Capítulo 22

Otros grupos de microfósiles y de afinidades inciertas

Eustoquio Molina

22.1. Introducción

Además de los grupos de microfósiles de metazoos más típicos y conocidos (briozoos, ostrácodos, conodontos), existen otros grupos que generalmente son de menor relevancia. Entre éstos se encuentran los restos que han formado parte de organismos más complejos y que han sido frecuentemente estudiados por los micropaleontólogos, porque aparecen en las preparaciones micropaleontológicas; sin embargo, la inclusión de algunos dentro de Micropaleontología es cuestionable. La mayor parte de ellos corresponden a grupos de animales invertebrados de pequeño tamaño. Además, se incluyen en este capítulo los tecamebinos por ser un grupo poco relevante para dedicarle un tema completo. Por otra parte, existen microfósiles de posición sistemática incierta, cuyas afinidades biológicas no son bien conocidas o están sujetas a discusión. Éstos constituyen un grupo muy variable, pues incluye protozoos y metazoos poco conocidos que, a medida que avanza la ciencia, se van aclarando sus afinidades.

22.2. Espículas de poríferos

Las esponjas constituyen un grupo de organismos que es objeto de estudio de la Paleontología de invertebrados, pero con frecuencia lo único que se encuentra fosilizado son sus microscópicas espículas mineralizadas, las cuales se dispersan en el medio cuando se degrada la espongina, que es un coloide de elasticidad variable y que se destruye fácilmente. Las espículas se forman dentro de la espongina y pueden estar enlazadas entre sí o sueltas. La naturaleza de las espículas es un factor determinante para la fosilización; las de composición silíceas y calcáreas (calcita magnesiana) fosilizan muy bien, mientras que las de composición cornea no suelen fosilizar. Ahora bien, las silíceas que están formadas por sílice hidratada (ópalo) a veces se encuentran epigenizadas en calcita.

Según el tamaño, existen dos tipos de espículas: megascleras y microscleras. Las primeras son aproximadamente diez veces más grandes y suelen estar enlazadas formando el aparato de sostén del esqueleto esencial de la esponja viva, mientras que las microscleras se encuentran aisladas. La morfología de las espículas es muy variable, frecuentemente se disponen en un solo eje o en varios, estableciéndose diferentes tipos: monaxónico, triaxónico, tetraxónico, etc. Suelen presentar una gran simetría y tener un fino canal axial que las atraviesa longitudinalmente, el cual se observa muy bien en las espículas silíceas cuando están bien conservadas. A veces la morfología es irregular (desmas) y resulta difícil reconocer la simetría.

Al encontrarse dispersas en los sedimentos resulta muy difícil asignar con seguridad las formas fósiles a una especie biológica concreta, por lo que las especies fósiles se clasifican artificialmente dentro de una sistemática de tipo parataxónico. Suelen corresponder a tres grandes grupos: calcisponjas (espículas calcáreas), hexactinélidas (espículas silíceas triaxónicas) y desmosponjas (espículas silíceas monaxónicas, tetraxónicas y desmas).

FIGURA 22.1. Par estereoscópico de espícula del porífero *Eiffelia araniformis* del Cámbrico. Según Bengtson *et al.* (1990).

Las espículas de esponjas suelen encontrarse asociadas a los radiolarios en sedimentos de tipo silíceo. Forman rocas denominadas radiolaritas, liditas, ftanitas, etc. Las más típicas son las espongolitas que presentan un contenido muy alto de espículas silíceas. Por otra parte, las de tipo calcáreo contribuyen a la formación de rocas calizas. Las esponjas han colonizado principalmente los medios marinos, sin embargo hay algunas de agua dulce. En general, las esponjas tienen bastante interés

paleoecológico, ya que son buenos indicadores batimétricos. Las hexactinélidas son las que suelen alcanzar mayor profundidad y están mejor adaptadas a aguas frías, mientras que las calcisponjas suelen estar restringidas a los mares tropicales. La aplicación bioestratigráfica está aún poco desarrollada, sin embargo por su amplia distribución geográfica y temporal (Cámbrico Inferior-Actual), es un grupo potencialmente interesante (fig. 22.1).

22.3. Escleritos de alcionarios

Algunos celentéreos, tales como los alcionarios u octocorales, segregan pequeñas espículas o escleritos en la mesoglea que suelen aparecer sueltos en los sedimentos. Pueden ser de naturaleza calcárea (calcita magnesiana) o quitinosa. Los quitinosos son más raros en el registro fósil, pero se han encontrado en sedimentos marinos del Silúrico-Devónico, formando unas barras negras denominadas melanoescleritos. Las calcáreas presentan un tamaño de 1 a 3 mm, y tienen una morfología simple: huso, cilindro, maza, bastón, etc. La ornamentación a base de pústulas y espinas les confieren un aspecto irregular (fig. 22.2).

FIGURA 22. 2. Espículas de alcionarios (celentéreos) actuales. 1: *Telesto sanguinea*, 2: *Coelogorgia palmosa*. Modificado de Bayer (1963).

La sistemática de las formas fósiles es de tipo parataxónico, pues se encuentran dispersas y la misma especie puede tener escleritos de diferente forma, habiendo utilizado algunos autores los términos «manípulo», equivalente al género, y «centuria», equivalente a la especie. Su interés bioestratigráfico y paleoecológico parece pequeño, pero en gran parte puede ser debido a la escasez de estudios micropaleontológicos sobre este grupo. En algunos sedimentos actuales se han encontrado formando hasta un 10% del total, tal y como ocurre cerca de la costa de Florida. Los fósiles en general son raros y se encuentran en sedimentos marinos poco profundos, de tipo arrecifal, desde el Paleozoico Inferior hasta la actualidad.

22.4. Escleritos de holotúridos

En las preparaciones micropaleontológicas aparecen con mucha frecuencia pequeños restos esqueléticos calcáreos (calcita magnesiana) de equinodermos. Sobre todo en los sedimentos marinos poco profundos y en los turbidíticos, suelen aparecer fragmentos de espículas y placas de equínidos, artejos de crinoideos, placas de asteroideos, osículos de ofiúridos y espículas o escleritos de holotúridos. Estos últimos son de tamaño microscópico y no forman parte de un esqueleto mineralizado de mayor tamaño, siendo piezas aisladas, por lo que de todos los restos de equinodermos son los microfósiles más típicos.

Las holoturias o «pepinos de mar» se distinguen por su cuerpo blando de forma alargada y superficie externa coriácea o verrugosa, y no poseen un caparazón rígido o semirígido a diferencia de los demás equinodermos, sino elementos calcáreos (espículas o escleritos) microscópicos, aislados y dispersos en el tejido conectivo subdermal. Algunos morfotipos pueden estar localizados en algún órgano, aunque lo normal es que estén distribuidos por todo el cuerpo. Las espículas o escleritos son de carbonato cálcico y tienen un tamaño comprendido entre 0,05 y 1 mm. La morfología es muy variada, desde simples en forma de aguja, bastón, cruz, anzuelo o ancla, a otras más complejas en forma de anillo, rueda, placa, cesta, etc. (fig. 22.3).

FIGURA 22.3. Escleritos de holoturias (equinodermos). 1: *Paleochiridota plummerae*, 2: *Synaptites eocoenus*. Modificado de Frizzell y Exline (1966).

En una misma especie pueden encontrarse asociados varios tipos morfológicos y un mismo tipo puede encontrarse simultáneamente en distintas especies. Asimismo, pueden variar de forma a lo largo de la ontogenia, como se ha observado en especies actuales. Por otra parte, los escleritos se dispersan en el sedimento al morir el organismo. Por todo lo cual su sistemática es de tipo parataxónico.

Las holoturias son formas bentónicas bastante cosmopolitas que viven en los fondos marinos, a excepción de un género que es planctónico. A grandes rasgos, las que tienen escleritos en forma de áncora, anzuelo y rueda son formas ápodas que viven en fondo limoso, mientras que las que tienen escleritos con forma de

disco, placa, lira o tabla, son propias de fondo rocoso. Por lo general viven en medios poco profundos, aunque algunas especies actuales se han encontrado viviendo en profundidades abisales; pero en gran parte debido a su naturaleza calcárea, no se encuentran escleritos en sedimentos por debajo del nivel de compensación de la calcita. Algunas especies pueden tolerar aguas salobres, pero en general son propias de mares de salinidad normal y más abundantes en la zona tropical, aunque hay algunas adaptadas a las zonas polares. Por tanto, son potencialmente interesantes desde el punto de vista paleoecológico. Se distribuyen estratigráficamente desde el Ordovícico hasta la actualidad, encontrándose más diversificadas durante el Carbonífero y Jurásico. Ahora bien, los estudios sobre este grupo de organismos son aún escasos, y su utilidad estratigráfica no es muy evidente en el momento actual, pero tienen un gran potencial.

22.5. Microbraquiópodos

Dentro del Filo Brachiopoda se encuentra un grupo de concha fosfática, los linguliformes, que se subdivide en cuatro órdenes: Lingulida, Acrotretida, Siphonotretida y Paterinida. Dentro de los mismos, existen familias que por su pequeño tamaño, como por ejemplo Acrotretidae (fig. 22.4), requieren del uso de las mismas técnicas que se aplican a otros grupos de microfósiles. De hecho, el método de extracción de los linguliformes en rocas calizas es similar al utilizado para otros grupos fosfáticos microscópicos, como los conodontos. El tamaño mínimo aproximado que pueden alcanzar estos organismos es de 400 μm , y el tamaño máximo estaría dentro del rango macroscópico.

FIGURA 22.4. Concha microscópica de braquiópodo acrotretido. Según Horner *et al.* (2001).

Los braquiópodos linguliformes se distinguen por presentar una concha de composición organofosfática, de estructura estratiforme, con varias capas:

periostraco, capa primaria, capa secundaria y, de modo cuestionable, capa terciaria. Estos braquiópodos también se caracterizan por ser inarticulados o poseer una articulación precaria, por lo que su sistema muscular es complejo, ya que además de permitir la apertura y cierre de las valvas, debe evitar la rotación de las mismas.

La fase larvaria de los linguliformes es planctónica, lo que les permite desplazarse largas distancias a través de los océanos, siendo por tanto la mayoría de los taxones cosmopolitas. Sin embargo, los factores climáticos y medioambientales, así como la circulación oceánica, marcan obstáculos para la dispersión de estos braquiópodos y el análisis de su distribución geográfica puede ayudar en la reconstrucción biogeográfica del Paleozoico (Holmer *et al.*, 2001). Esta alta capacidad de dispersión les confiere un carácter potencialmente útil para la bioestratigrafía, aunque hasta el momento su utilización para este fin ha sido limitada (González-Gómez, 2005). Salvo algunas familias de lingúlidos, que todavía están presentes en nuestros océanos, el resto de los microbraquiópodos fosfáticos se extinguieron en el Paleozoico. Concretamente, Acrotretida y Paterinida aparecieron en el Cámbrico Inferior y desaparecieron en el Devónico Medio y Ordovícico Inferior respectivamente. La distribución estratigráfica de los Siphonotretida abarca del Cámbrico Medio al Ordovícico Inferior.

22.6. Pterópodos

En las muestras micropaleontológicas es frecuente encontrar fragmentos o esqueletos embrionarios de moluscos. Entre las piezas esqueléticas, las más interesantes son las rádulas de cefalópodos y gasterópodos, especialmente las de estos últimos, que son estructuras quitinosas compuestas de una serie de dientecillos dispuestos en filas transversales; éstas son susceptibles de fosilizar pero son bastante raras de encontrar. Por otra parte, hay que considerar varios grupos de moluscos de pequeño tamaño en estado adulto pertenecientes principalmente a escafópodos y gasterópodos. Los caécidos son una familia de pequeños gasterópodos parecidos a los escafópodos, pero con cordones circulares y cerrados posteriormente en el ápice por un tabique convexo o puntiagudo. Los heterópodos son gasterópodos adaptados a la vida pelágica, por lo cual se suelen encontrar en los sedimentos asociados a los pterópodos, quienes por su tamaño más pequeño y su mayor abundancia son el grupo más netamente micropaleontológico.

Los pterópodos son un grupo de pequeños gasterópodos opistobranquios, adaptados a la vida pelágica, que son vulgarmente conocidos como «mariposas marinas». Dicha adaptación se logra al modificar las partes laterales del pie, para formar dos apéndices lamelares y una concha de tamaño generalmente inferior al centímetro. Con frecuencia pueden estar desprovistos de concha (Orden Gymnosomata), o por el contrario poseerla generalmente (Orden Thecosomata).

Éstos últimos pueden presentar una concha de naturaleza aragonítica (familias: Limacinidae, Cavolinidae y Peraclididae), aunque a veces puede faltar o estar reemplazada por una pseudoconcha cartilaginosa (Familia Cymbulidae). La concha puede presentar enrollamiento sinistrorso y estar provista de opérculo o por el contrario estar desenrollada y sin opérculo (Familia Cavolinidae). La ornamentación suele estar poco marcada y constituida por estrías. El tamaño de la concha varía entre 2 y 30 mm (fig. 22.5).

FIGURA 22.5. Concha de pterópodo (molusco) actual *Clio Pyramidata*. Según Bé y Gilmer (1977).

Los pterópodos viven exclusivamente en medios marinos, nadando en los 500 m superiores. La temperatura y la salinidad son los dos factores principales que controlan su distribución, pues no soportan grandes variaciones. La mayoría de las especies viven en zonas de aguas cálidas, siendo menos frecuentes en aguas templadas y frías, y se desarrollan óptimamente en océanos y mares abiertos de salinidad normal. Las conchas se acumulan en los fondos marinos asociadas a otros microorganismos (foraminíferos, cocolitofóridos, etc.) formando los barros calcáreos, denominados «barro de pterópodos» cuando alcanzan entre un 25-50% del total. Ahora bien, la concha de los pterópodos es más susceptible a la disolución que las calcáreas debido a su naturaleza aragonítica, por lo cual a poca profundidad se suelen disolver fácilmente. Por lo tanto, se conservan mejor y son más abundantes entre 700 y 3000 m de profundidad y en cuencas con alta sedimentación, energía y temperatura, como las del Mar Rojo y el Mediterráneo.

Debido a la naturaleza aragonítica y a la fragilidad de su concha los pterópodos rara vez se conservan en el registro fósil. Los más antiguos se encuentran desde el Cretácico Superior (*Clio* y *Vaginella*), y pertenecen a la Familia Cavolinidae, mientras que los de la Limacinidae se encuentran generalmente desde el Eoceno a la actualidad. Sin embargo, se cree que las formas enrolladas son más primitivas y habrían evolucionado de formas bentónicas, adaptándose a la vida pelágica y desenrollándose en el curso de la evolución.

22.7. Estatolitos y conostráceos

Dentro del complejo Filo Arthropoda existen grupos y organismos de tamaño microscópico, siendo el más significativo el de los ostrácodos, que debido a su importancia se estudia en otro capítulo. Asimismo, los conostráceos constituyen un grupo de pequeños artrópodos de características similares a los ostrácodos, cuya presencia, aunque es menor, en algunos periodos alcanzó cierta relevancia. Además, existen otros grupos de artrópodos cuyos fragmentos o partes mineralizadas se encuentran en las preparaciones micropaleontológicas. Entre estos aparecen las plaquitas calcáreas de los cirrópodos y los estatolitos.

FIGURA 22.6. Estatolito del artrópodo actual *Paramysis kroeyeri*. Según Voicu (1981).

Los estatolitos son elementos masivos, elipsoidales o subsféricos, con un lado ventral aplanado por donde tiende a aflorar el núcleo y numerosos tubos (fig. 22.6). Su tamaño oscila alrededor de 300 μm , estando constituidos por fluorita los marinos y por calcita los salobres y los de aguas dulces. Estos elementos son segregados por pares en el estatocisto, situado en la región de la cola de ciertos crustáceos que viven en todas las latitudes, siendo unos pelágicos y otros bentónicos, y encontrándose en aguas tanto superficiales como profundas. Ciertos moluscos, como gasterópodos y cefalópodos, también pueden producir estatolitos.

En ciertas regiones y estaciones, cuando las condiciones para su desarrollo son favorables, se acumulan en grandes cantidades. Recientemente se ha puesto de manifiesto su potencial valor como indicadores de paleosalinidades y su interés económico en la explotación de la fluorita.

Los conostráceos, también denominados estéridos, son un grupo de organismos mandibulados de la Clase Crustacea que tienen caparazón bivalvo (fig. 22.7). La concha o caparazón tiene un tamaño alrededor de 5 mm, por lo que suelen ser algo mayores que los ostrácodos. Además, es de naturaleza quitinosa impregnada de material calcáreo y no se desprende periódicamente, sino que es de crecimiento continuo, lo cual genera una ornamentación a base de segmentos concéntricos unidos por anillos de crecimiento. Según éstos, se pueden diferenciar tres zonas: umbonal con muchos segmentos muy curvados, intermedia con una separación mayor y terminal o periférica con anillos muy próximos entre sí. A veces existen costillas radiales y con frecuencia, a menor escala, se observan pequeños tubérculos o granos que son muy variables. Además, las valvas no están totalmente libres como en los ostrácodos, sino que están unidas por el borde dorsal y la impresión muscular está en posición anterior.

FIGURA 22.7. Caparazón de conostráceo (artrópodo) *Estheriinae* del Carbonífero-Cretácico. Según Tasch (1969).

Los conostráceos se suelen encontrar en sedimentos de facies lacustres o de aguas salobres del Carbonífero y Triásico. Sin embargo, existen citas dudosas del Cámbrico y se encuentran con mayor seguridad en sedimentos marinos del Silúrico. Al parecer ya en el Devónico Inferior se habrían adaptado a los ambientes continentales de agua dulce o salobre, que habitan casi exclusivamente desde entonces. Durante el Carbonífero alcanzaron una extensa distribución, como se puede observar en las cuencas hulleras de Europa, donde sus concentraciones en horizontes son utilizadas como capas guías por los mineros. Los conostráceos son también frecuentes durante el Pérmico y Triásico, pero posteriormente son muy escasos.

22.8. Escolecodontos

Los anélidos poliquetos que generan elementos fosilizables pertenecen a dos grupos principales: Errantida y Sedentaria. Los Sedentaria son también llamados tubícolas por su capacidad de segregar un tubo que puede ser quitinoso, fosfatado o calcáreo, y pueden aglutinar granos de arena o cualquier otra partícula que toman del medio marino en que generalmente habitan. El gusano no está adherido al tubo y puede salir de él. Los tubos pueden estar adheridos al substrato (rocas, conchas, etc.) o ser libres, pudiendo ser los constructores esenciales de algunas rocas, encontrándose en facies de calizas y arenas desde el Cámbrico hasta la actualidad.

Los Errantida poseen un aparato dental compuesto de piezas en forma de diente y gancho, cuya longitud varía entre fracciones de milímetro y 3 mm. No son los únicos que poseen mandíbulas; los hirudinos, ciertos artrópodos, los rotíferos e incluso los nematodos, tienen piezas que se pueden distinguir de las de sus homólogos anélidos por criterios estructurales o químicos. Las mandíbulas de anélidos errantes, aunque raras, son las más abundantes en el registro fósil debido fundamentalmente a su composición química; son de naturaleza quitinosa (escleroproteínas) más o menos impregnada de sales minerales (hidróxidos de fluorapatito, calcio y trazas de cobre) según los órdenes, las superfamilias y las familias. Se pueden encontrar los aparatos mandibulares o sus componentes; estos elementos aislados son los denominados escolecodontos, también llamados piezas elementales. Los escolecodontos son un grupo artificial parataxónico definido fundamentalmente a partir de material paleozoico, mientras que el estudio de los aparatos mandibulares se funda en una clasificación natural. El reciente descubrimiento de numerosas piezas postpaleozoicas dificulta la utilización de dos sistemáticas adaptadas principalmente a las formas paleozoicas.

FIGURA 22.8. Maxila del anélido poliqueto actual *Drilonereis* según Colbath (1988) en *Micropaleontology*.

Los anélidos poliquetos son casi todos marinos, proliferando en la zona mareal, viviendo libremente enterrados en la arena o en el lodo. Sin embargo, algunos se han adaptado a las profundidades oceánicas. La mayoría son organismos estenohalinos y algunas especies pueblan las aguas subsaturadas e incluso las aguas dulces, pudiendo ser parásitos o comensales. Los aparatos mandibulares o sus componentes (escolecodontos) son más frecuentes en el Paleozoico que en el postpaleozoico (fig. 22.8); esto puede ser debido a una modificación de la composición química de los dientes ocurrida en el Triásico, a continuación del evento del límite Pérmico/Triásico. Se cree que las alteraciones químicas de las aguas, entre un conjunto de efectos, cambiaron el metabolismo de los anélidos, teniendo como consecuencia una modificación de la estructura y de la composición química de los dientes.

22.9. Ascidias

Las ascidias son urocordados bentónicos sésiles que viven predominantemente en medios marinos poco profundos. Sin embargo, pueden encontrarse desde la costa hasta profundidades abisales y en todas las latitudes. Ahora bien, a pesar de su importancia en los mares actuales pocas veces han sido citadas como fósiles, ya que se conservan muy mal debido a que son animales de cuerpo blando, en los que sólo algunas familias tienen espículas de aragonito. Estas espículas son generalmente de muy pequeño tamaño (alrededor de $100\ \mu\text{m}$) y su aragonito tiende a disolverse o transformarse en calcita durante los procesos tafonómicos.

FIGURA 22.9. Espícula de ascidia (urocordado) de la especie actual *Didemnum macrospiculatum*. Según Brookfield (1988).

Con frecuencia han sido confundidas con escleritos de alcionarios e incluso con espículas de poríferos, debido a que a veces tienen grandes similitudes morfológicas. Entre las distintas familias de la Clase Ascidiacea sólo los Clavelinidae, Pyuridae, y especialmente los Diademnidae tienen espículas calcáreas (fig. 22.9). Las más típicas tienen forma estrellada, variando de unas especies a otras y dentro de la misma especie, ya que algunas tienen varios tipos dependiendo del órgano en que se encuentren situadas.

Las espículas de ascidias fósiles más antiguas conocidas han sido descritas en el Jurásico Inferior (Toarciense) de Francia, siendo en el Cenozoico, y especialmente en la actualidad donde se encuentran más frecuentemente. Por tanto, su valor bioestratigráfico es pequeño, pero su interés puede ser considerable para la evolución de los cordados, suministrando argumentos en la controversia sobre el primitivismo o degeneración de los tunicados.

22.10. Tecamebinos

Las amebas que constituyen el Filo Rhizopoda son organismos unicelulares y uninucleados que se desplazan por medio de pseudópodos lobosos o filosos y que pueden presentar una teca. Se trata de organismos muy primitivos cuya reproducción no presenta un ciclo sexual complejo, aunque algunos autores afirman que se podría presentar en las formas más evolucionadas. El término tecamebinos se ha utilizado para una agrupación artificial de organismos, que incluiría a todas las amebas provistas de una teca unilocular rígida o membranosa de la Clase Lobosea y Filosea. Los más característicos pertenecen a las familias: Arcellidae, Centropyxidae, Diffugiidae (fig. 22.10) y Euglyphidae. La taxonomía de estos organismos es aún muy mal conocida, ya que no se ha realizado con criterios uniformes, particularmente en el establecimiento de los niveles taxonómicos inferiores.

Los tecamebinos presentan algunas semejanzas con los foraminíferos como por ejemplo la presencia de caparazón, si bien éste no presenta verdaderos septos ni está totalmente mineralizado. El límite entre ambos grupos no es fácil de reconocer, ya que dentro de los foraminíferos existe un grupo con caparazón orgánico (Orden Allogromida), el cual ha planteado problemas taxonómicos en las formas fósiles, al no poder discriminar si tenían pseudópodos lobosos y filosos, o por el contrario, granuloreticulosos, como ocurre en los foraminíferos.

El caparazón o teca es membranoso, de naturaleza orgánica, de tipo pseudoquitinoso, en algunos casos revestido de material adventicio, el cual puede estar constituido por escamas silíceas o partículas de otra naturaleza (granos de cuarzo, frústulos de diatomeas, etc.), llegando en ocasiones (*Diffugia*) a ser fundamentalmente aglutinado (fig. 22.10). La teca unilocular presenta una

morfología variable: esférica, ovalada, estrellada, cilíndrica, discoidal, etc., siendo las más frecuentes las esféricas y ovaladas. La superficie puede ser lisa o estar ornamentada con espinas, surcos o costillas. Algunas formas pueden presentar una estructura interna consistente en tabiques o pilares. El caparazón presenta una única abertura por donde sale al exterior el citoplasma en forma de pseudópodos; se denomina pseudostoma y su variabilidad es un carácter taxonómico muy importante. La abertura puede tratarse de un simple orificio en la teca, o situarse al final de un cuello que puede ser de composición y estructura diferente del resto de la concha. Asimismo puede presentar un labio o un reborde dirigido hacia el interior. El tamaño de la teca varía entre 0,01 y 0,5 mm.

FIGURA 22.10. Tecas de las especies actuales. 1: *Centropyxis aculeata* y 2: *Diffflugia maroccana*. Según Loeblich y Tappan (1978).

Los tecamebinos son típicos de aguas dulces lagunares y fluviales, viviendo en relación con las algas o en el fondo. Además, pueden estar presentes en medios de aguas salobres y son muy raros en medios marinos. Presentan una amplia distribución ecológica, viviendo a distintas profundidades y adaptándose tanto a medios oxigenados como reductores. En general son estenohalinos y disminuyen fuertemente a medida que aumenta la salinidad y aparecen los foraminíferos. Muchas especies tienen una amplia distribución geográfica que se debería a la capacidad de formar quistes, los cuales podrían ser dispersados por agentes naturales. Al ser predominantemente de aguas dulces su valor ha sido subestimado, ya que la mayor parte de los estudios micropaleontológicos se han realizado sobre sedimentos marinos. Además, su fosilización no es frecuente debido a la naturaleza orgánica de la teca. Sin embargo, son potencialmente interesantes para la caracterización ambiental, en la reconstrucción de paleoambientes continentales. Asimismo, pueden ser utilizados para la datación de sedimentos relativamente recientes, ya que los más antiguos encontrados provienen del Eoceno Medio, aunque existen citas dudosas del Cretácico y Carbonífero.

22.11. Microfósiles de afinidades inciertas

Los microorganismos cuyas afinidades biológicas son inciertas, por no ser bien conocidas o estar sujetas a discusión, conforme van siendo estudiados en detalle se van atribuyendo a grupos conocidos. Los mismos foraminíferos fueron inicialmente considerados como cefalópodos por d'Orbigny a comienzos de siglo XIX. Otros como los discoastéridos y nannocónidos, fueron considerados durante bastante tiempo como de afinidades inciertas. La atribución de los *Nannoconus* a los cocolitofóridos fue realizada por Guillermo Colom a mediados del siglo XX, al proponer que se debían agrupar formando cocoesferas. Por otra parte, Colom ha tenido un papel destacado en la polémica sobre si los calpionélidos de lóriga calcárea se deben clasificar dentro de los tintínidos; cuestión de difícil solución ya que los tintínidos actuales tienen la lóriga de naturaleza orgánica. Otros grupos como los conodontos comienzan a ser bien conocidos al haberse encontrado recientemente los restos del animal que los portaba en la región bucal.

Sin embargo, otros como los acritarcos, que constituyen un grupo de microfósiles de pared orgánica, no han podido ser clasificados con seguridad en ningún grupo de organismos conocido. El mismo nombre hace referencia a su origen incierto, ya que deriva del griego *akritos* (incierto o confuso) y *arche* (origen). La mayor parte de ellos son probablemente restos de algas eucariotas planctónicas, otros restos de algas clorofíceas y algunos podrían ser quistes de dinoflagelados. Esto último se ha comprobado recientemente en los histricoféridos, los cuales han sido reclasificados incluyéndose en los dinoflagelados, tasmanítidos o acritarcos. Asimismo, aún continúan debatiéndose las afinidades de los quitinozoos, que son un grupo de microorganismos pseudoquitinosos. En este sentido, se ha propuesto recientemente que los quitinozoos no son ni huevos de metazoos ni tienen afinidades con las plantas como se había sugerido, sino que son un grupo monofilético de rizópodos.

En el estado actual de los conocimientos sobre los microorganismos, existen algunos grupos de afinidades biológicas desconocidas o inciertas. En general suelen ser grupos mal conocidos por encontrarse muy raramente en el registro fósil o por ser muy primitivos.

22.11.1. Microfósiles conoidales fosfáticos

En el Cámbrico Inferior existen numerosos microorganismos cuyas afinidades biológicas son problemáticas. El interés de estas formas es fundamentalmente evolutivo, ya que se encuentran en el origen de ciertos grupos de organismos, o bien son intentos adaptativos que han tenido poco éxito y se han extinguido prematuramente. Una causa de la posición sistemática incierta puede ser la carencia

de representantes vivos, en los cuales se basa la clasificación de casi todos los organismos.

En el Cámbrico Inferior existen una serie de microfósiles problemáticos de afinidades inciertas, que suelen tener una concha de morfología conoidal y de composición fosfática. Los géneros más conocidos son: *Mobergella* (fig. 22.11), que presenta unas huellas de inserción que sugieren que podría tratarse de un opérculo o de un monoplacóforo, pero no se conoce ningún molusco de concha fosfática. *Tommotia*, que tiene forma piramidal curvada con ornamentación a base de estrías; se pensó que podría estar relacionado con los macaeridios. Así como *Maikhanella*, que presenta una concha con escleritos y espículas, teniendo una esqueletogénesis similar a la de los moluscos, lo cual induce a pensar que muchas de estas conchas conoidales pertenecen a un grupo filogenéticamente relacionado con los moluscos.

FIGURA 22.11. Organismo conoidal de afinidades inciertas perteneciente a *Mobergella holsti* del Cámbrico Inferior. Según Bengtson (1968).

Otros, como *Hadimopanella* (= *Lenargyrion*), son pequeños escleritos fosfáticos en forma de disco, con un lado liso y ligeramente convexo mientras que el opuesto es una superficie cónica con pústulas; constituyen probablemente escleritos dermales de un animal. Además, existen microfósiles problemáticos de naturaleza calcárea, siendo *Cloudina* uno de los más conocidos y muy frecuente en España. Presenta una concha tubular curvada con múltiples capas, abierta sólo por un extremo, la cual tendría un modo de vida sedentario y gregario, sugiriendo que *Cloudina* era probablemente un metazoo de organización parecida a los cnidarios. Ambos se encuentran en el tránsito Precámbrico-Cámbrico.

22.11.2. Tentaculites

En el Paleozoico existen conchas conoidales pequeñas de afinidades inciertas que se han atribuido a grupos muy diversos. Los más interesantes bioestratigráficamente son los tentaculitoideos, más conocidos informalmente como tentaculites (Truyols-Massoni, 1981, 1995). Se trata de conchas calcáreas con forma de cono alargado de pequeño tamaño (milimétrico a centimétrico) recto o débilmente curvado, cerrado por su extremo más estrecho y abierto por el más ancho (fig. 22.12). Actualmente se suelen considerar afines a los moluscos, aunque también se han aproximado a los lofoforados o a los protistas.

FIGURA 22.12. Tentaculites (*Volynites lardeuxi* Tuyols-Massoni, 1995) del Devónico de la Cordillera Cantábrica.

La Clase Tentaculitoideos se divide en tres órdenes: tentaculítidos, dacriocónáridos y homocénidos. El primero de ellos apareció ya en el Silúrico mientras que los otros dos órdenes lo hicieron en el Lochkoviense superior (Devónico). Todos ellos se extinguieron súbitamente coincidiendo con la gran extinción en masa del límite Frasnense/Fameniense. Los tentaculítidos tienen conchas superiores al centímetro, con cámara inicial cónica, región juvenil tabicada, ornamentación transversal y, a veces, microornamentación longitudinal. Los principales géneros son *Tentaculites*, *Volynites*, *Dicriconus* y *Uniconus*. Los dacriocónáridos poseen conchas inferiores al centímetro, cámara inicial engrosada en forma de gota o lágrima, carecen de tabiques en el estadio juvenil y presentan ornamentación transversal, longitudinal, ambas a la vez o son lisas. Los principales géneros son *Nowakia*, *Viriatellina*, *Guerichina* y *Styliolina*. Los homocénidos,

también de pequeño tamaño, tienen una cámara inicial ligeramente engrosada que se prolonga en un apéndice tubular alargado y presentan únicamente ornamentación transversal. Los géneros más conocidos son *Homoctenus* y *Paranowakia*.

Teniendo en cuenta su estructura interna, ornamentación, microestructura, presencia de epizos, etc., los tentaculítidos son considerados organismos bentónicos o nectobentónicos; por el contrario, dacrioconáridos y homocténidos, con conchas pequeñas y delicadas y con una amplia distribución geográfica de sus especies, debieron poseer un modo de vida planctónico y son los grupos de mayor interés cronoestratigráfico.

Los primeros estudios realizados sobre los tentaculitoideos en trabajos antiguos eran únicamente de carácter paleontográfico, pero a medida que su conocimiento fue en aumento, se pudo advertir el cosmopolitismo de algunos de estos organismos así como su rápida adaptación a los cambios ambientales mediante producción de nuevas especies caracterizando breves lapsos temporales. No es ajeno a esta situación el carácter pelágico que poseyeron muchos de ellos en los mares devónicos. De este modo, los dacrioconáridos y en menor medida, los homocténidos, comenzaron a ser considerados como buenos fósiles guía para el Devónico. En 1964 se estableció la primera biozonación paracronológica formal de dacrioconáridos, relacionando los límites de las biozonas con los límites de los pisos y unidades cronoestratigráficas de menor rango del Devónico Inferior y Medio. En la actualidad esta escala está compuesta por 17 biozonas y 11 subbiozonas, a las que pueden añadirse otras tres para el Frasnense basadas en homocténidos. Todas estas unidades corresponden a biozonas de intervalo aunque algunas son biozonas de extensión de taxón.

22.11.3. Calcisferas

En el Paleozoico y sobre todo en el Mesozoico existen otros microfósiles de afinidades inciertas, las calcisferas, que son uniloculares, predominantemente esféricos y de naturaleza calcárea. El tamaño suele oscilar alrededor de las 100 μm y no presentan una abertura principal. Ciertos géneros como *Stomiosphaera*, *Calcisphaerula* y *Globochaete* se encuentran asociados a microfósiles planctónicos, lo cual indicaría su probable modo de vida.

En algunos niveles son abundantes y se han utilizado bioestratigráficamente, pero la sencillez y poca variabilidad de su morfología limita su interés. Las calcisferas se han atribuido a foraminíferos primitivos, así como a quistes de dasicladáceas y de dinoflagelados.

Otros microfósiles de morfología similar, pero que presentan claramente una abertura y una forma generalmente ovoide, tales como *Cadosina*, *Pithonella* (fig.

22.13) y *Bonetocardiella*, parecen tener mayores afinidades con los calpionélidos, pero la microestructura de la pared es diferente.

FIGURA 22.13. Concha de la especie de afinidades inciertas *Pithonella thayeri* del Cretácico. Según Krasheninnikov y Basov (1983).

22.11.4. Pseudoarcélidos

El grupo de los pseudoarcélidos en el estado actual de los conocimientos se considera de afinidades inciertas, aunque morfológicamente tenga un cierto parecido con los foraminíferos y con las calpionelas. La concha es unilocular cónica, hemisférica o esférica, con una abertura principal y con un poro aboral o lateral al final de un tubo. La pared es calcárea, hialina, imperforada y fibrosorradiada. El tamaño oscila entre 150 y 500 μm .

Se encuentran en el Cenozoico y todos los géneros descritos en la literatura se podrían agrupar en tres: *Pseudoarcella* (fig. 22.14), *Yvoniellina* y *Spinarcella*. Los pseudoarcélidos podrían ser restos esqueléticos de microorganismos bentónicos, que vivirían libremente en ambientes arenosos poco profundos y de aguas cálidas.

FIGURA 22.14. Concha de la especie de afinidades inciertas *Pseudoarcella willemsi* del Paleógeno. Según Bignot (1989).

22.11.5. Bolbofórmidos

Otro grupo del Cenozoico con afinidades inciertas es el de los bolbofórmidos, que comprende numerosas especies agrupadas principalmente en el género *Bolboforma* (fig. 22.15). La concha es calcítica monocristalina, generalmente unilocular de forma esférica o subesférica, con una abertura simple bordeada por un labio o un cuello corto. La superficie muestra una morfología que varía desde lisa a muy ornamentada con espinas, pústulas, costillas, etc. El tamaño oscila alrededor de 150 μm . Actualmente se considera que son microfósiles de origen incierto de afinidades con las algas protofíticas. Las especies de *Bolboforma* son muy útiles para la bioestratigrafía de latitudes altas y medias, siendo muy raras en latitudes bajas, por lo que pueden constituir un buen complemento de las biozonaciones con foraminíferos planctónicos y nanoplancton.

FIGURA 22.15. Concha enquistada de la especie de afinidades inciertas *Bolboforma voeringensis* del Mioceno. Según Spiegler y Daniels (1991).

Bibliografía

- BAYER, F. M. 1963. Octocorallia. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. C. Moore, ed.). University of Kansas Press, Lawrence, F, 166-231.
- BÉ, A. W. H. y GILMER, R. W. 1977. A Zoogeographic and Taxonomic Review of Euthecosomatous Pteropoda. En: *Oceanic Micropaleontology* (A. T. S. Ramsay, ed.). Academic Press, Londres, 733-808.
- BENGTSON, S. 1992. The cap-shaped Cambrian fossil *Maikhanella* and the relationship between coeloscleritophorans and molluscs. *Lethaia*, 25(4), 401-420.
- BENGTSON, S. y otros 4 autores. 1990. *Early Cambrian fossils from South Australia*. Association of Australian Paleontologist, Memoir 9, 1-364.
- BIGNOT, G. 1989. Les Pseudoarcellidés, groupe original de microfossiles *incertae sedis* du Paléogène. Remarques sur sa classification et description de trois espèces nouvelles. *Revue de Micropaléontologie*, 31(4), 211-224.

- BOOGAARD, M. van den. 1983. The occurrence of *Hadimopanella oezgueli* Gedik in the Lancara Formation in NW Spain. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 86(4), 331-341.
- BROOKFIELD, M. E. 1988. Where are all the fossil sea squirts? *Micropaleontology*, 34(3), 277-283.
- COURTINAT, B. 1990. Les Polychètes errantes postpaléozoïques (empreintes, machoires et scolecodontos). *Revista Española de Micropaleontología*, 22(2), 313-341.
- FRIZELL, D. I. y EXLINE, H. 1966. Holothuroidea-Fossil record. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. C. Moore, ed.). University of Kansas Press, U, 646-672.
- GONZÁLEZ-GÓMEZ, C. 2005. Linguliformean brachiopods of the middle-upper Cambrian transition from the Val D'Homs Formation, southern Montagne Noire, France. *Journal of Paleontology*. 76(1), 29-47.
- GRANT, S. W. F. 1990. Shell structure and distribution of *Cloudina*, a potential index fossil for the terminal Proterozoic. *American Journal of Science*, 290(A), 261-294.
- HAMAN, D. 1988. Annotated lexicon of testate Lobosid and Filosid Amoebean genera, subgenera and type species (Sarcodina: Protozoa: "Thecamoebians"). *Revista Española de Micropaleontología*, 20(2), 205-244.
- HERMAN, Y. 1978. Pteropods. En: *Introduction to Marine Micropaleontology* (B. U. Haq y A. Boersma, eds.). Elsevier, Nueva York, 151-159.
- HOLMER, L. E., POPOV, L. E., KONEVA, S. P. y BASSET, M. G. 2001. Cambrian-early Ordovician brachiopods from Malyi Karatau, the western Balkhash region, and Tien Shan, Central Asia. *Special Papers in Palaeontology*, 65, 1-180.
- KRASHENINNIKOV, V. A. y BASOV, I. A. 1983. Cretaceous Calcispherulids of the Falkland Plateau, Leg 71, DSDP. *Initial Reports of the DSDP*, 41, 977-997.
- LOEBLICH, A. R. y TAPPAN, H. 1978. Sarcodina Chiefly "Thecamoebians" and Foraminiferida. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. C. Moore, ed.). The University of Kansas Press, Lawrence, C, 16-54.
- SPIEGLER, D. y von DANIELS, C. H. 1991. A stratigraphic and taxonomic atlas of *Bolboforma* (Protophytes, incertae sedis, Tertiary). *Journal of Foraminiferal Research*, 21(2), 126-158.
- TASCH, P. 1969. Branchiopoda, En: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. C. Moore, ed.). University of Kansas Press, Lawrence, R. 128-191.
- TRUYOLS-MASSONI, M. 1981. Primera aportación sobre los tentaculites dacrioconáridos de la región del Pisuerga-Carrión (Palencia, España). *Revista Española de Micropaleontología*, 12(1), 69-88.
- TRUYOLS-MASSONI, M. 1995. La fauna de *Volynites* Ljashenko, 1957 en el Devónico Inferior de la Cordillera Cantábrica (NO de España). *Geobios*, 28(5), 615-624.
- VOICU, G. 1981. Upper Miocene and Recent mysid statoliths in Central and Eastern Paratethys. *Micropaleontology*, 27(3), 227-247.