tiempo.

Una de las determinaciones isotópicas más usadas en el análisis de paleosalinidades y paleotemperaturas son las que se basan en la relación O^{18}/O^{16} . Esto se debe a que la variación de dicha relación con las temperaturas oceánicas, se encuentra muy bien estudiada y porque los factores fisiológicos influyen mínimamente en la misma. Este método también es aplicable al análisis de los ciclos estacionales de las conchillas, a la velocidad de crecimiento de los exoesqueletos, así como también a la determinación de las variaciones ontogenéticas de estas relaciones isotópicas. En cambio, el uso de la relación C^{13}/C^{12} aplicada a las interpretaciones paleoambientales no es tan exitosa, porque ésta se ve muy afectada por factores diagenéticos. Este método suele usarse, en combinación con el O^{18}/O^{16} para la estimación de paleosalinidades.

Por otra parte, la variación de la relación isotópica Sr^{87}/Sr^{86} de las aguas oceánicas en respuesta a cambios climáticos, es utilizada con frecuencia en la determinación de paleotemperaturas durante el Mesozoico y Cenozoico. Al comparar el contenido Sr^{87}/Sr^{86} presente en las capas calcíticas de las conchillas con la curva estándar, pueden inferirse la edad y temperatura de las aguas donde vivieron los organismos analizados. Este método ha sido aplicado a ostreas y pectínidos miocenos de Argentina, proporcionando las mismas edades calculadas por otros métodos radimétricos como el del K/Ar, contenido en el sedimento adyacente.

Finalmente, el análisis del contenido de proteínas y lípidos de la materia orgánica del exoesqueleto fósil, provee de información sobre la edad del mismo, de la temperatura del ambiente diagenético, y ofrece, a la vez, un registro isotópico y molecular de estrategias tróficas, caminos biosintético y condiciones paleoambientales. Uno de los cálculos más usados es el de la proporción de los aminoácidos D-alloisoleucina/L-isoleucina, pero está limitado al Neógeno y Pleistoceno.

forma paralela a la superficie entre las dos capas. Además, el clivaje de los cristales de calcita en ciertas estructuras foliadas permite que las fuerzas destructoras queden localizadas alrededor del punto de estrés, en lugar de extenderse a zonas más distantes. Otra de las ventajas es la reducción de la densidad de las conchillas por la incorporación de calcita (densidad δ calcita = 2,71 g/cc, densidad δ aragonita = 2,93 g/cc), lo que está relacionado con la capacidad de natación que presentan algunas especies de la familia Pectinidae, o la capacidad de apoyarse sobre un sustrato blando sin hundirse que poseen algunos ostreoides.

Además del calcio, en la composición química de la conchilla intervienen otros elementos

minoritarios, como el magnesio y el estroncio, cuyas proporciones se pueden utilizar como indicadores paleoambientales (Cuadro 14. 1).

Al sector de la conchilla segregado durante el estadio larval se lo conoce como **prodisoconcha**, siempre de composición aragonítica, y a la conchilla resultante de la metamorfosis, **disoconcha**. La formación de la prodisoconcha se inicia en la larva trocófora, cuando la glándula de la conchilla segrega una cutícula no calcificada, marcando el comienzo de la formación de la capa más externa del perióstraco. A continuación, en la gran mayoría de las especies, la glándula de la conchilla y el surco periostrático producen la calcificación inicial a ambos lados de la cutícula, originándose las

valvas derecha e izquierda. La cutícula permanecerá sin calcificar y dará lugar a la línea charnelar dorsal por la que se articulan ambas valvas. Este primer estadio calcificado corresponde a la **prodisoconcha I (PI)**, la que posee valvas muy delgadas, traslúcidas, semicirculares y carentes de ornamentación, aunque con aspecto granuloso bajo microscopio óptico. Durante el estadio veliger el margen exterior del pliegue externo del manto deposita la **prodisoconcha II (PII)** que, comparada con la PI, resulta más convexa, y posee un ligamento y charnela primitivos (**provínculo**). Los umbones ya están formados y la ornamentación se halla restringida al desarrollo de líneas comarginales. El momento en que la PI encierra por completo a la larva en desarrollo, se considera el límite entre ambas prodisoconchas y, para algunos especialistas, el mismo indicaría la formación del verdadero manto.

La relación entre el tamaño de la PI y PII permite reconocer el modo de desarrollo larval en

taxones fósiles. Así, las larvas planctotróficas presentan PI muy pequeñas, mientras que la PII alcanza grandes dimensiones (200-600 mm), reflejando largos periodos planctónicos velígeros. En cambio, en las larvas lecitotróficas planctónicas, la PII está pobremente desarrollada debido a que el estadio velígero fue muy corto, y la longitud de la PI oscila entre 135 mm y 230 mm. En las larvas con desarrollo directo las PI alcanzan las mayores dimensiones conocidas (230-500 mm).

La disoconcha suele presentar ornamentación, forma y charnela muy diferentes a las de la prodisoconcha y sus características morfológicas serán descriptas más adelante.

MICROESTRUCTURAS

Cada capa integrante de una valva se caracteriza por su **microestructura**, la que se halla definida por la composición química y el arreglo

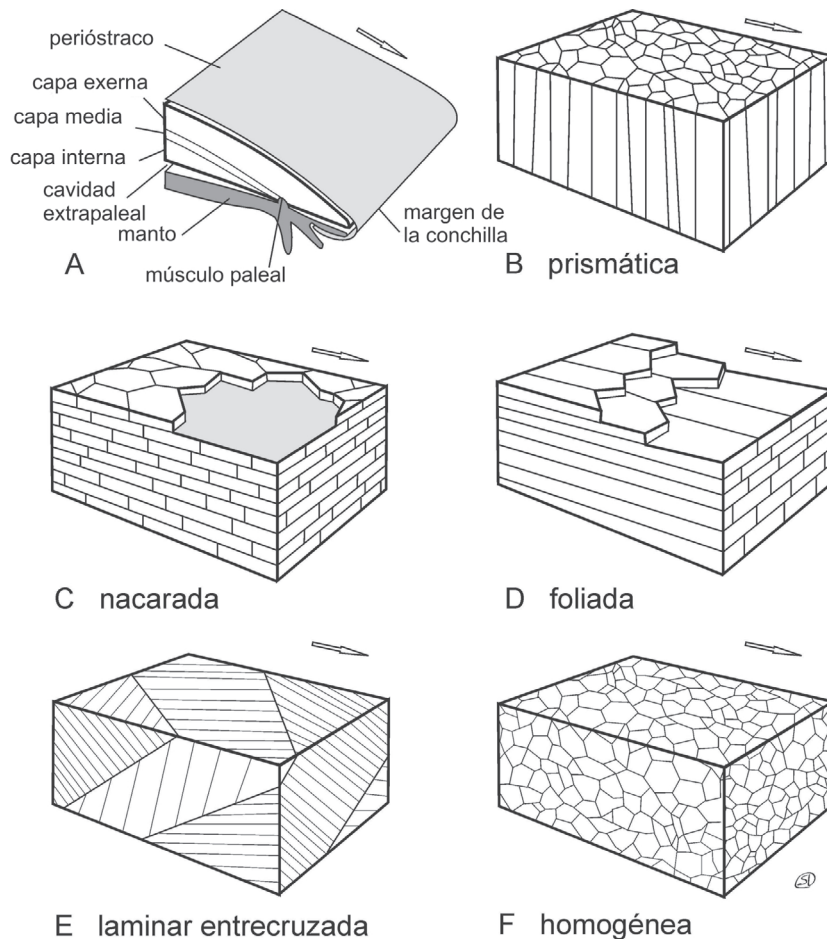


Figura 14. 11. A. bloque del margen de la comisura, esquema de la estructura general de la conchilla y la relación de las distintas capas que la integran con el manto; B-F. principales microestructuras de la conchilla de los bivalvos, esquematizadas en bloques, mostrando una sola capa cada uno; la flecha señala hacia la comisura, en la dirección del crecimiento de la conchilla: B. microestructura prismática, C. microestructura nacarada, D. microestructura foliada, E. microestructura laminar entrecruzada, F. microestructura homogénea.

espacial de los cristales o agregados cristalinos, y puede estudiarse en cortes delgados o superficies pulidas de las valvas. En años recientes se le ha prestado particular atención a este carácter en los bivalvos, habiéndose reconocido diferentes tipos de microestructuras, entre ellas, las denominadas: homogénea, prismática, laminar, nacarada, foliada y entrecruzada.

La microestructura **homogénea** se compone de agregados de cristales aragoníticos, muy pequeños, irregulares, cuyos ejes cristalográficos se disponen sin orientación preferencial (Figura 14. 11 F).

En la microestructura **prismática** los cristales son de calcita o aragonita, columnares, más largos que anchos, adyacentes y paralelos entre sí (Figura 14. 11 B). La prismática calcítica es casi exclusiva de la capa externa de los representantes del orden Pterioidea y la superfamilia Hippuritoidea, mientras que la aragonítica se presenta en la mayoría de los bivalvos.

La microestructura **laminar** está integrada por cristales o agregados cristalinos con formas de listones que constituyen láminas paralelas o ligeramente oblicuas a la superficie deposicional de la conchilla. La variedad más común es la **nacarada**, de composición aragonítica, y donde las láminas paralelas entre sí se componen de tabletas poligonales o redondeadas, separadas por láminas de conquiolina (Figura 14. 11 C). El eje cristalográfico *c* de la aragonita es perpendicular al plano de las capas. Nunca forma la capa externa. La microestructura nacarada muestra dos variedades: **nacarada escalonada** y **nacarada columnar**. En la primera, en un corte perpendicular a la superficie valvar, se observa que las tabletas de las sucesivas láminas se apilan como los peldaños de una escalera o los ladrillos de una pared; en la segunda, en un corte vertical, las tabletas se apilan unas sobre otras formando columnas. Estas estructuras se hallan entre las más primitivas y frecuentes.

Otra variedad de estructura laminar es la **foliada regular**, prácticamente restringida al orden Pterioidea. En ella, los cristales con forma de listones calcíticos paralelos entre sí, originan láminas inclinadas con respecto a la superficie deposicional de las valvas, con el eje cristalográfico *c* orientado en la dirección de crecimiento (Figura 14. 11 D).

En la microestructura **laminar entrecruzada** se presentan lamelas de 1º y 2º orden. La unidad estructural básica está constituida por agregados cristalinos con forma de listones y varillas. Los listones, paralelos entre sí, originan las lamelas de 2º orden, y la agrupación de éstas, las lamelas de 1º orden. En lamelas de 1º

orden adyacentes, las lamelas de 2º orden inclinan en direcciones opuestas, confiriendo a la estructura un aspecto entrecruzado (Figura 14. 11 E). Cuando la microestructura entrecruzada es aragonítica, se la califica como **porcelanácea**, y si es calcítica **entrecruzada foliácea**. La microestructura **entrecruzada compleja** es similar a la anterior, excepto que las láminas de 1º orden también muestran variadas orientaciones.

RASGOS EXTERIORES, ORIENTACIÓN Y FORMA DE LA CONCHILLA

No existe una regla unánime aplicable a la orientación de la conchilla, pero el conjunto de criterios más seguros para reconocer las partes anterior y posterior se sintetiza en el Cuadro 14. 2.

La **región dorsal** de la conchilla es donde se encuentra el istmo del manto y se emplaza la charnela o aparato que articula ambas valvas. La zona opuesta es la **región ventral**, mientras que las **regiones anterior** y **posterior**, corresponden a la ubicación de la boca y el ano, respectivamente (Figuras 14. 1 y 12 A). Situando la región dorsal superiormente y la anterior en la dirección del observador, quedan definidas las **valvas izquierda** y **derecha**. El **largo** de la conchilla corresponde a la línea mayor paralela al eje de la charnela, medida desde el extremo anterior al posterior de las valvas; el **alto** es la distancia máxima entre los márgenes ventral y dorsal medida perpendicularmente al eje charnelar; el **ancho** corresponde a la distancia entre dos planos tangentes a cada una de las valvas y paralelos entre sí, y al plano de la **comisura** o línea determinada por la unión de las valvas.

La **forma** de la conchilla está determinada por el contorno de las valvas en vista lateral, y se la designa comparándola con las formas de géneros bien conocidos. Así, el término **pectiniforme**, evoca la forma de la del género *Pecten* (Figura 14. 13 A), la **mytiliforme** a la del género *Mytilus* (Figura 14. 9 B), **ensiforme** a la de *Ensis*, etc. Las conchillas pueden presentar una extensión posterior o **rostro**; en otras esta región puede estar **truncada** en un margen posterior recto (Figura 14. 13 C).

La región dorsal donde comenzó la calcificación de la conchilla se denomina **ápice**. A continuación, se encuentra la zona más convexa de la valva, llamada **umbón**, que representa la transición entre el ápice y el resto de la superficie valvar (Figura 14. 12). La zona interior de las valvas coincidente con el umbón es la **cavi-**

Cuadro 14. 2. Criterios para la orientación de las conchillas de bivalvos.

INDICAN PARTE POSTERIOR	INDICAN PARTE ANTERIOR
El ligamento alojado en ninfas	Estructuras relacionadas con el pie
Estructuras relacionadas con los sífonos: seno paleal hiancia sifonal	hiancia pedal
El músculo mayor en heteromíarios (excepción: lucinoideos)	Estructuras relacionadas con el biso
En monomíarios, músculo aductor más próximo al borde posterior	hiancia bisal
Extremo aguzado (rostro)	seno bisal
Carena diagonal única	ctenolio
Porción truncada del margen	

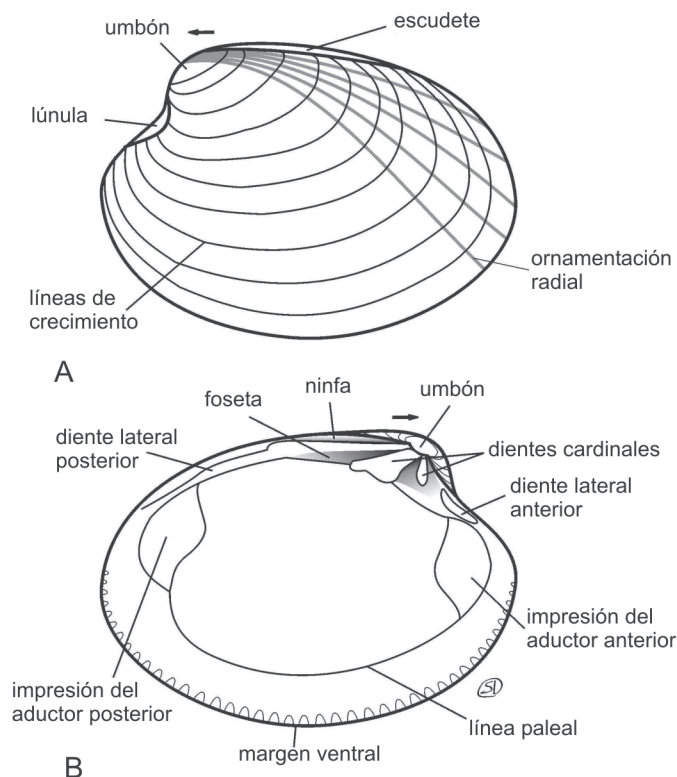


Figura 14. 12. Esquema general de la concha de un heterodonto hipotético mostrando: A. los caracteres externos y B. los caracteres internos principales.

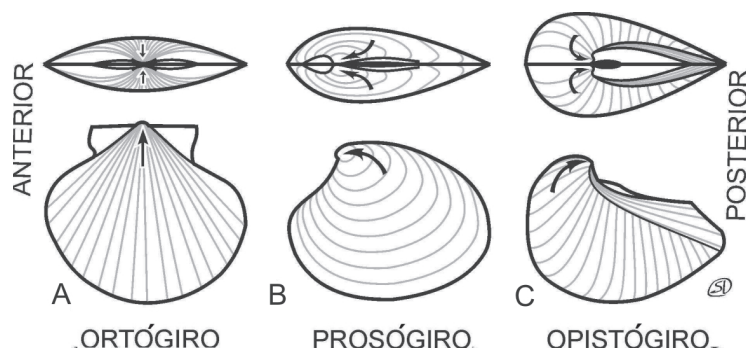


Figura 14. 13. Tipos de conchilla según los umbones. Vistas dorsales (arriba) y laterales izquierdas (abajo) de tres bivalvos en vista externa. A. umbón ortógiro de un Pectinoidea; B. umbón prosógiro de un Crassatelloidea; C. umbón opistógiro de un Trigonoidea.

dad umbonal. Los umbones son **opistógiros** cuando se inclinan hacia la parte posterior de la conchilla, **prosógiros** si lo hacen hacia adelante, y **ortógiros** (o **mesógiros**) cuando los umbones de ambas valvas se enfrentan (Figura 14. 13).

Si las dos valvas son iguales (simétricas) o aproximadamente semejantes entre sí, las conchillas se califican como **equivalvas**, en cuyo caso el plano que contiene a la comisura coincide con el sagital del animal y es un plano de simetría (Figura 14. 14 A y C). Las valvas son **inequivalvas** cuando presentan distinto grado de globosidad u ornamentación en cada valva, y no puede hacerse coincidir la comisura con un plano de simetría (Figura 14. 14 B y D). Vistas lateralmente, las mismas pueden ser **equilaterales**, en el caso que el ápice y el umbón ocupen un lugar central sobre la línea dorsal, y las partes anterior y posterior de las valvas constituyan imágenes especulares (Figura 14. 14 A y B). Son **inequilaterales** cuando el umbón se encuentra desplazado hacia el borde ante-

rior o posterior, en cuyo caso generalmente las zonas anterior y posterior difieren en tamaño y forma (Figura 14. 14 C y D). Cuando el umbón se sitúa en el extremo anterior de la línea dorsal, se lo denomina **terminal**. En términos de oblicuidad, se considera el ángulo formado entre la línea dorsal y la línea media de la valva, la cual pasa por los umbones y llega hasta el margen ventral: las valvas son **aclinas** si ese ángulo es de 90° (Figuras 14. 14 A y 15 F); si es agudo, entonces son **prosoclinas** (inclinadas hacia adelante, Figuras 14. 14 C y D), u **opistoclinas** (inclinadas hacia atrás, Figura 14. 15 E) si el ángulo es mayor de 90°.

El margen dorsal de algunos bivalvos suele modificarse por el desarrollo de áreas triangulares aplanadas a cada lado del umbón, denominadas **aurículas** (superfamilia Pectinoidea), o por la presencia de un **lóbulo anterior** (Ambonychioidea, Kalenteroidea, Figura 14. 15 G), o una **expansión alada posterior**. Las aurículas (Figura 14. 15 A, B y E) pueden ser dos (anterior y posterior) o una, separadas o

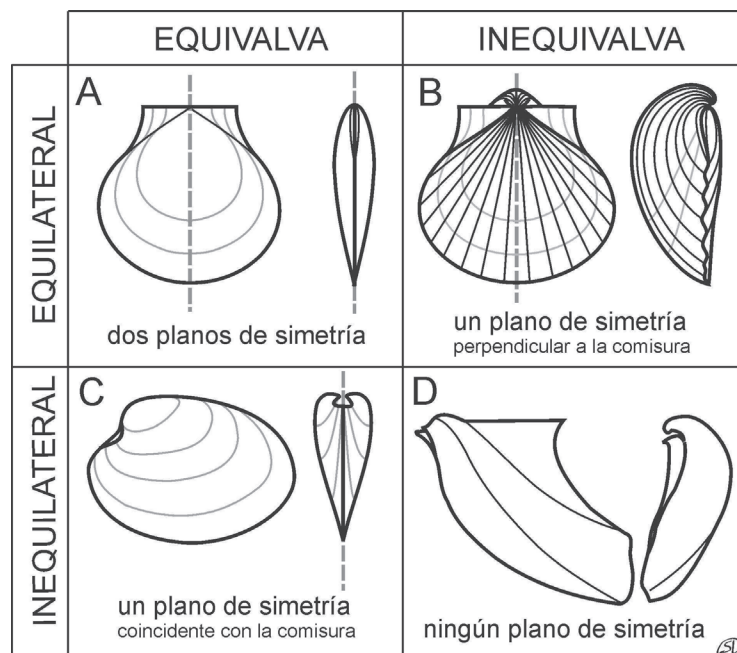


Figura 14. 14. Forma general de las conchillas (equivalvas e inequivalvas) y de las valvas (equilaterales e inequilaterales) de los bivalvos según la simetría. Esquemas del aspecto exterior general de conchillas con ambas valvas articuladas, en vistas lateral izquierda y anterior. Con línea cortada se indican los planos de simetría. Los diagramas corresponden a esquemas simplificados de los siguientes géneros de bivalvos presentes en el Jurásico sudamericano: A. *Entolium* (equivalva equilateral); B. *Weyla* (inequivalva equilateral); C. *Cardinia* (equivalva inequilateral); D. *Gervillaria* (inequivalva inequilateral, torsionada).

no del **disco** por líneas netas o **suturas**. La función de estas estructuras es variada: básicamente prolongan la línea dorsal, de modo que el eje de articulación coincide con una estructura sólida; también pueden contribuir a proteger la corriente exhalante alejándola de la conchilla. En el caso de bivalvos bisados las aurículas proporcionan dos puntos extras de apoyo, permitiendo que el biso se fije al sustrato dentro de un triángulo virtual formado por tres puntos, impidiendo de este modo que la conchilla sea dada vuelta.

En el caso de organismos adultos bisados, la presencia del biso queda registrada en el área ántero-dorsal de las valvas. Una de las posibles marcas dejadas es el **seno bisal**, que con-

siste en una pequeña concavidad del margen valvar por debajo del lóbulo anterior de algunos géneros como *Pteria*. Si esta entrada es profunda, como ocurre en ciertos pectínidos, se la designa **escotadura bisal**, la cual está situada por debajo de la aurícula anterior de la valva derecha (Figura 14. 15 B). En el borde ventral de la escotadura puede disponerse el **ctenolio**, formado por una hilera de dientes cortos y arqueados, entre los cuales pasan las fibras del biso (Figura 14. 15 B). De este modo las fibras se fijan a lo largo de una línea, reforzando la resistencia del biso a la torsión (por corrientes o depredadores) y al desprendimiento del sustrato. Acompañando al biso existen otras modificaciones, tales como la reducción del mar-

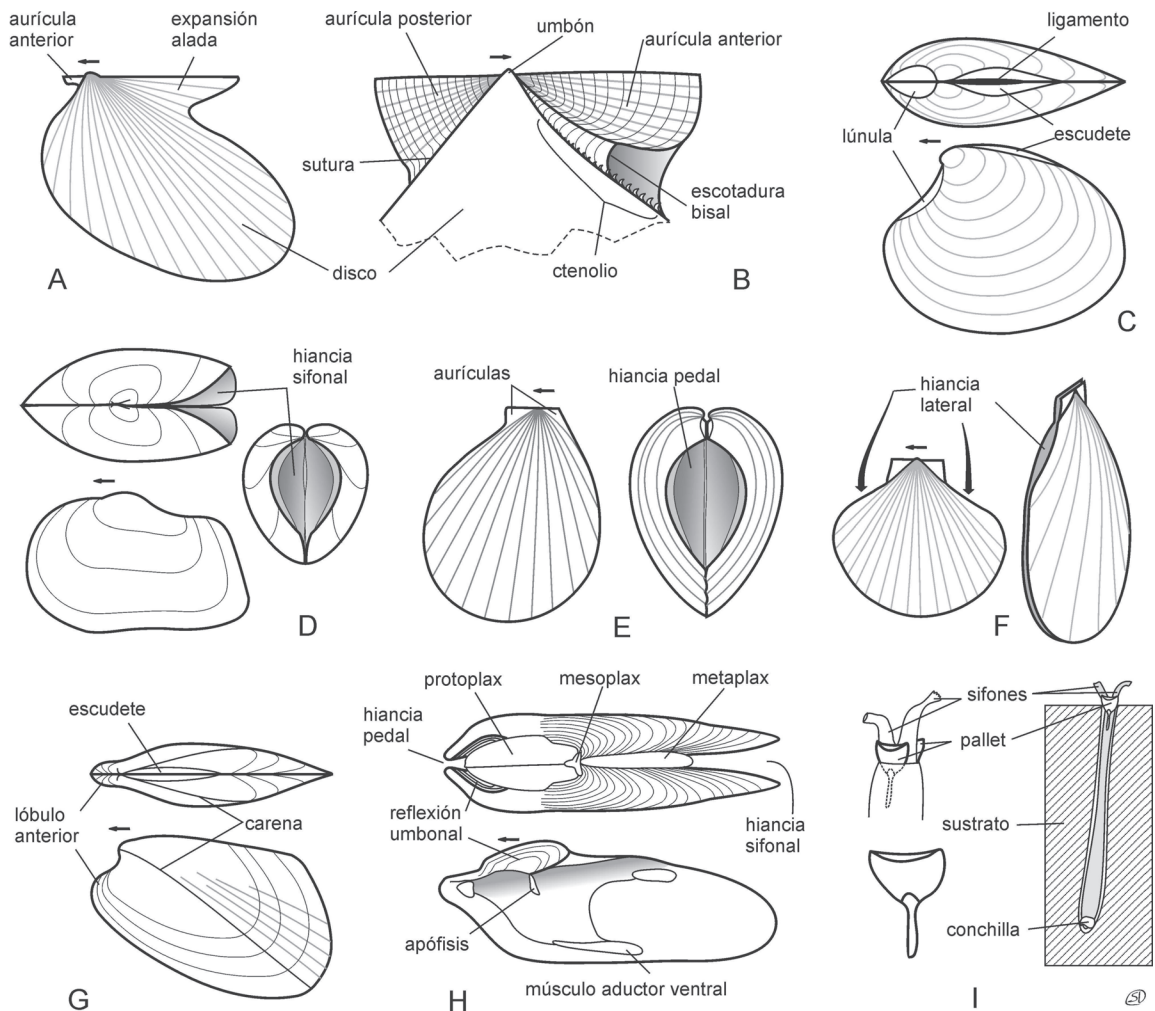


Figura 14. 15. Estructuras especiales de la conchilla. A. aurícula anterior y expansión alada posterior en un Aviculopectinoidea, vista lateral izquierda; B. aurículas anterior y posterior, sutura, escotadura bisal y ctenolio en un Pectinoidea bisado, vista lateral derecha de la región dorsal; C. lúnula y escudete en un Veneroidea, vistas dorsal y lateral izquierda; D. hiancia sifonal en un Myoidea, vistas dorsal, lateral izquierda y posterior; E. hiancia pedal en Limoidea, vistas lateral izquierda y anterior; F. hiancias laterales (subauriculares) en un Pectinoidea nadador, vistas lateral y oblicua; G. lóbulo anterior en un Kalenteroidea, vistas dorsal y lateral izquierda; H. placas accesorias a la conchilla en un Pholadoidea, vista dorsal, apófisis en interior de valva derecha; I. *pallets* en un Pholadoidea, detalle del extremo de los sifones con los *pallets* en posición, un *pallet* aislado y esquema de la posición general de vida con indicación de la posición de los *pallets*.

gen anterior, aun hasta desaparecer, con umbones terminales (*Pteria*, *Mytilus*).

Otras estructuras comunes en el margen dorsal son la **lúnula** y el **escudete**, bien desarrollados en casi todos los integrantes del orden Veneroida (Figura 14. 15 C, G). La primera se sitúa por delante del umbón, tiene forma de corazón y se supone que proporciona estabilidad a los organismos infaunales durante el proceso de enterramiento. El escudete es un área elongada, paralela y adyacente al margen dorso-posterior. Su ornamentación e inclinación, así como la presencia, en algunos grupos, de una arista paralela a su longitud, lo diferencian del resto de la superficie valvar.

Las **hiancias** son aberturas permanentes en la conchilla, es decir una región donde ambas valvas no quedan en contacto cuando la conchilla se cierra. Su función es permitir el paso de órganos voluminosos que no son retraídos completamente en la conchilla (sifón: Figura 14. 15 D, pie: Figura 14. 15 E), o dejar paso a estructuras que salen permanentemente al exterior (como el biso), permitir el paso de chorros de agua con las valvas cerradas (algunos pectinoideos nadadores, Figura 14. 15 F). Pueden ser: posteriores o sifonales, anteriores (pedales o bisales), y laterales o auriculares (en pectinoideos nadadores).

Muchos bivalvos perforantes poseen **placas accesorias** calcáreas (Figura 14. 15 H), y algunos tienen además estructuras calcáreas llamadas **pallets** (Figura 14. 15 I), que no se hallan en contacto con la conchilla, y que utilizan para cerrar la parte distal de la perforación cuando el animal está retraído.

Las valvas crecen por sus márgenes, y las sucesivas posiciones del borde son registrados en la superficie valvar como **líneas comarginales de crecimiento** (paralelas al margen), las que también pueden indicar cambios en la velocidad de secreción carbonática (Figura 14. 12). Sobreimpuestas a estas líneas, se observan rasgos ornamentales de tipo radial, comarginal u oblicuo. La **ornamentación radial** consiste en costillas o pliegues, o ambos, que divergen desde el umbón hacia el margen ventral (Figura 14. 16 A).

Algunas formas poseen otra costulación que también diverge desde el umbón, pero en forma oblicua al margen (Figura 14. 16 B). La **ornamentación comarginal** está compuesta por lamelas o costillas paralelas al margen ventral (Figura 14. 16 C), que pueden presentar escamas, proyecciones espinosas o tubérculos, situados en su intersección con la escultura radial (Figura 14. 11 D-F). Resulta de importancia taxonómica la presencia de **microesculturas**,

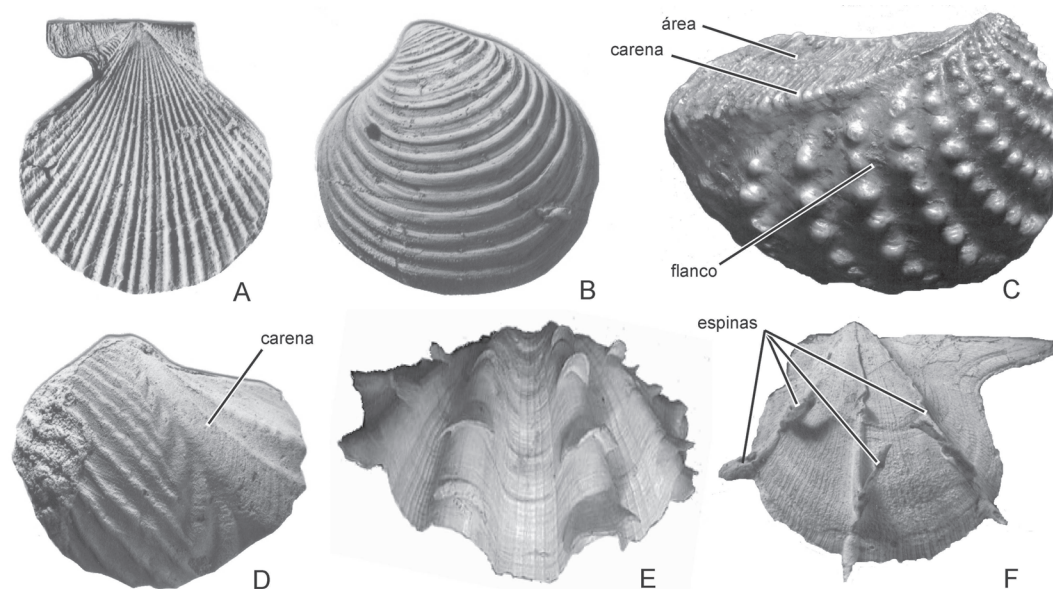


Figura 14. 16. Tipos de ornamentación en la conchilla de los bivalvos. A. costulación radial, *Chlamys textoria*, MLP 23607, Jurásico Temprano, Argentina; B. ornamentación comarginal, *Eriphyla lotenoensis*, MLP 1669, Jurásico Tardío, Argentina; C. carena umbonal y diferenciación de ornamentación comarginal en área y oblicua tuberculada en flancos, *Myophorella* sp., Jurásico; D. flanco con costillas en «V», *Lotrigonia radixscripta*, MLP 6710, Jurásico Medio, Argentina; E. ornamentación radial con escamas, *Tridacna* sp., viviente; F. ornamentación radial con espinas, *Palmoxytoma* sp., Jurásico Temprano, Nueva Zelanda.

las que ya están presentes en los estadios iniciales de la disoconcha, pudiéndose extender o no al resto de la superficie y ser diferente sobre ambas valvas. La microescultura **camptonec-tes**, por ejemplo, que consiste en delgadas estrías que divergen desde el umbón y corren oblicuas a los elementos radiales, es común en las superfamilias Pectinoidea, Limoidea y Anomioidea. La microescultura **shagreen** es un reticulado semejante a la malla de un tamiz, formado por el contacto entre lamelas comarginales de trazado sinuoso u ondeado, común en varios géneros de pectínidos.

RASGOS INTERIORES

Los caracteres internos de las valvas (Figura 14. 12 B) incluyen a los relacionados con su articulación y las marcas de fijación de los músculos y del manto. La articulación está dada por la **charnela**, una estructura situada en la región dorsal de la conchilla, integrada por **dientes** y **fosetas**, el **ligamento** y, en algunos grupos, también por **placas calcáreas accesorias**. Las charnelas se clasifican de acuerdo con las características de la dentición y se conocen cuatro tipos básicos (adonta, taxodonta, actinodonta y heterodonta).

La función de los dientes y fosetas en los bivalvos es servir de guía para evitar la rotación ántero-posterior de las valvas durante el cierre y asegurar que éste sea hermético. Generalmente se encuentran por debajo del eje de articulación.

Si los dientes no están desarrollados (ostreoides, solemioideos, *Anodonta*) se trata de una charnela **adonta**, común en formas del Paleozoico (Figura 14. 17 A). Secundariamente esta charnela también es frecuente en bivalvos excavadores profundos (superorden Anomalodesmata) y en algunos cementados o bisados.

La charnela **taxodonta** consiste en una serie de dientes cortos, paralelos entre sí, rectos o en forma de «v» asimétrica invertida, que pueden ocupar todo el margen dorsal (**arcoideos**), o estar divididos en una hilera anterior y otra posterior, separadas por un espacio donde se ubica el ligamento (**nuculoideos**). Algunos autores distinguen, según su origen, las charnelas taxodontas **ctenodontas** (Figura 14. 17 B) = primarias (Nuculoidea) y las taxodontas **seudoctenodontas** (Figura 14. 17 C) = secundarias (Arcoidea).

Cuando los dientes divergen desde el umbón, siendo los más externos casi paralelos y adyacentes al margen dorsal, se trata de una char-

nela **actinodonta** (Figura 14. 17 D), una de las denticiones más primitivas, existente en muchos bivalvos del Paleozoico Inferior. Se halla en formas de agua dulce como *Amblema* (Unionoidea) y en la superfamilia Trigonioidea se presenta una variante denominada **esquizodonta** (Figura 14. 17 E), con pocos dientes muy fuertes y crenulados, radiando de los umbones.

La charnela **heterodonta** se caracteriza por poseer dos tipos de dientes: **cardinales**, situados por debajo del umbón, y **laterales**, más alejados del mismo, separados de los cardinales por espacios adontos, y que en muchos casos pueden no estar presentes (Figura 14. 17 F).

Para describir la charnela heterodonta se han ideado varios sistemas de fórmulas, que permiten una notación clara de los dientes y fosetas y sus relaciones. En el sistema propuesto por Bernard y Munier-Chalmas, que permite identificar homologías, es necesario conocer la ontogenia de la charnela. En el primer estadio que sigue al larval, los dientes aparecen como lamelas paralelas al margen dorsal (identificadas con números romanos, impares los de la valva derecha y pares los de la valva izquierda). Las lamelas anteriores originan los dientes laterales anteriores (con la misma denominación) y todos los cardinales (con números arábigos según qué lamelas los han originado). Las lamelas posteriores solamente originan los dientes laterales posteriores. En el ejemplo ilustrado en la Figura 14. 17 G, correspondiente a un Veneroidea, los dientes cardinales de la valva derecha anterior, medio y posterior, se indican con los números y letras 3a, 1 y 3b, respectivamente. En este ejemplo, la valva izquierda tiene tres cardinales (anteriores 2a y 2b, y posterior 4b), además de un lateral anterior (AII) y otro posterior (PII). Teniendo en cuenta la mencionada designación numérica, cada bivalvo heterodonto puede identificarse mediante una fórmula dentaria similar a una fracción, en la que el numerador indica los dientes de la valva derecha, y el denominador a los de la valva izquierda, comenzando por la parte anterior, y ubicando cada término en la posición relativa que guardan los dientes entre sí, como se muestra en el ejemplo (Figura 14. 17 G):

$$\frac{\text{AI} - \text{AII} - 3a - 1 - 3b - \text{PI} - \text{PII}}{\text{AII} \quad 2a \quad 2b \quad 4b \quad \text{PII}}$$

La charnela heterodonta presenta muchas variantes, que en algunos casos se conocen con otros nombres. La charnela **paquidonta** se caracteriza por dientes muy grandes, pesados y

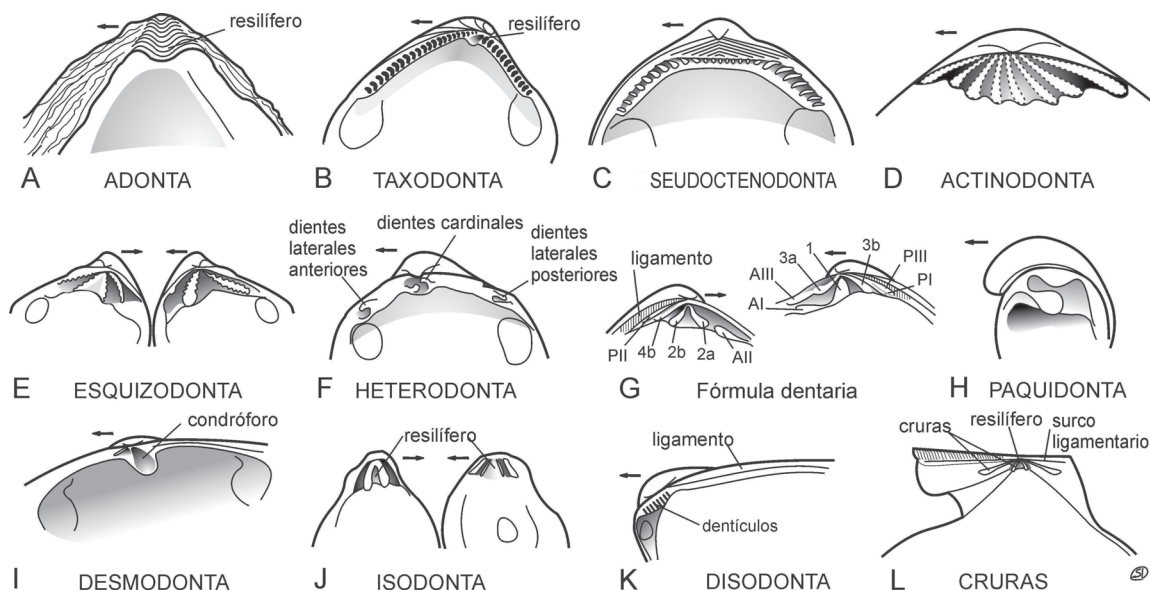


Figura 14. 17. Tipos de dentición, esquemas de vistas internas, la flecha señala en cada caso la parte anterior. A. adonta, valva derecha de un Ostreidae; B. taxodonta ctenodonta, valva derecha de un Nuculoidea; C. taxodonta pseudoctenodonta, valva derecha de un Arcoidea; D. actinodonta, valva derecha de un Trigonoidea; E. esquizodonta, valvas izquierda y derecha de un Trigonoidea; F. heterodonta, valva derecha de un Cardioidea; G. nomenclatura charnelar de Munier-Chalmas, ejemplificada por un Veneroidea (ver explicación en texto); H. paquidonta, valva derecha de un Hippuritoidea; I. desmodonta, valva derecha de un Mactroidea; J. isodonta, valvas izquierda y derecha de un Plicatuloidea; K. disodonta, valva derecha de un Mytiloidea; L. cruras, valva derecha de un Pectinoidea.

globosos, y es propia de los rudistas (Figura 14. 17 H). La **desmodonta** posee dientes muy pequeños, atrofiados, relacionados con un ligamento interno con condróforo (Figura 14. 17 I).

El término charnela **isodonta** se reserva para aquellas variedades en las que solo hay dos dientes iguales en cada valva, situados simétricamente, a ambos lados de un resilífero (Figura 14. 17 J). La charnela **disodonta** se caracteriza por pequeños denticulos situados cerca del umbón (Figura 14. 17 K).

Las charnelas de algunos pectínidos constituyen a su vez una variedad isodonta, en las que a ambos lados del resilífero se ubica más de un diente lameliforme conocidos en la literatura como **cruras**, pero que algunos consideran verdaderos dientes, con fosetas en las valvas opuestas (Figura 14. 17 L). Puede haber cruras en otras partes del interior de las aurículas.

LIGAMENTO

La función principal del **ligamento** es abrir las valvas cuando los músculos aductores se relajan, pero también sirve para mantenerlas unidas en sus márgenes dorsales, por lo que su forma y composición se relaciona con ambas funciones.

Dos capas diferentes componen al ligamento: una externa o **laminar** y otra interna o **fibrosa**. La primera, de material orgánico, segregada por el borde del manto, es elástica a la compresión y la tensión. La segunda, compuesta de aragonita y material orgánico, segregada por el epitelio del istmo del manto, es elástica, principalmente a las fuerzas de compresión.

La sustancia orgánica córnea del ligamento, llamada **conquiolina**, en gran parte es de naturaleza proteica.

De acuerdo con su posición en el borde dorsal, los ligamentos resultan **externos** si son visibles cuando las valvas están cerradas, reconociéndose como **opistodéticos** cuando se hallan situados por detrás del umbón (Figura 14. 18 A), **anfidéticos**, si se extienden a ambos lados del mismo (Figura 14. 18 B), y **prosdéticos** si están limitados a la parte anterior al umbón (Figura 14. 18 C). Si el ligamento no es visible una vez cerradas las valvas, entonces constituye un ligamento **interno** llamado **resilio**. Según Newell y Boyd (1970), el ligamento es considerado «interno», si el resilio se halla enteramente debajo del eje charnelar. Este ligamento puede fijarse en una depresión triangular denominada **resilífero** (Figura 14. 18 D), situada entre la hilera de dientes posteriores y anteriores de algunas charnelas taxodontas (Nuculoidea) o isodontas (Plicatuloidea) o en un proceso interno, amplio, en forma de cuchara,

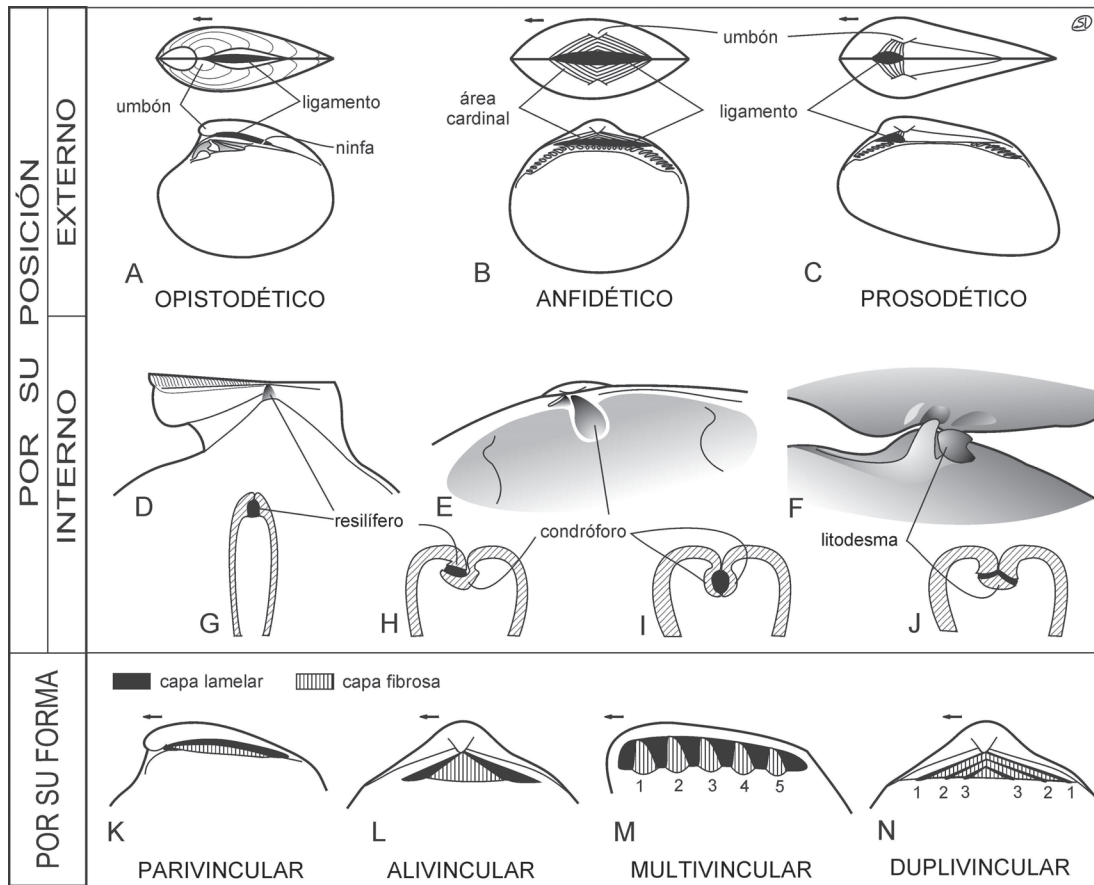


Figura 14. 18. Tipos de ligamento. A-J. según su posición: A. externo opistodético; B. externo anfidético; C. externo prosodético; D. interno con resilífero; E. interno con condróforo; F. interno con litodesma; G-J. cortes transversales de conchillas con ligamento interno, a la altura del ligamento, mostrando su relación con la conchilla; G. con resilífero en ambas valvas; H. con resilífero en una de las valvas y condróforo en la otra; I. con condróforo en ambas valvas; J. con litodesma. K-N. según su forma: K. parivincular; L. alivincular; M. multivincular; N. duplivincular.

proyectado ventralmente, común en los bivalvos desmodontos, llamado **condróforo** (Figura 14. 18 E, H, I). Éste puede estar presente en ambas valvas (*Laternula*, *Periploma*, Figura 14. 18 I) o en una sola (*Mya*, Figura 14. 18 H). A veces, el condróforo se encuentra reforzado por una lámina calcárea accesoria llamada **litodesma** (Poromyoidea y Pandoroidea) (Figura 14. 18 F, J).

Atendiendo a su forma, el ligamento puede ser alivincular, parivincular, multivincular y duplivincular. El **parivincular** tiene forma elongada, cilíndrica, es opistodético (Figura 14. 18 K), y muy común en bivalvos excavadores superficiales, por su efectividad. Representa el tipo de ligamento más primitivo, del cual han derivado todos los demás. En los Heterodonta es externo y se inserta sobre unas superficies calcáreas de las valvas denominadas **ninfas** (Figura 14. 12 B), las que se disponen a lo largo del borde dorsal, por encima de los dientes cardinales. En los Mytiloidea existe una variante,

conocida como **planivincular**, interno y sin ninfas. El ligamento **alivincular** (Figura 14. 18 L), de forma triangular, aplanada, con la capa lamelar simétrica, comúnmente anfidético, externo o interno, con la capa fibrosa inserta en el resilífero y la capa laminar extendiéndose a ambos lados, está muy distribuido en la subclase Pteriomorpha (ostras, limas, pectínidos). En el ligamento **multivincular** varias porciones de la capa fibrosa se insertan en resilíferos independientes, separados entre sí por la capa laminar, y situados en posición posterior a los umbones (Figura 14. 18 M). Este ligamento crece por adición de nuevas capas fibrosas en la parte posterior, y se encuentra, por ejemplo, en la familia Isognomonidae de los Pterioidea y en los Inoceramoidea. Por último, el ligamento **duplivincular** consiste en una alternancia de capas laminares angostas que se ubican en surcos y capas fibrosas anchas, generalmente dispuestas en forma de «V» invertida (Figura 14. 18 N). Suelen ser ligamen-

tos anfídéticos externos, aunque existen opistodéticos y prosodéticos, donde únicamente se desarrolla una de las ramas de la «V». Común en el orden Arcoida. En ciertos grupos de bivalvos, como algunos rudistas y pholadoideos, el ligamento ha desaparecido, y la función de abrir las valvas es cumplida mediante otro mecanismo.

SISTEMÁTICA

Los bivalvos tienen en la actualidad miles de especies y es un grupo excelentemente representado en el registro fósil. Sin embargo, la clasificación a niveles altos todavía se discute. Este es en parte el resultado de las líneas de investigación llevadas independientemente por zoólogos y paleontólogos. Los zoólogos utilizaron tradicionalmente estructuras de las partes blandas, como tipo de branquias, grado de fusión de los márgenes del manto, pie, tipo de estómago, desarrollo de los palpos labiales. Los paleontólogos utilizaron caracteres de la conchilla, como dentición, impresiones musculares, tipo de ligamento y siempre estuvieron más dispuestos a adaptarse a las clasificaciones zoológicas que los zoólogos a aceptar algu-

nas filogenias demostradas por el registro fósil. Esta tendencia se ha neutralizado con el desarrollo de simposios y reuniones conjuntas (Yonge y Thompson, 1978; Johnston y Haggart, 1998; Harper *et al.*, 2000). Grandes avances recientes han sido la utilización de la microestructura de la conchilla en la megaclasificación de los bivalvos, que ha demostrado poseer significado filogenético (Carter, 1990), y la aplicación de datos moleculares.

Durante casi todo el siglo XX la taxonomía de los bivalvos recibió poca atención y estuvo en parte «estancada». Muy pocos investigadores adhirieron a los métodos cladistas o a utilizar datos moleculares. En cambio, en los últimos 10 años ha habido una modificación importante en ese aspecto.

El primer análisis cladista aplicado a los bivalvos (y el primero para cualquier grupo de moluscos) fue el de Waller (1978). Sin embargo, varios autores posteriores expresaron que los bivalvos no poseen suficientes caracteres en su conchilla para hacer practicable un análisis de ese tipo, o que poseen demasiados convergentes. No obstante, nuevas características siguieron apareciendo, especialmente la microestructura de la conchilla. En los bivalvos actuales se han utilizado últimamente carac-

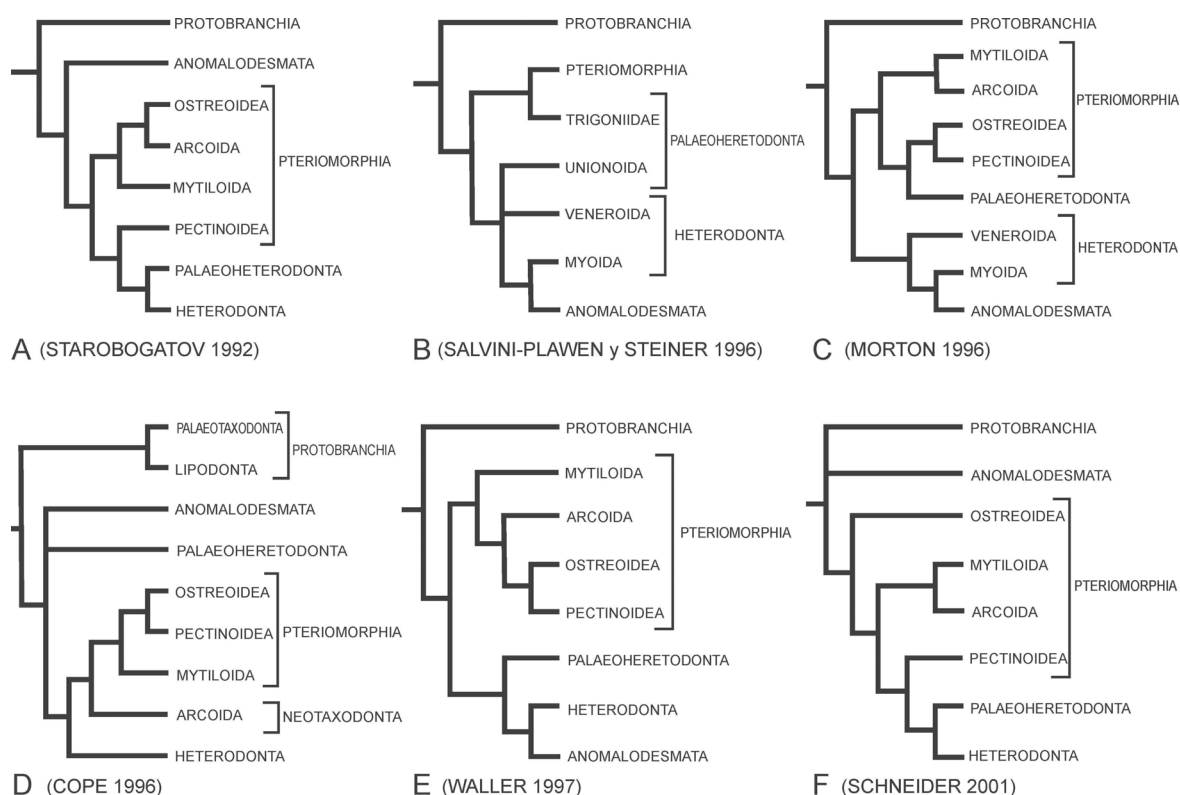


Figura 14. 19. Cladogramas propuestos por diversos autores para los principales grupos de bivalvos, basados en distintos juegos de caracteres anatómicos, paleontológicos y moleculares.

Cuadro 14. 3. Sistemática de la Clase Bivalvia (basada en Amler, 1999).

Subclase	Infraclasse	Superorden	Orden	Superfamilia
Protobranchia	Palaeotaxodonta		Nuculoida	Fordilloidea Nuculoidea Nuculanoidea Ctenodontoidea Nucinelloidea
			Solemyoida	Solemyoidea
	Lipodonta		Praecardioida	Praecardioida
		?		
Autobranchia	Pteriomorphia	Isofilibranchia	Mytiloida	Mytiloidea
		Prionodonta	Cyrtodontida	Cyrtodontoidea Falcatodontoidea
			Arcoidea	Cardiolaroidea Arcoidea Limopsoida
		Eupteriomorphia	Pterioidea	Ambonychioidea Pterioidea Inoceramoidea Pinnoidea
			Limoida	Limoidea
			Ostreoida	Ostreoidea Lamellodontoidea Dimyoidea Plicatuloidea
			Pectinoida	Pterinopectinoidea Aviculopectinoidea Pseudomonotoidea Monotoidea Halobioidea Pectinoidea Anomioidea
		Palaeoheterodonta	Actinodontoida	Cycloconchoidea Babinkoidea Glyptarchoidea
			Trigonoida	Trigonioidea
			Unionoida	Archonodontoidea Anthracosioidea Unionoidea
	Heteroconchia	Heterodonta	Myoidea	Myoidea Gastrochaenoidea Hiattelloidea Pholadoidea
			Hippuritoida	Megalodontoidea Hippuritoidea
			Veneroida	Chamoidea Lucinoidea Galeommatoida Chlamydoconchoidea Cyamioidea Carditoidea Crassatelloidea Cardioidea Tridacnoidea Mactroidea Solenoida Tellinoidea Dreissenoidea Arcticoidea Glossoidea Corbiculoidea Veneroidea
		Anomalodesmata	Pholadomyoidea	Pholadomyoidea Sinodoroidea Ceratomyoidea Pandoroidea Clavagelloidea
			Septibranchia	Verticordioidea Poromyoidea Cuspidarioidea
			Modiomorphoidea	Modiomorphoidea
		?		Praelamelodontoidea

teres moleculares y otros nuevos, como la morfología del esperma.

Entre los aportes filogenéticos elaborados en los últimos años, se pueden citar los de Cox (1960), Cox *et al.* (1969-1971), Pojeta (1971, 1978), Purchon (1987), Waller (1978, 1998), Cope (1997, 2000) y Carter *et al.* (2000).

El análisis molecular está todavía poco desarrollado. Los estudios realizados hasta ahora sugieren que los bivalvos son un grupo polifilético, aunque la mayoría de los autores coincide en la probabilidad de que esto se revierta con mejores muestreos.

No hay consenso acerca de cuál es el grupo hermano de los bivalvos, Waller (1998) utilizó los Rostroconchia. Las apomorfías de la clase según este autor son las siguientes:

- Dos valvas calcáreas durante toda la ontogenia que forman la conchilla externa.
- Ligamento que conecta dorsalmente las valvas.
- Músculos aductores que cierran las valvas (el posterior siempre ubicado por debajo del recto).
- Sin rádula, odontóforo ni mandíbulas u órganos bucales asociados.
- Glándula bisal o su precursor.
- Cilios laterofrontales en las branquias.
- Riñones en forma de U.

Las últimas propuestas de clasificación tratan de diferenciar entre caracteres apomórficos y plesiomórficos, pero muchos aspectos todavía se discuten (Waller, 1978, 1998; Morton, 1996; Cope, 1995, 1997; Schneider, 2001; Figura 14. 19). En este capítulo se utiliza un resumen de la clasificación compilada por Amler (1999), basada mayormente en las ideas de Waller (1998) (Cuadro 14. 3). En la misma se reconocen unas 70 superfamilias (que es la categoría más útil en el grupo). Por encima del nivel de superfamilia la clasificación está en debate y las subclases tendrían una unidad evolutiva, pero son difíciles de caracterizar morfológicamente. En cambio,

habría consenso en una dicotomía fundamental entre Protobranchia y Autobranchia.

CLASE BIVALVIA

SUBCLASE PROTOBRANCHIA

Bivalvos marinos con protobranquias y conchilla nacarada interiormente.

INFRACLASE PALAEOTAXODONTA

Bivalvos con el pie bifurcado, palpos labiales en proboscis, protobranquias; larvas de tipo especial y estilo cristalino reemplazado por un cono rotatorio de sedimento mezclado con mucus. Adultos sin biso. Conchilla equivalva, exclusivamente aragonítica, de microestructura variable pero generalmente, con capa interna nacarada. La mayoría con dentición taxodonta, aunque los hay adontos o actinodontos, isomiarios, con ligamento opistodético o alivincular interno. Marinos e infaunales, en su mayor parte detritívoros. Cámbrico Temprano-Holoceno (Figura 14. 20).

Son considerados los bivalvos más primitivos y los géneros *Pojetaia* y *Fordilla* del Cámbrico Temprano, habrían sido paleotaxodontos. En la actualidad, *Nucula* es un representante de los Nuculoida, de distribución cosmopolita que, aparentemente, diferiría muy poco de sus progenitores ordovícicos.

INFRACLASE LIPODONTA

Bivalvos marinos, adontos y con perióstraco grueso extendido por fuera de las capas calcáreas de la conchilla. Algunas especies vivientes son infaunales detritívoras, y presentan adaptaciones especiales para vivir en ambientes anóxicos. Ordovícico Temprano-Holoceno.

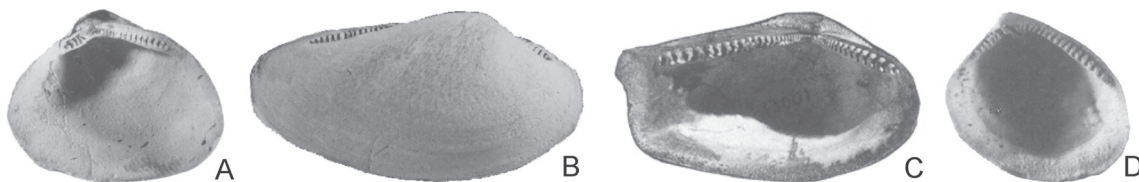


Figura 14. 20. Ejemplos argentinos de la Infraclass Palaeotaxodonta. A. *Malimania triangularis*, Carbonífero, San Juan, IPI 266, X 1,5; B. *Palaeoneilo patagonidica*, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 6251, X 2; C. *Neilo ortmanni*, Oligoceno, Santa Cruz, CPBA 13001, X 1,4; D. *Nucula oblicua*, Holoceno, Buenos Aires, MLP 25969, X 4 (A. de González, 1994; B. fotografía S. Damborenea; C. de del Río, 2004; D. de Aguirre, 1993).

Esta subclase fue propuesta por Cope (1995) para los Solemyoidea, con protobranquias y capa externa prismato-nacarada e interna homogénea. Otros autores (Waller, 1998), incluyen este grupo en los Palaeotaxodonta, o en una subclase aparte (Cryptodonta), junto con los Praecardioida (Johnston y Collom, 1998). Contienen pocos géneros, siendo *Solemya* el más conocido.

**SUBCLASE AUTOBRANCHIA
(= AUTOLAMELLIBRANCHIA
= AUTOLAMELLIBRANCHIATA)**

Comprende a todos los miembros de la clase Bivalvia, excepto los Protobranchia. En general, poseen lamelibranquias o algunas de sus modificaciones.

INFRACLASE PTERIOMORPHIA

No pueden ser definidos sintéticamente. Varias superfamilias muestran tendencias convergentes o paralelas en muchos caracteres, y el rango de variabilidad morfológica es muy grande. Los márgenes del manto no están fusionados; el pie es reducido o ausente; branquias filibranquias o eulamelibranquias. El recto posee una sección aplanada, lo que produce *pellets* fecales con forma de cinta, muy característicos.

El ligamento de los adultos es discontinuo con respecto al resilio larval, y el opistodético original es reemplazado por sistemas alivinculares, duplivinculares o multivinculares. Anisomiaris o monomiaris, la mayoría con la parte anterior de la conchilla reducida, siendo común la presencia de biso en los adultos. Dentición muy variable: actinodonta, taxodonta, adonta. Conchilla aragonítica o calcítica, de microestructura variable.

La mayoría son marinos, aunque también hay formas de ambientes salobres o aguas dulces. Tienen una amplísima gama de hábitos de vida y todos son suspensívoros. Ordovícico Temprano-Holoceno (Figura 14. 21).

SUPERORDEN ISOFILIBRANCHIA

Grupo de bivalvos creado para incluir al orden Mytiloida, o mytiloideos, como los mejillones, que algunos autores consideran una subclase aparte. Son formas equivalvas, inequilaterales, con los umbones próximos a la extremidad anterior; interior comúnmente nacarado; biso generalmente presente, hetero-

miarios. Marinos, salobres o de agua dulce. Devónico-Holoceno. Géneros típicos son *Mytilus*, *Brachidontes*, *Modiolus* (Figura 14. 21 E) del Ordovícico Temprano-Holoceno.

SUPERORDEN PRIONODONTA

Grupo de bivalvos filibranquios que incluye a los órdenes Cyrtodontida y Arcoida. Ordovícico-Holoceno.

Los Cyrtodontida son bivalvos paleozoicos (Ordovícico-Devónico) con conchilla ovoidea y charnela con dientes anteriores y posteriores separados por una zona edentada.

Los Arcoida (Ordovícico-Holoceno) contienen a formas sedentarias isomiaris, equivalvas, con área cardinal circular hasta trapezoidal, muchas con ornamentación radial. Charnela taxodonta. Con numerosos géneros principalmente a partir del Mesozoico y hasta la actualidad, entre los que se pueden mencionar: *Arca*, *Barbatia*, *Cucullaea*, *Glycymeris*, *Glycymerita* (Figura 14. 21 N), *Limopsis*.

Cope (1995) introdujo la subclase Neotaxodonta con las superfamilias Arcoidea y Limopsoidea, ambas constituyendo al orden Arcoida, caracterizado por su dentición continua debajo del umbón.

SUPERORDEN EUPTERIOMORPHIA

Se incluye en esta categoría a una gran variedad de bivalvos, en su casi totalidad marinos, reunidos en los órdenes Pterioidea, Limoida, Ostreoida, Pectinoida.

Los Pterioidea (Ordovícico-Holoceno) tienen conchilla generalmente inequivalva y pleurotética, inequilateral, heteromiaris o monomiaris (Figura 14. 21 G); ligamento opistodético o anfídético, alivincular, multivincular o duplivincular y microestructura nacarada, laminar cruzada o foliada.

Los Ambonychoidea (Ordovícico-Jurásico), con conchilla muy inequilateral (Figura 14. 21 A), incluyen géneros marinos, como *Myalina* y *Eurydesma*, y otros salobres, como *Naiadites*.

Entre los Pterioidea (Ordovícico-Holoceno), el género *Pteria* (Triásico-Holoceno) posee aurículas muy desarrolladas.

Los Inoceramoidea (Pérmico-Cretácico) incluyen a una gran variedad de géneros, especialmente mesozoicos, tipificados por *Inoceramus* y *Retroceramus* (Figura 14. 21 K), con conchilla ovalado-alargada y ornamentación concéntrica y/o radial; mientras que los Pinnoidea (Carbonífero-Holoceno) se caracterizan por la con-

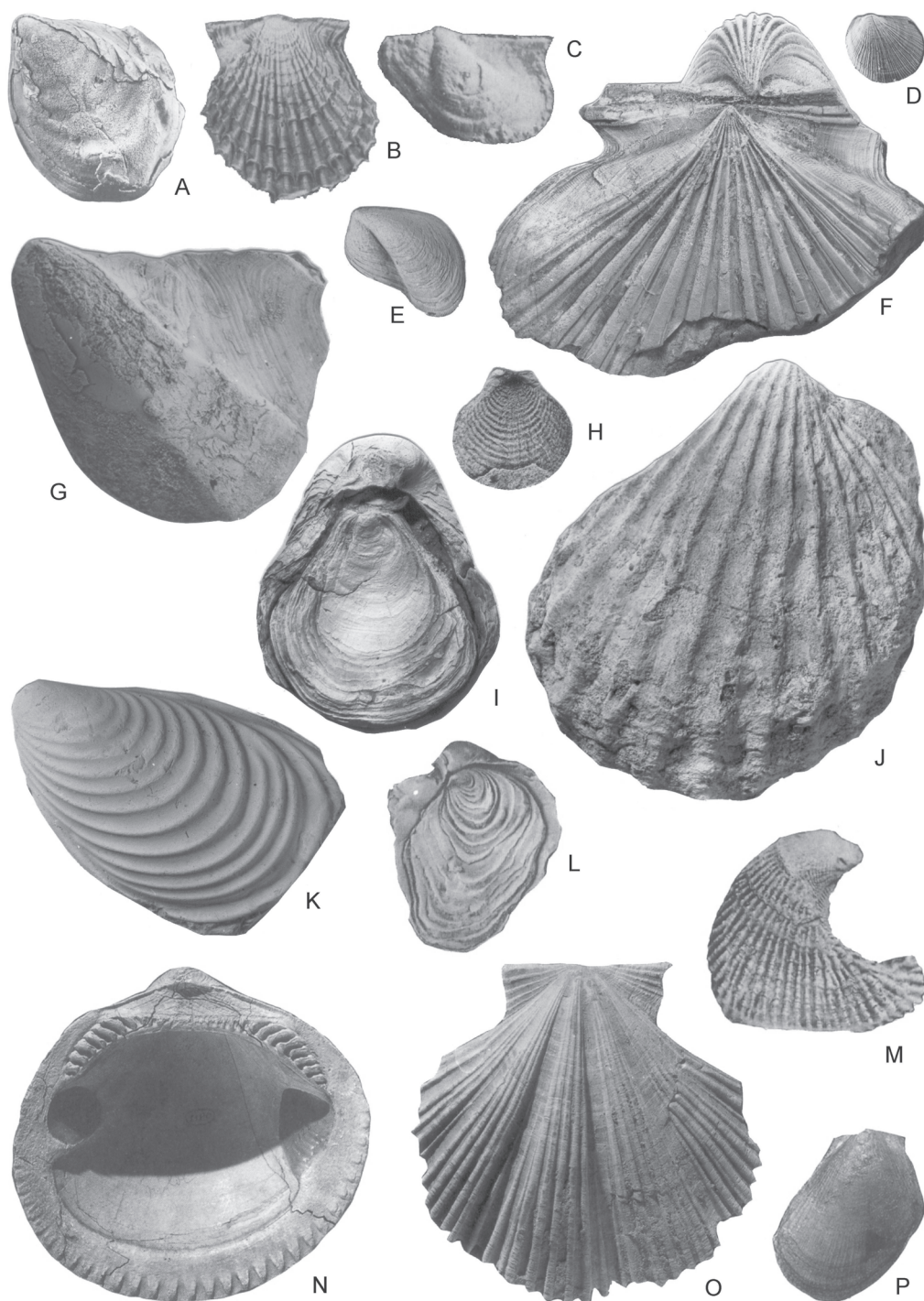


Figura 14. 21. Ejemplos argentinos de la Infraclase Pteriomorpha. A. *Posidoniella malimanensis*, Carbonífero, San Juan, IPI 118, X 1; B. *Acanthopecten jaguelensis*, Carbonífero, La Rioja, IPI 1891, X 1; C. *Leiopteria veladerensis*, Carbonífero, La Rioja, IPI 1890, X 3; D. *Otapiria neuquensis*, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 16480, X 1; E. *Modiolus gerthi*, Jurásico Temprano, Mendoza, MLP 19702, X 1; F. *Weyla bodenbenderi*, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 16543, X 0,75; G. *Gervillaria pallas*, Jurásico Temprano, Chubut, DNGM 8646, X 1; H. *Posidonotis cancellata*, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 15761, X 2; I. *Gryphaea cf. impressimarginata*, Jurásico Tardío, Mendoza, MLP 24322, X 1; J. *Ctenostreon neuquense*, Jurásico Medio, Neuquén, BS SA 1001/183, X 0,75; K. *Retroceramus patagonicus*, Jurásico Medio, Neuquén, MLP 23388, X 1; L. *Gryphaeostrea callophyla*, Daniano, GHUNLPam 1267, X 0,8; M. *Cubitostrea ameghinoi*, Daniano, GHUNLPam 1363, X 1; N. *Glycymerita cuevensis*, Mioceno, Santa Cruz, MACN-pi 122, X 0,75; O. *Reticulochlamys proxima*, Mioceno, Santa Cruz, CPBA 16823, X 0,75; P. *Lima (Limaria) patagonica*, Mioceno, Santa Cruz, MACN-pi 230, X 2. (A. de González, 1994; B-C. de González, 1997; D-K. fotografías S. Damborenea; L-M. de Casadio, 1998; N-P. de del Río, 2004).

chilla triangular o en forma de cuña, umbón cerca del extremo anterior y hiancia posterior. Géneros cenozoicos comunes son *Pinna* y *Atrina*.

El orden Limoida (Carbonífero-Holoceno) incluye formas típicamente con dos aurículas, la anterior a veces reducida o ausente, y la posterior poco diferenciada del resto de la conchilla; ligamento interno triangular, charnela edentada o taxodonta débil, monomiarios; algunos son nadadores. Ejemplos: *Lima* (Figura 14. 21 P), *Ctenostreon* (Figura 14. 21 J).

El orden Ostreoida (Triásico-Holoceno) contiene bivalvos como *Ostrea*, *Gryphaea* (Figura 14. 21 I) y *Exogyra*, muy comunes en el Mesozoico y Cenozoico. El adulto generalmente se halla cementado al sustrato por la valva izquierda, por lo que carece de pie y biso, y la línea paleal es entera; son inequivalvos, edentados, con el área ligamentaria dividida en tres partes por un resilífero medio.

Los Pectinoida (Ordovícico-Holoceno) constituyen un orden muy bien representado a partir del Paleozoico Tardío hasta la actualidad. La conchilla generalmente es orbicular, subequilateral, con expansiones auriculiformes; descansan sobre el sustrato apoyados sobre la valva derecha. Monomiarios, con seno bisal debajo de la aurícula anterior derecha en la mayoría, por lo menos en los juveniles; el adulto puede llevar vida libre o cementado. Escultura comúnmente radial, a veces también concéntrica o lisos. Géneros frecuentemente mencionados en la literatura sudamericana son: *Aviculopecten*, *Claraia*, *Deltopecten*, *Pseudomonotis*, *Posidonia*, *Bositra*, *Oxytoma*, *Entolium*, *Amusium*, *Chlamys* (Figura 14. 16 A), *Hinnites*, *Pecten*, *Weyla* (Figura 14. 21 F), *Reticulochlamys* (Figura 14. 21 O), *Neithea*, *Monotis*, *Plicatula* y *Spondylus*.

INFRACLASE HETEROCONCHIA

Se caracterizan por la presencia de ninfas. Muchos poseen los márgenes del manto fusionados y sifones; la mayoría eulamelibranquios. Conchilla muy variable, generalmente aragonítica, inequilateral, con umbones mayormente prosógiros no terminales. Dentición bien desarrollada en muchos, actinodonta o heterodonta, con ligamento generalmente externo opistodético.

La mayoría son marinos excavadores en sustratos blandos, aunque también los hay de aguas dulces o salobres.

En el Paleozoico fueron elementos menores en las faunas de bivalvos, pero en el Mesozoico

experimentaron una gran radiación y actualmente son los más diversificados. Cámbrico-Holoceno (Figura 14. 22).

SUPERORDEN PALAEOHETERODONTA

Conchilla equivalva con microestructura prismático-nacarada; ligamento anfidético u opistodético, externo y paravincular. Charnela con pocos dientes más o menos radiales y divergentes desde la región umbonal, en algunos géneros estriados transversalmente, a veces también puede haber dientes laterales, pero no se hallan separados de los cardinales como en los Heterodonta. Algunos autores (Newell, 1965; Cope, 1995) los consideran con rango de subclase. Cámbrico-Holoceno.

Durante el Paleozoico existieron formas primitivas correspondientes a los órdenes Actinodontoida y Modiomorphoida; en el Mesozoico predominaron los Trigonoida, mientras los Unionoida lo hicieron en el Cenozoico.

El orden Trigonoida (Devónico-Holoceno) incluye formas marinas con la conchilla equivalva, trigonal, ovalado-romboidal y posteriormente truncada o subtruncada; generalmente la superficie se halla recorrida por costillas radiales que divergen desde el umbón y/o pliegues comarginales, aunque algunas pueden ser casi lisas; ligamento externo opistodético, aductores pequeños; valva izquierda con un diente charnelar fuerte medio y dos dientes en la derecha; superficie estriada transversalmente.

Este orden fue muy numeroso y diversificado desde el Triásico al Cretácico Tardío, cuando casi se extinguió, sobreviviendo escasas especies en la actualidad. En las cuencas australes mesozoicas adquirieron gran desarrollo y estuvieron representados por numerosos géneros y subgéneros, algunos de ellos endémicos (Figura 14. 22 D-E). Entre los géneros presentes se hallan: *Anditrigonia*, *Pterotrigonia*, *Steinmanella*, *Trigonia*, *Frenguelliella*, *Myophorella* (Figura 14. 16 C) y *Scaphorella* (Figura 14. 22 E).

El orden Unionoida (Triásico-Holoceno) reúne a conchillas de agua dulce, isomiarias, nacaradas, con umbones ornamentados y charnela con dentición, cuando presente, constituida por prominentes dientes cardinales debajo de los umbones, y largas láminas detrás de los mismos, que no serían homólogas de los dientes laterales de los Heterodonta. En la fauna de bivalvos dulceacuícolas sudamericanos, el género más conocido es *Diplodon*.

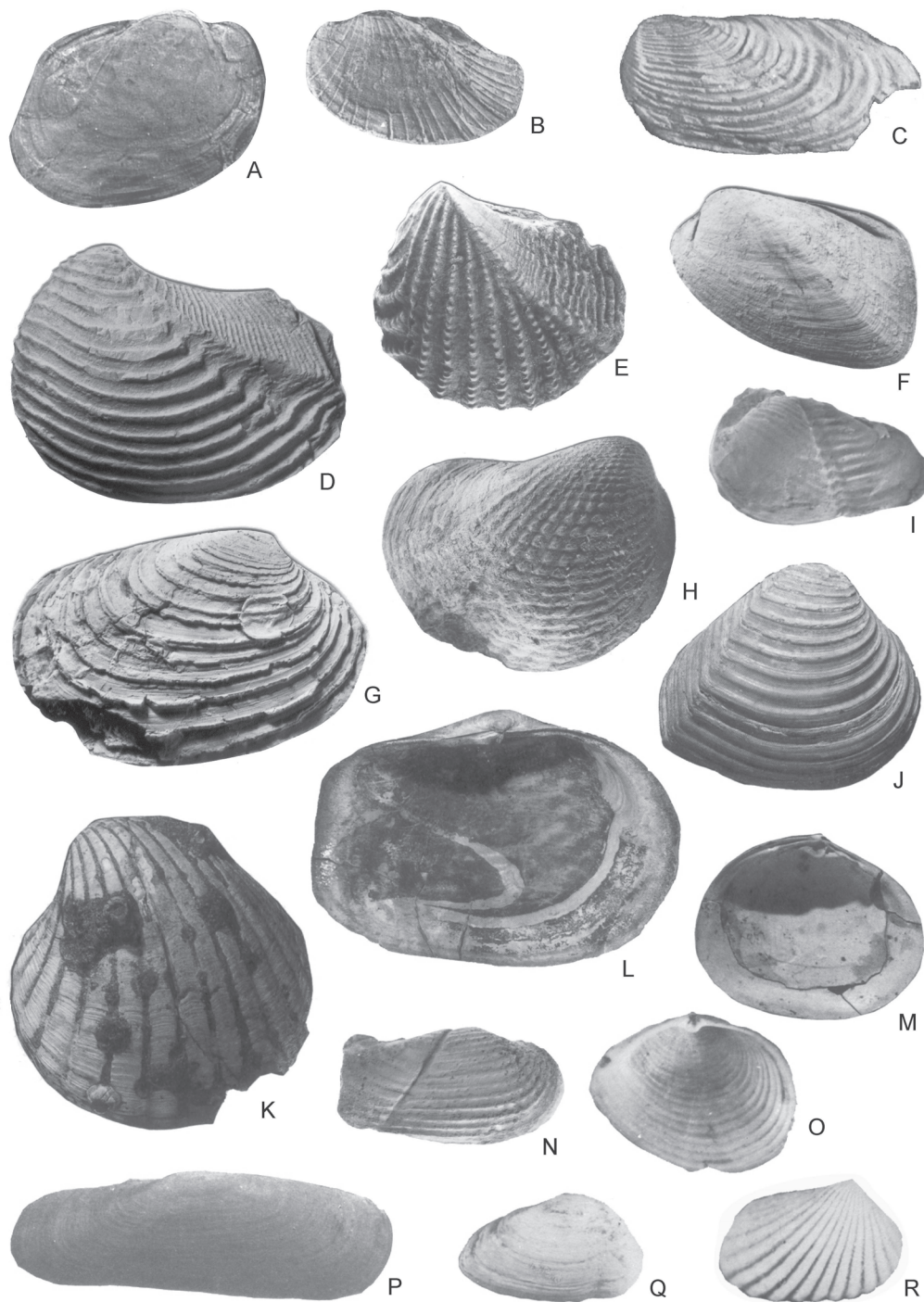


Figura 14. 22. Ejemplos argentinos de la Subclase Heteroconchia. A. *Zaplaella capillaensis*, Ordovícico Tardío, Salta, CEGH-UNC 20940, X 1; B. *Ucumaris conradoi*, Ordovícico Temprano, Jujuy, CEGH-UNC 20554, X 3; C. *Wilkingia riojana*, Carbonífero Tardío, La Rioja, IPI 1894, X 1,3; D. *Frenguelliella inexpectata*, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 13008, X 1; E. *Scaphorella leanzai*, Jurásico Medio, Neuquén, MLP 6305, X 1; F. *Kalentera riccardii*, Jurásico Temprano, Mendoza, MLP 24294, X 1; G. *Cardinia andium* y *Atreta* sp. como epizoo, Jurásico Temprano, Neuquén, MLP 24316, X 1; H. *Pholadomya* cf. *decorata*, Jurásico Temprano, Mendoza, DNGM 6932, X 1; I. *Pholadidea frenguelli*, Eoceno, Santa Cruz, MLP 22849, X 3; J. *Crassatella patagonica*, Mioceno, Santa Cruz, EASPU 352, X 2; K. *Venericor abasolensis*, Mioceno, Santa Cruz, CPBA 11041, X 0,5; L. *Panopea sierrana*, Oligoceno, Santa Cruz, CPBA 13009, X 0,6; M. *Mactra garreti*, Mioceno, Santa Cruz, EASPU 466, X 2; N. *Clavipholas? pholadoides*, Eoceno, Santa Cruz, MLP 22563, X 1,5; O. *Raeta plicatella*, Holoceno, Buenos Aires, ZI 4504, X 0,5; P. *Tagelus plebeius*, Holoceno, Buenos Aires, MLP 25943, X 1; Q. *Erodona mactroides*, Holoceno, Buenos Aires, MLP 25945, X 0,5; R. *Carditamera guppyi*, Holoceno, Buenos Aires, MLP 25968, X5 (A. de Sánchez *et al.*, 2003; B. de Sánchez y Vaccari, 2003; C. de González, 1997; D-H. fotografías S. Damborenea; I, N. de Griffin, 1991; J-M. de del Río, 2004; O-R. de Aguirre, 1993).

SUPERORDEN HETERODONTA

Bivalvos eulamelibranquios, marinos, con sifones bien desarrollados, lúnula y escudete a veces presentes; ligamento opistodético y charnela con dientes diferenciados en cardinales y laterales; microestructura laminar cruzada, compleja o prismática, nunca nacarada. Ordovícico-Holoceno.

Comprende a los órdenes Myoida, Hippuritoida y Veneroida.

Los Myoida (Carbonífero-Holoceno) son formas excavadoras o perforantes, con conchilla delgada, sifones bien desarrollados, edentados o con un diente cardinal en cada valva, sin lúnula ni escudete o poco desarrollados. Algunos géneros (*Mya*, *Corbula*, *Erodona*, Figura 14. 22 Q) poseen ligamento interno; las folas (Pholadoidea) están muy especializadas para perforar estratos u otros materiales (Figura 14. 22 I, N). Si bien son en su mayoría marinos, los hay de ambientes salobres o de aguas dulces. Géneros muy conocidos son *Teredo*, *Xylophaga* y *Martesia*, comúnmente hallados sobre maderas.

Los Hiatelloidea, como el género *Panopea*, son anidadores o cavadores, por lo que su conchilla posee por lo menos un hiancia posterior y sifones muy bien desarrollados, además de un fuerte pie (Figura 14. 22 L).

El orden Hippuritoida (Silúrico-Cretácico Tardío) reúne a bivalvos heterodontos aberrantes, con conchilla gruesa y pocos dientes gruesos. Viven principalmente fijos y son fuertemente inequivalvos, cosmopolitas, aunque de bajas latitudes y dominantes en ambientes de arrecifes. Incluyen a las superfamilias Megalodontoida e Hippuritoida.

Los Megalodontoida (Silúrico-Cretácico Temprano) son formas de tamaño mediano a grande, de valvas gruesas, umbones prosógiros, superficie lisa, ninfas gruesas, ligamento externo opistodético; poseen dientes cardinales y a veces, laterales, impresión aductora anterior profunda. Un género característico es *Megalodon*.

Los Hippuritoida (Jurásico Tardío-Cretácico Tardío) son generalmente conocidos como **rudistas**. Solitarios o gregarios, vivían fijos al sustrato por una de sus valvas, fuertemente inequivalvas; generalmente, la valva fija era la mayor y tenía forma cónica o enroscada, mientras que la libre era más pequeña y operculiforme. Contribuyeron a la formación de arrecifes en zonas tropicales.

El orden Veneroida (Ordovícico-Holoceno) es el más numeroso y diversificado de los Heterodonta. Son bivalvos generalmente inequivalvos, isomarios, con dientes cardinales

y laterales bien diferenciados, aunque los laterales pueden estar reducidos o faltar. En su mayoría son formas activas, raramente sedentarias, cavadoras o sésiles.

Los Chamoidea (?Cretácico Tardío, Paleoceno-Holoceno) viven cementados al sustrato, por lo menos temporalmente, poseen dientes cardinales fuertes y laterales débiles; la escultura está bien desarrollada y es concéntrica o radial, a veces con fuertes espinas. Un género típico es *Chama*.

Los Lucinoidea (Silúrico-Reciente) pueden vivir simbióticamente con bacterias oxidadoras del azufre, y carecen de sifón inhalante.

La sistemática de este orden de bivalvos comprende a numerosas familias y subfamilias con muchos géneros de gran distribución geográfica durante el Mesozoico y Cenozoico. Entre los géneros más mencionados en la literatura se hallan: *Lucina*, *Cardita*, *Venericardia*, *Astarte*, *Eriphyla* (Figura 14. 16 B), *Crassatella*, *Cardinia* (Figura 14. 22 G), *Cardium*, *Tridacna*, *Macra* (Figura 14. 22 M), *Solen*, *Tellina*, *Macoma*, *Ptychomya*, *Corbicula*, *Venus*, *Pitar*, *Dosinia* y *Chione*.

SUPERORDEN ANOMALODESMATA

Incluyen a algunos de los bivalvos más raros y muchos autores los separan como una subclase aparte. Son organismos marinos con conchilla aragonítica, internamente nacarada y externamente prismática, frecuentemente con hancias pedales y sifonales. Charnela adonta, ligamento reducido o ausente, isomarios. Ordovícico Temprano-Holoceno.

El orden Pholadomyoida (Ordovícico-Holoceno) incluye a formas frecuentemente excavadoras y algunos viven en el interior de tubos calcáreos. Están bien representados a partir del Paleozoico, pero experimentaron una importante diversificación durante el Mesozoico y Cenozoico, cuando aparecieron géneros como *Cercomya*, *Thracia*, *Pleuromya* y *Pholadomya* (Figura 14. 22 H).

El orden Septibranchia (Triásico-Holoceno) comprende a formas carnívoras cuya cavidad branquial se halla dividida en dos cámaras por una partición muscular transversal. Ejemplos son *Verticordia*, *Poromya* y *Cuspidaria*.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los Bivalvia son moluscos esencialmente acuáticos, en su mayoría marinos, que habitan con preferencia la región bentónica sublitoral, aunque también se los encuentra hasta las pro-

fundidades abisales. La salinidad y la temperatura se cuentan entre los factores que más influyen en su distribución.

Tienen gran valor en los análisis paleoambientales debido a su estrecha relación con el tipo de sustrato, la buena presencia en el registro fósil desde el Cámbrico, su gran diversidad y abundancia en variados paleoambientes, y excelente representación en los medios acuáticos actuales.

Estos moluscos viven en un amplio rango de temperaturas del agua; en general el tamaño y espesor de la conchilla decrecen al disminuir la temperatura. Son más comunes en aguas bien oxigenadas, aunque algunas especies oportunistas o con adaptaciones especiales pueden vivir en ambientes pobres en oxígeno hasta completamente anóxicos. Es amplio también el rango de salinidad que soportan, desde aguas dulces continentales hasta mares hipersalinos, pero son mucho más diversos en condiciones de salinidad marina normal.

La salinidad y la temperatura tienen poca influencia sobre los hábitos de vida, en cambio la depredación condiciona notablemente algunos aspectos generales de la morfología funcional de los bivalvos, como la secreción del biso o la excavación, aunque se conoce menos su influencia en el desarrollo de variantes morfológicas específicas para protegerse de depredadores (cementación, espinas sifonales). Los factores más importantes que afectan el modo de vida de los bivalvos son la disponibilidad de alimento, el tipo de sustrato y el movimiento del agua. La morfología funcional de las valvas está muy relacionada con el carácter del sustrato. En cuanto a la turbulencia del agua, puede decirse que en general prefieren ambientes con movimiento del agua moderado; en condiciones turbulentas predominan los cementantes, nidificadores, perforantes y excavadores rápidos.

El estudio de la diversidad morfológica de los bivalvos en relación a distintas estrategias de

Cuadro 14. 4. Grupos ecomórficos principales y sus rasgos morfológicos asociados.

FORMA DE VIDA			Seno o hiancia bisal	Músculos aductores	Línea paleal	Hiancia		Forma de las valvas	Tipo de ligamento	Ornamen- tación	Características especiales	Ejemplos
						sifonal	pedal					
Bisados	Epibisados	Comisura vertical	SI	heteromiaris	sin seno	NO	NO	equivalvas subtriangulares	variado	variada	parte anterior reducida, aplanamiento ventral	<i>Mytilus</i> <i>Isognomon Lima</i>
		Comisura horizontal	SI	monomiaris	ausente	NO	NO	inequivalvas aplanadas	variado	variada	pectinidos con aurículas desiguales, ctenolio, ángulo umbonal < 90°	<i>Chlamys Anomia</i> <i>Pododesmus</i>
	Endobisados		SI	heteromiaris	sin seno	NO	NO	equivalvas	variado	variada		<i>Modiolus Pinna</i>
Cementantes			NO	monomiaris (dimiaris)	ausente	NO	NO	inequivalvas gruesas	variado	a veces espinas	área de cementación, xenomorfismo, comisura en zig-zag	<i>Ostrea Spondylus rudistas</i>
Apoyados			NO	monomiaris	ausente	NO	NO	inequivalvas inferior más gruesa	variado	variada	plano-convexos, estructuras estabilizadoras	<i>Pecten</i> <i>Weyla</i> <i>Gryphaea</i>
Nadadores			NO	monomiaris	ausente	NO	NO	subequivalvas equilaterales	interno	escasa	hiancias laterales, aurículas subiguales, ángulo umbonal 90°	<i>Amussium Lima</i> <i>Entolium</i>
Excavadores	Superficiales		NO	isomiaris	sin (o con) seno	NO	NO	equivalvas gruesas	opistodético	variada	posteriormente truncados, con lúnula	<i>Glycymeris</i> <i>Trigonia Cardium</i>
	Profundos		NO	isomiaris	con seno	SI	NO	equivalvas delgadas	interno	lisos	dentición reducida o ausente	<i>Pholadomya Ensis</i> <i>Lucina</i>
Perforantes	Químicos		NO	isomiaris	sin seno	NO	NO	equivalvas subcilíndricas	variado	lisos	perióstraco grueso	<i>Lithophaga</i> <i>Botula</i>
	Mecánicos		NO	tres aductores	con seno	SI	SI	equivalvas delgadas	puede faltar	espinas	placas accesorias, conchilla reducida	<i>Teredo Xylophaga</i> <i>Pholas</i>
Nidificadores			a veces	variado	sin seno	NO	NO	irregular	variado	variada	adaptación de la forma al espacio disponible	<i>Tridacna</i> <i>Arca</i>
Tubícolas			NO	NO	NO	NO	NO	muy reducidas	NO	NO	cripta tubiforme	<i>Clavagella</i>

modo de vida ha demostrado que existen morfologías adaptativas recurrentes (Stanley, 1970), tipificadas cada una por conjuntos de caracteres específicos.

Muchos bivalvos (especialmente los infaunales) viven con su comisura orientada en posición perpendicular a la interfase entre el sustrato y el agua, pero existen algunos (comunes entre los epifaunales, aunque también los hay infaunales) que lo hacen con una de las valvas contra el sustrato o de manera que la comisura queda aproximadamente paralela u oblicua a la interfase. Estos últimos bivalvos se denominan **pleurotéticos**, y se reconocen por ser inequivalvos en algún grado (valvas derecha e izquierda con convexidad, espesor, ornamentación o aun coloración diferentes), pueden poseer valvas torsionadas, cuya comisura no se halla en un plano y, en el caso de los pleurotéticos epifaunales, son casi siempre monomiarrios (Figura 14. 23). Los pleurotéticos incluyen a todos los bivalvos cementantes, la mayoría de los apoyados, muchos bisados y algunos excavadores.

Sin embargo, estos hábitos no son ejercidos con exclusividad, presentándose frecuentes

combinaciones de los mismos. Algunas especies excavadoras (especialmente árcidos) emplean un débil biso para aumentar la estabilidad en los estratos blandos. Otras especies que viven fijas por el biso, pertenecientes a los géneros *Isognomun* y *Barbatia*, habitan introducidas a la manera de una cuña entre colonias de corales o rocas, igual que algunas especies nidificadoras libres. Muchas formas nadadoras, como los pectínidos, pasan buena parte de su existencia apoyadas en el fondo o fijas por el biso. *Petricola pholadiformis* normalmente vive como un excavador en sedimentos blandos o perforador en sustratos duros. En el canal de Beagle, *Hiatella solida* se fija por el biso a los sustratos rocosos y al cachiyuyo, en latitudes menores es perforadora en arenas duras o incrustante de bivalvos y gastrópodos, y en Brasil vive fija sobre rocas, estrellas de mar y briozoos o entre tubos de poliquetos (Gordillo, 1995).

Estas variaciones en hábito pueden producirse a lo largo de la ontogenia, como se deduce a veces de cambios morfológicos registrados en la conchilla.

La diversidad de formas que presentan las conchillas se correlaciona con la diversidad de

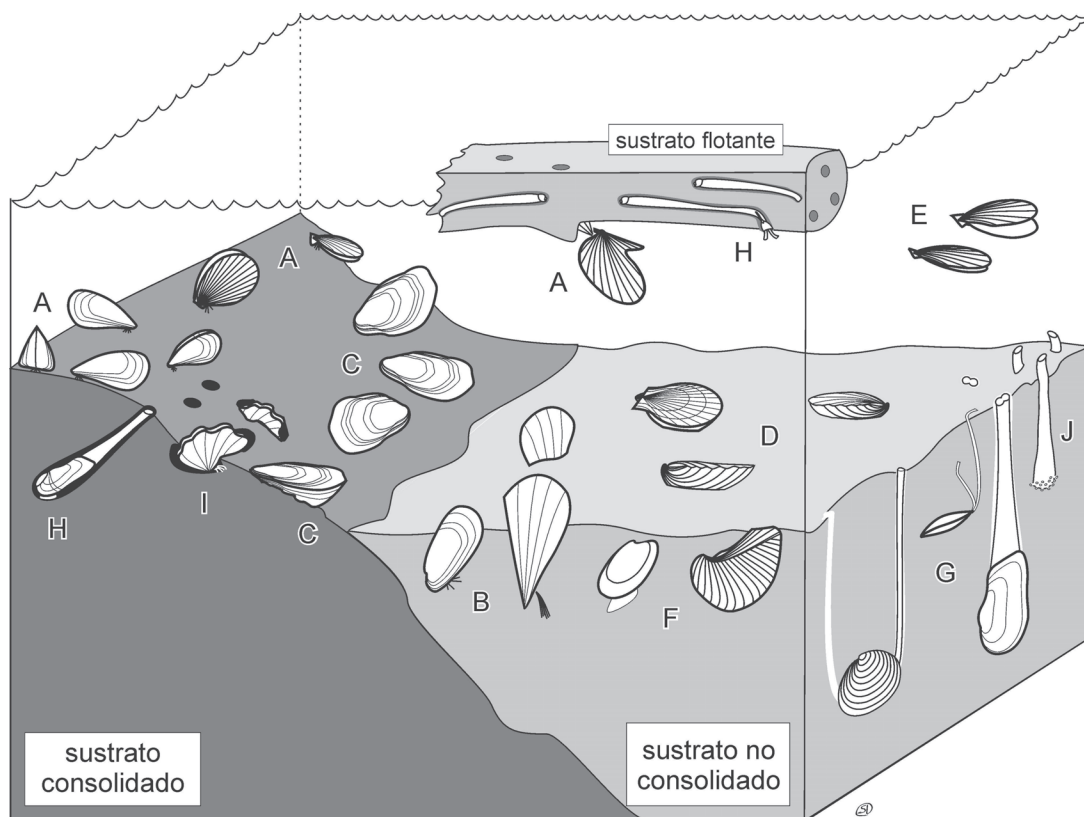


Figura 14. 23. Bloque diagrama de un ambiente litoral marino con distintos tipos de sustratos mostrando los grupos ecomórficos principales de los bivalvos. Los distintos bivalvos no se han dibujado a escala. A. epibisados; B. endobisados; C. cementantes; D. apoyados; E. nadadores; F. excavadores superficiales; G. excavadores profundos; H. perforantes; I. nidificadores; J. tubícolas.

hábitats ocupados y la variedad de modos de vida adoptados, y así grupos de bivalvos poco relacionados filogenéticamente pueden desarrollar conchillas con caracteres similares.

A continuación se tratarán los principales grupos ecomórficos reconocidos, con sus características principales, las cuales se hallan sintetizadas en el Cuadro 14. 4 y graficadas en la Figura 14. 23.

BISADOS

Esta categoría incluye bivalvos que se fijan al sustrato por el biso, especialmente aquéllos que mantienen esta forma de fijación durante toda su vida (Figura 14. 24). Una primera distinción debe hacerse entre los que poseen un biso que se fija sobre el sustrato (epifaunales), por eso llamados **epibisados**, de aquéllos en los cuales el biso se fija dentro del sustrato (semiinfaunales o infaunales), denominados **endobisados**.

Entre los primeros, se halla un grupo variado de bivalvos que penden libremente por el biso de sustratos elevados y firmes (algas, ramas

de corales, etc.) y así poseen una relativa alta capacidad de orientación según las corrientes, pudiendo llegar a ser pseudoplanctónicos (Figura 14. 24 A). Estos bivalvos poseen formas hidrodinámicas, muchos son altamente prosclinos con gran desarrollo de la aurícula posterior (que permite alejar de la conchilla la corriente exhalante), tienen valvas delgadas y lateralmente achatadas.

Otros epibisados, en cambio, viven fuertemente adheridos al sustrato por el biso. Podemos aquí distinguir aquéllos que mantienen su comisura perpendicular al sustrato (varios Mytiloidea, Limoidea, por ejemplo, Figura 14. 24 D), de los pleurotéticos (muchos Pectinoidea, Anomioidea, por ejemplo). *Mytilus* y *Brachidontes* viven fijos al sustrato por un biso pequeño, de manera que la conchilla permanece muy cerca de la zona de adherencia, y carece casi de movilidad (Figura 14. 24 E). Entre los Anomiidae, los géneros *Anomia*, *Paranomia* y *Pododesmus* tienen un biso corto, a veces parcialmente calcificado, muy fuerte (Figura 14. 24 I). La valva inferior (derecha) es plana y con un orificio para el pasaje del biso. Muchos Pectinoidea viven

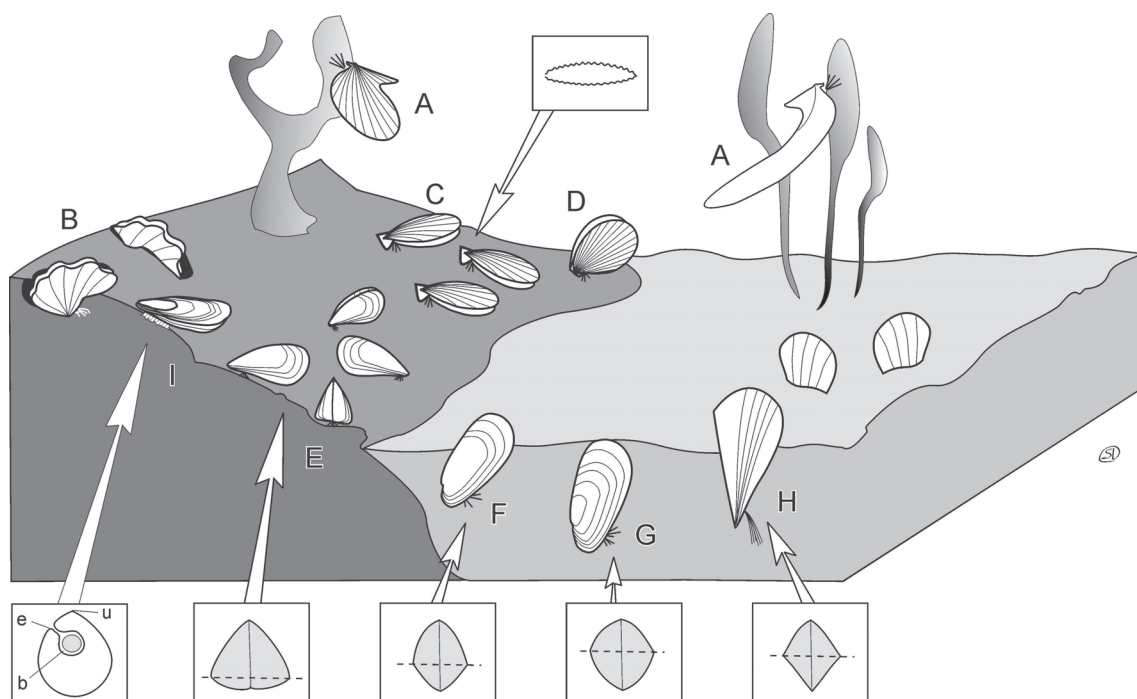


Figura 14. 24. Distintos ejemplos de bivalvos bisados y algunas de sus características. A. pendientes, *Pteria*, *Gervillia*; B. bisados habitantes de fisuras, *Tridacna*; C. epibisados con la comisura paralela al sustrato, véase sección transversal, comparar con Figuras 14. 23 D y 24 D, *Chlamys*; D-E. epibisados con la comisura perpendicular al sustrato, D. *Lima*, E. *Mytilus*, véase sección transversal, comparar con Figuras F, G y 14. 27 A; F-H. endobisados: F. semiinfaunal, *Modiolus*, véase sección transversal, comparar con Figuras E, G y 14. 27 A; G. infaunal, *Modiolus*, ver sección transversal, comparar con Figuras E, F y 14. 27 A; H. semiinfaunal, *Pinna*, véase sección transversal; I. epibisado con biso calcificado, *Anomia*, véase esquema del interior de la valva derecha, mostrando la posición de la escotadura bisal (e) y el biso calcificado (b) en relación con el umbrón (u).

fijos por el biso durante parte o toda su vida, son pleurotéticos con la valva derecha en contacto con el sustrato (Figura 14. 24 C).

Se puede incluir en esta categoría a otras formas bisadas que habitan en las fisuras existentes en fondos duros, rocosos, arrecifales o entre raíces de plantas acuáticas (Figura 14. 24 B). En estos ambientes donde predominan la poca iluminación, baja energía, buena circulación del agua y protección, habitan preferentemente especies de *Lima* e *Isognomum*, si bien ocasionalmente también pueden hallarse representantes de grupos como Pterioidea y Mytiloidea, que más comúnmente habitan otros ambientes. La presencia de filamentos bisales relativamente largos permite que las conchillas se muevan fácilmente. Las conchillas son predominantemente redondeadas a ovaladas, algo inequilaterales, poco convexas y con aurículas posteriores pequeñas.

Los endobisados tienen su biso fijo dentro del sedimento, y pueden ser totalmente infaunales (Figura 14. 24 G) o semiinfaunales (Figura 14. 24 F, H). Los mytiloideos endobisados se distinguen de los epibisados por la sección transversal rómbica, no aplanada ventralmente, la presencia de lóbulo anterior, umbones no terminales y forma ovoide en lugar de subtriangular. *Pinna* (Figura 14. 24 H) ha mantenido una forma de vida endobisada desde el Jurásico; en este caso el biso es muy fuerte y buena parte de la conchilla queda expuesta y puede ser dañada, lo que se compensa con una alta capacidad de regeneración, única entre los bivalvos.

CEMENTANTES

Algunos bivalvos pueden fijarse al sustrato duro por un proceso de cementación a través de la secreción de carbonato de calcio (Figura 14. 25). De esta manera suelen vivir fijos durante toda o parte de su vida. Por lo general

habitan en la plataforma submarina, a escasa profundidad, donde predominan condiciones de alta energía y buena iluminación. Este hábito fue adquirido independientemente al menos por 4 linajes diferentes, de los cuales el de las ostras es el mejor conocido por su importancia comercial. La fijación se efectúa por la valva inferior (izquierda en *Ostrea*, derecha en *Spondylus* e *Hinnites*) y la secreción tiene lugar por la glándula del pie en el momento de la metamorfosis. En *Hinnites* la cementación se produce tardíamente en el desarrollo, luego de un estadio bisado.

En general son conchillas gruesas, inequivalvas, monomiaras, con la valva inferior más convexa y globosa, mientras que la superior tiende a ser de menor tamaño, hasta casi operculiforme. Pueden ser solitarios o gregarios y presentar una fuerte ornamentación de costillas, espinas y líneas concéntricas. Estas características les permiten ofrecer buena resistencia contra la acción de las olas y corrientes, así como también, de defensa contra los depredadores. La conformación general de la conchilla depende de las condiciones predominantes del ambiente, pero siempre el plano de comisura es mantenido suficientemente elevado sobre la superficie sedimentaria para evitar las contaminaciones.

Durante el Terciario algunos linajes de ostras se caracterizaron por el gran tamaño, como por ejemplo, *Crassostrea maxima*, común en el Terciario Inferior de la Patagonia, donde forma bancos de singular espesor, con ejemplares cuya conchilla llega a medir hasta 25 cm de largo y 16 cm de ancho (Ortmann, 1902), mientras que el espesor de cada valva puede totalizar varios centímetros. Eran ostras principalmente gregarias y las acumulaciones de sus valvas, a veces halladas en posición de vida, cementadas por la zona umbonal, indican antiguas superficies elaboradas durante intrusiones marina bajo condiciones de alta energía.

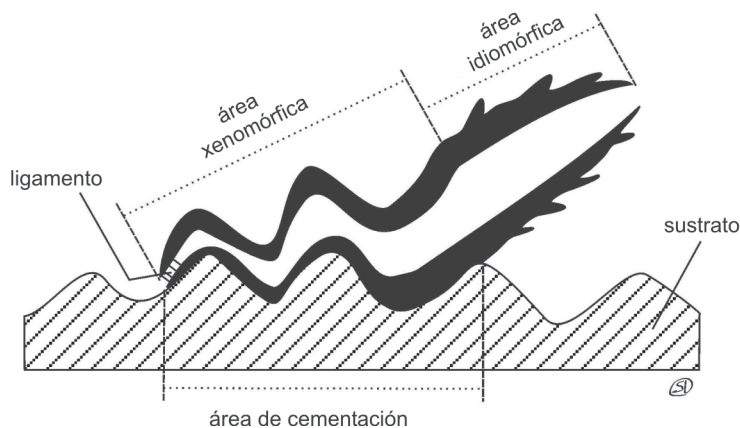


Figura 14. 25. Esquema de un corte longitudinal de una ostra cementante mostrando el desarrollo del área de cementación, el área xenomórfica y el área idiomórfica de la conchilla (modificado de Cox *et al.* 1971).

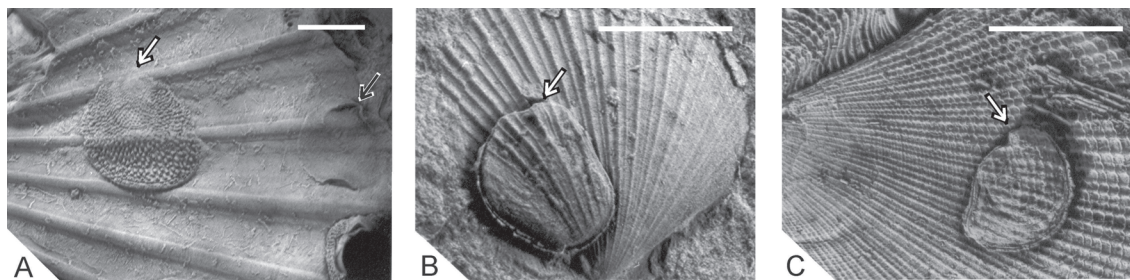


Figura 14. 26. Área xenomórfica. Valva izquierda del plicatuloideo *Harpax rapa* (Jurásico Temprano andino) cementado por la valva derecha, mostrando la sobreimpresión de escultura xenomórfica de acuerdo con el sustrato. A. sobre una valva izquierda de *Weyla alata* (MLP 26561); B. sobre valva izquierda de *Kolymonectes weaveri* (MLP 26560); C. sobre valva derecha de *Agerchlamys wunschae* (MLP 23658). Las flechas blancas señalan el umbón de la valva izquierda de los ejemplares de *Harpax rapa*. Nótese en A (extremo derecho) otro ejemplar de *H. rapa* (flecha negra), del cual se ha preservado solamente la valva derecha (cementada). En todos los casos se trata de conchillas juveniles cuya área de cementación llega hasta el margen de la conchilla. La escala gráfica equivale a 1 cm (tomado de Damborenea, 2002 a).

Los bivalvos cementantes tienen la facultad de «copiar» en sus valvas los detalles superficiales del sustrato, a veces solo en la valva inferior, otras en ambas valvas, lo que se conoce como **xenomorfismo**. Ello es consecuencia de la necesidad de mantener, durante el crecimiento, en perfecta coincidencia los bordes del manto a lo largo de la comisura, para obtener un más perfecto cierre valvar. Mientras el bivalvo es joven y la conchilla muy delgada, debe crecer muy ajustada al sustrato, de manera que la valva cementada reproducirá, en negativo, las características del sustrato (**área de cementación**, Figura 14. 25). Dado que el margen de la valva libre debe ajustarse al máximo al de la otra valva en la comisura, sin dejar «claros», tendrá igualmente que reproducir las irregularidades que presenta el sustrato, pero en positivo (**área xenomórfica**) (Figuras 14. 25 y 26). Leanza (1956), Casadío (1998) y Damborenea (2002 a) han descrito casos de xenomorfismo en ostras del Terciario Inferior de Patagonia y en plicatuloideos del Jurásico Inferior de la cuenca Neuquina.

La adaptación a la cementación de la conchilla alcanzó su máxima expresión en algunos rudistas del Jurásico Superior-Cretácico Inferior del mar de Tethys. Tenían conchilla grande y gruesa, enroscada y no enroscada, fuertemente cementada, con la valva derecha cónica y la izquierda opercular. Algunas especies llegaban a los 0,50 m de altura. En el Cretácico desarrollaron formas tubulares alargadas, cónicas elevadas o de tonel, de paredes gruesas. Fueron muy importantes como formadores de arrecifes, donde vivían muy hacinados. En áreas de activa sedimentación solían ser muy inequivalvos y con gran ornamentación.

Algunos bivalvos cementados en su estadio juvenil, pasan al estado de apoyados durante la ontogenia, como el ostreideo *Gryphaea*.

APOYADOS

Algunos bivalvos epifaunales libres viven apoyados sobre el sustrato sin necesidad de fi-

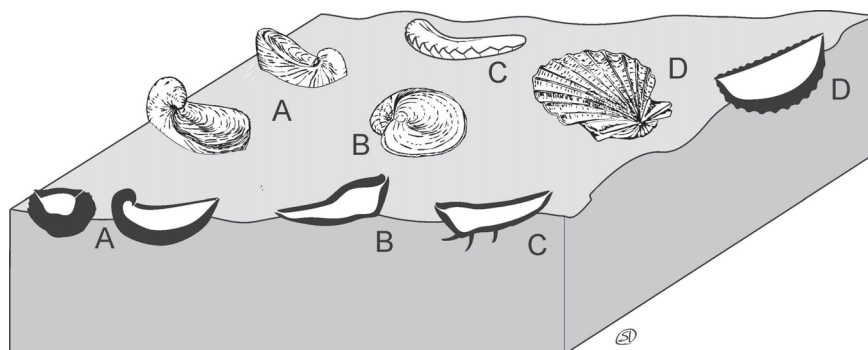


Figura 14. 27. Bivalvos apoyados sobre sustrato particulado. Contra los márgenes del bloque-diagrama se representan secciones de los mismos ejemplos. A. *Gryphaea*, semiinfaunal, la valva izquierda es más pesada que la derecha, que es operculiforme; B. *Ceratostreon*, epifaunal, con extensiones estabilizantes; C. *Arctostrea*, semiinfaunal, con forma semilunar y espinas estabilizantes en la valva izquierda; D. *Weyla*, semiinfaunal, con valva derecha muy convexa y espesa, valva izquierda plana a cóncava (comparar con Figuras 14. 20 C y 24 D).

jarse por el biso o cementarse, excepto, a veces, en la etapa juvenil. Esta modalidad está bien ejemplificada en los Pectinoidea, ciertos Limoi-dea y representantes de otros grupos que normalmente son infaunales (Figura 14. 27). Habitan ambientes muy variados en cuanto a profundidad, energía y naturaleza del sustrato.

Entre las ostras, los géneros *Gryphaea*, *Exogyra* y *Arctostrea* (el primero con enroscamiento sobre el plano de simetría, el segundo enroscado en un plano desplazado lateralmente y el tercero con forma de media luna), tienen adultos que se liberan de la cementación, quedando las valvas apoyadas sobre el sustrato, con la inferior pesada y tendiendo a hundirse en el sedimento, lo que se evita con el crecimiento hacia arriba de la valva inferior (Figura 14. 27 A). Los adultos raramente exhiben áreas de cementación grandes, desarrollando en cambio estructuras estabilizadoras como aurículas, pliegues, surcos y espinas (Figura 14. 27 B, C).

Los pectinoideos con este hábito poseen valvas casi equilaterales, con la línea charnelar corta, son pleurotéticos sobre la valva derecha, son más convexas. Algunos han desarrollado la capacidad de nadar. Los que tienen la valva derecha muy convexa pueden descansar en depresiones que ellos mismos hacen mediante la eyección de chorros de agua contra el sustrato blando. Ejemplos son el género viviente *Pecten* y los mesozoicos *Weyla*, muy abundante en el Jurásico Inferior andino (Figura 14. 27 D), y *Neitheia*.

NADADORES INTERMITENTES

Algunos bivalvos pueden permanecer cierto tiempo en la masa de agua mediante movimientos natatorios que consiguen realizar cerrando bruscamente sus valvas y arrojando fuertes chorros de agua a través de hiancias dorso-laterales situadas debajo de las aurículas, obteniendo una «propulsión a chorro», que desplaza al organismo en la dirección opuesta (Figura 14. 28). Las conchillas de pectinoideos equivalvas, equilaterales y poco convexas suelen ser mejores nadadoras que las inequivalvas, y esas condiciones permiten que durante la natación el plano de la comisura pueda ser llevado horizontalmente, apenas levemente inclinado hacia el fondo (Figura 14. 28 B).

Los mejores nadadores poseen la superficie externa de la conchilla totalmente lisa, aunque a veces llevan costillas internas como refuerzo, por ejemplo *Amussium* (Figura 14. 28 D).

Si bien el hábito de nadar se habría originado en los pectinoideos como una reacción de esca-

pe ante ataques de depredadores (Figura 14. 28 A), los nadadores más eficientes pueden utilizar este modo de desplazarse para complementar su dieta con organismos vivos cazados activamente, como hace *Propeamussium*.

Algunos Limoi-dea pueden desplazarse por la masa de agua batiendo las valvas, pero en este caso los movimientos natatorios, que se realizan con el plano de comisura perpendicular al sustrato, son ayudados por movimientos del pliegue medio del manto, que está muy desarrollado y lleva largos tentáculos.

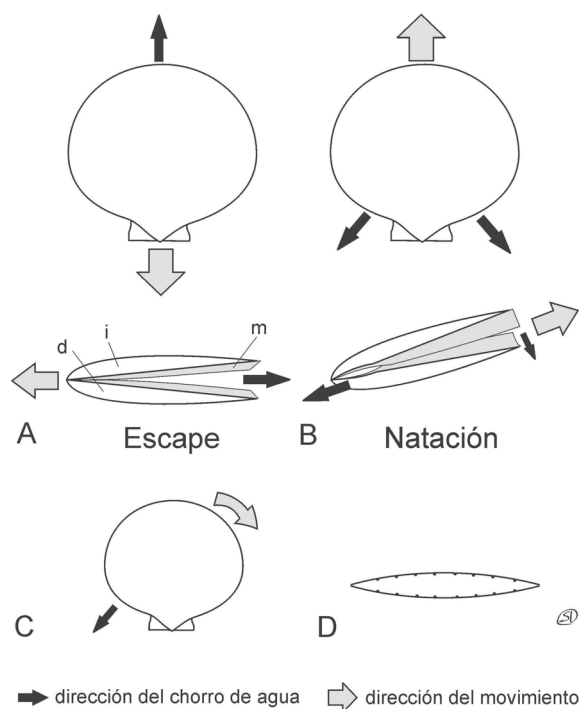


Figura 14. 28. Bivalvos nadadores, pectinoideos. A. movimientos de escape, en vista superior y lateral, d, valva derecha, i, valva izquierda, m, manto; B. movimientos de natación, en vistas superior y lateral, la componente vertical del movimiento está dada por la expulsión de agua a través de los márgenes del manto superpuestos, la componente horizontal por expulsión de agua a través de las hiancias laterales o auriculares; C. movimiento de giro en vista superior; D. sección de una conchilla de un pectinoideo nadador, exteriormente lisa y con costillas internas (comparar con Figuras 14. 20 C y 23 D).

EXCAVADORES

Muchos bivalvos habitan durante toda su vida, o parte de ella, en sustratos compuestos principalmente por guijarros, arena o barro. Allí permanecen inmóviles o efectuando pequeños desplazamientos, enterrados, pero siempre manteniendo comunicación con la masa de agua suprayacente. Estas características

habrían sido las del ambiente original de los protobranquios primitivos, no especializados, que se alimentaban de la materia orgánica existente en la superficie del sustrato. Sus conchillas debían tener contorno casi circular y ser equivalvas, equilaterales, isomiarias y sin seno paleal. Los adultos carecían de un mecanismo de fijación. Posteriormente este medio experimentó la invasión de formas más especializadas, excavadoras y filtrantes, que aún persisten y, en su mayoría, utilizan este sustrato como protección contra peligros físicos y la acción de depredadores. La cantidad de penetración y la velocidad con que ésta se efectúa depende, en gran medida, de los caracteres morfológicos de la conchilla.

Los bivalvos se encuentran entre los invertebrados mejor adaptados a enterrarse en sustrato blandos particulados. La penetración en el mismo se inicia con la selección del lugar adecuado y se produce siguiendo una serie de pasos repetidos que constituyen secuencias de excavación (Figura 14. 29): apertura de las valvas que actúan como ancla, protrusión del pie en forma de cuña, contracción de los músculos aductores que provoca el cierre de las valvas y dilatación de la parte distal del pie, con lo que se logra un cambio de anclaje, y contracción de los músculos retractores pedales que arrastran la conchilla hacia el pie (Trueman y Ansell, 1969; Stanley, 1970; Seilacher y Seilacher, 1994).

Los bivalvos excavadores pueden clasificarse según la velocidad de enterramiento en rápidos y lentos. Los rápidos son aquéllos que viven en sustratos móviles, donde se requiere reenterramiento frecuente, y los que por ser detritívoros, deben desplazarse por el sustrato para obtener alimentos. Los bivalvos de tamaño pequeño pueden enterrarse más rápidamente que los grandes; los que tienen conchillas esféricas son excavadores lentos, mientras

que los discoidales, aplanados o cilíndricos son más rápidos. Los bivalvos con escultura superficial prominente son excavadores lentos, mientras que la escultura divaricada favorece la velocidad del sepultamiento. Un extremo anterior aguzado y el mayor espesor de la conchilla situado dorsalmente, se asocian a la rapidez del sepultamiento. Se ha demostrado también que la presencia de lúnula favorece un enterramiento rápido.

Con relación a la movilidad y la textura del sustrato, puede decirse que los excavadores rápidos en sustratos móviles, de grano grueso, generalmente tienen conchilla espesa y lisa, mientras que en los bivalvos de ambientes inestables pero no tan móviles, la misma es más delgada. Los excavadores en sedimentos blandos de grano fino son típicamente pequeños y muchos poseen conchillas delgadas, mientras que los que se entierran en sedimentos estables y firmes tienen morfologías más variadas.

El hecho de que muchos excavadores tengan sifones cortos motiva que deban vivir con su extremidad posterior muy cerca de la interfase agua-sedimento (Figura 14. 30 A-E). Los bivalvos que habitan cerca de la superficie, como *Cardium edule*, poseen conchilla relativamente pequeña, corta y globosa, bien ornamentada; son excavadores lentos, que insumen gran energía en su trabajo y permanecen casi inmóviles. Otro ejemplo de excavador superficial es *Glycymeris*, con conchilla equivalva, subglobosa a globosa, isomiaria y generalmente con fuerte ornamentación externa, la cual se opone a una mayor penetración.

Muchos excavadores superficiales viven en ambientes litorales donde los centímetros superiores del sustrato son muy inestables, por lo que tienen que ser muy eficientes para volver a ocupar rápidamente su posición de vida luego de ser desenterrados; éstos poseen liga-

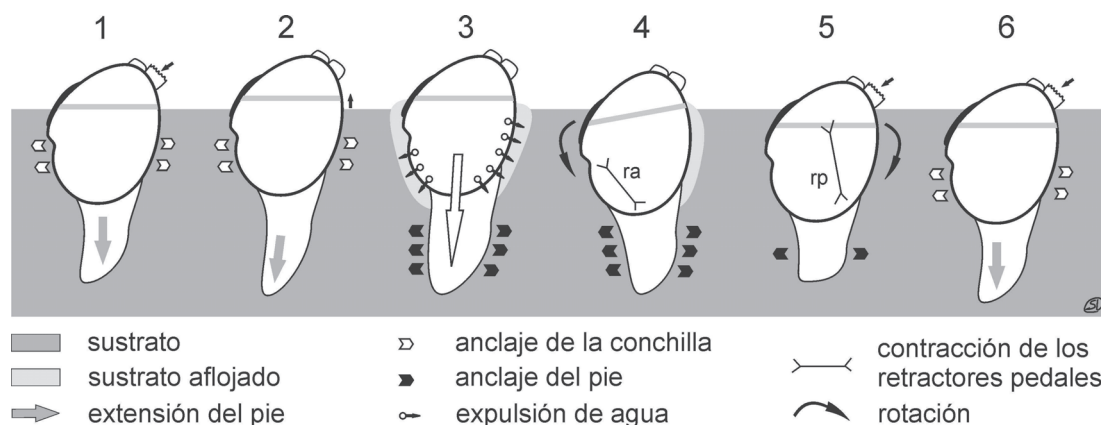


Figura 14. 29. Serie de diagramas mostrando la secuencia de excavación de un bivalvo generalizado en seis pasos (1 a 6). La banda gris muestra la posición de la conchilla con respecto a la interfase agua-sedimento (modificado de Trueman y Ansell, 1969).

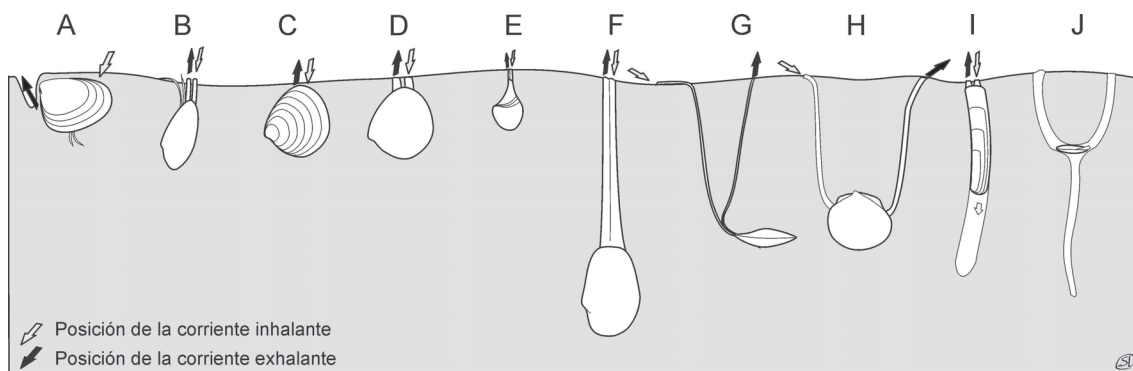


Figura 14. 30. Bivalvos excavadores, no a escala. A-E. excavadores superficiales: A. *Nucula*, detritívoro no sifonado; B. *Yoldia*, detritívoro sifonado; C. *Astarte*, suspensívoro no sifonado; D. *Mercenaria*, suspensívoro sifonado; E. *Cuspidaria*, carnívoro. F-J. excavadores profundos: F. *Mya*, suspensívoro sifonado; G. *Tellina*, detritívoro sifonado; H. *Lucina*, con tubo mucoso inhalante anterior construido por el pie y tubo mucoso posterior construido por el sifón; I. *Ensis*, que posee la capacidad de retraerse dentro del sedimento; J. *Solemya*, habitante de tubos en forma de Y en ambientes deficientes en oxígeno.

mento opistodético parivincular y buena dentición.

Entre los excavadores superficiales es común la presencia de un extremo posterior truncado, que en posición de vida se ubica paralelo a la interfase agua-sedimento, como en los trigonioideos.

Los excavadores profundos, en cambio, viven enterrados a mayor profundidad y poseen largos sifones que les permiten llegar a la superficie del sedimento (Figura 14. 30 F-J). En general poseen conchillas más delgadas y menos ornamentadas que los superficiales, en muchos con amplios senos paleales y hancias sifonales; en algunos la dentición es adonta o muy atrofiada, y el ligamento es interno. Los más extremos excavadores profundos pierden en el adulto la capacidad de reenterrarse si son removidos.

La mayoría de los excavadores viven con el plano de comisura vertical, los pocos pleurotéticos (como los tellinoideos, Figura 14. 30 G), se reconocen por la conchilla inequivalva.

PERFORANTES

Los mecanismos utilizados para perforar sustratos firmes pueden ser químicos, mecánicos, o una combinación de ambos, y la perforación resultante les sirve, principalmente, como protección. Este hábito se ha desarrollado en al menos 9 familias de bivalvos (Savazzi, 1999).

Lithophaga disuelve las superficies calcáreas segregando por su extremidad anterior una mucosidad que contiene ciertas glicolipoproteínas, mientras la existencia de un grueso perióstraco protege a las valvas. La conchilla de los bivalvos perforantes químicos suele tener forma cilíndrica alargada y estrecha, de sec-

ción redondeada a subovalada (Figura 14. 31 A). Algunos, como *Lithophaga* y *Botula*, retienen un biso que refuerza la fijación.

La perforación mecánica consiste en la abrasión del sustrato producida por movimientos de la conchilla contra la pared de la cavidad alojamiento. El sustrato puede ser de naturaleza muy variada. El bivalvo se fija al extremo de la perforación por el pie (Figura 14. 31 B) o el biso. Cuando los músculos aductores se relajan, las valvas son presionadas contra las paredes de la perforación y se produce el raspado a través de movimientos hacia adelante y hacia atrás de la conchilla, debido a la contracción de los músculos bisales o pedales y el manto. La contracción de los posteriores empuja la conchilla hacia adelante, mientras que la de los anteriores lo hace hacia atrás. Muchos poseen placas accesorias y *pallets* (Figura 14. 31 C), y algunos han desarrollado un tercer músculo aductor ventral y cóndilos de apoyo en la región umbonal o ventral (Figuras 14. 8 E y 15 H).

Pholas y *Teredo* perforan mecánicamente utilizando estructuras especializadas, entre ellas un disco succionador en el pie que permite anclar la conchilla al fondo de la perforación (Figura 14. 31 C); *Hiatella* utiliza sifones especializados para adherirse a las paredes, y *Teredo* segrega un tubo calcáreo secundario dentro de la perforación que es realizada de manera de no interceptar otras perforaciones cercanas (Figura 14. 31 D).

En *Teredo*, la conchilla ha sido reducida en su parte anterior, aunque el animal permanece alargado (Figura 14. 31 D). Generalmente, en los perforantes mecánicos, la parte anterior de la conchilla es más ancha, puede hallarse modificada y contener elementos accesorios; la

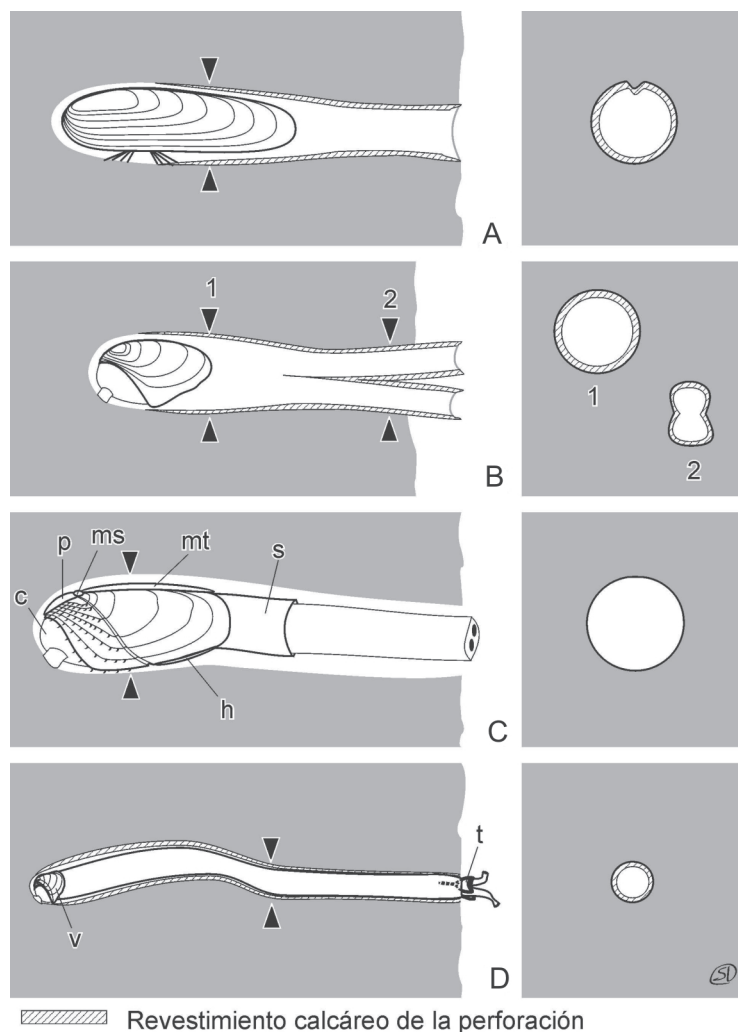


Figura 14. 31. Bivalvos perforantes. A la izquierda, secciones longitudinales de las perforaciones mostrando los bivalvos en posición de vida; a la derecha, secciones transversales de las perforaciones. A. *Lithophaga*, perforante químico sobre sustratos calcáreos, nótese que las fibras del biso están divididas en dos manojos para facilitar el movimiento ántero-posterior dentro de la perforación; B. *Gastrochaena*, perforante químico-mecánico sobre sustratos calcáreos, fijo por el pie, con la perforación extendida posteriormente por tubos calcáreos; C. *Zirfaea*, perforante mecánico sobre sustratos pelíticos semiconsolidados, la conchilla posee un callo (c) anterior y varias placas calcáreas accesorias (p: protoplax, ms: mesoplax, mt: metaplax, h: hipoplax, s: sifonoplax); D. *Teredo*, perforante mecánico en madera, con conchilla muy reducida (v) y pallets (t) cerrando la abertura de la perforación.

parte posterior es atenuada y modificada para proteger la base de los sifones, los cuales, como en los foliádeos, a veces no pueden retraerse totalmente. Los umbones son poco prominentes y las hiancias sifonales y pedales se hallan bien desarrolladas. La existencia de espinas en la parte anterior de algunos (*Teredo*) ayudaría a la abrasión de las paredes de la perforación, mientras que la ornamentación actuaría como estabilizante durante la excavación.

Martesia perfora madera en ángulo recto a la superficie, para la protección y provisión de alimento; *Xylophaga* lo hace en mar abierto, particularmente en grandes profundidades y *Teredo* degrada los fragmentos de madera que constituyen una parte importante de su alimento. En estos casos, las valvas funcionan como verdaderas mandíbulas para raspar la madera y las partículas producidas pasan a la boca y el estómago. En los Pholadoidea el estómago contiene un pequeño apéndice que almacena temporalmente fragmentos reduci-

dos de arena o rocas, los que ayudan a la trituration de los contenidos estomacales.

NIDIFICADORES

Este hábito se define como el utilizado por bivalvos que viven en cavidades o fisuras, ya sea bisados, cementados o simplemente encajados. Es un hábito facultativo de muchos de ellos, y común en los estadios juveniles que luego se tornan perforantes cuando adultos. Las adaptaciones son más de comportamiento que morfológicas (Savazzi, 1999). El único carácter en común es la gran plasticidad en la morfología de la conchilla, como resultado de las restricciones impuestas por el espacio disponible.

Entre las formas epifaunales bisadas se halla un conjunto de especies que habitan ambientes costeros, adheridas por el biso al fondo duro de depresiones preexistentes, cuya forma pueden modificar algo por movimientos de la con-

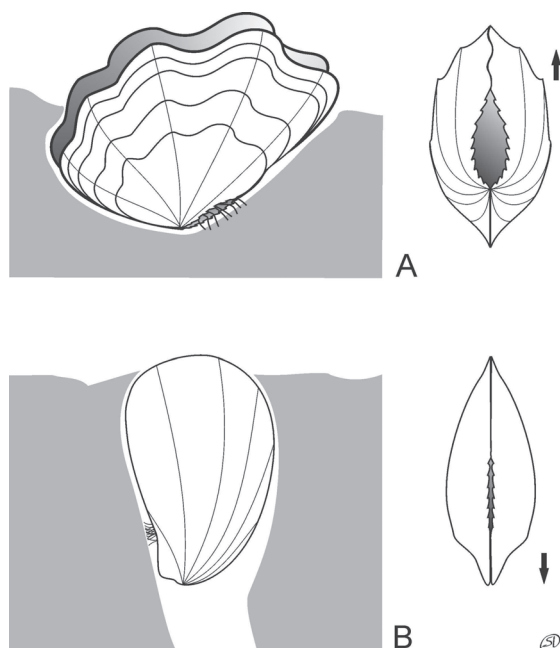


Figura 14. 32. Bivalvos nidificadores bisados. A la izquierda, en posición de vida dentro de cavidades o grietas naturales; a la derecha, detalle de la zona ventral mostrando los márgenes de la abertura bisal aterrazados. Las flechas señalan la parte anterior. A. *Tridacna*, B. *Beguina*.

chilla. Ejemplos típicos se hallan entre los Tridacnoidea (*Tridacna*, Figura 14. 32 A), Carditoidea (*Beguina*, Figura 14. 32 B), Pectinoidea (*Pedum*), Pinnoidea (*Streptopinna*). Muchos otros son nidificadores ocasionales, como algunos Arcoidea y Pterioidea. Se trata de conchillas en su mayoría de contorno rectangular, trapezoidal a subovaladas, biconvexas, con umbones prominentes. La forma de las mismas se adapta al espacio disponible. El eje de elongación de la conchilla es mantenido paralelo al eje de la cavidad ocupada, lo que junto con la forma de adherencia al sustrato, ofrece buena protección al organismo contra los peligros físicos y biológicos.

Este hábito se desarrolló aisladamente en un número de familias que poseen otras formas de vida.

TUBÍCOLAS

Hay algunas especies de bivalvos que excavan hidráulicamente en el barro y viven verticalmente enterradas en sustratos blandos. Tienen una conchilla juvenil bivalva, pero el adulto posee un tubo calcáreo construido secundariamente llamado **cripta** (Figura 14. 33), abierto en el extremo posterior y perforado en el anterior (Figura 14. 33 B-D). Las val-

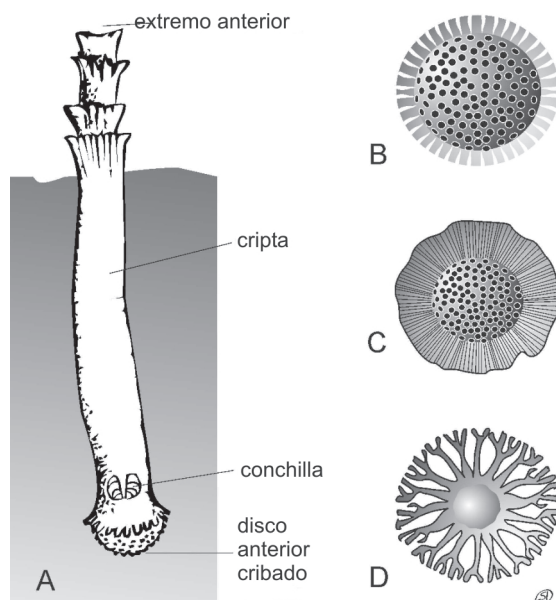


Figura 14. 33. Bivalvos tubícolas. A. *Aspergillum* en posición de vida dentro de sustrato particulado; B-D. diferentes tipos de discos anteriores en géneros de bivalvos tubícolas.

vas pueden estar libres dentro de la cripta, o una o ambas pueden estar fusionadas a la misma. Se ha desarrollado en 3 familias (de los Pholadoidea, Gastrochaenoidea y Clavagelloidea), y en la mayoría ha evolucionado a partir de ancestros perforantes (Savazzi, 1999). Es un claro ejemplo de un retorno secundario a sustratos blandos, en grupos en los cuales se había perdido la habilidad de excavar.

Estos bivalvos no pueden cambiar la posición de la cripta, que se construye en forma vertical en el sustrato y actúa como ancla por su longitud, función reforzada por la presencia en algunos de clastos cementados en el exterior. La parte posterior de la cripta puede ser reparada luego de una rotura, y su extremo en general posee alguna estructura que restringe el acceso.

BIVALVOS DE AGUA DULCE

Varios linajes de bivalvos han invadido los sistemas de agua dulce desde el Devónico, y a través del tiempo, adquirieron adaptaciones especiales y una distribución, en muchos casos, casi cosmopolita, como los Unionoidea. Sus conchillas comúnmente tienen valvas delgadas y lisas o poco ornamentadas y, en una misma especie, la forma es bastante variable.

Los bivalvos de agua dulce prefieren los ambientes no contaminados, especialmente los grandes ríos o amplios lagos, donde abundan

hasta los 2 m de profundidad, si bien algunos viven en ciertos lagos por debajo de los 30 m (Pennak, 1953).

Los ejemplares de mayor tamaño y las poblaciones más numerosas suelen hallarse en los ríos corrientes; en los ambientes fluviales las conchillas tienden a ser más gruesas que en los lacustres y los fondos estables son más propicios que los inestables para el desarrollo de las poblaciones numerosas. También actúan desfavorablemente el aumento de la acidez del agua y la disminución de la temperatura. Durante la estación fría, muchas especies tienden a introducirse en el sustrato. El aumento de la salinidad es otro factor limitante, si bien los Mycetopodidae pueden tolerar aguas que no superen los 30 g por litro (Bonetto *et al.*, 1962).

LOS BIVALVOS COMO PRODUCTORES DE TRAZAS

Los bivalvos, debido a su estrecha relación con el sustrato, son productores de diversas estructuras biogénicas que pueden quedar preservadas en el registro fósil, y que son comunes en distintos ambientes (Bromley, 1990; Seilacher y Seilacher, 1994; Buatois *et al.*, 2002).

Los bivalvos excavadores pueden dejar huellas diversas de su actividad como bioturbadores del sustrato, ya sea como trazas de descanso (*Lockeia*), de locomoción (*Protovirgularia*) o de escape. Se han encontrado casos de gradación entre estos tipos de trazas, que son muy abundantes en planicies de mareas. Los bivalvos detritívoros (tanto los protobranquios como los tellinoideos) re trabajan grandes cantidades de sedimento superficial, a veces oscureciendo o destruyendo la estructura sedimentaria original u otro tipo de trazas.

Los bivalvos perforantes producen estructuras de bioerosión en madera (*Teredolites*) o sustratos líticos, generalmente calcáreos (*Gastrochaenolites*). Las perforaciones en sustratos calcáreos de muchos bivalvos tienen sección casi circular porque el bivalvo gira dentro de la cavidad y es común que la recubran mediante la secreción de un revestimiento calcáreo (Figura 14. 31).

Finalmente, los *pellets* fecales de los bivalvos constituyen estructuras de biodepositación, que pueden acumularse sobre la superficie o dentro del sedimento.

PALEOBIOGEOGRAFÍA

Los moluscos bivalvos siempre han sido muy utilizados en los análisis biogeográficos, especialmente a partir del Mesozoico, y debido a su abundancia son muy útiles para establecer la naturaleza y discutir el origen de los patrones de biodiversidad marina. En la actualidad la diversidad mayor se encuentra en la región ecuatorial, disminuyendo progresivamente hacia las latitudes más altas. Se ha encontrado que esta tendencia generalmente se mantuvo a través del tiempo, incrementándose durante el Cenozoico (Crame, 1996; Jablonski *et al.*, 2000).

Las faunas de bivalvos del Ordovícico Temprano estaban restringidas a los márgenes del Gondwana, pero durante el Ordovícico Medio pueden reconocerse diferencias latitudinales en su composición (Cope, 2002). Así, los pteriomorfios y nuculoideos se distribuyeron preferentemente en las bajas paleolatitudes, mientras que los heteroconquios preferían latitudes medias a bajas. La colonización de las plataformas carbonáticas de Laurentia y Báltica, en el Ordovícico Tardío, produjo una gran diversificación de los pteriomorfios.

Durante el Ordovícico no se pueden reconocer entidades paleobiogeográficas basadas en bivalvos, debido a que la mayoría de los géneros se hallan restringidos a una cuenca (Sánchez, 2003), probablemente en parte como consecuencia del escaso conocimiento. Por ejemplo, de los 35 géneros presentes en el Ordovícico argentino, 19 están restringidos a la Argentina, siendo particularmente alta la proporción de géneros endémicos en el Caradociano temprano de la Precordillera y en el Arenigiano de la Sierra de Famatina.

Ya en el Paleozoico Tardío y de una forma más marcada en el Pérmico, pueden reconocerse faunas de altas y bajas latitudes (Shi y Grunt, 2000). En esta época los bivalvos sudamericanos adquieren mayor presencia por el número de taxones. El Pennsylvaniano Medio peruano contiene, en sus facies marinas, *Allorisma*, *Astartella* y *Aviculopecten*, géneros que también se mencionan en el Pennsylvaniano y Pérmico Temprano de la cuenca Paraná (sur del Brasil), donde los ambientes interglaciales están caracterizados por los Aviculopectinidae (*Aviculopecten*, *Limipecten*), además de *Sanguinolites*, *Allorisma*, *Nuculana*, *Schizodus*, *Myalina* y *Promytilus*.

En el Pérmico Temprano brasileño también dominan formas típicas de aguas frías pero de baja salinidad, endémicas, como la fauna de Estrada Nova con géneros tales como: *Casterella*, *Ferrazia*, *Pyramus*, *Jacquesia*, *Leinzia*, *Nadiadopsis*,

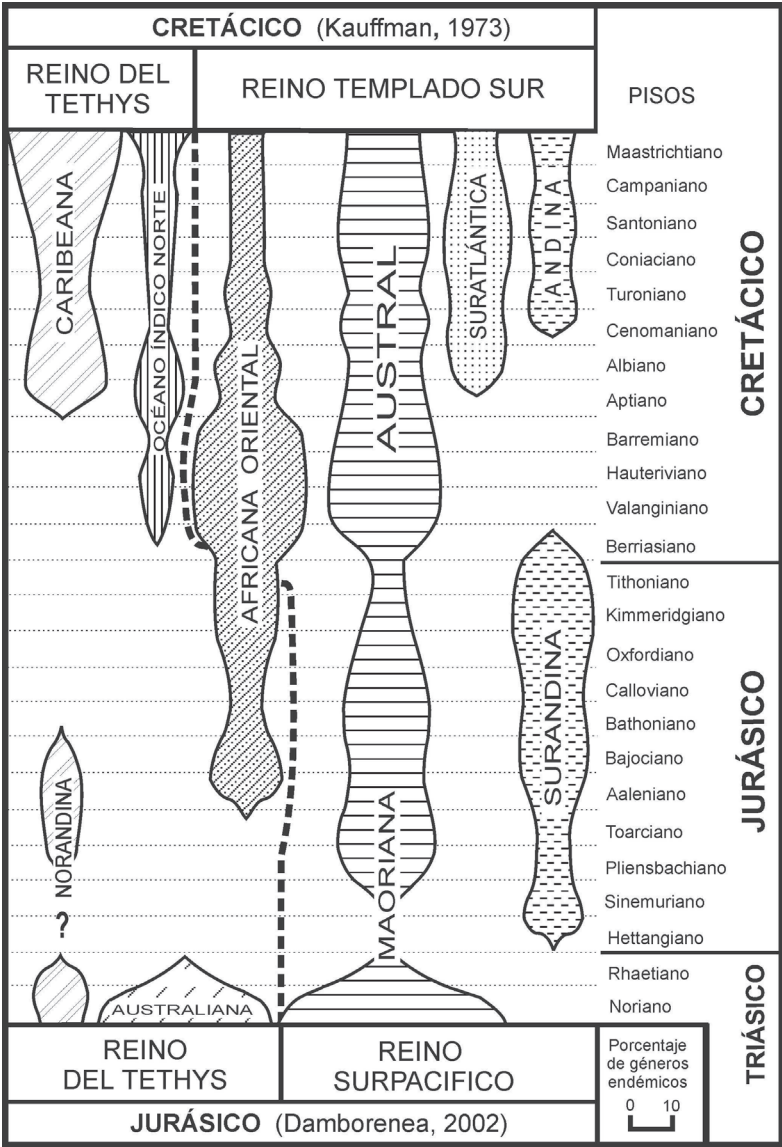
Barbosaia, etc. Formas similares se hallan en la cuenca Karoo de Sud África, por lo que ambas regiones debieron comunicarse.

En la Precordillera argentina, el Carbonífero lleva bivalvos de agua dulce o salobre (*Naiadites*, *Anthraconaia*, *Carbonicola*, *Palaeonodonta*, *Anthraconauta*, *Anthracosphaerium*) y en las facies marinas el Carbonífero Temprano está caracterizado por la presencia de *Palaeoneilo*, *Posidoniella* y *Sanguinolites*, mientras que formas características del Carbonífero Tardío son especies de *Aviculopecten*, *Phestia*, *Palaeolima* y *Streblochondria*; en todos estos casos la fauna correspondería a formas relacionadas con condiciones de aguas frías. Sin embargo, la situación cambia hacia el Pérmico Temprano, cuando la composición de la fauna de bivalvos de la Precordillera evidencia un marcado predominio de elementos de amplia distribución geográfica y otros considerados de afinidades

tethysianas, asociados a aguas cálidas. Entre estos últimos se pueden citar *Septimyalina*, *Acanthopecten* (Figura 14. 21 B), *Wilkingia* (Figura 14. 22 C) y *Edmondia*, registrándose únicamente *Merismopteria* como género exclusivamente gondwánico; otras formas comunes en las faunas típicas gondwánicas de la Precordillera son *Oriocrassatella* y *Promytilus*.

Los bivalvos marinos alcanzan mayor representatividad en el Pérmico Temprano de la cuenca Tepuel-Genoa (sudoeste del Chubut), donde se ha comenzado a aplicarlos con fines bioestratigráficos, junto con otros invertebrados (Pagani y Sabattini, 2002). La base del Pérmico se caracteriza por *Myofossa*, *Quadratonucula* y *Atomodesma*, además de *Pyramus*, *Sanguinolites*, *Phestia*, etc. Más arriba se hallan otras asociaciones que revelan la diversidad lograda en el Pérmico Temprano de la región. Paleobiogeográficamente, la fauna de

Figura 14. 34. Unidades paleobiogeográficas marinas durante el Jurásico y Cretácico del hemisferio sur, basadas sobre la distribución de los bivalvos. La escala horizontal corresponde al porcentaje de géneros endémicos. Se observa el aumento del número de biocoremas con el tiempo (de 3 en el Triásico Tardío a 6 en el Cretácico Tardío), y el cambio de reino de la unidad Africana Oriental debido al incremento de la influencia de faunas australes por el establecimiento del Corredor de Mozambique a fines del Jurásico (modificado de Kaufmann, 1973 y Damborenea, 2003).



bivalvos del Carbonífero Tardío del Chubut muestra cierta estrecha afinidad con formas europeas; por otra parte, en el Pérmico Inferior bajo (Asselian-Sakmariano) las afinidades están claramente marcadas con Australia y hacia el Pérmico Inferior alto (Artinskiano-Kunguriano) ocurre algo semejante a lo observado en la Precordillera, constituyéndose una fauna de mezcla con afinidades tethysianas, evidenciando la influencia de aguas cálidas.

Es destacable, tanto en la fauna del Chubut como de la Precordillera, la ausencia de los géneros *Eurydesma* y *Deltopecten*, típicos de aguas frías, y de distribución gondwánica durante el Pérmico Temprano. Estos son conocidos como característicos de las faunas de bajas temperaturas en las Sierras Australes de la provincia de Buenos Aires, Sud África, Australia y norte de India. El Pérmico Inferior de las Sierras Australes está caracterizado por la denominada «fauna de *Eurydesma*», integrada además, por los géneros *Deltopecten*, *Stutchburia*, *Leptodesma*, *Allorisma*, y *Myonia*, entre otros. Esta asociación de bivalvos es comparable con las registradas en las Formaciones Rio do Sul y Rio Bonito de la cuenca Paraná (sur del Brasil), debido al desarrollo de condiciones ambientales similares.

El Mesozoico se caracterizó por una nueva radiación de los bivalvos, facilitada por la desintegración de la Pangea, el mayor desarrollo de las plataformas continentales y las modificaciones en las distribuciones de los continentes y mares, asociadas con modificaciones paleoclimáticas.

En el Mesozoico se puede observar la existencia prácticamente continua en el tiempo, de tres grandes unidades paleobiogeográficas o Reinos, basados en la distribución de los bivalvos: Boreal, Tethys y Austral (Kauffman, 1973; Damborenea 2002 b, 2003, Figura 14. 34). La mayor diversidad se ubicó siempre en las regiones de bajas latitudes, coincidentes con la posición del mar de Tethys, mientras que los Reinos Boreal y Austral exhibieron menor diversidad y una alta proporción de taxones bipolares. El fenómeno de la bipolaridad de las faunas de bivalvos puede reconocerse ya en el Pérmico (Shi y Grunt, 2000) y Jurásico Temprano (Damborenea, 1993), aunque es mucho más claro en el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano (Crame, 1993).

La transgresión del Triásico Medio introdujo, en Chile, una fauna de pelecípodos con afinidades europeas, integrada por especies de los géneros *Daonella*, *Trigonia*, *Nuculopsis*, *Palaeonucula* y *Parallelodon*. En el Triásico Superior (Noriano) se halla *Monotis subcircularis* de distribución pacífica, pues se la ha reconocido

en Chile, Perú, Ecuador, Colombia, California hasta Alaska. En Colombia y Perú además, contiene *Myophorigonia jaworskii*.

Pérez y Reyes (1994, 1997) destacan la importancia que ya adquieren los Trigonioida en el Triásico chileno, especialmente los Minetrigoniidae con especies de los géneros *Minetrigonia*, *Myophorigonia*, *Perugonia* y *Maoritrigonia*, en su gran mayoría propios de la Región Circumpacífica.

La única localidad argentina con Triásico marino se halla en la región del río Atuel (provincia de Mendoza), la que proporcionó especies de *Cassianella*, *Palaeocardia*, *Septocardia*, *Otapiria* y *Minetrigonia*, características del Triásico Tardío (Riccardi *et al.*, 1997).

La abundancia y variedad de los bivalvos sudamericanos se incrementan a partir del Jurásico, y los estudios más modernos se relacionan con las faunas jurásicas de cuencas argentinas y chilenas (Pérez, 1982; Damborenea, 1987 a, b, 2002 a; Aberhan, 1994) donde existen localidades (río Atuel, Piedra Pintada, Quebrada Asientos) que proporcionaron muchas especies de estos moluscos, entre los que se destacan los trigoniodeos, inocerámidos, pectinoideos y ostreoides. Para todo el Jurásico Inferior andino, desde Alaska hasta Chubut, es característico el género *Weyla* (Figura 14. 21 F).

Teniendo en consideración la distribución de las especies de bivalvos con relación a las geografías dominantes, durante el Jurásico Temprano del margen sudoriental pacífico, se han distinguido los siguientes agrupamientos de especies (Damborenea, 1996):

- Especies de bajas latitudes (Tethys) presentes en la región andina central, por ejemplo las de los géneros *Lithiotis* y *Gervillaria* (Figura 14. 21 G).
- Especies locales, registradas en los Andes australes. Constituyen un caso particular de las especies endémicas, restringidas a la totalidad de la región austral, por ejemplo las de los géneros *Groeberella* y *Gervilletia*.
- Especies «pacíficas», distribuidas a lo largo del borde pacífico y solo esporádicamente, a la región del Tethys, por ejemplo las de los géneros *Otapiria* y *Weyla* (Figura 14. 21 D, F).
- Especies cosmopolitas, de distribución prácticamente global, por ejemplo las de los géneros *Entolium* y *Plagiostoma*.
- Especies de altas latitudes: pueden ser bipolares, de distribución discontinua, restringidas a las altas latitudes de ambos hemisferios, por ejemplo las de los géneros *Kolymonectes*, *Agerchlamys* y *Kalentera* (Figura 14. 22 F), o australes (especies de *Asoella*).

Durante el Mesozoico sudamericano, los bivalvos constituyeron un elemento destacado en las asociaciones bentónicas distribuidas a lo largo del borde pacífico. En el Triásico y Jurásico más Temprano hubo una mayor influencia austral, pero luego se incrementó la componente tethysiana, seguramente favorecida por el establecimiento del Corredor Hispánico. A partir del Jurásico Tardío aparecen elementos sudafricanos y australianos que habrían migrado a través del Corredor de Mozambique (Figura 14. 34).

Durante el Cretácico, desde el norte de Chile hasta el Canadá, los rudistas forman espesas calizas arrecifales. Más al sur, los bivalvos muestran gran abundancia y diversificación, pero no fueron objeto de revisiones modernas. En el Neocomiano se destacan especies de *Virgotrignia*, *Anditrignia* y *Steinmanella* y ostreidos como *Ostrea*, *Aetostreon* y *Exogyra*.

En el Cretácico Superior austral se hallan inocerámidos, *Pterotrignia*, *Aucellina* e integrantes de la fauna de *Lahillia luisa*, que muestran vinculaciones con Tierra del Fuego, Antártida y Nueva Zelanda.

Hacia fines del Cretácico se produjo la última fragmentación del Gondwana y la fauna pantropical relativamente uniforme del Cretácico fue progresivamente separada, lo que condujo a la desaparición de la Provincia Austral mesozoica. En su lugar se generaron nuevas unidades biogeográficas, como la Provincia Weddelliana, del final del Cretácico (Zinsmeister, 1979). Ésta desarrolló en un mar somero de aguas templado frías que se extendía desde el sur de América del Sur hacia el noreste y este de Australia, abarcando la Antártida, islas Chatham, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda. Se caracterizó por sus géneros cosmopolitas, indo-pacíficos, tethysianos y el dominio de taxones originados en esta región y que estuvieron restringidos a las altas latitudes, conocidos como «elementos paleoaustales». Entre ellos, los bivalvos *Austrotrignia*, *Pacitrignia*, *Mixtipecten*, *Linucula*, *Austrocucullaea*, *Neilo* (*Neiloides*), *Spineilo*, *Austroneilo*, *Lahillia*, *Electroma* y *Pteromyrtea* fueron formas abundantes y comunes entre América del Sur, Nueva Zelanda, islas Chatham y Antártida.

La fragmentación del bloque Antártico-Australiano en el Paleoceno Tardío, la separación definitiva en el Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano de América del Sur y Antártida, y el progresivo desplazamiento de Nueva Zelanda, Australia y América del Sur hacia sus posiciones actuales, produjo un nuevo diseño paleocirculatorio en la región, que condujo al aislamiento, cada vez más pronunciado, de es-

tas placas. Durante el Eoceno, la Provincia Weddelliana comenzó a perder su identidad y, en su lugar, desarrollaron asociaciones endémicas y altamente diversificadas, con solo algunos géneros en común. En el Eoceno antártico aún perduran elementos paleoaustales representados por *Lahillia* y *Austroneilo*, entre otros. En Patagonia, para entonces se registra la aparición de taxones de origen pacífico, como *Yoldia* (*Calohardia*), *Solen* (*Eosolen*), *Periploma* (*Aelga*) y *Venericor*.

En el extremo austral sudamericano, para el Oligoceno Tardío-Mioceno Medio, los elementos paleoaustales se habían prácticamente extinguido y los endémicos alcanzaban ya el 30% de la totalidad de las faunas, estando representados por *Iheringinuclula*, *Neoinoceramus*, *Monteleonia*, los venéridos *Ameghinomya*, *Retrotapes*, *Austrocallista* y los pectínidos *Jorgechlamys*, *Reticulochlamys* (Figura 14. 21 O) y *Zygochlamys*. Asimismo, aparecen nuevos géneros de origen pacífico, tales como *Nodipecten*, *Patinopecten* y *Swiftopecten*. En esos momentos se registra una nueva corriente migratoria representada por elementos de dispersión cenozoica (Beu *et al.*, 1997), la mayoría de los cuales son gastrópodos, observándose un intercambio faunístico entre el sur de América del Sur y Nueva Zelanda, en ambas direcciones.

En los comienzos del Mioceno Tardío tuvo lugar otro notable cambio faunístico en las asociaciones terciarias australes. Se extinguieron el 85% de los moluscos que hasta entonces habían caracterizado los mares patagónicos, se registró el arribo de la primer corriente migratoria desde la región caribeña, y nuevos géneros paratropicales de aguas cálidas, originados en la misma durante el Oligoceno-Mioceno Temprano, extendieron su distribución geográfica hasta el extremo sur americano. La fauna quedó integrada por un 56% de elementos caribeños, los que definieron a las Provincias miocenas Valdesiana y Paraniana, situadas a lo largo del litoral atlántico, desde el norte de la Patagonia hasta el sur del Brasil (Martínez y del Río, 2002 a, b). Los bivalvos estuvieron representados por *Polymesoda*, *Luciniscia*, *Antinioche*, *Parvilucina*, *Chionopsis* s. str., *Lamelliconcha*, *Pitarella*, *Pitar* s. str., *Dinocardium*, *Mactromeris* y *Hexacorbula*. El definitivo establecimiento de la Corriente de Malvinas produjo un enfriamiento de las aguas superficiales, lo que motivó que el gradiente térmico se hiciera progresivamente más marcado a partir del Mioceno Tardío, provocando que los elementos caribeños se retrajeran en su distribución, hacia el norte, donde la mayoría aún habita. Con la extinción de esta fauna en el Atlántico

sudoccidental se puso fin a la breve existencia de las Provincias Valdesiana y Paraniana.

Las actuales Provincias Argentina y Magallánica, que se extienden desde el sur del continente americano hasta el sur del Brasil, solo conservan un 15% de los géneros del Mioceno Tardío, y se caracterizan por registrar la primera aparición de los elementos magallánicos posmiocenos, los que les confieren su identidad (Martínez y del Río, 2002 a, b).

Durante el Neógeno se reconocen numerosas provincias sobre el litoral de América del Norte y Central (Addicott, 1966; Valentine, 1961; Hall, 1960; Petuch, 1988), todas ellas limitadas por gradientes térmicos latitudinales, al igual que las 18 provincias recientes sudamericanas.

LOS BIVALVOS DE AGUA DULCE FÓSILES DE AMÉRICA DEL SUR

La mayoría de los bivalvos fósiles sudamericanos pertenecen a los **naíades** o almejas nacaríferas correspondientes a las superfamilias Unionoidea y Muteloidea (orden Unionoidea), según posean larva gloquideo o lasidio, respectivamente.

Los Unionoidea son de distribución prácticamente mundial, pero la familia Hyriidae está restringida a la América del Sur (subfamilia Hyriinae) y Australasia. Entre los Hyriinae, un género común viviente y fósil es *Diplodon*, que actualmente habita en la cuenca del río Paraná, pero que en el pasado geológico tuvo una distribución continental mucho mayor. Exceptuando una mención en el Triásico de Pennsylvania (E.U.A.) y otra en el Jurásico Medio de la Península Antártica (Camacho, 1957; Herbst y Camacho, 1970), las restantes especies fósiles de *Diplodon* son sudamericanas. En el Jurásico Medio de Patagonia (Morton y Herbst, 2001) se hallan *Diplodon simplex* y *D. matildense*, mientras que del Jurásico Superior-Cretácico Inferior del Uruguay, fueron descritas dos especies (Martínez y Figueiras, 1991); otras especies se hallan en el Cretácico Medio y Superior de la Patagonia y en el Terciario de Colombia, Ecuador, Perú, Chile y Argentina. El Paleoceno brasileño proporcionó a *Paxyodon priscus*, poco conocido.

Los típicos Muteloidea sudamericanos corresponden a la familia Mycetopodidae, viviente al oriente de la cordillera andina, con géneros como *Mycetopoda*, *Monocondylea* y *Anodontites*, entre otros. El primero de ellos habita en la cuenca rioplatense y en los ríos de la pendiente atlántica del sur del Brasil, pero carecería de fósiles, excepto una especie triásica

en Pennsylvania (E.U.A.). *Monocondylea* posee especies en el Oligoceno de Colombia y Mioceno de Ecuador, mientras que *Anodontites* se conoce fósil en el Cretácico Superior de Bahía (Brasil) y Terciario Superior del noreste argentino.

En el Jurásico Superior-Cretácico Inferior del Uruguay (Formación Tacuarembó) se halló una almeja de gran tamaño, *Tacuarembويا caorsii* (Martínez *et al.*, 1993).

El origen de los Unionoidea sudamericanos es desconocido, aunque en general, se acepta que los mismos no tendrían relación con los que vivieron en el continente durante el Paleozoico. Parodiz y Bonetto (1963) y Parodiz (1969) sostienen que podrían haberse originado en América del Norte, posiblemente en el Triásico, y desde allí, en el Cretácico, emigrado al resto de las Américas. Sin embargo, no se puede desecher un origen gondwánico, dada la distribución ya alcanzada durante el Jurásico Medio austral.

Igualmente frecuentes en los sedimentos de agua dulce son algunos miembros de la superfamilia Corbiculoidea (orden Veneroidea). Actualmente, el género *Polymesoda* es típico del sur de los Estados Unidos y América Central hasta Venezuela y Chile, mientras que *Neocorbicula* está distribuido desde Guayana hasta el Río de la Plata, con especies fósiles a partir del Paleoceno Inferior (Daniano) en Argentina, Chile, Bolivia y Ecuador.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los bivalvos poseen, en general, poca utilidad en bioestratigrafía, debido a su dependencia de las facies y a su lenta velocidad de evolución. Sin embargo, una de las numerosas aplicaciones del conocimiento de los bivalvos fósiles es el desarrollo de zonaciones bioestratigráficas locales, que suelen ser muy útiles debido a la abundancia de estos moluscos en facies litorales o cercanas a la costa.

El conocimiento de los bivalvos paleozoicos no ha sido aún sistematizado para este uso, aunque se han aplicado localmente, por ejemplo en el Carbonífero no marino de Gran Bretaña, donde son útiles para la correlación de las capas con carbón. Con respecto a los marinos, su empleo en este aspecto está comenzando a explorarse, por ejemplo en los depósitos carbonífero-pérmicos de Argentina (Pagani y Sabbatini, 2002).

Por otro lado, los estudios están mucho más avanzados en rocas pospaleozoicas, y hay varios grupos de bivalvos que han sido utilizados con éxito en zonaciones bioestratigráficas,

Cuadro 14.5. Zonación del Jurásico Temprano y Medio de Argentina basada en bivalvos, correlacionada con la biozonación local de amonites (modificado de Damborenea, 1994).

SIST	SERIE	PISO	BIOZONAS PARA ARGENTINA	
			AMONITES	BIVALVOS
JURÁSICO	MEDIO	Calloviano	<i>Peltoceratoides-Parawedekindia</i>	?
			<i>R. (L.) patagoniensis</i>	
			<i>Proximum</i>	
			<i>Bodenbenderi</i>	
			<i>Vergarensis</i>	<i>Retroceramus stehni</i>
		Bathoniano	<i>Steinmanni</i>	<i>Retroceramus patagonicus</i>
			<i>Cadomites-Tulitidae</i>	
		Bajociano	<i>Megasphaeroceras magnum</i>	<i>Retroceramus marwicki</i>
			<i>Humphriesianum</i>	<i>Parainoceras? westermanni</i>
			<i>Emileia (C.) giebeli</i>	<i>Propeamussium andium</i>
			<i>Pseudotoites singularis</i>	
		Aaleniano	<i>Puchenquia malarguensis</i>	<i>Meleagrinnella</i>
			<i>"Zurcheria" groeberi</i>	
			<i>Bredya manflasensis</i>	
	INFERIOR	Toarciano	<i>Dumortieria</i>	<i>Parvamussium cf. pumilum</i>
			<i>Phlyseogrammoceras tenuicostatum</i>	
			<i>Phymatoceras</i>	
			<i>Collina chilensis</i>	
			<i>Peronoceras pacificum</i>	
			<i>Peronoceras largaense</i>	
			<i>Dactylioceras hoelderi</i>	
			<i>Tenuicostatum</i>	<i>Posidonotis cancellata</i>
		Pliensbachiano	<i>Fanninoceras</i> disciforme fannini behrendseni	<i>Radulonectites sosneadoensis</i>
				<i>Otapiria neuquensis</i>
			<i>Dubariceras</i>	
		Sinemuriano	<i>Tropidoceras</i>	<i>Cardinia cf. listeri</i>
			<i>Miltoceras</i>	
			<i>Epophioceras</i>	
			?	
		Hettangiano	<i>"Agassiceras"</i>	<i>Otapiria pacifica</i>
			<i>"Vermiceras"</i>	
			<i>Badouxia canadensis</i>	
			<i>"Wahneroceras-Schlotheimia"</i>	
			<i>"Psiloceras"</i>	<i>Palmoxytoma cf. cygnipes</i>
			<i>Psiloceras rectocostatum</i>	
			?	

Cuadro 14. 6. Asociaciones de bivalvos oligocenos y miocenos de la Patagonia oriental (modificado de del Río, 2004).

Edad		Asociaciones	Especies dominantes
Mioceno	Tardío	Zona de " <i>Aequipecten</i> " <i>paranensis</i>	<i>Glycymerita magna</i> , <i>Anadara</i> (<i>Rasia</i>) <i>bravardi</i> , " <i>Chlamys</i> " <i>actinodes</i> , <i>Amusium paris</i> , <i>Chionopsis australis</i> , <i>Pitar mutabile</i> , <i>Retrotapes ninfasiensis</i> , " <i>Turritella</i> " <i>pyramidesia</i> , <i>Epitonium borcherti</i> , <i>Trophon laciniatus santacruzensis</i>
	Medio	<i>Nodipecten</i> sp. - <i>Venericor abasolensis</i> , <i>Glycymerita camaronesia</i>	<i>Antarctodarwinella iheringi</i> , " <i>Turritella</i> " <i>hautali</i> , " <i>Turritella</i> " <i>rustica</i> , <i>Ficula distans</i> , <i>Valdesia astraensis</i>
	Temprano	<i>Pseudoportlandia glabra</i> - <i>Antimelatoma quemadensis</i> <i>Reticulochlamys zinsmeisteri</i> <i>Struthiolarella patagoniensis</i> <i>Pleuromeris cruzensis</i> <i>Jorgechlamys centralis</i> - <i>Reticulochlamys borjasiensis</i>	<i>Glycymerita cuevensis</i> , <i>Hedecardium philippi</i> , <i>Sveltia major</i> , <i>Xymene dautzembergi</i> , <i>Zeacuminia santacruzensis</i> , <i>Eoturris santacruzensis</i> , " <i>Calyptraea</i> " <i>pileolus</i> , <i>Ataxocerithium juliana</i> <i>Neomibricaria patagonica</i> , <i>Crassatella patagonica</i> , <i>Struthiolarella ameghinoi</i> , <i>Valdesia collaris</i> , <i>Sassia bicegoi</i> , <i>Adelomelon pilsbryi</i> , <i>Reticulochlamys proximus</i> <i>Neonoceramus ameghinoi</i> , <i>Lima patagonica</i> , " <i>Chlamys</i> " <i>jorgensis</i> , <i>Ameghinomya darwini</i> , <i>Retrotapes scutata</i> , <i>Valdesia aequistriata</i> , <i>Eoturris jorgensis</i> , " <i>Hadriana</i> " <i>jorgensis</i> ,
Oligoceno		<i>Panopea sierrana</i> - <i>Parynomys patagonensis</i>	" <i>Calyptraea</i> " <i>juliana</i> , <i>Valdesia pseudocollaris</i> , " <i>Turritella</i> " <i>patagonica</i> , <i>Neilo ortmanni</i> , <i>Dosinia burmeisteri</i> , <i>Zygochlamys geminata</i>

como los pterioideos halóbidos en el Triásico. El Mesozoico de Nueva Zelanda fue originalmente dividido en unidades tiempo-roca locales, en la mayoría de los casos, considerando la distribución de los bivalvos. En diversos lugares del mundo (especialmente en el hemisferio norte) se han propuesto para el Jurásico y Cretácico biozonaciones sobre la base de monoitoides, buchidos, pectinoideos o inoceramoides, muy útiles para la correlación.

Riccardi *et al.* (1993, 2000) y Damborenea (1990, 1994) han propuesto una biozonación del Jurásico-Cretácico andino, basada principalmente en pectinoideos, inoceramoides y trigonoides (Cuadro 14. 5). En el Jurásico Inferior se hallan especies de *Otapiria* (Figura 14. 21 D), *Palmoxytoma*, *Cardinia* (Figura 14. 22 G), *Radulonektites*, *Posidonotis* y *Propeamussium*; en el Jurásico Medio es importante *Retroceramus* (Figura 14. 21 K), mientras que en el Jurásico Superior (Tithoniano) existe una variada fauna de bivalvos caracterizada por un desarrollo de Myophorellinae y Anditrigoniinae, entre las trigonias, y *Deltoideum lotenoense* entre los ostreáceos.

Para el Neógeno de Patagonia se propuso una zonación basada en moluscos en la que se reconocen 6 asociaciones caracterizadas fundamentalmente por el contenido de sus pectínidos (Cuadro 14. 6) (del Río, 1988, 2004).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

La idea de que la conchilla bivalva de los pelecípodos podría haber derivado de la univalva de algún molusco primitivo es antigua y fue expuesta en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Part I, 1960: 21-22; Part N, 1969: 109), aclarando que los Monoplacophora contendrían caracteres que los ubicarían entre los ancestros más probables.

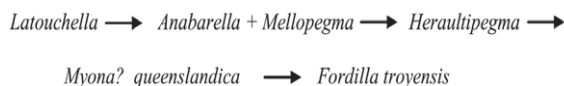
El hallazgo de numerosas y variadas conchillas en el Cámbrico Inferior y Medio del hemisferio norte dio renovado impulso a las investigaciones relacionadas con el origen y las relaciones filogenéticas de esta clase de moluscos. Si bien fue demostrado que no todas las conchillas halladas correspondían a los Bivalvia, las que realmente pertenecen a ella no solo contienen rasgos que podrían orientar en cómo habrían sido los primitivos representantes de la clase, sino que exhiben caracteres morfológicos intermedios que permitieron arrojar luz sobre las formas ancestrales y las primeras etapas de su evolución en el Paleozoico Temprano.

Un avance importante tuvo lugar en las pos-trimerías del siglo XX, con los trabajos de Pojeta y Runnegar (1974, 1976), Runnegar y Jell (1976) y Pojeta (1975, 1978, 1980) basados principalmente en el estudio de formas del Cámbrico Temprano-Cámbrico Medio, correspondientes a taxones morfológicamente intermedios entre los monoplacóforos helcionelloi-

deos y *Fordilla troyensis*, del Cámbrico Temprano alto, el más antiguo bivalvo conocido. Entre las formas intermedias se halla *Heraultipegma* (Cámbrico Temprano de Siberia, China, Francia, Australia), y un rostroconchio primitivo, comprimido, muy similar a *Fordilla* aunque pseudobivalvo que, por descalcificación de su margen dorsal posterior, podría haber dado lugar al ligamento opistodético de los bivalvos. Un organismo que mostraría que ello fue posible es *Myona? queenslandica* (Cámbrico Medio medio de Australia) con una protoconcha univalva (que permite considerarla un rostroconchio) pero cuyo adulto habría poseído un margen dorsal flexible, motivando que, en unas pocas conchillas las valvas se muestren separadas a lo largo de lo que probablemente fue el eje charnelar.

Heraultipegma a su vez también puede relacionarse con monoplacóforos helcionelláceos, univalvos y lateralmente comprimidos, como *Anabarella* y *Mellopegma* (Cámbrico Temprano y Medio), los que mostrarían vinculaciones con helcionélidos más típicos, como *Helcionella* y *Latouchella*, que no son lateralmente comprimidos y con la abertura de la conchilla limitada al lado ventral.

Por lo tanto, la secuencia siguiente mostraría el origen de los Bivalvia a partir de formas con conchilla univalva:



El cambio de rostroconchio a bivalvos habría sido bioquímico y expresado morfológicamente como un margen dorsal elástico; la compresión lateral de la conchilla de algunos helcionelloideos pudo proporcionar el mecanismo por el cual herbívoros epifaunales se convirtieron en excavadores de sedimentos. Así, *Heraultipegma* y *Fordilla* habrían sido infaunales suspensívoros.

La conclusión de que los Bivalvia no serían descendientes directos de los Monoplacophora sino de los Rostroconchia, constituyó uno de los motivos para que fueran reunidos, junto con los Scaphopoda, en el subphylum Diasoma. Los Rostroconchia serían la clase ancestral de los Diasoma y se habrían originado de los helcionelloideos lateralmente comprimidos, dando lugar a los Bivalvia por un lado y a los Scaphopoda por el otro.

Los Monoplacophora fueron ubicados en el subphylum Cyrtosoma, junto con Gastropoda y Cephalopoda (Runnegar y Pojeta, 1974; Pojeta y Runnegar, 1976; Pojeta, 1980).

Runnegar y Pojeta (1974) incluyeron en los Monoplacophora, además de los Helcionelloidea (como *Latouchella* y *Helcionella*), a otros grupos de moluscos, como los Tryblidoidea, ejemplificados por los géneros cámbricos *Pilona* y *Tryblidium* y el viviente *Neopilina*. Ambos grupos, con conchilla bilateralmente simétrica, fueron considerados exogástricos (ápice de la conchilla anterior y conchilla expandida posteriormente), y diferenciados por el grado de enroscamiento de la conchilla.

Estas relaciones filogenéticas entre helcionélidos y tryblidoideos fueron cuestionadas por Peel (1991 a, b), para quien ambos grupos representarían linajes diferentes de moluscos sin torsión: los helcionélidos estarían enroscados endogástricamente y representarían un linaje mayor, denominado clase Helcionelloidea. Los tryblidoideos constituirían un linaje menor (orden Tryblidiida) dentro de la subclase Tergomya (exogástrica), en el sentido de Horny (1965), pero que Peel (1991 a, b) propone elevar a la clase Tergomya.

Mientras los Helcionelloidea resultarían los ancestros directos de los Rostroconchia, como propusieron Runnegar y Pojeta (1974), y ambos serían endogástricos, en cambio los Bivalvia derivarían, no de los helcionelloideos, sino de algún tergomyano tryblidoideo primitivo o de un molusco tryblidoideo exogástrico. En consecuencia, los Diasoma no pueden considerarse monofiléticos, por comprender a dos linajes diferentes pero paralelos: Tergomya - Bivalvia (exogástrico) y Helcionelloidea - Rostroconchia (endogástrico).

La clase Monoplacophora, según Peel (1991 a, b) debería dejar de tener un significado formal, debido a las distintas acepciones adquiridas a lo largo de las últimas décadas, si bien informalmente se podría considerar que incluye a Tergomya, Helcionelloidea y otras clases de moluscos.

La idea de Peel de excluir a los Rostroconchia como ancestros de los Bivalvia, por ser endogástricos, fue criticada por Waller (1998) alegando que Peel no presentó evidencias de que los Rostroconchia hayan sido endogástricos; por el contrario, existirían razones indicadoras de que eran exogástricos. Aparentemente, Peel consideró endogástricos a los Rostroconchia por su posible derivación de un bivalvo lateralmente comprimido, tal como *Mellopegma*, al que interpretó como endogástrico, pero que Waller y otros autores consideran exogástrico.

Pojeta y Runnegar (1976) derivaron a los Bivalvia de rostroconchios primitivos, como los ribeirioideos, considerando a ambos exogástricos y por lo tanto, no relacionados con

los escafópodos o cefalópodos, los que compararían un ancestro endogástrico.

Morris (1979) y Waller (1998) argumentaron que el ligamento de los Bivalvia originalmente estaba detrás de los umbones, indicando un origen exogástrico ancestral, y la presencia en el Cámbrico Temprano del rostroconchio ribeiroideo *Watsonella siberica*, con conchilla larval dividida completamente, mostraría que, en efecto, los Bivalvia se originaron de ribeiroideos primitivos.

Según Waller (1998), los Scaphopoda deberían ser removidos del subphylum Diasoma (en el que Runnegar y Pojeta, 1974 incluyeron a Rostroconchia, Bivalvia y Scaphopoda) por no ajustarse a su definición, y transferidos a los Cyrtosoma. En cambio, los Tryblidiida merecerían ser incluidos en los Diasoma (y no en los Cyrtosoma).

La derivación de los bivalvos a partir de los rostroconchios ribeiroideos, pseudobivalvos, también fue criticada por Vogel y Gutmann (1980). Para dichos autores, partiendo de un molusco primitivo bastante similar a *Neopilina* viviente, con conchilla univalva, es posible desarrollar una conchilla bivalva como respuesta a un cambio de ambiente, desde un sustrato firme a otro blando, como reptador epibentónico. Cada cambio producido [conchilla bivalva mineralizada, presencia de músculos aductores, ligamento, biso y cambio de una alimentación vegetariana (algal) a filtrante] es explicado como significando una mejora adaptativa.

ETAPAS EVOLUTIVAS INICIALES Y PRIMERA GRAN RADIACIÓN

El descubrimiento de importantes faunas de bivalvos en el Paleozoico Inferior de varias partes del mundo, realizado, en particular, durante las últimas décadas, contribuyó significativamente a la comprensión de las etapas evolutivas iniciales de esta clase de moluscos, así como a la elaboración de una clasificación basada en las relaciones filogenéticas. Esta tarea resultó beneficiada con el reconocimiento de formas morfológicamente intermedias y la aplicación de enfoques novedosos, entre los que se contaron el estudio de las microestructuras y los aportes de la filogenia molecular basada en el ribosoma 18S.

Dichas investigaciones no solo permitieron destacar la importancia que tuvieron ciertas modalidades evolutivas (convergencias, pedomorfosis, etc.) en la evolución de linajes diferentes, sino que también sirvieron para poner

en evidencia la existencia de un proceso de diversificación durante el Paleozoico Temprano, a través del que surgieron todos los grupos principales de bivalvos vivientes en la actualidad.

Los bivalvos más antiguos geológicamente son los protobranquiados del Cámbrico, cuyas conchillas no superan el tamaño de 5 mm. Por lo tanto, fueron organismos que debieron vivir dispersos entre los granos de los sedimentos, resultando difícil decidir acerca de su naturaleza infaunal o epifaunal. *Fordilla troyensis* del Cámbrico Temprano (Tommotiano-Botomiano) de Siberia y *Pojetaia runnegari* distribuida en Australia, desde el Tommotiano hasta el Cámbrico Medio, podrían ser también protobranquios. Otros géneros, como *Tuarangia* y *Comya* del Cámbrico Medio tardío del norte europeo y Australasia (Berg-Madsen, 1987) y *Arhouiella* del Cámbrico Medio de Marruecos, poseen afinidades inciertas. En el Cámbrico Superior solo se conoce *Tuarangia*, por lo que existiría una falta de documentación cámbrica superior que, según Cope (1995, 1997) es desafortunada, pues coincidiría con la aparición de la branquia filibranquia. La derivación de esta branquia directamente de la protobranquia (Cope, 1995) fue un hecho de gran importancia en la evolución de los bivalvos, que habría desencadenado la gran radiación adaptativa de estos moluscos en el Ordovícico Temprano, y permitido el incremento de tamaño. Con anterioridad se creía que todos los bivalvos ordovícicos habían sido protobranquios y que la filibranquia había desarrollado separadamente durante el Silúrico Temprano en diferentes grupos.

Recién a partir del Ordovícico se nota una tendencia al aumento de tamaño, lo que habría permitido explotar una variedad de nuevos hábitats. Las formas ancestrales ordovícicas debieron diferir poco de los nucúlidos modernos, los que tienen tres capas aragoníticas (interna de nácar laminado, media de nácar lenticular y externa prismática), una característica que también se presenta en los Monoplacophora y Archaeogastropoda, por lo que debió ser la microestructura de los moluscos primitivos.

La evolución de la filibranquia, que liberó a los bivalvos de la dependencia del sedimento para la alimentación, posiblemente ocurrió al comienzo del Tremadociano y fue el elemento desencadenante de la explosión evolutiva del Ordovícico Temprano, cuando se incrementó la diversidad, las conchillas aumentaron su tamaño (pasando de 1-2 mm de largo en el Cámbrico, a 10-15 mm en el Arenigiano temprano

y más de 25 mm en el Llanvirniano). Este tipo de branquia alimentadora permitió la competencia, en igualdad de condiciones, con los braquiópodos. Todos los tipos de alimentación, excepto los suspensívoros sifonados, se desarrollaron en esta primera radiación.

El conocimiento de los bivalvos ordovícicos es escaso, pero uno de los lugares del mundo donde están bien representados y estudiados es en Argentina (Sánchez, 2003). En el Tremadociano se registran especies restringidas a la región perigondwánica, que incluye los registros de Argentina, mientras que con anterioridad habrían tenido una distribución más cosmopolita (Cope y Babin, 1999). Muchos bivalvos del Ordovícico Temprano pertenecerían a la familia Praenuculidae, pero los nuculoideos ya pudieron estar presentes en el Cámbrico y *Pojetaia*, por sus características, habría sido uno de ellos. En el Arenigiano temprano se hallan los prenucúlidos *Paulinea* y *Pensarnia*, lo que haría pensar que, durante el Ordovícico Temprano tuvo lugar una importante diversificación de los prenucúlidos, y sus formas más primitivas originaron a los Cardiolariidae, con charnela asimétrica, que podrían haber sido un nexo entre los Protobranchia y Autobranchia.

A partir de un prenucúlido del Ordovícico Temprano, *Autolamella branchi*, habrían derivado los Ctenodontoidea, por alargamiento de la parte anterior y retroceso de los umbones.

La divergencia entre los prenucúlidos y el grupo quimioautotrófico integrado por los Solemyoidea y Nucinelloidea, debió ocurrir antes del Arenigiano temprano. Las marcadas diferencias entre ambos, desde que aparecen los primeros en el Ordovícico Temprano y los segundos en el Pérmico, permiten sugerir que tuvieron largas historias separadas. Los Solemyoidea son adontos, mientras que los Nucinelloidea son dentados y pequeños (1-5 mm de largo), por lo que deben ser más primitivos y haber derivado antes que el otro grupo.

Algunos de los bivalvos del Ordovícico Temprano de Argentina representarían los primeros registros de grandes grupos (Sánchez, 2003), como los Anomalodesmata (*Ucumaris* del Tremadociano superior, Figura 14. 22 B), Heteroconchia (*Intihuarella* del Tremadociano superior) y Arcoida (*Catamarcaia* del Arenigiano medio).

La mayor innovación en el tronco nucúlido apareció en el Silúrico Temprano, cuando desarrolló un ligamento interno con resilio. Algunas de estas formas evolucionaron dientes largos en los extremos de la placa charnelar, característico de los nucúlidos modernos.

Varios grupos de eulamelibranquios pudieron haber derivado de los cardiolaroideos, a juzgar por el plan charnelar que presentan estos últimos. Los autobranquiados se caracterizan por su modo de vida epifaunal, lo que pudo deberse a la retención del biso durante el estadio poslarval.

El origen de los Trigonioidea puede retrotraerse al Ordovícico Temprano-Medio, con el género *Noradonta*, cuya dentición recuerda a la de un cardiolaroideo. A partir del mismo es posible llegar hasta el género *Lyrodesma* del Llanvirniano-Wenlockiano, en una secuencia que muestra la disminución gradual y pérdida de la fuerte asimetría charnelar que caracterizó a los primeros miembros del linaje. Entre los lyrodesmátidos y los trigonioideos posteriores se ubicarían los Schyzodontidae, con inserción ligamentaria muy similar a la de los lyrodesmátidos, pero sin dientes estriados. La dentición schyzodóntida probablemente se originó por retención pedomórfica de la dentición juvenil lyrodesmátida.

Los Trigonioidea y Unionoidea comparten una conchilla con microestructura prismático-columnar de aragonita. Los uniónidos vivientes son eulamelibranquios, una condición que ya habrían tenido en el Cretácico, pues en el Triásico Tardío eran filibranquios, constituyendo así el único ejemplo de cambio del grado filibranquio a eulamelibranquio ocurrido dentro de un mismo linaje, aunque es posible que esta transición haya tenido lugar varias veces en bivalvos no relacionados, por lo que la branquia eulamelibranquia sería polifilética (Cope, 1997).

Los Anomalodesmata son bivalvos excavadores, edentados, con conchilla prismatocnada como la de los nucúlidos, cuyo origen es desconocido. El género más antiguo conocido es *Arenigomya* del Arenigiano temprano de Gales del Sur. Los más primitivos habrían sido filibranquios, mientras que los grados eulamelibranquios y septibranquios aparecieron después.

Entre los Heteroconchia, *Glyptarca*, del Arenigiano, es un Glyptarcoidea con características dentarias que permitirían derivarlo de un ancestro cardiolárido, como los actinodóntidos.

Los Glyptarcoidea heteroconchios son los candidatos más probables como ancestros de los Pteriomorpha, entre los cuales los Arcoida pudieron derivar directamente de glyptarcoideos primitivos. Los pteriomorfios más primitivos son cyrtodóntidos del Tremadociano tardío de Australia; en el Arenigiano medio de Argentina se halla *Catamarcaia*, con ligamento

duplivincular (el más antiguo conocido) y conchilla con tres capas aragoníticas (externa prismática, media laminar cruzada e interna laminar cruzada compleja), la que sería una modificación de la glyptarcana ancestral, y *Zaplaella* (Figura 14. 22 A). Entre los pteriomorfios, los cyrtodóntidos son conocidos del Tremadociano; de ellos derivaron los ambonychidos y pterioideos en el Arenigiano y de estos últimos, los mytilidos.

Después del Ordovícico Medio o Tardío no se registra ninguna otra subclase nueva de Bivalvia y las que entonces existieron aún viven, lo que destaca la importancia de la radiación del Paleozoico Temprano en la filogenia de esta clase.

A partir del Paleozoico Tardío, la evolución de los Bivalvia se caracterizó por la diversificación, cada vez mayor, que fue teniendo lugar en cada una de las infraclases existentes, particularmente entre los Heteroconchia, Pteriomorphia y Trigonioidea. Dicha diversificación

se expresó en el incremento del número de familias, géneros y especies, sin duda superior al de las desapariciones, lo que llevó a que los pelecípodos ocupen un lugar preponderante en las faunas marinas actuales.

Seguramente, una excepción a lo expresado arriba, sean los Trigonioidea, que en el Mesozoico lograron una distribución cosmopolita y desarrollaron gran diversidad morfológica externa pero que, al final del Cretácico prácticamente desaparecieron, salvo unas pocas especies de los géneros *Eotrigonia* y *Neotrigonia* conocidos en el Terciario Inferior del sur de Australia y 6 especies vivientes de *Neotrigonia* australianas.

La diversificación evolutiva de los bivalvos fue un proceso que tuvo lugar paralelamente con las importantes modificaciones paleogeográficas y paleoclimáticas producidas en la superficie terrestre desde el Carbonífero-Pérmico, y que contribuyeron a la proliferación de los hábitats.

BIBLIOGRAFÍA

- Abbott, R.T. y Dance, S.P. 1982. *Compendium of Seashells*. E.P. Dutton, Inc. New York. 410 pp.
- Aberhan, M. 1994. Early Jurassic Bivalvia of northern Chile. Part. 1 Subclasses Palaeotaxodonta, Pteriomorphia and Isofilibranchia. *Beringeria* 13: 1-115.
- Addicott, W.O. 1966. Late Pleistocene marine paleoecology and zoogeography in Central California. *United States Geological Survey, Professional Paper* 523 C: C1-C21.
- Aguirre, M.L. 1993. Caracterización faunística del Cuaternario marino del noreste de la Provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47 (1): 31-54.
- Amler, M.R.W. 1999. Synoptical classification of fossil and Recent Bivalvia. *Geologica et Paleontologica* 33: 237-248.
- Babin, C. y Gutiérrez-Marco, J.C. 1991. Middle Ordovician bivalves from Spain and their phyletic and palaeogeographic significance. *Palaeontology* 34 (1): 109-148.
- Balech, E. 1986. Moluscos tóxicos, dinoflagelados y aguas rojas. Actualización de conocimientos. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* CCXIII: 61-78.
- Benton, M. y Harper, D. 1997. *Basic Palaeontology*. A.W. Longman Ltd., Edimburgh. 324 pp.
- Berg-Madsen, V. 1987. *Tuarangia* from Bornholm (Denmark) and similarities in Baltoscandian and Australasian late Middle Cambrian faunas. *Alcheringa* 11: 245-259.
- Beu, A.G., Griffin, M. y Maxwell, P.A. 1997. Opening of the Drake Passage gateway and Late Miocene to Pleistocene cooling reflected in Southern Ocean molluscan dispersal: Evidence from New Zealand and Argentina. *Tectonophysics* 281: 83-97.
- Boardman, R.S., Cheathom, A.H. y Rowell, A.J. 1987. *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 713 pp.
- Bonetto, A.A. y Ezcurra, I.D. 1965. Estudio comparado de las formas larvales de Mutelidae Ortmann y su significación sistemática y zoogeográfica (Mollusca, Pelecypoda). *Anales del 2º Congreso Latinoamericano de Zoología* (Sao Paulo), 2: 55-71.
- Bonetto, A.A., Maciel, I. y Pignalberi, C. 1962. Algunos factores ecológicos vinculados a la distribución de los náyades en el río Paraná y sus afluentes. *Dirección General de Recursos Naturales, Santa Fé, Publicación Técnica* 12: 167-175.
- Bredshaw, M. 1970. The dentition and musculature of some Middle Ordovician (Llandeilo) bivalves from Finistère, France. *Palaeontology* 13 (3): 623-645.
- Bromley, R.G. 1990. *Trace Fossils. Biology and Taphonomy*. Unwin Hyman Ltd., Londres. 280 pp.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Aceñolaza, F.G. 2002. *Trazas fósiles. Señales de comportamiento en el registro estratigráfico*. Museo Paleontológico Egidio Feruglio Publicación Especial 2: 1-382.
- Cadée, G.C. 1984. «Opportunistic feeding», a serious pitfall in trophic structure analysis of (paleo)-faunas. *Lethaia* 17: 289-292.
- Camacho, H.H. 1957. Observaciones geológicas y petrográficas en Bahía Esperanza, Puerto Paraiso e Islas Shetland del Sur y Melchior. En Observaciones Geológicas en Bahía Esperanza. *Publicaciones Instituto Antártico Argentino* 4: 25-30.
- Carter, J.G. 1980. Environmental and Biological controls of Bivalve shell mineralogy and microstructure. En: D. C. Rhoads y R. A. Lutz (editores), *Skeletal growth of aquatic organisms*. Plenum Press, New York. pp. 69-113.
- Carter, J.G. (ed.). 1990. *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. Van Nostrand Reinhold, New York, Vol. 1: 832 pp., vol. 2: 200 pp.
- Carter, J.G. y Aller, R.C. 1975. Calcification of the bivalve periostracum. *Lethaia* 8: 315-320.

- Carter, J.G. y Clark II, G.R. 1985. Classification and Phylogenetic significance of molluscan shell microstructure. En: D. J. Bottjer, C. S. Hickman y P. D. Ward (editores), *Mollusks. Notes for a short course*. University of Tennessee. Department of Geological Sciences. Studies in Geology 13: 50-71.
- Carter, J.G., Campbell, D.C. y Campbell, M.R. 2000. Cladistic perspectives on early bivalve evolution. En: E. M. Harper, J. D. Taylor y J. A. Crame (eds.), *The evolutionary Biology of the Bivalvia*. Geological Society of London, Special Publication 177: 47-79.
- Carter, R.M. 1968. On the biology and palaeontology of some predators of bivalved mollusca. *Palaeobiogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 4: 20-65.
- Carter, R.M. 1972. Adaptations of British Chalk Bivalvia. *Journal of Paleontology* 46 (2): 325-340.
- Casadío, S. 1998. Las ostras del límite Cretácico-Paleógeno de la Cuenca Neuquina (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *Ameghiniana* 35 (4): 449-471.
- Castellanos, Z.A. de y Landoni, N. 1990. La Familia Mycetopodidae Gray, 1840, en la República Argentina. En: *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina XVI, Moluscos pelecípodos, Fascículo 1. Mycetopodidae*. FECIC, Buenos Aires. pp. 7-86.
- Clarkson, S.W.K. 1998. *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. George Allen y Unwin Ltd., Londres. 4º ed.
- Cope, J.C.W. 1995. The early evolution of the Bivalvia. En: J. D. Taylor (editor), *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*. Oxford University Press. pp. 361-370.
- Cope, J.C.W. 1997. The early phylogeny of the Class Bivalvia. *Palaeontology* 40: 713-746.
- Cope, J.C.W. 2000. A new look of early bivalve evolution. *Geological Society of London, Special Publication* 177: 81-95.
- Cope, J.C.W. 2002. Diversification and biogeography of bivalves during the Ordovician Period. En: J. A. Crame y A. W. Owen (eds.), *Palaeobiogeography and Biodiversity Change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiations*. Geological Society, London, Special Publication 194: 25-52.
- Cope, J.C.W. y Babin, C. 1999. Diversification of bivalves in the Ordovician. *Geobios* 32: 175-185.
- Cox, L.R. 1960. Thoughts on the classification of the Bivalvia. *Malacological Society of London, Proceedings* 34: 60-88.
- Cox, L.R., Newell, N.D., Boyd, D.W., Branson, C.C., Casey, R., Chaván, A., Coogan, A.H., Dechaseaux, C., Fleming, C.A., Haas, F., Hertlein, L.G., Kauffman, E.G., Myra Keen, A., LaRocque, A., McAlester, A.L., Moore, R.C., Nuttall, C.P., Perkins, B.F., Puri, H.S., Smith, L.A., Soot-Ryen, T., Stenzel, H.B., Trueman, E.R., Turner, R.D. y Weir, J. 1969-1971. Mollusca 6. Bivalvia. En: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Vol. I-III*. The Geological Society of America and The University of Kansas. 1224 pp.
- Crame, J.A. 1993. Bipolar molluscs and their evolutionary implications. *Journal of Biogeography* 20: 145-161.
- Crame, J.A. 1996. Antarctica and the evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm. *Terra Antarctica* 3 (2): 121-134.
- Crenshaw, M.A. 1980. Mechanisms of shell formation and dissolution. En: D. C. Rhoads y R. A. Lutz (editores), *Skeletal growth of aquatic organisms*. Plenum Press, New York. pp. 115-131.
- Damborenea, S.E. 1987 a. Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part 1. Stratigraphical Introduction and Superfamilies Nuculanacea, Areacea, Mytilacea and Pinnacea. *Palaeontographica A* 199 (1-3): 23-111.
- Damborenea, S.E. 1987 b. Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part 2. Superfamilies Pteriacea, Buchiacea, Mytilacea and part of Pectinacea. *Palaeontographica A* 199 (4-6): 113-216.
- Damborenea, S.E. 1990. Middle Jurassic inoceramids from Argentina. *Journal of Paleontology* 64 (5): 736-759.
- Damborenea, S.E. 1993. Early Jurassic South American pectinaceans and circum-Pacific paleobiogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 100 (1-2): 109-123.
- Damborenea, S.E. 1994. Circum-Pacific correlation of Argentine Early and Middle Jurassic bivalve zones. *Geobios, Mémoire Special* nº 17.
- Damborenea, S.E. 1996. Palaeobiogeography of Early Jurassic Bivalves along the Southeastern Pacific margin. XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas V: 151-167.
- Damborenea, S.E. 2002 a. Early Jurassic bivalves of Argentine. Part. 3 Superfamilies Monotoidea, Pectinoidea, Plicatuloidea and Dimyoidea. *Palaeontographica A* 265: 1-119.
- Damborenea, S.E. 2002 b. Jurassic evolution of Southern Hemisphere marine palaeobiogeographic units based on benthonic bivalves. *Geobios, Mémoire Special* nº 24.
- Damborenea, S.E. 2003. Unidades paleobiogeográficas marinas jurásicas basadas sobre moluscos bivalvos: una visión desde el Hemisferio Sur. *Anales Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Buenos Aires), 53 [2001]: 141-160.
- Darrigran, G.A. 1997. Invasores en la Cuenca del Plata. *Ciencia Hoy* 7 (38): 17-22.
- Darrigran, G. y Damborenea, C. 2005 a. El mejillón dorado *Limnoperma fortunei* (Dunker, 1857) en la Cuenca del Plata. En: P. E. Penchaszadeh (Coordinador), *Invasores. Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña*. EUDEBA. Buenos Aires. pp. 39-102.
- Darrigran, G. y Damborenea, C. 2005 b. La almeja de agua dulce *Corbicula fluminea* (Müller, 1774). En: P. E. Penchaszadeh (Coordinador), *Invasores. Invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aledaña*. EUDEBA. Buenos Aires. pp. 133-213.
- del Río, C.J. 1988. Bioestratigrafía y Cronoestratigrafía de la Formación Puerto Madryn (Mioceno medio) - Provincia del Chubut - Argentina. *Anales Academia Nacional Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 40: 231-254.
- del Río, C.J. 1995. Sexual dimorphism in the Tertiary carditid *Venericardia inaequalis* (Philippi, 1887) (Argentina). *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 225 (2): 103-112.
- del Río, C.J. 2004. Tertiary marine molluscan assemblages of Eastern Patagonia (Argentina): a biostratigraphic analysis. *Journal of Paleontology* 78 (6): 1101-1122.

- González, C.R. 1994. Early Carboniferous Bivalvia from western Argentina. *Alcheringa* 18: 169-185.
- González, C.R. 1997. Late Carboniferous Bivalvia from western Argentina. *Geologica et Paleontologica* 31: 193-214.
- Gordillo, S. 1995. *Moluscos australes. Una guía ilustrada*. Zaguier y Urruty Publications, Buenos Aires. 115 pp.
- Griffin, M. 1991. Eocene bivalves from the Río Turbio Formation, southwestern Patagonia (Argentina). *Journal of Paleontology* 65 (1): 119-146.
- Hall, C.A. 1960. Displaced Miocene molluscan provinces along the San Andres fault, California. *University California Publications, Geological Series* 34 (6): 281-308.
- Harper, E.M. 1991. The role of predation in the evolution of cementation in bivalves. *Palaeontology* 34 (2): 455-460.
- Harper, E.M. 1997. The molluscan periostracum, an important constraint in bivalve evolution. *Palaeontology* 40 (1): 71-97.
- Harper, E.M., Taylor, J.D. y Crame, J.A. (eds.). 2000. The Evolutionary Biology of the Bivalvia. *Geological Society, London, Special Publication* 177: 1-494.
- Harrington, H.J. 1938. Sobre las faunas del Ordovícico Inferior del Norte argentino. *Revista Museo de La Plata, nueva serie I*: 109-289.
- Herbst, R. y Camacho, H.H. 1970. Sobre el hallazgo de bivalvos de agua dulce (Unionidae y Mycetopodidae) en el Terciario Superior de Empeдрado, Provincia de Corrientes, Argentina. *Ameghiniana* VII (4): 335-340.
- Horny, R.J. 1965. *Cyrtolites* Conrad, 1938 and its position among the Monoplacophora (Mollusca). *Sbornik narod nihi Musea i Prage* 21 (2): 57-70.
- Hudson, J.D. 1963. The recognition of salinity-controlled mollusc assemblages in the great Estuarine Basins (Middle Jurassic) of the Inner Hebrides. *Palaeontology* 11 (1): 163-182.
- Iribarne, O., Pascual, M. y Zampatti, E. 1990. An uncommon oyster breeding system in a Late Tertiary Patagonian species. *Lethaia* 23 (2): 153-156.
- Itearte, C.F. 2001. *Pisidium chiquitanum* new species from Santa Cruz de la Sierra, Bolivia (Bivalvia: Sphaeriidae). *The Nautilus* 115 (2): 50-54.
- Jablonsky, D. y Lutz, R.A. 1980. Molluscan larval shell morphology ecological and paleontological application. En: D. C. Rhoads y R. A. Lutz (editores), *Skeletal growth of aquatic organism*. Plenum Press, New York. pp. 323-377.
- Jablonsky, D. y Lutz, R.A. 1983. Larval ecology of marine benthic invertebrates: paleobiological implications. *Biological Reviews* 58: 21-89.
- Jablonski, D., Roy, K. y Valentine, J.W. 2000. Analysis of the latitudinal diversity gradient in marine bivalves. En: E. M. Harper, J. D. Taylor y J. A. Crame (eds.), *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*. *Geological Society, London, Special Publication* 177: 361-365.
- Jefferies, R.P.S y Minton, R.P. 1965. The mode of life of two jurassic species of *Posidomia* (Bivalvia). *Palaeontology* 8 (1): 156-185.
- Jefferies, R.P.S. 1960. Photonegative young in the Triassic lamellibranch *Lima lineata* (Schlotheim). *Palaeontology* 3 (2): 362-369.
- Johnson, A.L.A. y Lennon, C.D. 1990. Evolution of gryphaeate oysters in the mid-Jurassic of Western Europe. *Palaeontology* 33 (2): 453-486.
- Johnston, P.A. y Collom, C.J. 1998. The Bivalve Heresies – Inoceramidae are Cryptodonta, not Pteriomorpha. En: P. A. Johnston y J. W. Haggart (eds.), *Bivalves: An Eon of Evolution*. University of Calgary Press. pp. 347-360.
- Johnston, P.A. y Haggart, J.W. (editores). 1998. *Bivalves: An Eon of Evolution*. Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell. Calgary.
- Kauffman, E.G. 1973. Cretaceous Bivalvia. En: A. Hallam (ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier. pp. 353-383.
- Kennedy, W.J., Taylor, J.D. y Hall, A. 1968. Environmental and biological controls on bivalve shell mineralogy. *Biological Reviews* 44: 499-530.
- Lasta, M.L., Ciocco, N.F., Bremec, C.S. y Roux, A.M. 1998. Moluscos bivalvos y gasterópodos. En: E. E. Boschi (ed.), *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 2*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Mar del Plata. pp. 115-142.
- Leanza, A.F. 1956. Una curiosa ostra del Terciario patagónico. *Ostrea imitatrix* n. sp. *Revista Asociación Geológica Argentina* XI (1): 72-75.
- Liljedahl, L. 1985. Ecological aspects of a silicified bivalve fauna from the silurian of Gotland. *Lethaia* 18: 53-66.
- Liljedahl, L. 1991. Contrasting feeding strategies in bivalve from the Silurian of Gotland. *Palaeontology* 34 (1): 219-235.
- Martínez, S.A. y del Río, C.J. 2002 a. Late Miocene Molluscs from the Southwestern Atlantic Ocean (Argentina and Uruguay): a paleobiogeographic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology* 188: 167-187.
- Martínez, S.A. y del Río, C.J. 2002 b. Las provincias malacológicas miocenas y recientes del Atlántico sudoccidental. *Anales de Biología* 24: 121-130.
- Martínez, S. y Figueiras, A. 1991. Two new species of Mesozoic *Diplodon* (Bivalvia: Hyriinae) from Uruguay. *Walkerana* 5 (14): 217-223.
- Martínez, S., Figueiras, A. y Da Silva, J.S. 1993. A new Unionoid (Mollusca, Bivalvia) from the Tacuarembó Formation (Upper Triassic-Upper Jurassic), Uruguay. *Journal of Paleontology* 67 (6): 962-965.
- Mc Alister, A.L. 1962. Systematics, affinities and life habits of *Babinka*, a transitional ordovician lucinoid bivalve. *Palaeontology* 8 (2): 231-244.
- Mc Kinnon, D. 1982. *Tuarangia paparua* n. gen. and n. sp., a late Middle Cambrian pelecypod from New Zealand. *Journal of Paleontology* 56 (3): 589-598.
- Morris, N.J. 1979. On the origin of the Bivalvia. En: M. R. House (editor), *The origin of Major Invertebrate Groups*. Systematics Association, Special Volume nº 12. Academic Press, London. pp. 381-413.
- Morton B. 1996. The Evolutionary History of the Bivalvia. En: J. D. Taylor (ed.), *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. Oxford University Press. Oxford. pp. 337-359.
- Morton, L.S. 1984. *Diplodon baqueroensis* nov. sp. (Unionidae - Pelecypoda) de la Formación Baqueró (Cretácico Medio) de Santa Cruz, Argentina. *Facena* 5: 89-96.

- Morton, L.S. y Herbst, R. 2001. Nuevas especies del género *Diplodon* Spix (Bivalvia, Unionidae), del Jurásico Medio (Formación La Matilde), Provincia de Santa Cruz. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales* n.s. 3, 2: 159-164.
- Morton, L.S. y Sepúlveda, E.G. 1988. Bivalvos dulceacuícolas de la Formación Norquínco (Oligoceno), en la cuenca del río Percy, Provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 25 (2): 149-154.
- Newell, N. 1965. Classification of the Bivalvia. *American Museum Novitates* 2206: 1-25.
- Newell, N.D. y Boyd, D.W. 1970. Oyster-like Permian Bivalvia. *American Museum Natural History* 143: 1-281.
- Orensanz, J.M., Schwindt, E., Pastorino, G., Bortolus, A., Casas, A., Darrigran, G., Elías, R., López Gappa, J.J., Obenat, S., Pascual, M., Penchaszadeh, P., Piriz, M.L., Scarabino, F., Spivak, E.D. y Vallarino, E.A. 2002. No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic species in the southwestern Atlantic. *Biological Invasions* 4: 115-143.
- Ortmann, A.E. 1902. Tertiary Invertebrates. *Reports of the Princeton University. Expedition to Patagonia IV*, 2: 45-332. Princeton.
- Ortmann, A.E. 1921. South American Naiades. *Memoria Carnegie Museum* 8: 451-670.
- Pagani, M.A. y Sabattini, N., 2002. Biozonas de moluscos del Paleozoico superior de la Cuenca Tepuel-Genoa (Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 39 (3): 351-366.
- Parodiz, J.J. 1969. The Tertiary non-marine Mollusca of South America. *Annals of the Carnegie Museum* 40: 1-242.
- Parodiz, J.J. y Bonetto, A.A. 1963. Taxonomy and zoogeographic relationships of the South American Naiades (Pelecypoda: Unionacea and Mutelacea). *Malacologia* 1: 179-214.
- Peel, J.S. 1991 a. Funtional morphology of the Class Helcionelloida nov., and the early evolution of the Mollusca. En: A. M. Simonetta y S. Conway Morris (editores), *Proceedings International Symposium held at the University of Camerino* (27-31 March 1989). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 157-177.
- Peel, J.S. 1991 b. The Classes Tergomya and Helcionelloida, and early molluscan evolution. *Bulletin Grønlands Geologiska Undersøelse* 161: 11-65.
- Pennak, R. W. 1953. *Fresh-water invertebrates of the United States. Chapter 37. Pelecypoda*. The Ronald Press Co., Nueva York. pp. 694-726.
- Pérez, E. 1982. Bioestratigrafía del Jurásico de Quebrada Asientos, norte de Potrerillos, región de Atacama, Chile. *Boletín Servicio Nacional Geológico y Minero* 137: 1-149.
- Pérez, E. y Reyes, R. 1994. Presencia de *Maoritrigonia* Fleming, 1962 (Bivalvia: Minetrigoniidae) en el Triásico Superior de Sudamérica; descripción de dos especies nuevas. *Revista Geológica de Chile* 21 (1): 105-117.
- Pérez, E. y Reyes, R. 1997. Nuevos antecedentes acerca de la sistemática y cronoestratigrafía del orden Trigonoida en el Triásico y Jurásico de Chile. *VIII Congreso Geológico Chileno*, Actas 1: 573-577.
- Petuch, E.J. 1988. *Neogene History of Tropical American Molluscs*. Florida Atlantic University and the Coastal Education and Research Foundation. Virginia. 217 pp.
- Pilsbry, H.A. 1911. Non Marine Mollusca of Patagonia. *Report Princeton Expedition to Patagonia, 1896-1899*. 3, 5: 513-683.
- Pojeta, J. 1971. Review of Ordovician pelecypods. *Unites States Geological Survey Professional Paper* 695: 1-46.
- Pojeta, J. 1975. *Fordilla troyensis* Barrande and early pelecypod phylogeny. *Bulletin of American Paleontology* 67: 363-384.
- Pojeta, J. 1978. The origin and early taxonomic diversification of pelecypod. *Philosophical Transactions Royal Society of London B*284: 225-246.
- Pojeta, J. 1980. Molluscan Phylogeny. *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 16: 55-80.
- Pojeta, J. y Palmer, T.G. 1976. The origin of rock boring in mytilacean pelecypods. *Alcheringa* 1: 167-179.
- Pojeta, J. y Runnegar, B. 1974. *Fordilla troyensis* and the early history of pelecypod mollusks. *American Scientist* 62: 706-711.
- Pojeta, J. y Runnegar, B. 1976. The Palaeontology of Rostroconch Mollusks and the Early history of the Phylum Mollusca. *Unites States Geological Survey Professional Paper* 968.
- Popov, S.V. 1986. Composite prismatic structure in Bivalvia Shell. *Acta Paleontologica Polonica* 31: 2-26.
- Purchon, R.D. 1977. *The Biology of the Mollusca*. Pergamon Press. Oxford. 560 pp.
- Purchon, R.D. 1987. Classification and evolution of the Bivalvia: An analytical study. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 316: 277-302.
- Reid, R.G.B. y Brand, D.G. 1986. Sulfide-oxidizing symbiosis in lucinaceans: implications for bivalve evolution. *The Veliger* 29: 3-24.
- Riccardi, A.C., Damborenea, S.E. y Manceñido, M.O. 1993. Invertebrados mesozoicos. En: V. Ramos (ed.), *Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Mendoza. Relatorio XII Congreso Geológico Argentino*, II-12: 329-339.
- Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O. y Ballent, S.C. 2000 [1999]. El Jurásico y Cretácico de la Cordillera Principal y la Cuenca Neuquina. 3. Bioestratigrafía. En: R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales* 29 (16): 419-432.
- Riccardi, A.C., Damborenea, S.E., Manceñido, M.O., Scasso, R., Lanés, S. e Iglesia Llanos, M.P. 1997. Primer registro de Triásico marino fosilífero de la Argentina. *Revista Asociación Geológica Argentina* 52 (2): 228-234.
- Runnegar, B. y Jell, P.H. 1976. Australian Middle Cambrian molluscs and their bearing on early molluscan evolution. *Alcheringa* 1: 109-138.
- Runnegar, B. y Pojeta, J. 1974. Molluscan phylogeny. The paleontological viewpoint. *Science* 186: 311-317.
- Ruppert, E.E. y Barnes, R.D. 1969. *Zoología de los Invertebrados*. McGraw Hill Interamerican Editores. Mexico.
- Sánchez, T.M. 2003. Bivalves and Rostroconchs. En: J. L. Benedetto (ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología. Universidad Nacional de Córdoba. pp. 273-294.

- Sánchez, T.M. y Vaccari, N.E. 2003. Ucumariidae new family (Bivalvia, Anomalodesmata) and other bivalves from the Early Ordovician (Tremadocian) of northwestern Argentina. *Ameghiniana* 40 (3): 415-424.
- Sánchez, T.M., Marengo, L. y Astini, R.A. 2003. Late Ordovician Bivalvia Heteroconchia (Cycloconchidae and Glyptarcidae) from western Argentina. *Ameghiniana* 40 (3): 433-440.
- Savazzi, E. 1982. Adaptations to tube dwelling in the Bivalvia. *Lethaia* 15: 275-297.
- Savazzi, E. 1987. Geometric and functional constraints on bivalve shell morphology. *Lethaia* 20: 293-306.
- Savazzi, E. 1990. Biological aspects of theoretical shell morphology. *Lethaia* 23: 195-212.
- Savazzi, E. 1999. Boring, Nestling and Tube-dwelling Bivalves. En: E. Savazzi (ed.), *Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton*. John Wiley & Sons Ltd. pp. 205-237.
- Schneider, J.A. 2001. Bivalve systematic during the 20th Century. *Journal of Paleontology* 75 (6): 1119-1127.
- Schneider, J.A. y Carter, J.C. 2001. Evolution and phylogenetic significance of cardioidea shell microstructure. *Journal of Paleontology* 75 (3): 607-643.
- Seilacher, A. 1990. Aberration in bivalve evolution related to photo and chemosymbiosis. *Historical Biology* 3: 289-311.
- Seilacher, A. 1998. Rudists as Bivalvian Dinosaurs. En: P. A. Johnston y J. W. Haggart (eds.), *Bivalves: An Eon of Evolution*. University of Calgary Press. Calgary. pp. 423-436.
- Seilacher, A. y Seilacher, E. 1994. Bivalvia trace fossils: A lesson from actuopaleontology. *Courier Forschungsins Institut Seckenberg* 169: 5-15.
- Shelton, P.W. 1976. Functional morphology of the Hippuritidae. *Lethaia* 9: 83-100.
- Shi, G.R. y Grunt, T.A. 2000. Permian Gondwana-Boreal antitropicality with special reference to brachiopod faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology* 155 (3/4): 239-263.
- Simpson, C.T. 1920. Synopsis of the Naiads or pearly fresh-water mussels. *Proceeding U.S. National Museum* 22: 501-1044.
- Stanley, M.S. 1977. Coadaptation in Trigonidae; a remarkable family of burrowing bivalves. *Palaeontology* 20 (4): 869-899.
- Stanley, S.M. 1968. Post-Palaeozoic adaptative-radiation of infaunal bivalve molluscs: a consequence of mantle fusion and siphon formation. *Journal of Paleontology* 42 (1): 214-229.
- Stanley, S.M. 1970. Relations of shell form to life habits in the Bivalvia (Mollusca). *Geological Society Memoir* 125.
- Stanley, S.M. 1972. Functional morphology and evolution of binally attached bivalve mollusks. *Journal of Paleontology* 46 (1): 165-212.
- Taylor, J.D. 1973. The structural evolution of the bivalve shell. *Palaeontology* 16 (3): 519-534.
- Taylor, J.D. y Laymand M. 1972. The mechanical properties of bivalve (Mollusca). Shell structures. *Palaeontology* 15: 73-87.
- Taylor, J.D., Kennedy, W.J. y Hall, A. 1969. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction. Nuculacea-Trigoniacea. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, Suppl. 3. 125 pp.
- Taylor, J.D., Kennedy, W.J. y Hall, A. 1973. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. II. Lucinacea-Clavagellacea. Conclusiones. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 22 (9): 255-294.
- Thomas, R.D.K. 1975. Functional morphology, ecology and evolutionary conservation in the Glycymeridae (Bivalvia). *Palaeontology* 18 (2): 217-254.
- Trueman, E.R. y Ansell, A.D. 1969. The mechanism of burrowing into soft substrates by marine animals. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 7: 315-366.
- Turner, R.D. 1959. The Family Pholadidae in the western Atlantic and the Eastern Pacific. *Johnsonia* 3: 1-64.
- Ubukata, T. 2000. Theoretical morphology of hinge and shell form in Bivalvia: geometric constraints derived from space conflict between umbons. *Paleobiology* 26: 606-624.
- Valentine, J.W. 1961. Paleoeologic molluscan geography of the Californian Pleistocene. *University California Publications, Geological Series* 34 (7): 309-442.
- Vermeij, C.J. 1983. Traces and trends of predation, with special reference to bivalve animals. *Palaeontology* 26 (3): 455-466.
- Vogel, K. y Gutmann, W.F. 1980. The derivation of pelecypods: rôle of biomechanics, physiology and environment. *Lethaia* 13: 269-275.
- Waller, T.R. 1978. Morphology, morphoclines and a new classification of the Pteriomorphia (Mollusca, Bivalvia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 284: 345-365.
- Waller, T.R. 1984. The ctenidium of scallop shells: Functional morphology and evolution of a key family-level character in the Pectinacea (Mollusca, Bivalvia). *Malacologia* 25: 203-219.
- Waller, T.R. 1998. Origin of the Molluscan Class Bivalvia and a phylogeny of major groups. En: P. A. Johnson y J.W. Haggert (editores). *An Eon of evolution*. University of Calgary Press, Calgary. pp. 1-47.
- Weedon, M.J. 1990. Shell structure and affinity of vermiform «gastropods». *Lethaia* 23: 297-310.
- Yancey, T.E. y Boyd, D.W. 1983. Revision of the Alatoconchidae: a remarkable family of Permian bivalves. *Palaeontology* 26 (3): 497-520.
- Yochelson, E.L. 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient molluscs. *Malacologia* 17: 165-191.
- Yochelson, E.L. 1981. *Fordilla troyensis* Barrande: «The oldest known pelecypod» may not be a Pelecypod. *Journal of Paleontology* 55 (1): 113-125.
- Yonge, C.M. 1954. The monomyarian condition in the Lamellibranchia. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 62: 443-478.
- Yonge, M. 1978. Significance of the ligament in the classification of the Bivalvia. *Proceedings Royal Society of London B* 202: 231-248.
- Yonge, M. y Thompson, T.E. (eds.). 1978. Evolutionary systematics of bivalve molluscs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 284: 199-436.
- Zinsmeister, W.J. 1979. Biogeographic significance of the Late Mesozoic and Early Tertiary moluscan faunes of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland. En: J. Gray y A. Boucot, (eds.), *Historical Biogeography, Plate Tectonics and Changing Environment*. *Proc. 37th. Am. Biol. Colloquium and Selected Paper*, Oregon. pp. 349-355.