

8

INVERTEBRATS NO ARTRÒPODES

Cristian R. Altaba

i

*Carme Alòs
Víctor Alvà
Joan Armengol
Jaume Baguñá
Manuel Ballesteros
M. Antònia Bibiloni
Marina Blas
Jordi Corbera
Josep Cuello
Christian Emig
Miquel Escuer
Dimas Fernández-Galiano
Fernando García del Pino
Antoni Garcia
Josep Maria Gili
Santiago Mas-Coma
David Masalles
Agustí Montserrat
Creu Palacín
Alejandro Palomo
Alfons A. Ramos
M. Jesús Uriz
Mikel Zabala*

sota la coordinació de

Joan-Domènec Ros

343 DUES ESPECIES D'ASCÒFORS comunes als fons durs poc profunds de la nostra costa. *Sertella couchii* (a dalt), que fa colònies en forma de copa aplanada de colors verdosos i ataronjats (la fotografia prové de les coves de Mallorca, a 20 m de profunditat), i *Smittina cervicornis* (a baix), de colònies ramificades (la fotografia prové de Cabrera, a 35 m de profunditat).
[Foto: Enric Ballesteros]



quatre o cinc varietats, i és la més comuna de tota la fauna de briozous de la Mediterrània. En *S. hastata* la membrana frontal erigeix una poderosa espina que allotja l'aviculària. El gènere *Schizoporella* és molt pròxim a l'anterior però té les aviculàries situades asimètricament a un costat de la membrana frontal o per parelles a prop de l'orifici. A les nostres costes *S. dunkeri* és molt més freqüent que *S. unicornis*, amb la qual s'ha confós durant molt de temps. Un altre gènere, *Microporella*, es reconeix per les seves llargues aviculàries transformades en flagels, per la presència d'un gruixut ascòpor i d'un orifici semicircular de marge recte, tot envoltat d'espines. *M. ciliata* és la més comuna, però *M. pseudomarsupinata* resulta més espectacular, amb les seves poderoses espines de color marró. *Hippothoa flagellum* és una espècie d'ascòfor de fons profunds, que forma colònies estoloniformes, amb els zooides molt separats, fent xarxes uniserials i rectilínies, de les quals surten les ramificacions gairebé perpendicularment.

Els representants de la família dels cel·lepòrids (*Celleporidae*) formen colònies massives per apilament desordenat dels seus zooides globosos, que es reproduïxen frontalment. En *Turbicellepora* hi ha diversos tipus d'aviculàries, unes de labials i unes altres d'interzooidals, de formes ovalades o espatulades, que tenen un gran valor per al diagnòstic de les espècies; és un gènere de sistematologia difícil, amb més de 7 espècies mediterrànies. Passa una cosa semblant amb *Rhynchozoon*, que té el marge distal de l'orifici denticulat. La membrana frontal es projecta en un peristoma inclinat, que amaga totalment l'orifici, el qual esdevé impossible de veure si no és en els zooides marginals. Les ovicelles del gènere *Celleporina* tenen una zona frontal aplanada en forma de mitja lluna i ornada amb una filera de grans porus marginals. L'espècie més comuna, *C. caminata*, viu en un ampli ventall de fondàries, des de l'horitzó de cistoseira (*Cystoseira*), sobre el qual forma petites colònies esfèriques, fins a les coves més fosques, on pot formar grans concrecions nodulars.

3. Els braquiòpodes

3.1 Consideracions generals

Els paleontòlegs que estudien els sediments de l'Era Paleozoica estan familiaritzats amb les closques fossilitzades d'uns animals aparentment molt semblants als mol·luscs bivalves, els anomenats braquiòpodes (vegeu la part 6 del volum 15 d'aquesta mateixa obra). Com aquells, tenen el cos tancat dins una closca feta de dues valves; en els braquiòpodes aquestes adopten la posició dorsal (a dalt) i ventral (a baix), mentre que en els bivalves la posició és lateral; d'altra banda, les dues valves són molt desiguals. La disposició anatómica és molt diferent, i destaca especialment la presència d'un lofòfor. Són animals marins, bentònics, que viuen fixats al fons per mitjà d'un peduncle carnos, bé que algunes espècies no en tenen i fixen directament la valva al fons amb una substància cimentant.

Els braquiòpodes moderns són els representants vivents d'un grup amb un abundant registre fòssil, que va florir fa 600 milions d'anys i del qual s'han arribat a comptar més de 30 000 espècies diferents. Avui dia, formen un grup minoritari, representat per no més de 350 espècies, que en bona part viuen confinades a les aigües profundes i en ambients críptics. A la Mediterrània actual subsisteixen 11 espècies, 9 de les quals han estat registrades als Països Catalans.

Segons si hi ha o no dents o alvèols que s'entrellacen i actuen com una xarnera de les valves, es distingeixen dos grans grups de bra-

quiòpodes vivents: els articulats, que tenen xarnera, i els inarticulats, que no en tenen. Aquests grups han rebut la categoria taxonòmica de classes.

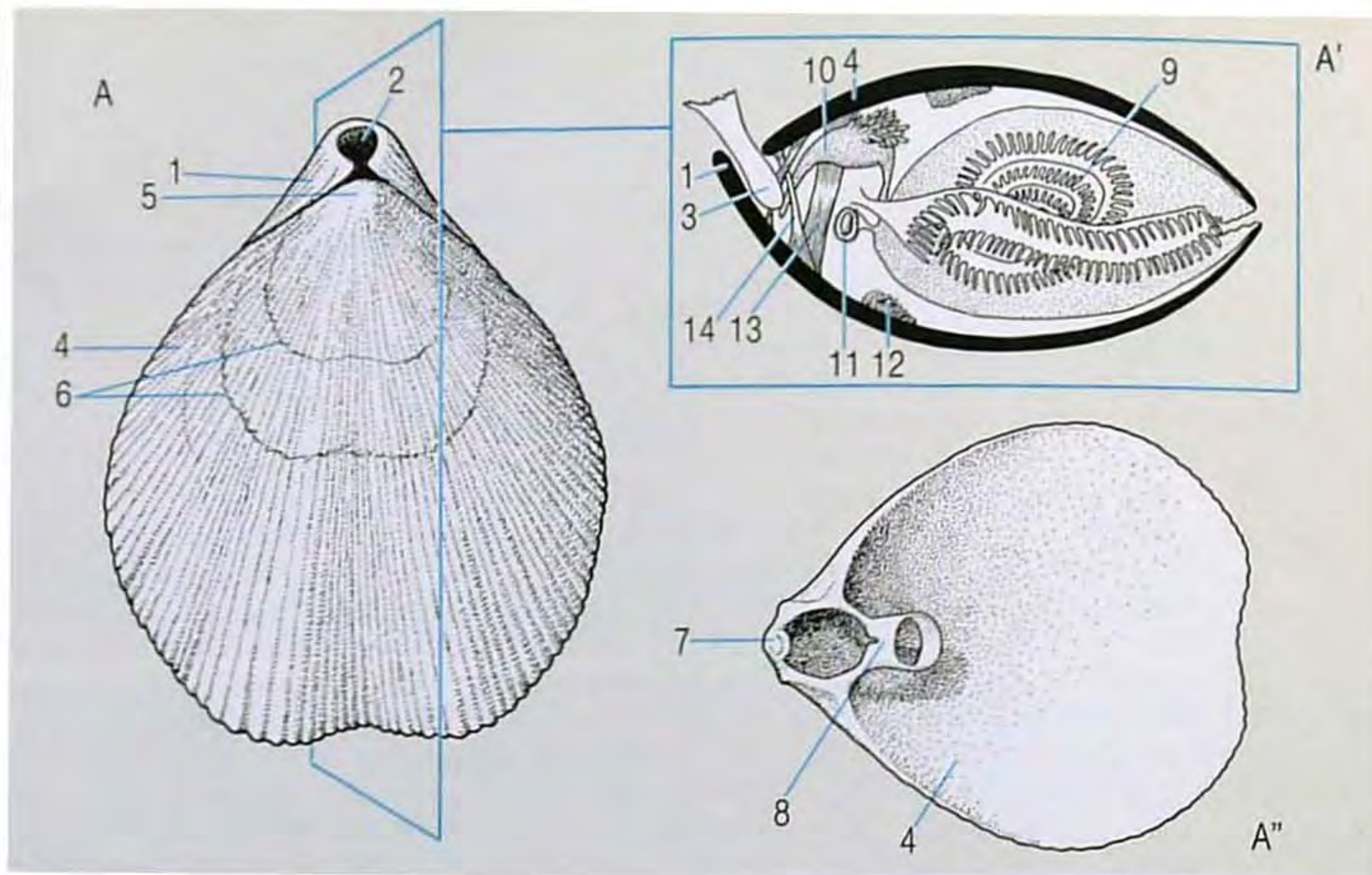
Morfologia

Atesa la importància en el registre fòssil de la morfologia externa i interna de les valves, aquesta ha estat molt ben estudiada pels paleontòlegs i s'ha creat un vast lèxic especialitzat per a diferenciar-hi tota una sèrie de matisos que hom no descriurà aquí (vegeu la part 6 del volum 15 d'aquesta mateixa obra). A grans trets, però, la valva central, situada a sota, és més grossa que la dorsal i, com que en surt el peduncle, també rep el nom de *valva pedicel·lar*. La dorsal, més petita, s'anomena *valva braquial*. Hi ha diverses espècies que tenen repartides per tot el cos espícules irregulars macroscòpiques, la funció de les quals encara és desconeguda. Totes dues valves són constituïdes per material corni impregnat de carbonat càlcic i generalment són perforades per punts, porus cecs que contenen extensions del mantell. La seva superfície externa pot ésser llisa, pustulosa o costulada, i pot presentar crestes i depressions o *solcs*, que tenen utilitat per a la classificació de les espècies. La morfologia de la cara interna encara pot ésser més complexa. En un extrem de la valva pedicel·lar, anomenat *umbó*, se situa l'orifici o *foramen* que permet el pas del peduncle. Les plaques que envolten el foramen per la part interna, que formen l'anomenat *deltiri*, poden ésser més o menys desenvolupades se-



344 ELS BRAQUIÒPODES, d'un aspecte extern que recorda els bivalves, són animals marins difícils de veure, ja que a les nostres costes viuen als ambients críptics o a molta profunditat. Els exemplars de la fotografia corresponen a l'espècie *Terebratulina caput-serpentis*, una espècie atlàntica, que forma una comunitat supracoral·ligena en ambients de coralls blancs, als fons profunds atlàntics.
[Foto: Hervé Chaumeton / Jacana]

345 ASPECTE GENERAL EXTERN I INTERN DELS BRAQUIÒPODES. A visió externa d'un braquiòpode per la cara braquial i A' esquema de l'interior de l'animal en un tall longitudinal; A'' part interna de la valva braquial. Hom ha indicat en el dibuix: 1 valva peduncular, 2 forat del peduncle, 3 peduncle, 4 valva braquial, 5 àpex, 6 línia de creixement, 7 apòfisi cardinal, 8 braquidi, 9 lofòfor, 10 estómac, 11 nefridi, 12 gònades, 13 múscul adductor de les valves, 14 múscul diductor de les valves. [Dibuix: Jordi Corbera, a partir de fonts diverses]

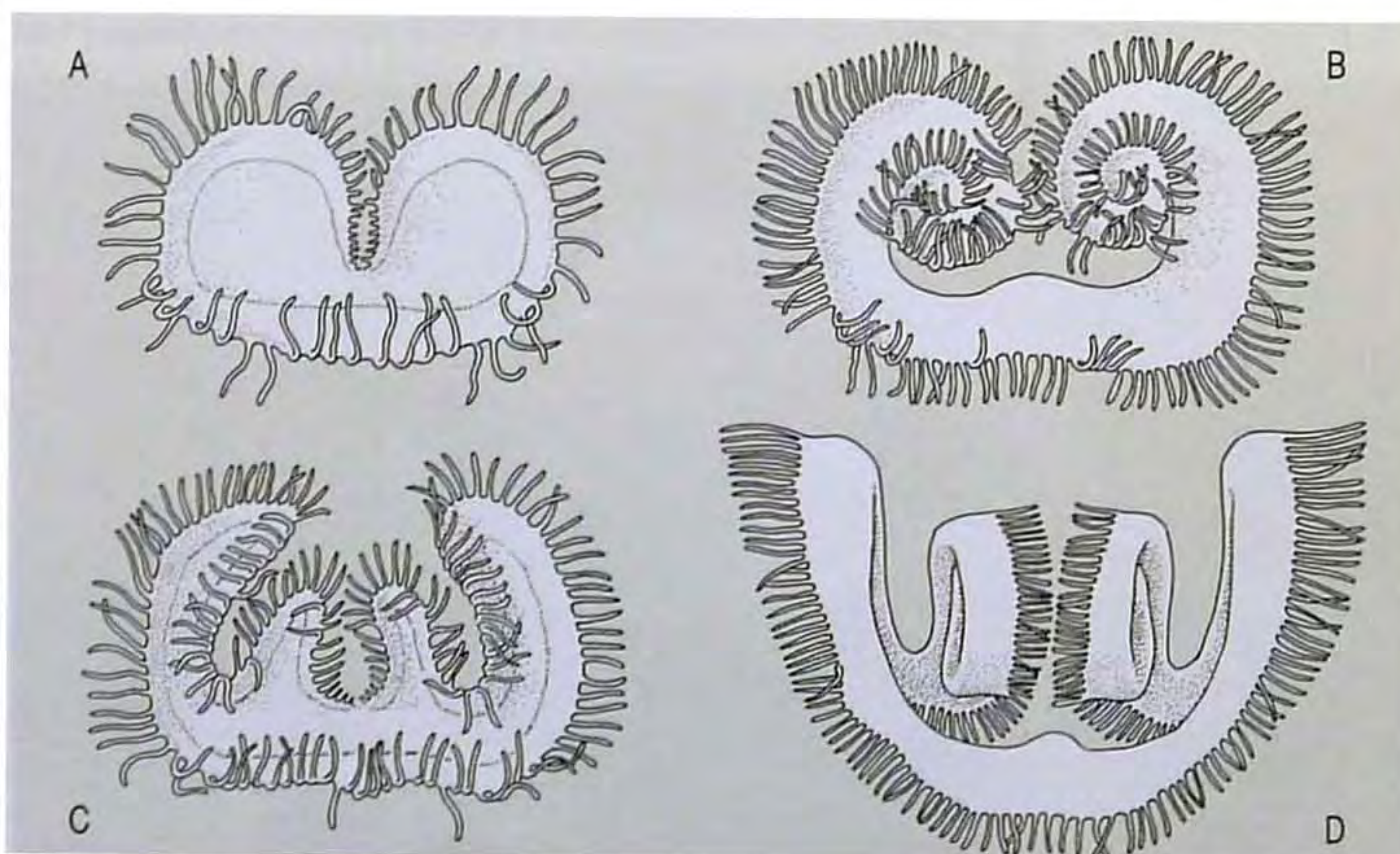


gons si el forat és totalment inclòs dins la valva pedicel·lar o bé es reparteix entre les dues valves. La valva pedicel·lar també té les *dents* de les *xarneres* i altres plaques auxiliars (l'*hemispòndil*) per a l'articulació dels moviments d'obertura i tancament. D'altra banda, la valva braquial allotja un petit *esquelet braquial* que serveix de suport a la musculatura del lofòfor i és format per dos braços en forma de llaços simètrics, que poden ésser més o menys llargs i complexos segons els casos. Aquests llaços estan soldats a una elevació laminar, situada a l'eix de simetria de la valva braquial, que rep el nom de *septe central*. Però sovint hi ha, a més, dos arcs de suport com a

arcbotants, que reben el nom de *crures*. La valva braquial també està dotada de solcs dentals que encaixen amb les dents de l'altra valva per a formar la xarnera d'articulació.

Com en la resta dels lofoforats, el cos dels braquiòpodes és format per tres parts diferents, cadascuna amb el seu propi celoma. Però ací el celoma ha patit profundes modificacions, perquè el cos de l'animal ocupa només una petita part de la cavitat que tanquen les dues valves; unes extensions de la paret del cos anomenades *lòbuls del mantell* omplen tot l'espai restant, i separen el lofòfor de la cavitat corporal on hi ha els òrgans interns.

346 TIPUS DE LOFÒFOR EN ELS BRAQUIÒPODES. El grau de desenvolupament del lofòfor condiciona la seva forma i enrotllament. Aquests caràcters són útils per a diagnosticar les espècies. A Lofòfor esquizòlof, B lofòfor espiròlof, C lofòfor plicòlof, D lofòfor plectòlof. [Dibuix: Jordi Corbera]



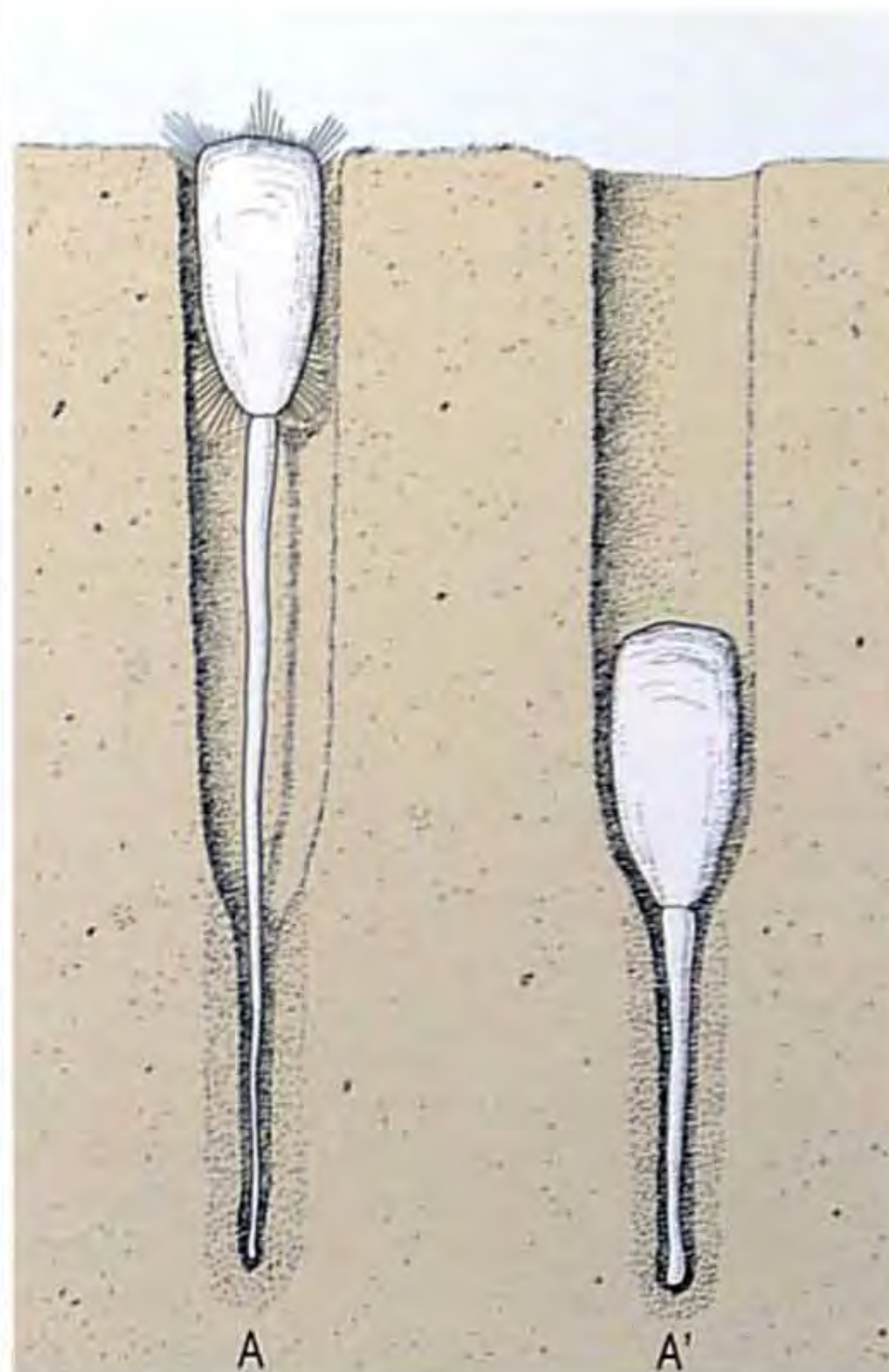
La forma i el grau de complexitat del *lofòfor* són molt variables. En alguns casos es tracta d'un anell simple, amb uns quants filaments (*esquizòlof*); però més sovint presenta llargs lòbuls que poden ésser corbats i units en una branca central plana (*plectòlof*), plegats en un o més lòbuls, a més de tenir la indentació central (*pticòlof*), o fins i tot enrotllats en espiral (*espiròlof*). L'aliment capturat s'aglutina en una mucositat que és dirigida cap al tub digestiu. El tub digestiu és cec, de color verd, i consta d'un estómac simple i d'una glàndula digestiva que hi desemboca; els productes residuals, després de girar moltes vegades a l'estómac, van a parar directament a la cavitat pal·lial. Aquests organismes no necessiten, com els briozous, sistemes hidrostàtics per a facilitar l'extrusió i la repleció dels lofòfors, i per aquesta raó una gran part del celoma es troba obliterated per teixit muscular i conjuntiu. Però els canals celomàtics del lofòfor es conserven i adopten una funció circulatòria. El líquid celomàtic, que circula molt més de pressa que la sang, allotja a les seves cèl·lules un pigment respiratori. Un petit cor adossat a la base de l'estómac fa de bomba impulsora. Les gònades, situades a la base dels lòbuls del mantell, alliberen els espermatozoides a la cavitat celomàtica i surten a l'exterior a través dels gonoductes.

Biologia i ecologia

• Reproducció i desenvolupament

La reproducció és exclusivament sexual i gairebé sempre els dos sexes estan separats en individus diferents. Els corrents transporten els espermatozoides fins al lofòfor d'una femella i allà es produeix la fecundació; en altres casos, sembla que els òvuls i els espermatozoides són tots alliberats a l'aigua i la fecundació és externa.

Les larves dels braquiòpodes articulats s'incuben a l'interior del lofòfor. En algunes espècies (tecidiacis) hi ha una bossa incubadora situada en posició ventral, anomenada *marsupi*. Aquestes larves trilobulades són molt diferents del braquiòpode adult, ja que no tenen un aparell digestiu funcional i fan vida lliure, bé que molt breu: ben aviat, per mitjà d'un pinzell de cilis tàctils, la larva localitza el lloc adequat per a fixar-se, que sempre és pròxim a la població parental; llavors, un dels tres lòbuls es diferencia fent un peduncle incipient, que inicia la fixació, i a continuació es produeix la metamorfosi, consistent en la formació de les valves, el mantell i els òrgans interns per part dels altres dos lòbuls. En el cas dels inarticulats, les larves són alliberades immediatament després de la fecundació i recorden externament un petit braquiòpode: es-

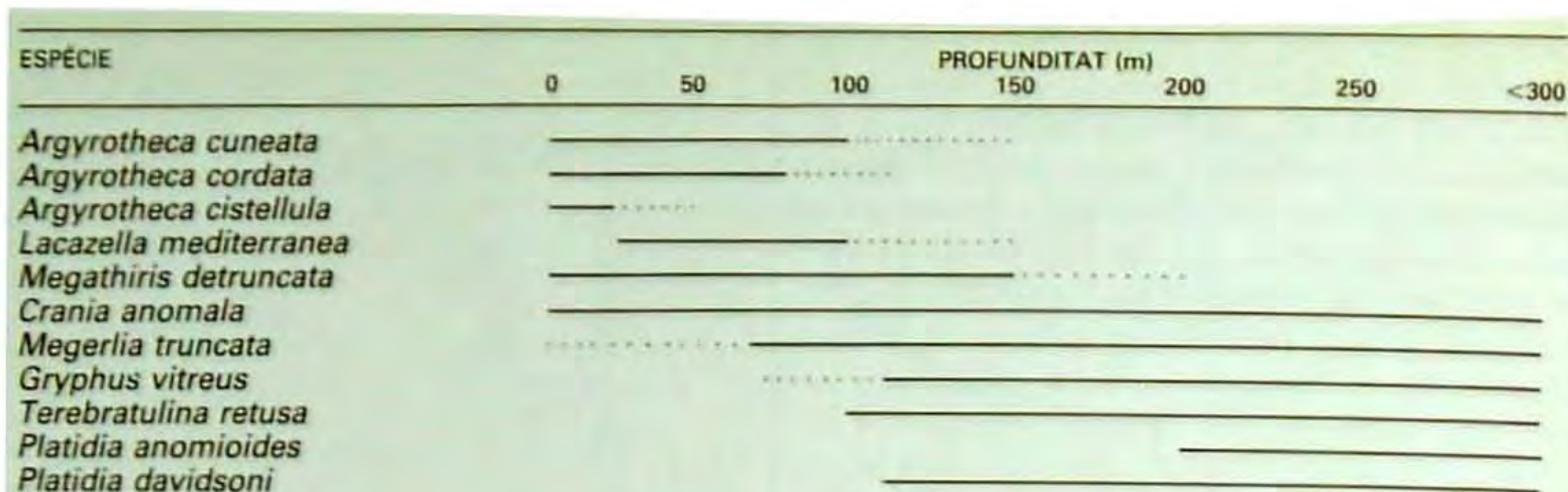


tan dotades de tentacles i d'òrgans interns, són capaces d'alimentar-se i menen una llarga vida pelàgica que les porta lluny de la població parental; quan la larva troba el substrat adequat, sense sofrir cap metamorfosi desenvolupa el seu peduncle en formació, que emergeix entre les valves ja fixades i es fixa al fons.

• Els hàbitats i les adaptacions

Tot i que estudis recents fets a les mars australs han demostrat que els braquiòpodes són membres habituals i de vegades dominants de les comunitats litorals, la majoria de les formes actuals estan confinades a ambients molt peculiars i marginals, com les grans profunditats marines amb fons de fang, les coves i les escletxes. Al Paleozoic constituïren una de les formes de vida més abundants i diversificades; dominaven tots els ambients marins i, si s'ha de jutjar pels detalls de les seves valves fossilitzades, van especialitzar-se extraordinàriament. Però després hi va haver una disminució sobtada de l'epifauna de braquiòpodes, coetània a l'aparició i el desenvolupament dels mol·luscs bivalves i els equinoderms. D'altra banda, en contrast amb la diversitat de les espècies extingides, els tipus actuals mostren una uniformitat notable. Tot això ha estat interpretat com una prova de la incapacitat dels braquiòpodes per a competir amb grups més moderns, com els mol·luscs, que els devien desplaçar fins a reduir-los a aquests ambients marginals on ara es troben. Possiblement no-

347 DISPOSICIÓ DEL
BRAQUIÒPODE INARTICULAT
Lingula (A estès,
A' retret), que constitueix
una excepció dins el seu
grup, ja que excava gale-
ries a la sorra de fons tous
poc profunds, i pot resistir
llargs períodes de desseca-
ció. Aquesta espècie no viu
a la mar Catalana.
[Dibuix: Jordi Corbera, a
partir de fonts diverses]



més han sobreviscut els elements que tenien una morfologia poc especialitzada i es van poder adaptar a tota mena d'ambients, i també algunes formes molt especialitzades, adaptades a ambients molt particulars. Aquest és el cas de l'inarticulat *Lingula*, que excava galeries al fang i és l'únic braquiòpode capaç de suportar períodes llargs d'emersió i canvis forts de salinitat; a través del registre fòssil se sap que aquest braquiòpode ha canviat molt poc des del l'Ordovicià, és a dir, al llarg de 500 milions d'anys.

La modesta organització que les dues valves d'un braquiòpode amaguen té la virtut de resultar funcional en gairebé tots els ambients marins. S'han trobat formes molt semblants als fons fangosos situats a més de 4000 m de fondària i alhora a les roques intermareals, és a dir, sotmeses a corrents i temperatures molt variables. Probablement, la clau d'aquesta plasticitat adaptativa es troba en la seva especial fisiologia i en el seu baix metabolisme. Són suspensívors micròfags, que ingereixen diatomees i altres partícules diminutes, microorganismes i matèria particulada, però la quantitat que en necessiten és tan petita que poden sobreviure més de dos anys immersos en aigua de mar completament desproveïda de partícules.

Des del punt de vista ecològic, les 11 espècies que subsisteixen actualment a la Mediterrània es poden separar en tres grups. En primer lloc, el grup d'espècies exclusivament litorals (format per *Lacazella mediterranea*, *Argyrotheca cordata* i *A. cistellula*), juntament amb el grup d'espècies euribates, és a dir, d'àmplia distribució (*Crania anomala*, *Argyrotheca cuneata*, *Megathiris detruncata*, *Platidia anomioides* i *P. davidsoni*), apareixen a les aigües superficials (entre 0 i 40 m), però solament de manera ocasional i sempre en ambients críptics, és a dir, sota les pedres, a les escletxes o a les coves, que, de fet, són enclavaments de comunitats més profundes; aquestes espècies es fan comunes, bé que sempre minoritàries, a la zona circalitoral (entre 40 i 200 m de fondària), especialment als intersti-

cis dels massissos coral·lígens i a l'interior de les coves fosques. Totes, excepte *Lacazella mediterranea*, es tornen a trobar als fons detrítics, de clapissar («maërl»), i a la base dels tal·lus de l'alga feofícia *Laminaria rodriguezii*. Els substrats més adequats són les conques de mol·luscs, les algues calcàries, les restes de ceràmica i també els madreporaris. El tercer grup és format pel de les espècies d'aigües profundes, que colonitzen, juntament amb les d'àmplia distribució, els fons batials des del límit de la plataforma fins als 1000 m o més. Qualsevol substrat dur que aflora per entre els fangs sedimentaris pot revelar la presència de *Megerlia truncata*, *Gryphus vitreus* i *Terebratulina retusa*, al costat de les espècies euribates *Platidia anomioides* i *Crania anomala*. Aquesta agrupació resulta tan característica que alguns autors parlen de la «comunitat de grans braquiòpodes». Aquesta comunitat té el seu desenvolupament màxim a la franja compresa entre 200 i 400 m, als marges dels canyons submarins, als afloraments rocosos ocasionals i als fons de corall blanc (*Madrepora oculata* i *Lophelia pertusa*).

Per sota dels 2000 m de fondària mai no s'han trobat braquiòpodes a la Mediterrània. S'ha pensat que potser, atesa la baixa capacitat productiva d'aquesta mar, l'aportació de matèria orgànica per sota d'aquesta fondària és insuficient per a assegurar la viabilitat de les poblacions de braquiòpodes. D'altra banda, tot i que no hi ha proves concloents, sembla que hi ha una certa relació entre el grau de desenvolupament del lofòfor i la profunditat a què viuen les espècies. Les espècies superficials, sempre petites, tenen lofòfors molt senzills, bilobulats (*Argyrotheca*) i quadrilobulats (*Lacazella* i *Megathiris*). I, al contrari, les espècies d'aigües profundes (dels gèneres *Megerlia*, *Terebratulina* i *Gryphus*), i també les euribates (*Platidia* i *Crania*) són més grosses i tenen el lofòfor més complicat i sovint enrotllat en espiral. Gràcies al seu sofisticat lofòfor i al baix metabolisme, aquestes espècies potser aconseguen de sobreviure on la baixa concentració de matèria orgànica en suspensió (bàsicament, matèria particulada)

ha reduït la concurrència d'altres grups filtradors. Les espècies litorals, d'altra banda, gràcies a les seves petites dimensions, poden ocupar les esclotxes i fenedures on la inexistència d'hidrodinamisme redueix la representació d'altres grups. L'escàs desenvolupament del seu lofòfor pot ésser compensat, segons aquesta teoria, per la relativa riquesa de les aigües litorals en partícules alimentàries. En resum, la distribució irregular dels braquiòpodes mediterranis es pot explicar, a gran escala, per la limitada extensió dels fons durs; a escala batimètrica, es pot explicar per la temperatura i la concentració de matèria orgànica particulada; i, en la zona litoral i a petita escala, s'explicaria per la competència per l'espai amb altres organismes, que els desplacen cap als ambients críptics on la llum i l'energia mecànica de l'aigua atenyen valors mínims.

• Distribució geogràfica

La distribució de la majoria de les espècies mediterrànies correspon a la província atlàntico-mediterrània, és a dir, que a més de la Mediterrània, també es troben des de les costes d'Escandinàvia fins a les illes del cap Verd. *Argyrotheca cuneata* i *Lacazella mediterranea* probablement són espècies endèmiques de la Mediterrània occidental, i únicament *Platidia anomioides* sembla que és cosmopolita. Les dues espècies que fins ara no han estat trobades als Països Catalans, *Argyrotheca cistellula* i *Platidia davidsoni* són formes minúscules, que potser han passat desapercebudes a causa de les seves reduïdes dimensions; segurament la seva presència es confirmarà en estudis futurs.

Filogènia i sistemàtica

Si es compara l'esplendor de les faunes passades amb la modesta expressió actual d'aquest grup, no és gens aventurat d'imaginar que la història dels braquiòpodes ha estat molt agitada. En el volum 15 d'aquesta mateixa obra hom pot seguir-ne les vicissituds, però a continuació hom en fa una breu repassada.

Els braquiòpodes del Cambrià posseïen unes valves fosques, fetes d'un material fosfatat. Eren majoritàriament inarticulats, i epibentònics que es mantenien fixats al substrat pel peduncle; d'altres, però, no tenien peduncle i probablement vivien només recolzats sobre el fons marí. També hi havia formes articulades, però no tenien, com les altres, cap estructura rígida interna tret de les dents i les fenedures rígides de les xarneres; *Billingsella* fou probablement un avantpassat dels articulats actuals.

En l'Ordovicià, els inarticulats van seguir essent tan abundants com en el Cambrià, però el més notable va ésser la proliferació dels articulats, que es fa ostensible tant per la seva abundància com per la diversificació de gèneres i d'especialitzacions; en aquesta època, els braquiòpodes van començar a colonitzar les aigües profundes, potser paral·lelament a l'evolució de lofòfors més eficients.

Els articulats més primitius van ésser els òrtides (*Orthis*), que és molt probable que tinguessin un lofòfor extremament simple. A partir d'aquests van evolucionar els rinconèl·lides (*Rhynchonellida*), els espiriferides (*Spiriferida*) i els pentamèrides (*Pentamerida*), de lofòfors sens dubte més evolucionats; en canvi, els estrofomènides (*Strophomenida*) van evolucionar per una altra via, perdent el peduncle i desenvolupant grans valves corbes que els permetien de mantenir-se al damunt dels fons tous sense enfonsar-s'hi.

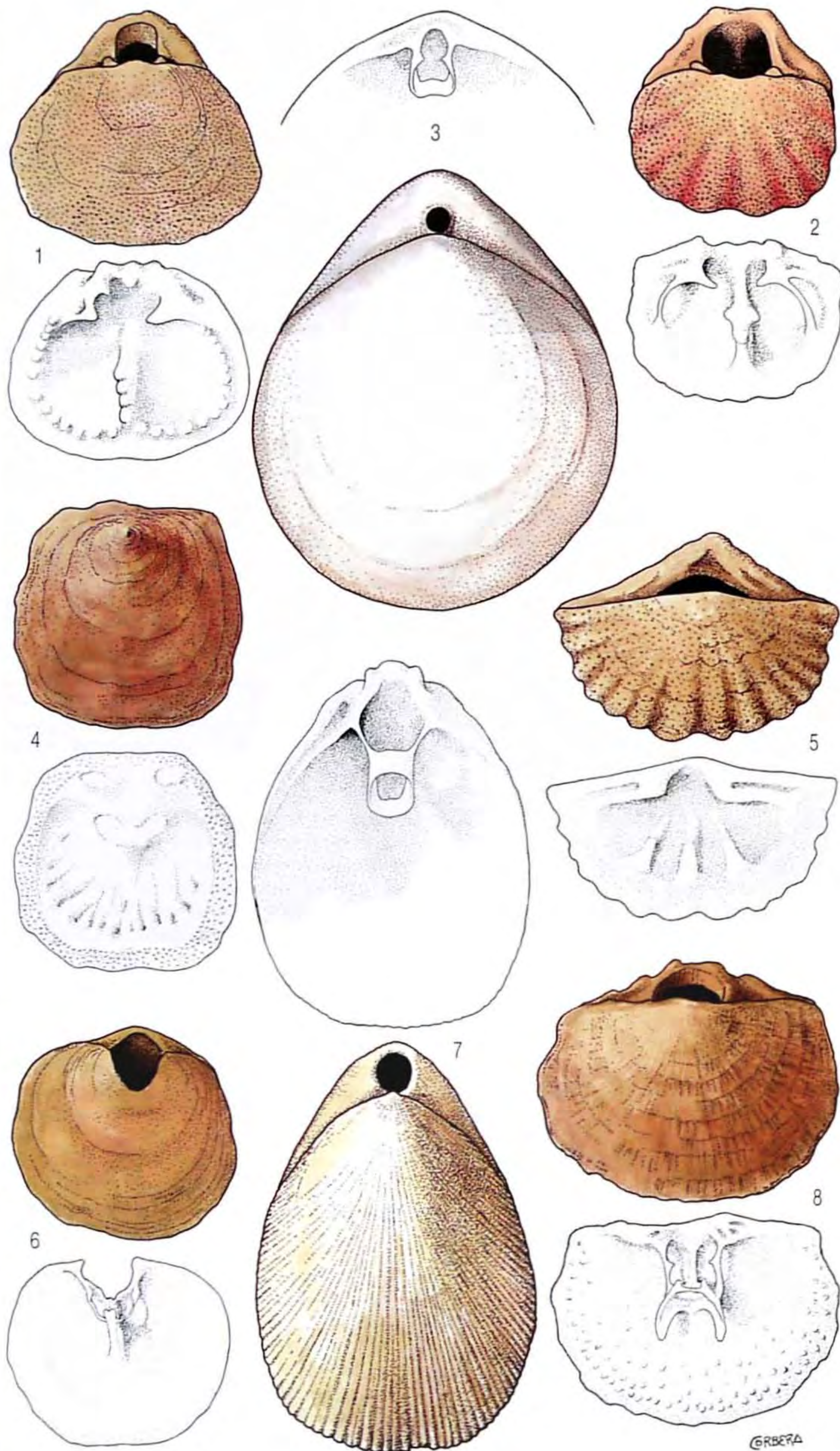
Durant el Silurià i el Devonià, els braquiòpodes van continuar essent el grup bentònic més abundant als sediments marins litorals sorrenos o fangosos. Els espiriferides eren els més abundants al Devonià, però els estrofomènides i els rinconèl·lides encara continuaven prosperant com en el passat. Cap al final del Devonià van aparèixer els productèl·lides (*Productellida*), que s'ancoraven al fons per mitjà d'unes espines que tenien a la valva pedicel·lar. Aquesta línia d'evolució va atènyer el seu desenvolupament màxim durant el Carbonífer. El final del Devonià marca la desaparició de les grans facies de braquiòpodes, tan típiques de l'Ordovicià, el Silurià i el Devonià.

Durant el Carbonífer es van estendre les àrees deltaïques per bona part de l'Europa septentrional i l'Amèrica del Nord, i en aquests ambients van continuar proliferant. Però el pas del Permià al Triàsic constitueix una ruptura ambiental que porta a l'extinció d'un 90% de les espècies: així, desapareixen pràcticament tots els òrtides i molts espiriferides i estrofomènides, bé que aquests darrers no es van arribar a extingir fins al Juràssic. Paral·lelament s'observa una proliferació vertiginosa de la infàuna de mol·luscs i d'equinoderms.

L'estudi del registre fòssil demostra que la major part de les espècies del Paleozoic va evolucionar cap a la pèrdua del peduncle i al desenvolupament de valves molt engruixides com a especialització màxima en un ambient concret. Gairebé totes aquestes formes es van extingir i tots els braquiòpodes articulats que sobreviuen en l'actualitat tenen peduncle i valves poc especialitzats. Pel que sembla es pot afirmar que el peduncle permetia una gran mobilitat i la reorientació de les valves contra les condicions adverses del medi. En canvi, els braquiòpodes inarticulats vivents estan extremament especialitzats. Se sap, gràcies al registre fòssil, que tant en el cas del gènere *Lingula* com en el de *Crania*, els seus llinatges han canviat molt poc des d'antic pel que fa a la dispersió de la larva, que és especialitzada i lecitotròfica en el primer d'aquests dos gèneres, i no especialitzada i planctotròfica en el segon.

Com passa sovint, els criteris de classificació que fan servir els paleontòlegs i els que fan servir els zoòlegs que estudien la fauna actual no sempre coincideixen plenament. Però en aquest cas, les discrepàncies són poc importants. Hom seguirà aquí la classificació establerta per Williams i Rowell el 1965 i per Logan el 1979 per a la distinció entre classes i ordres de braquiòpodes. D'una banda, la classe dels inarticulats (*Inarticulata*) reuneix dos ordres: el dels lingúlides (*Lingulida*) i el dels acrotretídes (*Acrotretida*). D'altra banda, la classe dels articulats (*Articulata*) reuneix di-

349 BRAQUIÒPODES de la fauna catalana, en visió interna (dibuix a la ploma) i externa (en color). 1 *Argyrotheca cordata*, 2 *A. cuneata*, 3 *Griphus vitreus*, 4 *Crania anomala*, 5 *Megathiris detruncata*, 6 *Platidia anomioides*, 7 *Terebratulina retusa*, 8 *Megerlia truncata*. [Dibuix: Jordi Corbera / Mikel Zabala]



versos ordres, dels quals només un és representat actualment al nostre país. Hom farà aquí una breu repassada de les característiques dels ordres que no tenen representants vivents en el nostre medi.

L'ordre dels òrtides (*Orthida*) reuneix els avantpassats de tota la classe. Les valves tenen generalment solcs radials o estriacions i una línia gruixuda que fa de frontissa. L'orifici del peduncle, gros i triangular, se situa en una àrea ben diferenciada. Gairebé extingits al final del Paleozoic, actualment no tenen cap espècie en la nostra fauna.

Els estrofomènides (*Strofomenida*) es van extingir al Juràssic. Generalment tenien un peduncle que, pel que sembla, no era funcional en la forma adulta, la qual tenia unes valves grosses, l'una molt convexa, com a adaptació a viure sobre el fons. Altres eren formes cimentants o proveïdes de llargues espines, com els gèneres *Chonetes* i *Productus*. Aquest va ésser l'ordre més important dels braquiòpodes articulats, i se n'han arribat a descriure més de 400 gèneres.

L'ordre dels pentamèrides (*Pentamerida*) es va estendre en el temps entre el Cambrià i el Devonian. Eren braquiòpodes de valves biconvexes, generalment llises i amb un *espòndil* molt desenvolupat. Devien tenir el peduncle funcional, però la gruixària que adquireix la valva prop dels umbons els devia permetre d'estabilitzar-se sobre el fons sense necessitat d'adherir-s'hi.

L'ordre dels rinconèl·lides (*Rynchonellida*) agrupa els braquiòpodes articulats de valves biconvexes, amb un umbó punxegut i amb el peduncle funcional. Les valves tenen uns solcs radials ben marcats, forts, i un plec a la regió anterior també molt ben marcat. Han sobreviscut des de l'Ordovicià fins a l'actualitat, però totes les espècies vives són exòtiques per a la nostra fauna.

Passa el mateix amb els espirifèrides (*Spiriferida*), espècies que tenen un lofòfor complex que és sustentat per un esquelet braquial espiral i conserven el peduncle funcional.

En una posició taxonòmica incerta, hi ha encara l'espècie del subordre dels tecideïdins (*Thecideidina*) *Lacazella mediterranea*, que és la que presenta una organització més original, i és proveïda d'un marsupi per a incubar els embrions.

3.2 Els grups de braquiòpodes

Els inarticulats

Els inarticulats (*Inarticulata*) són braquiòpodes sense xarnera d'articulació entre les dues valves. Aquestes poden ésser fetes de material calcari, però en la majoria dels casos són quitinosofosfàtiques. D'aquest grup de braquiòpodes tan diversificat durant el Paleozoic, únicament dos gèneres han subsistit fins a l'actualitat, un dels quals, *Crania*, pertany a la nostra fauna. L'espècie *C. anomala*, representant de l'ordre dels acrotrètides (*Acrotrètida*) al nostre país, ha perdut el peduncle i viu fixada al substrat per cimentació d'una valva.

L'ordre dels lingúlides (*Lingulida*), que té un únic gènere actual, *Lingula*, és exòtic en la nostra fauna; les seves espècies han desenvolupat un llarg peduncle i excaven galeries als fons tous.



Els articulats

Gairebé tots els braquiòpodes actuals pertanyen a la classe dels articulats (*Articulata*). Tots tenen la closca de calcita i la majoria articulen les dues valves per mitjà de dos denticles del peduncle, que encaixen en dues fenedures de la valva menor. L'espècie *Lacazella mediterranea* no s'ha adscrit amb seguretat a cap ordre.

L'ordre dels terebratulídes (*Terebratulida*) és el més important dels que tenen representants vivents, i, amb una sola excepció, reuneix totes les espècies de la nostra fauna. Tenen el

350 TRES BRAQUIÒPODES articulats, fotografats als fons marins de la nostra costa. *Crania anomala* (Sant Feliu de Guixols), *Argyrotheca* (Blanes) i *Megerlia truncata* (Blanes), instal·lada damunt d'una madrepòria.
(Fotos: Lluís Dantart, Jordi Corbera i Lluís Dantart)

lofòfor sustentat per un trau calcari i quan aquest trau és gran, té plaques dentals. L'umbó queda truncat per la gran obertura del peduncle. Pertanyen al subordre dels terebratulidins (*Terebratulidina*) les espècies més grans: *Gryphus vitreus*, d'una bella consistència vidriosa, i *Terebratulina retusa*. El subordre dels terebratulidins (*Terebratulidina*)

reuneix tota la resta, és a dir, les petites espècies del gènere *Argyrotheca* (*A. cistellula*, *A. cuneata* i *A. cordata*), *Megathiris detruncata* i *Megerlia truncata*. Per la seva semblança amb les valves d'un mol·lusc del gènere *Anomia*, una de les espècies del gènere *Platidia* rep el nom de *P. anomioides*; *P. davidsoni* també s'hi assembla molt.

4. Els foronis

4.1 Consideracions generals

Phoronis, un dels noms de la deessa Isis, fou el mot que va escollir Wright el 1856 per a identificar la preciosa criatura que havia trobat al fons del mar i que, observada a la lupa, duia un plomall de tentacles en forma de feradura blanca al capdamunt d'un cos allargat i en forma de cuc. Els foronis formen, doncs, un grup d'organismes vermiformes, que viuen cadascun dins un tub individual, bé que poden agrupar-se formant masses denses.

Són animals poc coneguts, en part perquè són tan petits: generalment no fan més d'uns quants mil·límetres, bé que en el seu estat d'extensió màxima alguns poden arribar a fer fins a 45 cm. Quan se'ls molesta, es retiren ràpidament dins el tub, format per una secreció quitinosa de la seva mateixa epidermis, a la qual s'adhereixen nombroses partícules de sorra, trossos de conques, espícules d'esponja, etc.; això fa que el tub aconseguixi un grau de cripsi notable. A més, la llargada dels tubs és proporcional a l'extensió de l'a-

nimal, i quan aquest està completament re-tret, el petit diàmetre dels tubs fa que passin desapercebuts fàcilment.

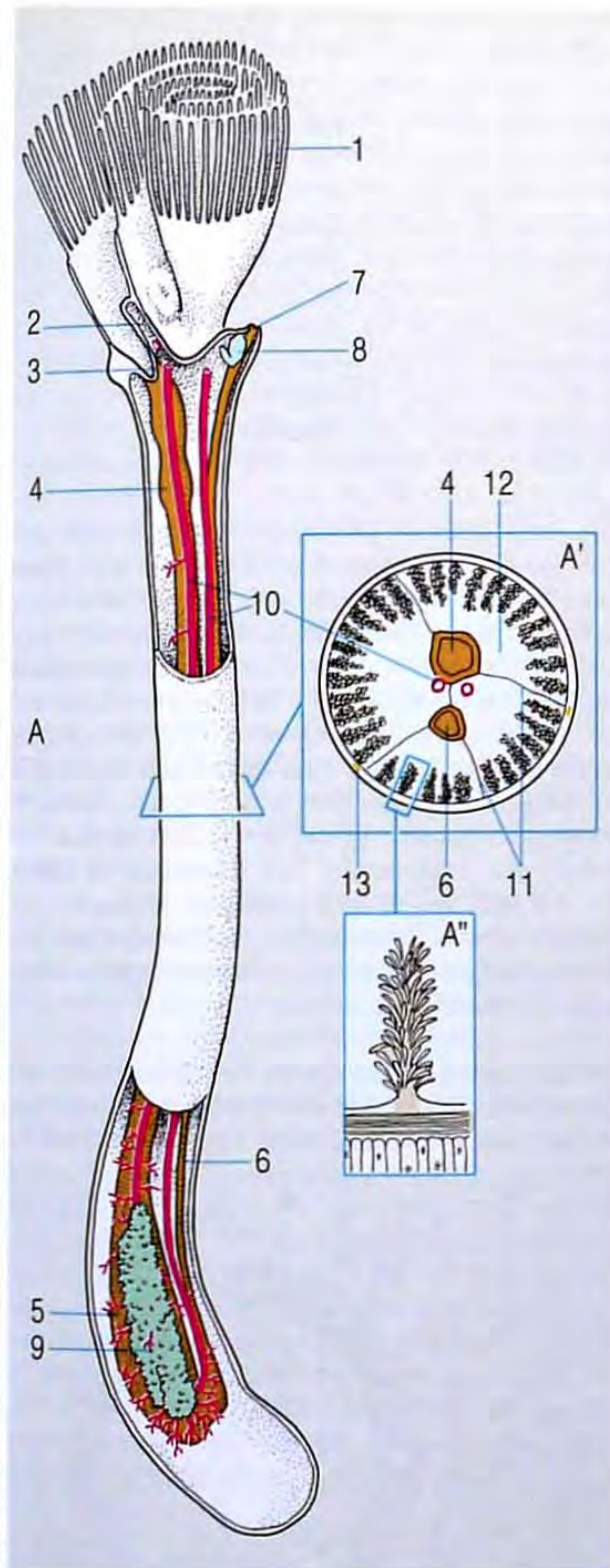
A les mars actuals únicament se'n coneixen 10 espècies, que es reparteixen en només dos gèneres, *Phoronis* i *Phoronopsis*. El gènere *Phoronopsis* es reconeix perquè l'organisme viu porta sota el lofòfor un plec en forma de collaret, que els del gènere *Phoronis* no tenen.

Atenent l'ambient on viuen, es pot considerar que hi ha dos grups ben definits de foronis: els que viuen als fons tous, enfonsats verticalment al sediment sorrenc o fangós, i els que viuen als substrats durs, que perforen esquelets de mol·luscs, algues calcàries o roques.

Val la pena retenir aquesta disjuntiva ecològica ja que correspon, gairebé sense excepció, a dos models anatòmics, morfològics i reproductors distints, que sens dubte són el resultat de l'adaptació a dos situacions ambientals tan diferents.

351 ELS FORONIS
són lofoforats vermiformes de vida sedentària que s'amaguen dins uns tubs quitinosos que ells mateixos secreten, dels quals solament emergeix el lofòfor. Aquesta estructura és ben visible en els exemplars de la fotografia, corresponents a l'espècie *Phoronis hippocrepia*, component de les comunitats marines de fons durs del nostre litoral. [Foto: Hervé Chaumeton / Jacana]





Morfologia

El cos dels foronis és dividit en tres parts, cadascuna de les quals té la seva pròpia cavitat celomàtica: l'*epistoma* o *prosoma* que, és un ampli lòbul que sobresurt per damunt de la boca i s'estén entre aquesta i l'anús; el *lofòfor* o *mesosoma*, format per dues crestes de tentacles que es disposen simètricament; i, finalment, el *tronc* o *metasoma*, que és prim i vermiforme, i s'eixampla fent un bulb terminal anomenat *ampolla*, que ancora l'animal al tub. El lofòfor, de simetria bilateral, és format per dues crestes paral·leles torçades en forma de ferradura, i pot presentar els dos extrems espiraliformes o bé disposats helicoidal-

ment en les espècies més grosses; segons les espècies, el nombre de tentacles oscil·la entre 11 i més de 1500.

El tub digestiu té forma de lletra U; al seu tram descendent, sota la boca, hi ha l'esòfag, el preestómac i l'estómac, mentre que la branca ascendent és tota ocupada per l'intestí, que s'obre a l'exterior a través de l'anús, molt pròxim a la boca. La paret del cos és formada, de fora a dins, per una epidermis amb microvellositats que allotgen el plexe nerviós, una membrana basal, una banda de musculatura circular i feixos de músculs longitudinals que embolcallen el peritoneu. La morfologia d'aquests feixos de musculatura longitudinal es relaciona amb el mode de vida: en els que viuen clavats al sediment, aquests músculs tenen forma pinnada, mentre que en els perforants, adopten una forma arborescent. El nombre de feixos varia molt (entre 17 i 243) segons la talla de les espècies, i és un bon criteri auxiliar per a la classificació, per la qual cosa la seva disposició entre els quatre compartiments celomàtics del tronc, agrupats en mesenteris que s'estenen des de la paret fins al tub digestiu, s'acostuma a representar segons una fórmula (la fórmula de Selys-Longchamps). El sistema excretor es compon d'un parell de metanefridis que és possible que hagin evolucionat, per addició d'un embut celomàtic, a partir del protonefridi de les larves. Les espècies de fons tous tenen nefridis amb una nansa descendent d'embut únic (que pot desenvolupar un epiteli nefridial) i una altra d'ascendent, mentre que les espècies perforants presenten nefridis amb una nansa ascendent proveïda de dos embuts celomàtics desiguals, l'anal més gran que l'oral (excepte en el cas de *Phoronis ovalis*, que té un sol embut). Els nefridis també serveixen com a gonoductes. El sistema nerviós consisteix en un gangli central situat entre la boca i l'anús, un anell nerviós anterior i una o dues fibres nervioses gegants que innerven les parets del cos. En les espècies de fons tous hi ha una sola fibra, que discorre pel costat esquerre de la paret del tronc; en les espècies perforants n'hi ha dues, i la del costat dret sempre és més petita que la de l'esquerre. Les gònades es desenvolupen a la part posterior del cos, prop de l'estómac i també prop del vas longitudinal lateral.

Biologia i ecologia

Tots els foronis són de reproducció asexual i la majoria de les espècies poden reproduir-se sexualment. Les espècies de fons tous (excepte *Phoronis pallida*) són dioiques i les quatre espècies de substrats durs són hermafrodites. L'hermafroditisme s'ha considerat derivat de la condició inicial dioica, com una «adapta-

352 MORFOLOGIA
GENERAL dels foronis (A) i detalls de la secció transversal del cos mostrant la disposició dels feixos musculars repartits entre les quatre cavitats celomàtiques (A') i de la disposició arborescent d'un feix de musculatura longitudinal (A'') (Vegeu també la figura 354). Hom hi ha indicat: 1 tentacles lofoforals, 2 epistoma, 3 boca, 4 esòfag, 5 estómac, 6 intestí, 7 anus, 8 nefríd, 9 gònada, 10 vas circulatori lateral, 11 mesenteri, 12 cavitat celomàtica, 13 fibra nerviosa [Dibuix Jordi Corbera, a partir de fonts diverses]

353 PRINCIPALS DIFERÈNCIES anatòmiques, morfològiques i reproductores entre els foronis de fons tous i els de fons durs [Font: dades de l'autor]

CARÀCTER	FORONIS DE FONS TOUS	FORONIS DE FONS DURS (PERFORANTS)
Aspecte dels feixos de músculs longitudinals	plomós	arborescent
Nombre de fibres del nervi gegant	2	1
Nombre d'embuts nefridials	1	2
Nombre de branques dels nefridis	1 (ascendent)	2 (ascendent i descendent)
Epiteli nefridial	absent	present
Òrgans lofoforals	petits	grossos
Plec del collar	absent	present
Gònades	dioiques	hermafrodites
Incubació dels embrions	present	absent
Tipus de larva	actinotroca	reptant

ció» reproductora a la baixa densitat efectiva de les poblacions d'aquests petits animals sèssils. Els espermatozoides que surten dels nefridis, igual que els ous, són captats a la cavitat per dos òrgans lofoforals que se situen just al seu davant i que són més llargs en les espècies de fons tous que en les perforants; aquests òrgans ajuden a la formació d'espermatozoides, que de la mateixa manera són grans en les espècies de fons tous i petits en les de fons durs. Aquests espermatozoides són capturats pel lofòfor d'un altre individu i els espermatozoides s'introdueixen a la cavitat celomàtica a través dels nefridiòfors. Per tant, la fecundació és externa.

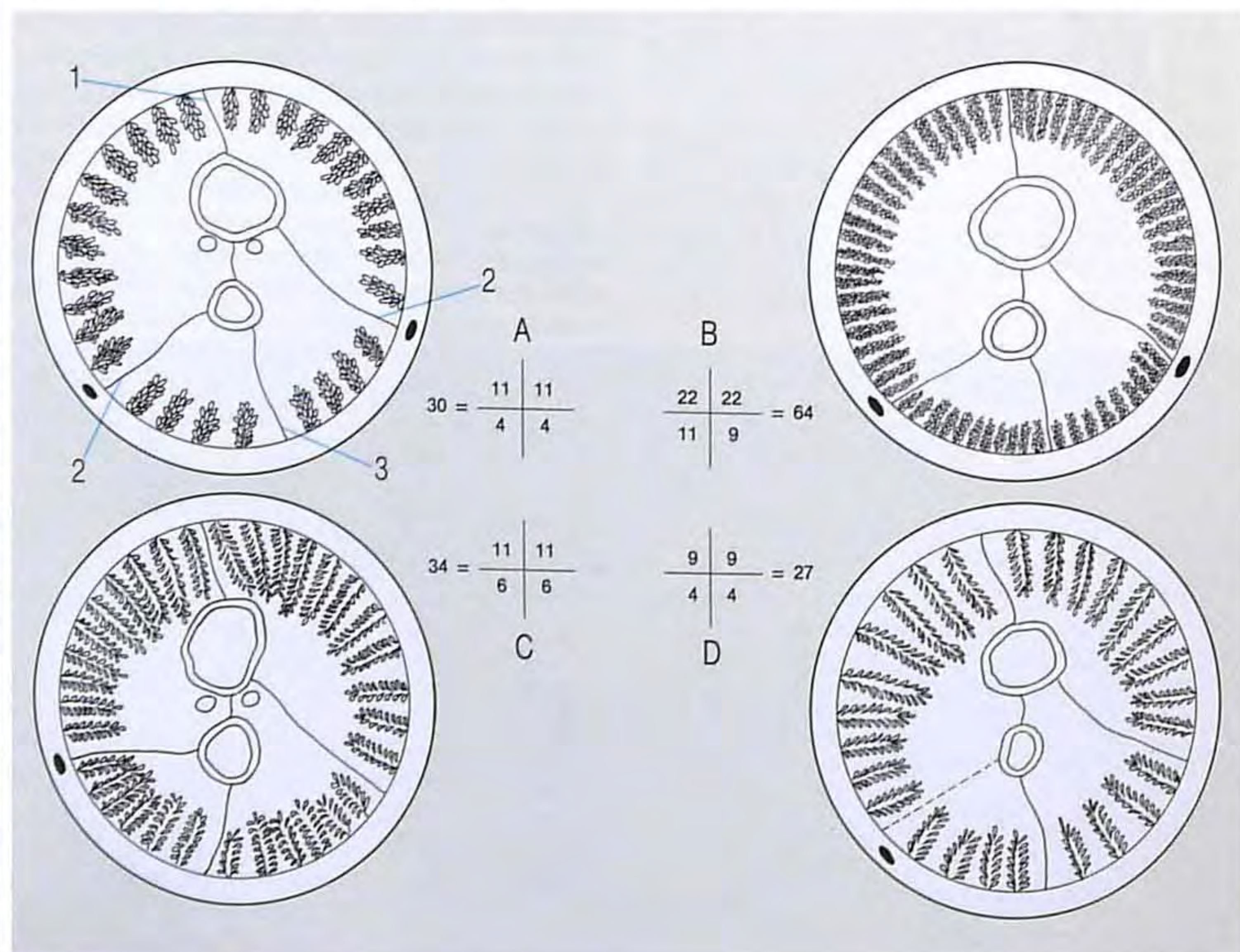
L'embriogènesi dels foronis és un cas de deuterostomia. Hi ha tres modalitats de desenvolupament. Les espècies de fons tous (excepte

Phoronis psammophila) produeixen uns ous molt petits i pobres de vitel, que alliberen directament a la mar, on menen una vida completament planctònica. Les espècies perforants, per contra, incuben, a les glàndules nidamentàries situades a la concavitat lofoforal, ous grossos i rics en vitel i les larves que en surten fan una vida pelàgica molt curta. Finalment, en el cas concret de *Phoronis ovalis* no hi ha aquestes glàndules i els ous són incubats a l'interior del tub parental; la larva que en surt no té cap mena de tentacle i és completament lecitotròfica, de manera que es fixa al cap de poc temps d'haver estat alliberada a l'exterior.

La larva *actinotroca* típica dels foronis va ésser anomenada *Actinotrocha* pels planctòlegs antics, que desconeixien el seu origen bentò-

354 LA DISPOSICIÓ DELS FEIXOS DE LA MUSCULATURA LONGITUDINAL que embolcalla el peritoneu en les quatre cavitats celomàtiques dels foronis té relació amb el mode de vida de les espècies: en les que viuen ancorades en els sediments els feixos musculars adopten una forma pinnada, mentre que en les dels perforants adopten una forma arborescent. Hom es val de la fórmula de Selys-Longchamps per descriure aquesta disposició muscular. L'esquema representa la disposició i la fórmula per a dues espècies perforants, *Phoronis hippocrepis* i *P. australis* (A, B), i per a dues espècies de fons tous, *P. psammophila* i *P. muelleri* (C, D). Hom hi ha indicat 1 mesenteri oral, 2 mesenteris laterals, 3 mesenteri anal.

[Dibuix: Jordi Corbera, a partir de fonts diverses]



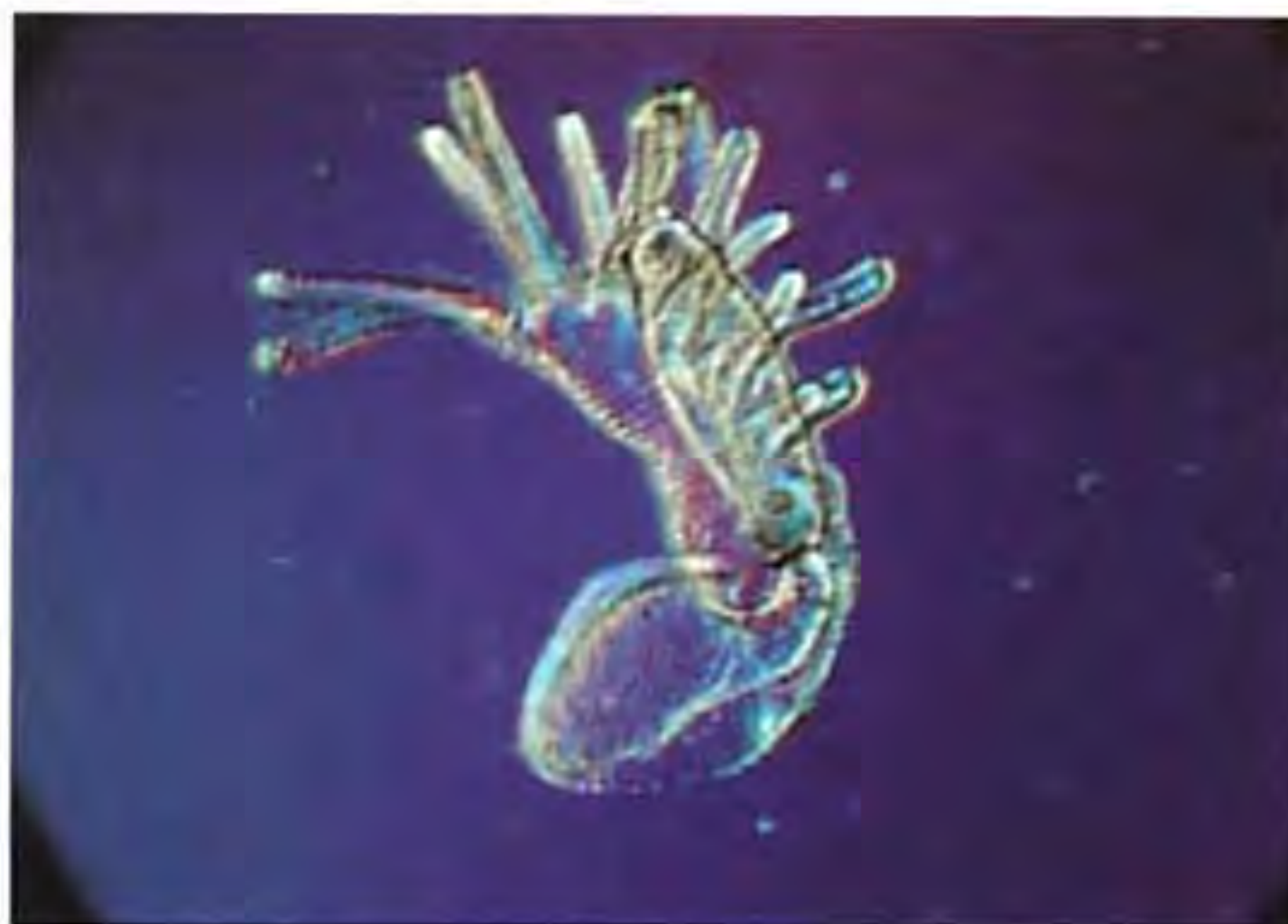
nic i la seva relació amb els foronis adults. L'actinotroca té, com l'adult, tres regions diferenciades i tres cavitats celomàtiques. El seu lòbul preoral o prosoma és una mena de protuberància situada al damunt de la boca i allotja un plomall de cilis apical, exactament al damunt del gangli nerviós que fa d'òrgan sensorial per a detectar i reconèixer el substrat abans de fer la metamorfosi (algunes espècies fan servir un òrgan piriforme). El mesosoma de la larva allotja els tentacles larvals, que durant la metamorfosi evolucionen fins a formar el lofòfor. Els glòbuls rojos es formen en masses que, en nombre d'1 a 4, pigmenten diferentment cada espècie, i per això són emprades com a caràcter taxonòmic. El tronc també conté una banda ciliada anular, anomenada *telotroca*, a més dels òrgans excretors, que són dos protonefridis amb solenòcits. A la cara ventral del tronc es forma el sac metasomàtic que, durant la metamorfosi, s'evagina per a formar el tronc de l'adult. La metamorfosi és complexa i en pocs minuts es produeix un individu jove de vida sedentària que, a mesura que va creixent, va secretant el seu tub.

Els foronis habiten el bentos de les zones marines costaneres, des de la zona intermareal fins als 400 m de fondària, bé que més sovint es troben en els 60 m més superficials. La seva distribució a petita escala sembla que és estocàstica, perquè es formen agregats densos de molts milers d'individus per metre quadrat en unes zones determinades, mentre que són completament absents de zones molt extenses. Suspensívors típics, s'alimenten de diatomees i d'altres algues del fitoplàncton. Al seu torn, constitueixen l'aliment d'altres animals marins, principalment peixos i mol·luscs. No és estrany de trobar individus que han perdut el lofòfor o que el tenen en procés de *regeneració* (*autotomia*); sembla que aquesta capacitat actua com un mecanisme de defensa.

Filogènia i sistemàtica

Hom distingeix dos grups divergents de foronis que es consideren evolucionats independentment, a partir d'un avantpassat comú: l'un és format per espècies perforants i l'altre per espècies de fons tous. Els foronis primitius devien formar part de la infauna dels fons sedimentaris; l'accés a l'epifauna i a les ormes perforants es considera un fenomen posterior. Paleontològicament, els foronis són poc coneguts. Com que no deixen restes dures, el seu registre es limita a les galeries que han quedat marcades al sediment o en les conquilles. Per això se sap que el grup ja devia existir al Devonian, fa més de 350 milions d'anys, i alguns autors n'han reconegut marques en materials del final del Cambrià.

La classificació dels foronis (*Phorona*), amb tan poques espècies i amb una distribució tan cosmopolita, és força clara. En canvi, fins fa poc encara sorgien polèmiques a l'hora d'establir la identitat de les larves de cada espè-



355 LARVA ACTINOTROCA típica d'un foroni de vida lliure. Un cop ha acabat la metamorfosi, la larva es fixa en un substrat i comença a secretar el tub protector dins el qual restarà tota la seva vida adulta [Foto: Claude Carré]

cie sèssil, que havien estat descrites prèviament. Els treballs d'Emig (1971-1985) han aclarit molt la sistemàtica i la distribució dels foronis europeus i mundials: es considera que hi ha set espècies de *Phoronis* i tres de *Phoronopsis*. Les espècies del gènere *Phoronis* descrites fins ara —i els seus sinònims— són les següents: *Phoronis ovalis*, *P. hippocrepia* (= *Actinotrocha hippocrepia*), *P. ijimai* (= *Actinotrocha vancouverensis*), *P. australis*, *P. muelleri* (= *Actinotrocha branchiata*), *P. psammophila* (= *Actinotrocha sabatieri*) i *P. pallida* (= *Actinotrocha pallida*). Les del gènere *Phoronopsis* són les següents: *P. albomaculata*, *P. harmeri* (= *Actinotrocha harmeri*) i *P. californica*.

4.2 Les espècies de foronis

La majoria de les 10 espècies que es coneixen actualment són cosmopolites o tenen una àmplia distribució. Fins ara, únicament 5 (totes del gènere *Phoronis* i, totes cosmopolites) han estat trobades a la Mediterrània i també una vegada o altra a les costes de l'àmbit català. *Phoronopsis harmeri* ha estat trobada a les illes Açores i no es descarta totalment que pugui viure a la Mediterrània.

El primer foroni trobat als Països Catalans fou descobert a Banyuls de la Marenda (Vallès-pir), el 1964; paradoxalment, aquesta espècie no s'ha tornat a trobar, ni a la mateixa localitat, i han hagut de passar gairebé 20 anys perquè fos trobada *Phoronis psammophila* als fons sorrencs de Banyuls i *P. hippocrepia* a la mateixa àrea. Recentment, les troballes s'han multiplicat, gràcies a la proliferació de les investigacions amb escafandre autònom. Així, *P. psammophila* ha estat trobada a Eivissa i s'ha recol·lectat abundantment als fons de sorra (fins a 10 000 individus per metre quadrat) i als alguers de cimodòcea i zostera de la badia dels Alfacs (delta de l'Ebre). També va ésser trobada a la cala Prona, al N del cap de Creus, i al cap d'Oropesa. És a dir que fins ara s'han registrat a les nostres aigües única-

ment tres espècies. Però probablement aquesta llista no és completa i en el futur s'anirà completant; la presència de *P. muelleri* als Països Catalans continua essent especialment enigmàtica, ja que, si bé es coneix la de la seva larva, que es va registrar amb el nom d'*Actinotrocha branchiata* al plàncton de la regió de Banyuls de la Marenda (Vallespir), mai no s'ha trobat en la forma adulta.

Phoronis muelleri, que arriba a fer uns 12 cm de llargada, viu als fons fangosos situats entre 1 i 400 m de fondària, però amb una densitat màxima (de fins 3000 individus/m²) entre els 15 i els 50 m, als fons de fangs ter-rígens costaners. *P. psammophila*, que fa fins 19 cm, viu enfonsada verticalment als fons de sorres i fang costaners; bé que s'ha trobat en un àmbit que va de 0 a 35 m, la densitat màxi-

ma (18 000 individus/m²) es dona en les sorres fines i ben calibrades dels 6 primers metres. *P. ovalis* és petitísim (la menys de 15 mm) i perfora les conques buides de mol·luscs per formar agregats d'una gran densitat (fins a 150 individus/cm²) en els fons coral·lígens i detrítics, preferentment entre els 20 i els 50 m. *P. hippocrepia* pot fer uns 10 cm de longitud màxima, i pot viure perforant roques, algues calcàries, conques de mol·luscs i coralls o bé incrustant diferents substrats durs situats entre els 0 i els 55 m; ateny la densitat màxima (fins a 60 000 individus/m²) entre els 0 i els 10 m, sovint en ambients portuaris i d'aigües contaminades. *P. australis* fa fins 20 cm i viu perforant els tubs del ceriantari *Cerianthus*, entre la zona intermareal i els 55 m; la seva densitat màxima en un tub és de prop de 100 individus.

5. Els entoproctes

5.1 Consideracions generals

Etimològicament, la paraula entoprocte (*en-tos*, dins; *proctos*, anus) vol dir que l'anús s'allotja dins la corona tentacular. Aquest és el caràcter més distintiu d'un grup de petits animals —difícilment visibles a ull nu (0,5 a 5 mm d'altura)— tentaculats, sèssils i en molts aspectes similars a un lofoforat típic. Se n'han descrit unes 150 espècies, que s'agrupen en una sola classe i un sol ordre; totes excepte les d'un gènere d'aigua dolça (*Urnatella*) són marines o d'aigües salabroses.

Precisament, la qüestió del parentiu d'aquests animals amb els briozous (també anomenats ectoproctes, per distingir-los d'aquests) i la seva pertinença o no al supergrup dels lofoforats ha estat el centre d'una llarga polèmica entre els zoòlegs, encara no resolta. Els entoproctes, com els lofoforats, són organismes suspensívors que, per mitjà dels seus tentacles ciliats, retenen les partícules d'aigua i les transporten, mitjançant un mucus, fins a la boca. Però en el sistema de filtració hi ha una altra diferència, que explica, sens dubte, la posició que té l'anús: el corrent d'aigua entra a la corona tentacular des de baix i pels costats i surt cap amunt i pel centre de l'espai intertentacular, exactament al contrari de com ho fa en els briozous; per tant, l'anús (que s'obre al damunt d'un petit con prominent situat a dins de la corona tentacular) descarrega els excrements de ple al corrent exhalant. A més

d'això, hi ha altres diferències anatòmiques que els separen dels briozous: la paret del cos no és separada de l'estómac per un espai cel·lomàtic sinó que el cos es troba reblert d'una mena de mesènquima gelatinós que alguns zoòlegs interpreten com un espai pseudocel·lomàtic on s'ha produït una oclusió.



356 *ELS DIMINUTS ENTOPROCTES*, confosos durant molt de temps amb els briozous, viuen instal·lats en substrats submergits. L'exemplar de la fotografia, de l'espècie *Loxocalyx leptoclini* (vist al microscopi electrònic d'escandallatge), viu generalment damunt d'un ascidiaci.
[Foto: Xavier Turón]