

# FAUNA IBERICA



Vol. 27

LOPHOPHORATA  
**Phoronida, Brachiopoda**

■ Museo Nacional de Ciencias Naturales ■  
Consejo Superior de Investigaciones Científicas

Quedan rigurosamente prohibidas, sin la autorización escrita de los titulares del «Copyright», bajo las sanciones establecidas en las leyes, la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático, y su distribución.

A efectos bibliográficos la obra completa debe citarse como sigue:

ÁLVAREZ, F., EMIG, C.C., ROLDÁN, C. y VIÉTEZ, J.M., 2005. *Lophophorata, Phoronida, Brachiopoda*. En: *Fauna Ibérica*, vol. 27. RAMOS, M.A. *et al.* (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 276 pp.

Y en el caso de capítulos o apartados:

ÁLVAREZ, F. y EMIG, C.C., 2005. *Brachiopoda*. En: *Lophophorata, Phoronida, Brachiopoda*. ÁLVAREZ, F., EMIG, C.C., ROLDÁN, C. y VIÉTEZ, J.M., *Fauna Ibérica*, vol. 27. RAMOS, M.A. *et al.* (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid: 57-177.



MINISTERIO  
DE EDUCACIÓN  
Y CIENCIA



CONSEJO SUPERIOR  
DE INVESTIGACIONES  
CIENTÍFICAS

© MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES  
CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

**Investigación (Proyectos Ref. nº PB87-0397, PB89-0081, PB92-0121, PB95-0235, PB98-0532, REN2000-1602 GLO y REN2001-1956-C17-01/GLO) y edición (CGL2004-21965-E) subvencionadas por la Dirección General de Investigación, de la Secretaría de Estado de Política Científica y Tecnológica del Ministerio de Educación y Ciencia.**

Diseño: M. Antònia Miserachs  
Producción: Closas-Orcoyen, S.L.  
NIPO: 653-05-090-X  
ISBN: 84-00-07010-0 (obra completa)  
ISBN: 84-00-08407-1 (volumen 27)  
Fecha de publicación: 31 de diciembre de 2005  
Dep. Legal: M. 6.404-2006 (volumen 27)  
Impreso en España - Printed in Spain

Ilustraciones *Phoronida*: I. Díez Cortaberría  
Fotografías *Phoronida*: P. Wirtz y Zoca  
Ilustraciones y fotografías *Brachiopoda*: F. Álvarez  
Las figuras 16, 17, 18, 26, 31 y 54D se han reproducido con el permiso de *The Geological Society of America* y *The University of Kansas*, y la figura 22 con el permiso de *The Systematics Association*.

## ÍNDICE

	Pág.
Introducción general	11
<i>Phoronida</i>	19
Introducción	21
Posición sistemática y distribución geográfica de los <i>Phoronida</i>	23
Morfología y anatomía del adulto	26
Características de las fases no adultas	35
Historia natural de los <i>Phoronida</i>	37
Recolección, conservación y técnicas de estudio	38
Los <i>Phoronida</i> ibéricos	39
Género <i>Phoronis</i>	39
Género <i>Phoronopsis</i>	50
<i>Brachiopoda</i>	57
Introducción	59
Posición sistemática y distribución geográfica de los <i>Brachiopoda</i>	61
Morfología y anatomía del adulto	66
Características de las fases no adultas	88
Historia natural de los <i>Brachiopoda</i>	89
Recolección, conservación y técnicas de estudio	94
Los <i>Brachiopoda</i> ibéricos	96
Filo <i>Brachiopoda</i>	99
Orden <i>Lingulida</i>	101
Orden <i>Craniida</i>	104
Orden <i>Rhynchonellida</i>	110
Orden <i>Thecideida</i>	116
Orden <i>Terebratulida</i>	125
Bibliografía	179
Apéndice 1. Nomenclatura: Lista de sinónimos y combinaciones del Filo <i>Phoronida</i>	209
Apéndice 2. Nomenclatura: Lista de sinónimos y combinaciones del Filo <i>Brachiopoda</i>	215
Apéndice 3. Claves de las especies de <i>Phoronida</i> y <i>Brachiopoda</i> ibero-baleares	227
Apéndice 4. Glosario	241
Índice alfabético de nombres taxonómicos de <i>Phoronida</i> y <i>Brachiopoda</i> ibero-baleares	247
Anexo	251

LOPHOPHORATA  
**Phoronida, Brachiopoda**

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Los *Phoronida* (o Foronídeos), *Bryozoa* (o Briozoos) y *Brachiopoda* (o Braquiópodos) se clasifican dentro del conjunto de los *Lophophorata* (o Lofoforados). Son tres grupos de celomados bentónicos marinos (excepto los Briozoos Filactolemados, restringidos a las aguas dulces), sésiles, estrechamente emparentados por la posesión de una serie de caracteres comunes:

1. Un conjunto de tentáculos ciliados, que se denomina lofóforo (de *Lophos* = cresta o penacho, *phorein* = portador de) y que se define como: una extensión tentaculada del mesosoma (y del mesocele) que rodea la boca, pero no el ano, y cuyas principales funciones son la nutrición, la respiración y la protección (Hyman, 1959; Emig, 1976a).

2. Una organización trómera del cuerpo, es decir, que está dividido en tres regiones, cada una de las cuales posee su propia cavidad celomática.

3. La presencia de un exoesqueleto orgánico y protector: un tubo en los Foronídeos, una cubierta en los Briozoos, y una concha, con valva ventral y dorsal, en los Braquiópodos.

4. Fecundación interna y segmentación total y radial del huevo.

5. Ausencia de cefalización.

6. Una larva asimilable al tipo dipléurula.

El lofóforo tiene, por lo menos, función de alimentación, de respiración y de eliminación de productos metabólicos, y sirve además de protección en los Foronídeos y Briozoos, ya que sus tentáculos tienen dos filas longitudinales de células sensoriales. Además, en algunos Briozoos, en la base de los tentáculos, existe un poro terminal llamado supraneural por donde escapan los espermatozoides, desde el mesocele. En algunas especies, este poro se sitúa en una elevación denominada órgano intertentacular.

Los Lofoforados son suspensívoros; es decir que dependen de aguas relativamente ricas en material en suspensión y de la presencia de corrientes para atraer las partículas nutritivas y favorecer el intercambio gaseoso. Los cilios de los tentáculos crean corrientes y conducen las partículas hacia la boca.

Los Foronídeos y Braquiópodos son generalmente dioicos, pero algunos son hermafroditas como casi todos los Briozoos. En muchos Foronídeos y Braquiópodos, los huevos son liberados directamente en el agua y las larvas nadadoras tienen una vida planctónica más o menos larga, pero en algunos de éstos, y en casi todos los Briozoos, los embriones son incubados y, por ello, las larvas tienen una vida pelágica más corta, o pueden también arrastrarse sobre el fondo. Más tarde, las larvas sufren una metamorfosis excepto en los Braquiópodos articulados.

Los Lofoforados son uno de los grupos de origen más remoto del Reino Animal. De los tres, los Briozoos y Braquiópodos figuran entre los animales marinos con mayor representación en el registro fósil, particularmente del Paleozoico. Los Braquiópodos iniciaron una rápida diversificación a partir del Cámbrico y dominaron hasta la crisis de final del Pérmico; el número de especies desde entonces y hasta nuestros días es relativamente escaso. Se han des-

crito unas 30.000 especies extintas y unas 340 actuales. Los Briozoos se conocen desde el final del Cámbrico, sin embargo, desde principios del Ordovícico, comenzaron una diversificación rápida de los principales táxones y llegaron a alcanzar un alto grado de diversidad; se han descrito miles de especies extintas y se conocen unas 5.700 especies vivientes. Los Foronídeos podrían haberse desarrollado en el Cámbrico, incluso en el Precámbrico pero debido a que carecen de un esqueleto duro, son desconocidos como fósiles hasta el Devónico, de cuando datan algunos tubos y perforaciones. Actualmente, el filo está constituido por 10 especies. Parece que los Foronídeos conservaron los caracteres ancestrales. Así, el Protofoforado, aparecido hace unos 1.000 millones de años, debía de ser un animal blando vermiforme con una organización trímera, similar a la de los Foronídeos actuales, suspensívoro con un lofóforo similar al de los Briozoos, de forma circular y una única fila de tentáculos, y una vida endobionte en un tubo.

Desde hace más de un siglo, las afinidades filogenéticas de los *Phoronida*, *Brachiopoda* y *Bryozoa* (= *Ectoprocta*) continúan representando uno de los principales puntos de controversia en la filogenia de los Metazoos como lo demuestran las numerosas hipótesis filogenéticas propuestas, porque los Lofoforados tienen caracteres de Protóstomos y de Deuteróstomos. Por ejemplo, se parecen a los Deuteróstomos por su trimetamerismo corporal, su segmentación del huevo radial, el origen del ano a partir del blastoporo y desarrollo del celoma por enterocelia en los Braquiópodos. Sin embargo, la presencia de protonefridios en las larvas de Foronídeos, el origen de la boca a partir del blastoporo, como ocurre en Foronídeos y Briozoos, y la aparición esquizocélica del celoma en Foronídeos y Briozoos los aproxima a los Protóstomos.

Hatschek (1888) fue el primero que reagrupa en un filo único Braquiópodos, Foronídeos, Briozoos y Entoproctos bajo el término «*Tentaculata*», que es todavía utilizado por autores germanos. En 1959, Hyman reunía a Braquiópodos, Foronídeos y Briozoos en una unidad filogenética llamada «*Lophophorata*», en la cual cada uno de los tres grupos, aunque estrechamente emparentados, constituían un filo distinto. Kaestner (1963) consideraba que estos tres grupos formaban un único filo llamado «*Tentaculata*» (en alemán «*Stamm Tentaculata*») excluyendo como Hyman (1959), los Entoproctos, pero sin hacer referencia a Hyman (*op. cit.*) ni a Hatschek (1888). Luego Emig (1977) precisó la diagnosis del filo *Lophophorata* y contribuyó a su reconocimiento como tal filo. Los Entoproctos definitivamente fueron excluidos de los Lofoforados después de que se confirmase la posesión de caracteres filogenéticos incompatibles con la filogenia de los mismos, lo que se corrobora por los análisis moleculares (Garey y Schmidt-Rhaesa, 1998). Sólo Nielsen (1985) y Nielsen *et al.* (1996) continúan sosteniendo sin éxito una clasificación que agrupa a Briozoos y Entoproctos, con un parentesco alejado de los Braquiópodos y Foronídeos (fig. 1H).

En la teoría de los Arquicelomados (Siewing, 1980) (fig. 1A), los Lofoforados se consideran como Deuteróstomos surgidos por evolución regresiva

de los Cordados metamerizados, derivados de Celomados cuyo origen viene de la evolución de Acelomados. Esa teoría conoció sólo un éxito relativo dentro de los autores germánicos antes de ser abandonada (Emig, 1976b; Willmer, 1990).

Desde los años sesenta, los autores, con pocas excepciones (Emig, 1982, 1997), consideran a los Lofoforados como un «superfilo», que reúne los filos *Phoronida*, *Brachiopoda* y *Bryozoa*, o como un filo, cuya posición filogenética por su número de caracteres Deuteróstomos, se sitúa en la base de la línea de los Cordados, próximos a los Hemicordados y a los Equinodermos (fig. 1C).

Con el desarrollo de estudios moleculares en sistemática, en las últimas décadas, las especulaciones sobre las afinidades filogenéticas entre los Braquiópodos, Foronídeos, Briozoos y las de los Lofoforados dentro del Reino Animal condujeron a una nueva controversia dentro del mito de la dicotomía Protóstomo/Deuteróstomo (Løvtrup, 1975). Estos términos han sido reutilizados por los expertos sólo por comodidad, sin ninguna relación con la formación de la boca.

En la actualidad se continúa debatiendo sobre dos cuestiones fundamentales desde el punto de vista filogenético: la validez del filo Lofoforados y sus relaciones con otros filos.

### **Filogenia de los Lofororados**

Relaciones filogenéticas entre *Brachiopoda*, *Phoronida* y *Bryozoa*.— Se considera que el lofóforo apareció una sola vez en el seno de los Metazoos y que esta estructura, definida por Hyman (1959) y posteriormente por Emig (1976a), es una sinapomorfía que une los tres táxones portadores de un lofóforo. La monofilia de los Lofoforados ha sido a menudo asumida (Emig, 1976b, 1977, 1982, 1984, 1985, 1997; Carle y Ruppert, 1983; Willmer, 1990; Brusca y Brusca, 2003), pero raramente verificada (Meglitsch y Schram, 1991; Schram, 1991; Eernisse *et al.*, 1992; Carlson, 1996; Halanych, 1996).

Sin embargo, según la teoría de *Trochaea* (Nielsen, 1985), los Lofoforados son difiléticos, porque Braquiópodos y Foronídeos poseen caracteres Deuteróstomos, compartidos con Equinodermos y Hemicordados, mientras que Briozoos tienen la mayoría de los caracteres derivados de los Protóstomos (figs. 1H, 1M) (Nielsen *et al.*, 1996). Con el fin de fundamentar esta teoría, dichos autores consideran el lofóforo de los Briozoos como no-homólogo del de los Foronídeos y de los Braquiópodos, sin demostrar el estado y la importancia filogenética del lofóforo. Pero, recientemente Nielsen (2002) reconoce que la posición de los Briozoos queda incierta, aunque sugiere al mismo tiempo que se suprima el término *Lophophorata* porque representa un conjunto polifilético (fig. 1M).

Otros estudios recientes ya habían sugerido que los Lofoforados pudieran ser también un grupo parafilético primitivo y ancestral con relación a los Deuteróstomos (Meglitsch y Schram, 1991; Schram, 1991; Eernisse *et al.*, 1992; Sal-

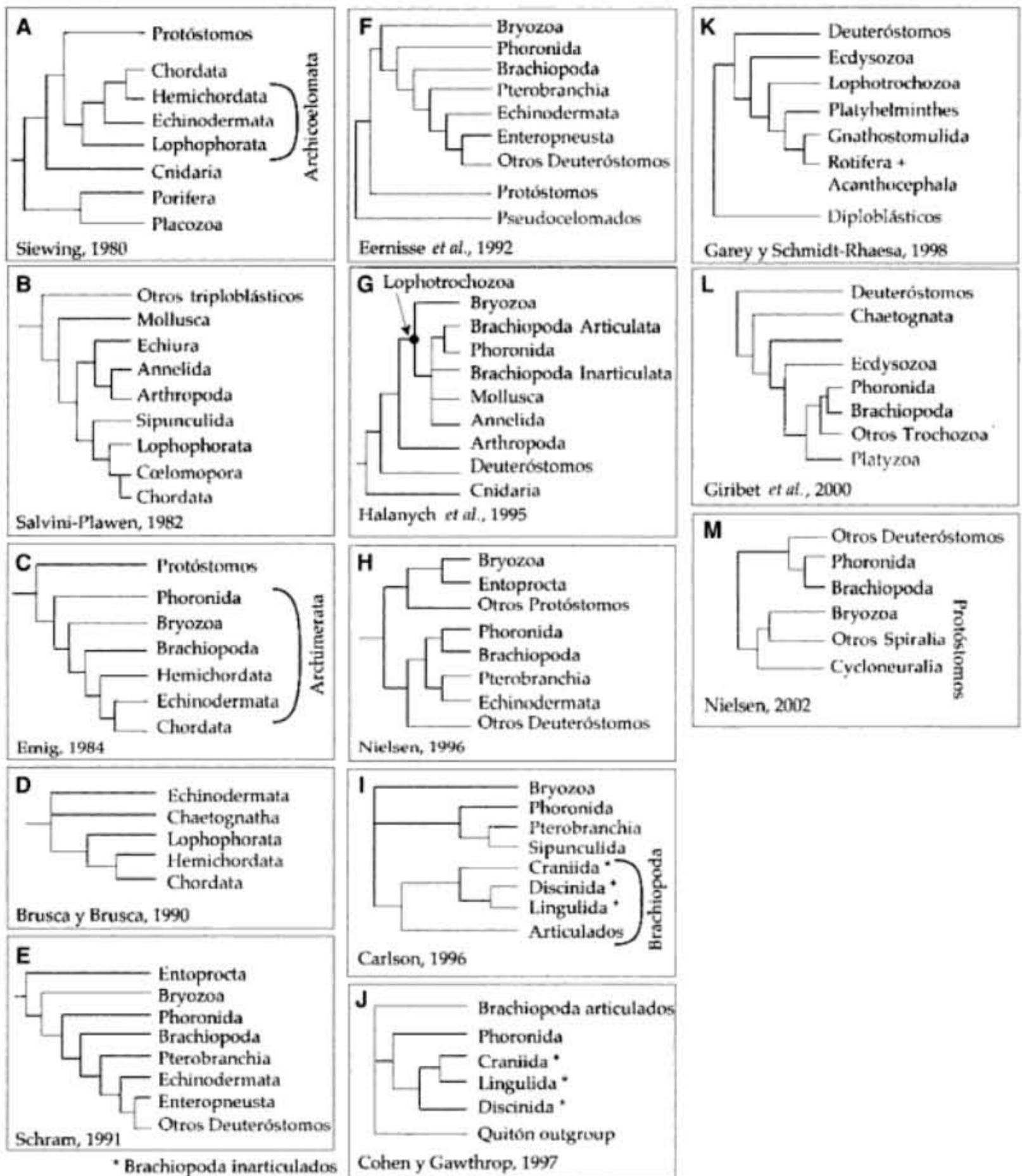


Fig. 1. Posición filogenética de los Lofoforados (Brachiopoda, Phoronida y Bryozoa) dentro de los Metazoos según varios autores recientes.

vini-Plawen, 1998, 1999). En su opinión, el lofóforo habría aparecido en la base del grupo y luego habría desaparecido en los Deuterostomos más evolucionados, lo mismo habría ocurrido con el esqueleto calcáreo, que habría desaparecido tres veces (en los Foronídeos, en los Pterobranquios y en Deu-

en el *Treatise of Invertebrate Paleontology* (véase el Filo *Brachiopoda*). De hecho, los resultados de esos análisis se basan en un número limitado de caracteres, casi todos de la concha de los Braquiópodos y se han establecido, por parsimonia, sin discusión del estado y la homología de esos caracteres, sin apenas conocimientos de la anatomía y de la embriología. Es una consecuencia del estudio mayoritario de ese grupo por los paleontólogos.

Sin embargo, los trabajos anteriores que defienden la monofilia de Braquiópodos (Emig, 1977, 1984, 1985, 1997; Williams y Hurst, 1977; Rowell, 1982; Chuang, 1990) han sido recientemente corroborados por los análisis filogenéticos con caracteres «morfológicos» (Carlson, 1996) y caracteres «moleculares» (Cohen y Gawthrop, 1997; Giribet *et al.*, 2000) (figs. 1I, 1J, 1L). Los Cránidos (= subfilo *Craniformea*) como grupo-hermano de Lingúlidos+Discínidos (= subfilo *Linguliformea*), parecen ser los Inarticulados más primitivos, confirmando que los Cránidos no pueden ser reunidos con los Articulados como proponían Nielsen (1991) y Popov *et al.* (1993), pero tampoco aislados de los *Linguliformea*, como lo hacen Williams *et al.* (1996).

Dentro de los Braquiópodos «Articulados», que constituyen el subfilo *Rhynchonelliformea*, los Técidos aparecen como los más primitivos (Carlson, 1996), mientras que los Rinconélidos y los Terebratúlidos serían como grupos-hermanos, ambos con caracteres más evolucionados. Los Terebratúlidos aparecen divididos, a su vez, en dos grupos-hermanos (Cohen y Gawthrop, 1997): los *Terebratellidina*, cuyo braquidio es largo y se desarrolla en conexión con el cardinalio y con el septo medio, y los *Terebratulidina*, cuyo braquidio es corto y crece directamente del cardinalio. Pero la contradicción se refiere también a la posición de los Foronídeos, que constituirían, según Cohen y Gawthrop (1997), el grupo-hermano de los «Inarticulados», incluido en un nuevo taxon dentro de los Lingúlidos, Discínidos y Crániidos (fig. 1J).

Relaciones filogenéticas de los Foronídeos.— La monofilia de Foronídeos, demostrada por Emig (1985), ha sido confirmada por los análisis moleculares (Cohen y Gawthrop, 1997; Giribet *et al.*, 2000). Sin embargo, Cohen (2000) propone que *Phoronida* sea un subfilo llamado *Phoroniformea* dentro del filo *Brachiopoda*. Su interpretación filogenética se opone a los datos embriológicos y a las relaciones filogenéticas con otros subfilos de Braquiópodos (Freeman y Lundelius, 1999; Salvini-Plawen, 1999; Santagata y Zimmer, 2002; Freeman, 2003), así como a las relaciones con otros grupos de Deuteróstomos (Salvini-Plawen, 1998, 1999; Giribet *et al.*, 2000).

Relaciones filogenéticas de los Lofoforados con otros Metazoos.— La frase de Hyman (1959), «the Lophophorates constitute a connecting link between the Protostomia and the Deuterostomia, but the details of the connection cannot be stated» («los Lofoforados constituyen un nexo de unión entre los Protóstomos y los Deuteróstomos, pero los detalles de esta unión no han podido ser establecidos»), permanece todavía válida hoy día, porque los análisis filogenéticos recientes, basados en la morfología y en la embriología, conducen a colocarlos en la base de los Deuteróstomos (Emig, 1976b, 1982, 1984,

que poner fin a la discusión actual y revalorizar juntos sus controversias y nociones centenarias sobre la evolución de los Metazoos utilizando la misma metodología, basada sobre el conjunto de los caracteres filogenéticos disponibles en todas las poblaciones (Arnaud y Emig, 1987), no para construir «árboles» definidos sólo por parsimonia, sino para generar modelos evolutivos a partir de análisis cladísticos de todos los caracteres filogenéticos (incluidos los genes).

Para concluir, la frase premonitoria de Codreanu (1970): «Les Lophophoriens représentent un aboutissement de l'évolution des protostomiens» («los Lofoforados representan el final de la evolución de los Protóstomos») habría que acabarla, posiblemente con un signo de interrogación.

En la actualidad se continúa debatiendo sobre dos cuestiones fundamentales desde el punto de vista filogenético: la validez del filo Lofoforados y sus relaciones con otros filos. En este volumen se consideran los grupos como filos, para mayor claridad, aunque desde el punto de vista filogenético, el uso de la técnica molecular no mejora el análisis basado en los caracteres morfológicos.

LOPHOPHORATA

**Phoronida**

## INTRODUCCIÓN

La historia de los Foronídeos comienza en otoño de 1845, cuando J. Müller pescó en la superficie del mar, en Helgoland (Alemania), un animal desconocido y, al creer que era el adulto de una especie nueva, lo nominó *Actinotrocha branchiata*. Con ese nombre, Müller (1846) quiso aludir a un animal con tentáculos y una corona ciliada. En 1856, Wright describió dos especies a las que llamó *Phoronis hippocrepeia* y *P. ovalis*, pensando que se trataba de un nuevo grupo de animales, sin sospechar que su larva ya era conocida con otro nombre; los consideró, por sus caracteres, próximos a los *Bryozoa*, *Tunicata* y *Annelida*. Poco después de la descripción de Wright (1856), van Beneden (1858) encontró un *Phoronis* al que, por desconocer el trabajo de Wright, llamó *Crepina gracilis*, considerándolo como un Anélido sin sedas, pero se reveló ulteriormente como un sinónimo de *Phoronis hippocrepeia*. Más tarde, Schneider (1862) describió, por primera vez, la metamorfosis de una actinotroca en un gusano que, en su opinión, podría ser un Sipuncúlido (sin embargo, la forma adulta de la *Actinotrocha* era conocida desde hacía algunos años). Posteriormente, Kowalevsky (1867) aclaró todas estas falsas interpretaciones al descubrir que la *Actinotrocha* no era nada más que la larva de un *Phoronis*.

Según Wright (1856), *Phoronis* es uno de los numerosos nombres mitológicos de la diosa Isis que, según Plutarco, tiene al menos 10.000 nombres. Como *Phoronis* es el nombre de una diosa egipcia, parece natural decir una *Phoronis* (Selys-Longchamps, 1907), aunque en castellano se utiliza preferentemente en masculino. Por el hecho de que la larva *Actinotrocha* hubiera sido descubierta antes del *Phoronis* adulto, Poche (1903) arguyó que la ley de prioridad exige que el nombre de *Actinotrocha* sustituya al nombre *Phoronis*, tanto para el adulto como para la larva. Sin embargo, Selys-Longchamps (1907) invocó las excepciones a la ley de prioridad por las reglas votadas en 1889 y 1892 sobre propuestas del Prof. R. Blanchard en favor de los animales con metamorfosis, y así las larvas de los *Phoronis* deberían conservar su nombre genérico de *Actinotrocha*. Finalmente, la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, ante la pregunta de Silén (1952), aceptó la validez del nombre *Phoronis*, mientras que las larvas quedaron con el nombre técnico de *Actinotrocha*. Así, la frase de Selys-Longchamps (1907): «pour nous, l'Actinotroque restera la larve des *Phoronis*», aceptada por todos los autores posteriores, se hizo realidad formalmente.

En 1882, los trabajos de Metschnikoff y de Caldwell abrieron una era de controversia sobre el origen y el desarrollo del mesodermo. Este último autor sugirió una nueva interpretación de la organización de los Foronídeos que los aproxima, por primera vez, a los Briozos y Braquiópodos. La controversia sobre el origen y desarrollo del mesodermo se ha resuelto parcialmente en la actualidad, ya que ambos procesos pueden ser diferentes según las especies de Foronídeos (Emig, 1982). Un decenio más tarde, aparecieron sucesivamente importantes estudios y síntesis anatómicas sobre los Foroníde-

os: McIntosh (1888), Benham (1889), Cori (1889, 1890) y Selys-Longchamps (1903, 1907). En 1907, Gilchrist recogió una nueva especie que se distinguió por un pliegue de la pared del tronco que forma un collar debajo del lofóforo, creando así, para ella, el género *Phoronopsis*, con la especie *Phoronopsis albomaculata*.

Después, hay un largo período hasta los años cincuenta con estudios escasos, principalmente descripciones de nuevas especies en el género *Phoronopsis* y las síntesis en tratados alemanes por Cori (1939), como en el famoso *Bronn's Klassen und Ordnungen*. Con los trabajos de Silén (1952, 1954) sobre la descripción y la anatomía de nuevas actinotrocas y de *Phoronis pallida*, en el fiordo sueco Gullmar, comienza un nuevo interés por los Foronídeos, al mismo tiempo que el auge de las investigaciones sobre ecología marina contribuye al incremento de nuestros conocimientos sobre estos animales. Se pueden citar en este período las investigaciones de Forneris (1959) en la costa brasileña, de Marsden (1959) en las costas del Pacífico de América del Norte y, sobre todo, el capítulo *Phoronida* en el Tratado de Hyman (1959), que estableció la primera definición del lofóforo como «un conjunto de tentáculos que rodean la boca, pero no el ano», definición que fue completada posteriormente por Emig (1976a) como «una extensión tentaculada del mesosoma (y de su cavidad celomática, el mesocele) que rodea la boca, pero no el ano y que se emplea para la alimentación, la respiración y la protección del animal».

El debate sobre la posición filogenética de los Foronídeos dentro del Reino Animal surgió desde la primera descripción del grupo para intensificarse posteriormente. Hyman (1959), basándose en el análisis de los tres filos *Phoronida*, *Bryozoa* y *Brachiopoda*, concluyó que pertenecen a un mismo conjunto que llamó *Lophophorata*. La descripción, por Rattenbury (1954), de una segmentación espiral en los *Phoronida* fue durante años uno de los puntos más controvertidos para situarlos en el Reino Animal, hasta que los estudios de Zimmer (1964), Emig (1974, 1977a) y Herrmann (1980, 1986) en varias especies han establecido, inequívocamente, que esta segmentación es radial y total.

Los trabajos realizados principalmente por Emig desde 1965, que ha estudiado todas las especies, han aportado la mayor parte de nuestro conocimiento actual sobre la sistemática, la ecología, la biología y también la posición filogenética de los Foronídeos dentro de la línea evolutiva de los *Heteroneuralia-Notoneuralia*. Por último, desde hace algunos años, se han desarrollado estudios sobre la ultraestructura de los Foronídeos, tanto en los adultos (Emig, 1967, 1968, 1977b; Storch y Herrmann, 1978; Pardos *et al.*, 1991, 1993; Aguirre *et al.*, 1993; Fernández *et al.*, 1991, 1996; Herrmann, 1997; Bartholomaeus, 2001; Temereva *et al.*, 2001; Temereva y Malakhov, 2002; 2003) como en las actinotrocas (Hay-Schmidt, 1987, 1989, 1990; Bartholomaeus, 1989; Lacalli, 1990; Herrmann, 1995; Strathmann y Bone, 1997; Malakhov y Temereva, 1999, 2000; Temereva y Malakhov, 2000; Santagata y Zimmer, 2002).

No deja de ser curioso el hecho de que no se hubiese citado ningún Foronídeo en las costas españolas, tanto peninsulares como insulares, hasta el año 1973, en que Anadón y Anadón citaron *Phoronis muelleri* Selys-Longchamps, 1903, en la ría de Vigo, y que en el transcurso de los seis años siguientes se citaran cuatro especies más, lo que constituye el 60% de las hasta ahora conocidas de las costas ibero-baleares. Así, Viéitez (1977) encuentra *P. psammophila* Cori, 1889 en la ría de Vigo, Emig (1977c) menciona *P. australis* Haswell, 1883 en las costas almerienses, Ocharán (1978) cita *P. hippocrepia* Wright, 1856 en el litoral asturiano y Viéitez y Emig (1979) hallaron *P. pallida* (Schneider, 1862) en la ría de Pontevedra.

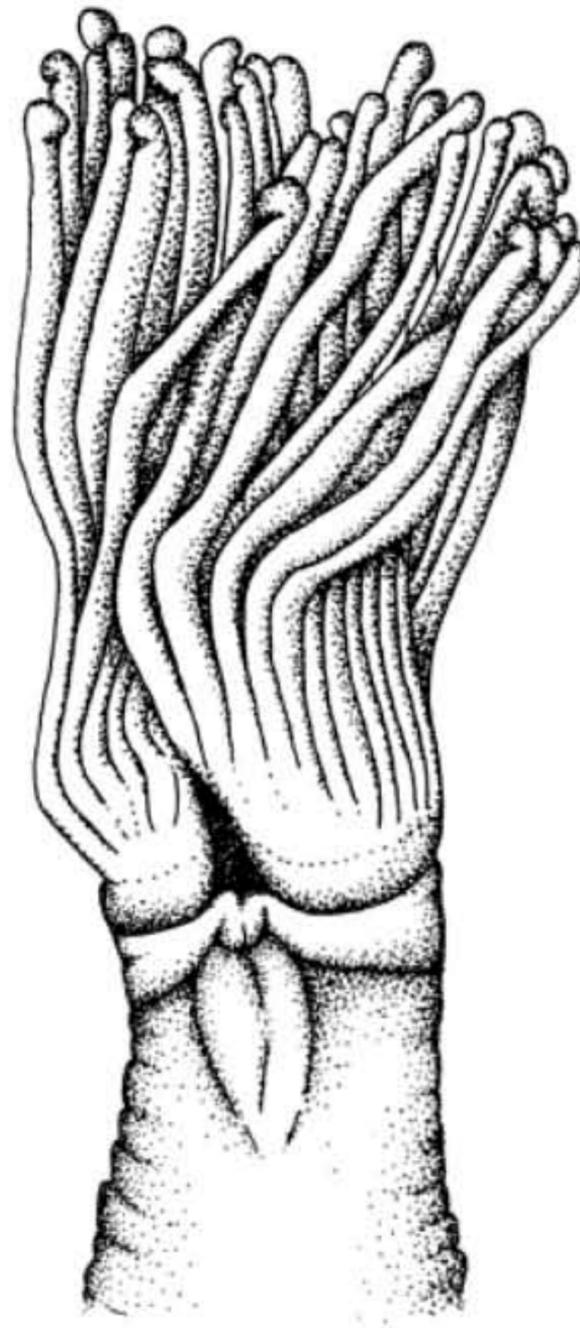
Las especies del género *Phoronopsis* en las costas europeas se citaron por primera vez por Rodríguez y Viéitez (1992) para *Phoronopsis barmeri* Pixell, 1912 en la costa de Huelva, por Sánchez Tocino *et al.* (1997) en Almuñécar (Granada) para *Phoronopsis californica* Hilton, 1930 y, por último, Emig *et al.* (1999) para *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907 en las islas Chafarinas.

La presente monografía tiene por objeto realizar una puesta al día de los conocimientos actuales sobre este grupo en las costas ibero-baleares, incluyendo en su estudio a las larvas, dado que hasta la fecha tan sólo se ha prestado atención a los adultos, si se exceptúan las citas aisladas de Vives (1966) en la costa de Castellón, de Anadón y Anadón (1973) en la Ensenada de Bayona (ría de Vigo) y de David Gras Olivares (comunicación personal) en el puerto de Valencia, que mencionan ejemplares larvarios. El antecedente más inmediato del presente estudio lo constituyen los trabajos de Saiz Salinas (1987), Viéitez *et al.* (1987) y Emig *et al.* (2000).

## POSICIÓN SISTEMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS PHORONIDA

Por sus características morfológicas, los Foronídeos, al igual que los otros filos de *Lophophorata*, pertenecen a la línea de *Archimerata* (Emig, 1976b), a la que también pertenecen los filos *Hemichordata* (Hemicordados) y *Echinodermata* (Equinodermos), grupos con los que están, por tanto, filogenéticamente emparentados. Por otro lado, los análisis genéticos proponen como hipótesis una relación ancestral entre Lofoforados y Moluscos-Anélidos (Halanych *et al.*, 1995; Cohen y Gawthrop, 1997 —veáse el capítulo *Brachiopoda*).

El origen de los Foronídeos, ciertamente monofilético con los otros *Lophophorata*, se remonta al Neo-Proterozoico. Aunque como fósiles no se conocen nada más que a partir del Devónico (los Braquiópodos, en cambio desde el Cámbrico y los Briozoos desde el Ordovícico), son precisamente los Foronídeos quienes han conservado una forma y un modo de vida ancestral, próximo al del antecesor Protolofoforado (Emig, 1984, 1985).



*Fig. 2. Parte anterior, vista anal, con el collar debajo del lofóforo de Phoronopsis harmeri (tomado de Emig, 1971).*

Las únicas autapomorfías definidas por Ax (2003) para los Foronídeos son determinados caracteres de la larva *Actinotroca* y el peculiar tipo de metamorfosis que sufre.

Los Foronídeos comprenden dos géneros: *Phoronis*, con siete especies, y *Phoronopsis*, con tres especies descritas, que se distinguen por un pliegue de la pared del tronco que forma un collar debajo del lofóforo (fig. 2), el cual es exclusivo del segundo de ellos (Tabla 1: 8). La larva característica de los Foronídeos se llama *Actinotroca*. Desafortunadamente, en la actualidad, no se conocen todas las larvas. Es de destacar que *Phoronis ovalis* Wright, 1856 tiene una larva especial (Silén, 1954) (ver más adelante en la descripción de esta especie). Los caracteres taxonómicos de los Foronídeos adultos han sido ana-

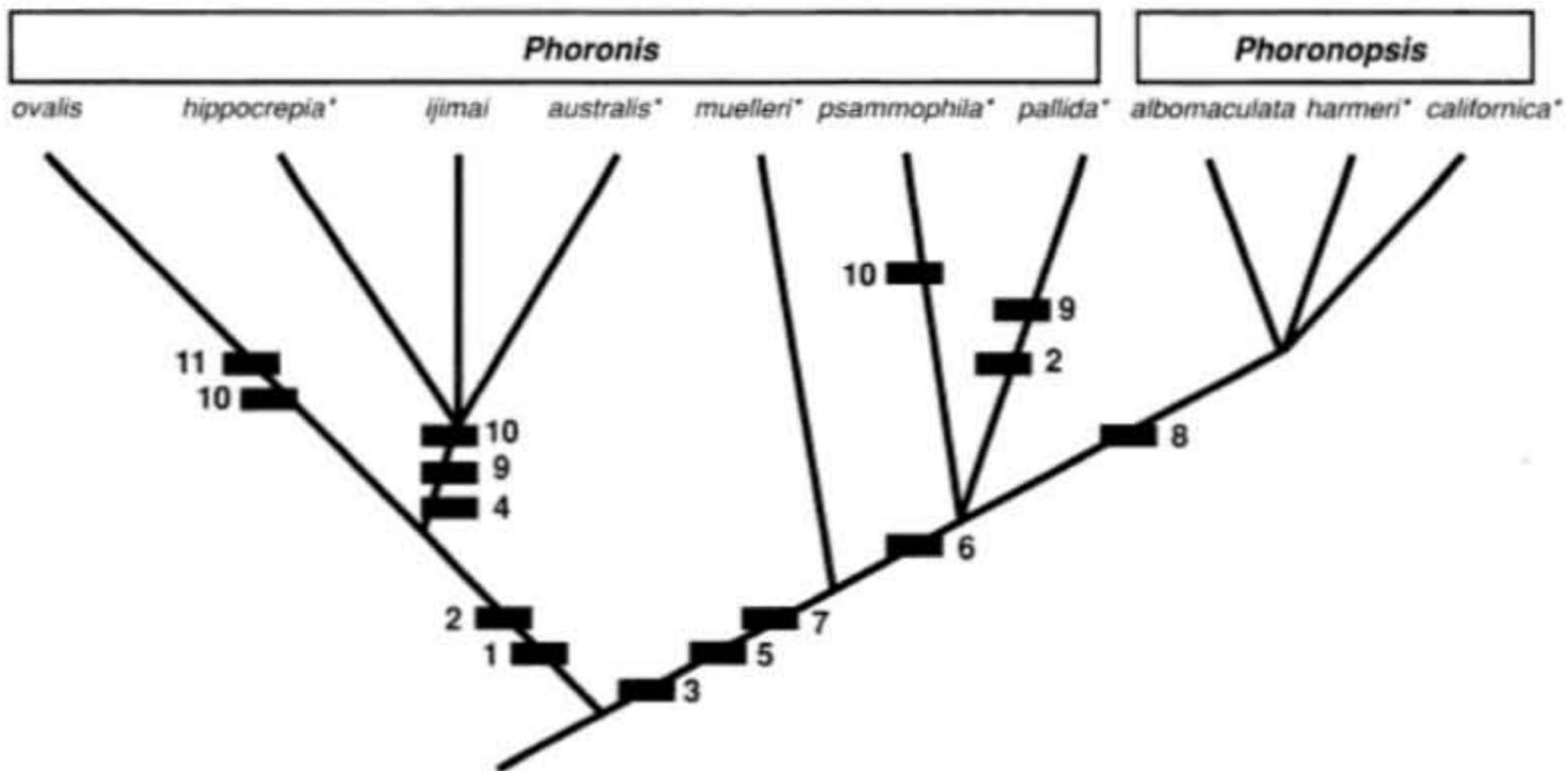


Fig. 3. Cladograma de las especies de Foronídeos (tomado de Emig, 1985): especies ibero-baleares marcadas con asteriscos. Los números coinciden con los de los caracteres utilizados en la Tabla 1.

lizados según el método cladístico y aquellos que se consideran con carácter filogenético están representados en la Tabla 1 y en la figura 3 (Emig, 1985); dichos caracteres se explican en el apartado siguiente.

La distribución mundial de los Foronídeos ha sido estudiada por Emig: la última revisión ha sido publicada en 1982 y se actualiza en la web dedicada al grupo: <http://paleopolis.rediris.es/Phoronida/>. Este grupo se encuentra en todos los mares y océanos del mundo (excepto en el Antártico), y la distribución batimétrica se extiende desde la zona intermareal hasta unos 400 m de profundidad. *Phoronis ovalis* (0-55 m), *P. hippocrepia* (0-55 m, preferentemente 0-10 m), *P. psammophila* (0-52 m, generalmente 0-10 m) y *P. muelleri* (0-39 m, generalmente 10-60 m) son especies cosmopolitas. *Phoronis australis* (0-36 m), *Phoronopsis albomaculata* (0-55 m) y *P. californica* (0-24 m) tienen una distribución más o menos amplia en aguas tropicales y templadas cálidas. *Phoronis ijimai* (0-10 m) se conoce únicamente en el océano Pacífico, mientras que de *Phoronopsis harmeri* (0-89 m), aunque durante mucho tiempo se consideró restringida al océano Pacífico, se conocen algunas citas recientes del océano Atlántico. *Phoronis pallida* (1-25 m) se ha citado en algunos lugares de los océanos Atlántico y Pacífico.

Los dos géneros de Foronídeos están representados en las costas ibero-baleares; se han citado cinco de las siete especies del género *Phoronis*: *P. hippocrepia*, *P. australis*, *P. muelleri*, *P. psammophila* y *P. pallida*, y dos de las tres especies del género *Phoronopsis*: *P. harmeri* y *P. californica*, mientras que la tercera, *P. albomaculata*, se conoce de las islas Chafarinas.

## MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DEL ADULTO

Los Foronídeos viven como individuos solitarios en tubos, en muchas ocasiones formando agregados (Tabla 1: 1) (figs. 4, 5). El tamaño de los Foronídeos varía según las especies pero, cada individuo, puede reducirse hasta 1/5 de su tamaño normal, según el estado de contracción. La longitud del tubo se corresponde con el tamaño en extensión del animal (fig. 4). A continuación, se indica, en milímetros, la longitud máxima (en extensión) y el diámetro del tronco (en la zona media y en la ampolla) de cada especie: *Phoronis ovalis* (15; 0,15-0,35), *P. hippocreperia* (100; 0,3-1,5), *P. ijimai* (120; 0,5-2), *P. australis* (200; 2-5), *P. muelleri* (120; 0,2-1), *P. psammophila* (190; 0,5-2), *P. pallida* (140; 0,3-1), *Phoronopsis albomaculata* (150; 0,5-2), *P. barmeri* (220; 0,6-4) y *P. californica* (450; 2,5-5).

Tabla 1. Caracteres utilizados en el análisis filogenético de las especies de Foronídeos (según Emig, 1985) (véase figura 3)

Caracteres	Plesiomorfos	Apomorfos
1. Hábitats	Endobionte en sustrato blando	Perforante o incrustante en sustrato duro
2. Forma de bandas musculares longitudinales	Pinnada o tipo <i>pallida</i>	Arborescente
3. Número de fibras nerviosas gigantes	2	1
4. Número de nefrostomas	1	2
5. Rama del nefridio	1-Ascendente	2-Descendente y ascendente
6. Desarrollo del epitelio nefridial	Ausente	Presente
7. Órganos lofoforales	Pequeños	Anchos
8. Collar bajo el lofóforo	Ausente	Presente
9. Gónadas	Dioica	Hermafrodita
10. Desarrollo larvario	Libre	Incubación
11. Larva	Actinotroca	Bentónica

El lofóforo, con simetría bilateral, posee forma de herradura, y puede presentar sus dos extremos espiralados o dispuestos helicoidalmente en las especies de mayor tamaño (figs. 4, 5, 6A, 6B, 9). El número de tentáculos varía según las especies desde 11 hasta más de 1.500. La forma del lofóforo no es un carácter filogenético, porque tiene el mismo desarrollo evolutivo en las dos líneas existentes dentro de los Foronídeos, sin embargo, es un buen criterio auxiliar para facilitar su identificación.

El cuerpo está dividido en tres partes (fig. 7A), cada una de las cuales posee su propia cavidad celomática: 1) el epistoma o prosoma, anterior, es un pequeño lóbulo que sobresale tras la boca, extendiéndose entre ella y el



*Fig. 5. Phoronis hippocrepia perforando una roca calcárea. Se observan individuos*

*regenerando su lofóforo (R) otros tienen en el lofóforo dos masas de embriones (E).*

El tubo digestivo tiene forma de U, con la boca y el ano muy poco distantes entre sí. La porción descendente comprende: boca, esófago, pre-estómago y estómago, dispuestos consecutivamente. Tras el píloro, la rama ascendente está constituida únicamente por el intestino y termina en el ano (figs. 6C, 7A, 7B).

Los órganos excretores son un par de metanefridios, que se abren en el metacele por uno o dos nefrostomas o «embudos», seguidos por una rama ascendente, o bien, una rama descendente al principio y luego ascendente (Tabla 1: 4-6) (fig. 8). A cada lado del ano se abre un nefridioporo (fig. 9); estos nefridios sirven también de gonoductos.

Los Foronídeos poseen un aparato circulatorio cerrado constituido por vasos sanguíneos por los que circula la sangre, que contiene hemoglobina encerrada en glóbulos rojos. Está formado por dos vasos longitudinales, mediano y lateral, situados en el tronco (fig. 6C) y conectados en su parte anterior con los dos vasos contiguos del lofóforo (cada tentáculo tiene un

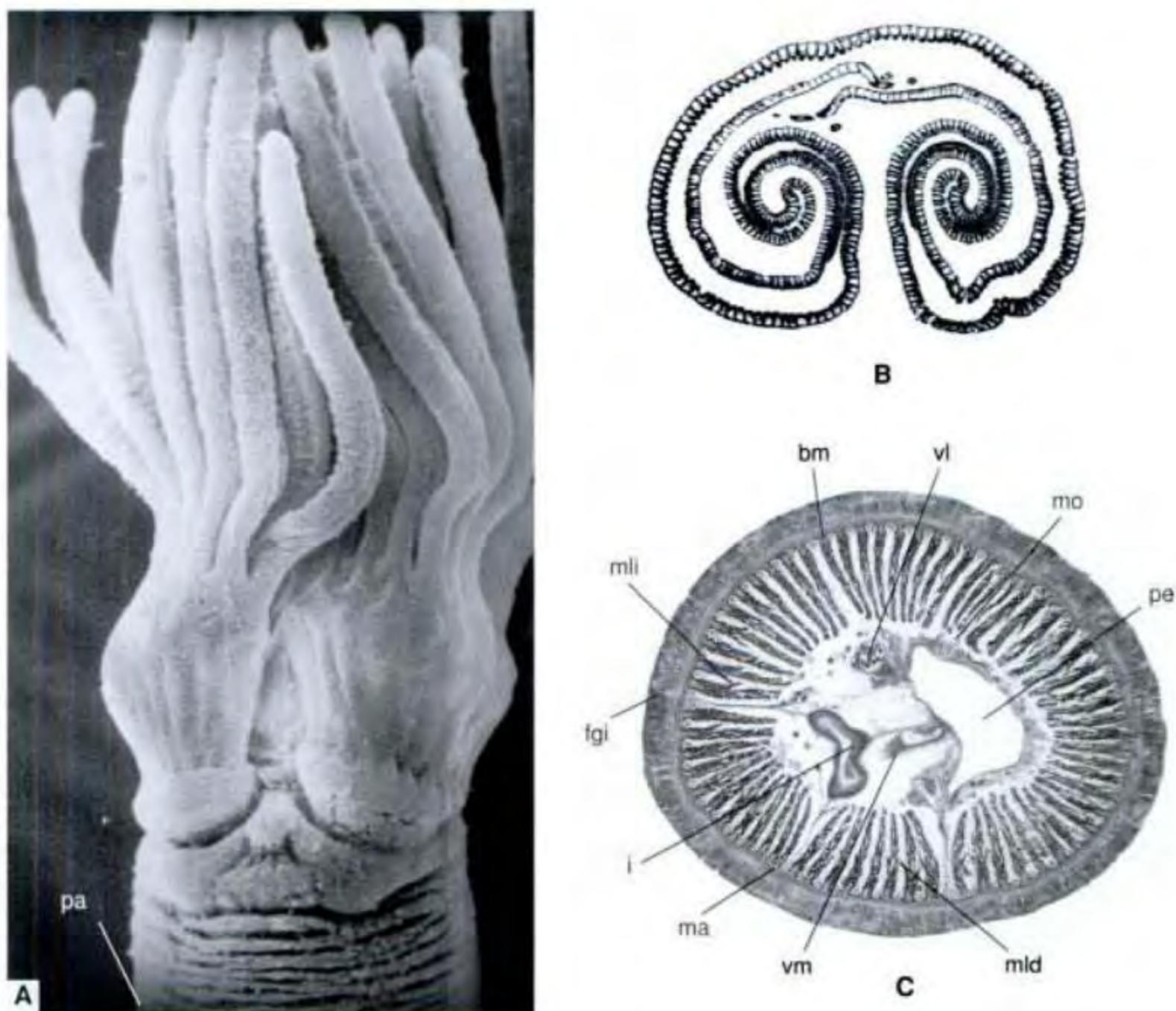


Fig. 6. Fotomicrografía del Lofóforo, vista anal, de *Phoronis psammophila* (A), sección transversal del lófóforo de *P. australis* (B) y sección transversal en el tronco de *P. australis* (C).

*bm* = banda muscular longitudinal;  
*fgi* = fibra nerviosa gigante izquierda;  
*i* = intestino;  
*ma* = mesenterio anal;  
*mld* = mesenterio lateral derecho; *mli* = mesenterio

lateral izquierdo;  
*mo* = mesenterio oral;  
*pa* = papila anal;  
*pe* = pre-estómago;  
*vl* = vaso sanguíneo longitudinal lateral;  
*vm* = vaso sanguíneo longitudinal mediano.

capilar único donde la sangre debe oxigenarse) y en el extremo posterior del tronco con el amplio plexo sanguíneo que rodea al estómago (fig. 7C). Por su parte, la especie *Phoronis ovalis* tiene un aparato circulatorio más complicado, pero más primitivo.

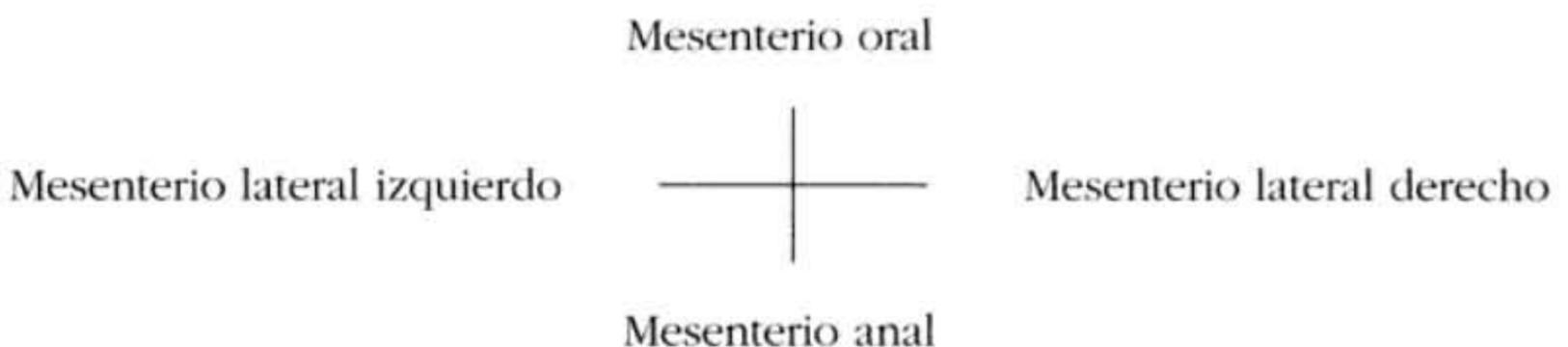
La pared del cuerpo está formada por una epidermis con microvellosidades, plexo nervioso, membrana basal, musculatura circular, una capa de músculos longitudinales y peritoneo.

El sistema nervioso, de tipo basiepitelial, consta principalmente de una capa nerviosa subepidérmica en forma de anillo nervioso anterior, con un ganglio entre la boca y el ano; de este ganglio sale una fibra nerviosa gigante por el lado izquierdo de la pared del tronco o dos fibras, una en ese lado y otra, más pequeña, en el lado derecho (Tabla 1: 3) (figs. 6C, 7A, 7B).

El metacele está dividido en cuatro compartimentos por mesenterios (figs. 6C, 7B) que se extienden desde la pared del tronco hasta el tubo digestivo: un mesenterio longitudinal medio, dividido en tres porciones mesentéricas (oral, que va desde la pared del cuerpo hasta la rama descendente del tubo digestivo; mediana, que liga ambas ramas del tubo digestivo entre sí; y anal, que va desde la pared del cuerpo hasta el intestino), y dos mesenterios longitudinales laterales, de los cuales el derecho une la rama descendente a la pared del cuerpo (coincidiendo con la posición de la fibra nerviosa gigante derecha, cuando existe), mientras que el izquierdo hace lo propio con la rama intestinal a la pared del cuerpo (coincidiendo con la posición de la fibra gigante izquierda).

La musculatura longitudinal del metacele es poderosa y está dispuesta en bandas musculares (Tabla 1: 2) (figs. 6C, 7B), cuyo número varía según el tamaño de las especies desde 17 hasta 243. Se subdivide en dos tipos (fig. 7) bandas arborescentes en las especies perforantes o incrustantes en sustrato duro, y bandas pinnadas en las especies que viven en sustratos blandos. *Phoronis pallida* desarrolla una disposición muy peculiar de la forma pinnada (fig. 13). Las bandas musculares longitudinales se expresan según la fórmula de Selys-Longchamps (1907), indicando en cada cuadrante, delimitado por mesenterios, una cifra que coincide con el número de paquetes de músculos longitudinales que hay en el respectivo compartimento del tronco. La fórmula muscular, que no es un carácter filogenético, por variar con el tamaño de las especies, es, sin embargo, un buen criterio auxiliar para facilitar su identificación.

Se representa de manera esquemática la fórmula muscular con el nombre de los mesenterios; se puede tomar como ejemplo las figuras 6C y 7B. La fórmula general y la media figuran en la diagnosis de cada especie. La fórmula general da el intervalo del número mínimo y máximo conocidos de los músculos en cada cuadrante y del total de músculos, mientras que la fórmula media indica, a partir de los datos de la fórmula general, el número medio de músculos en cada cuadrante.



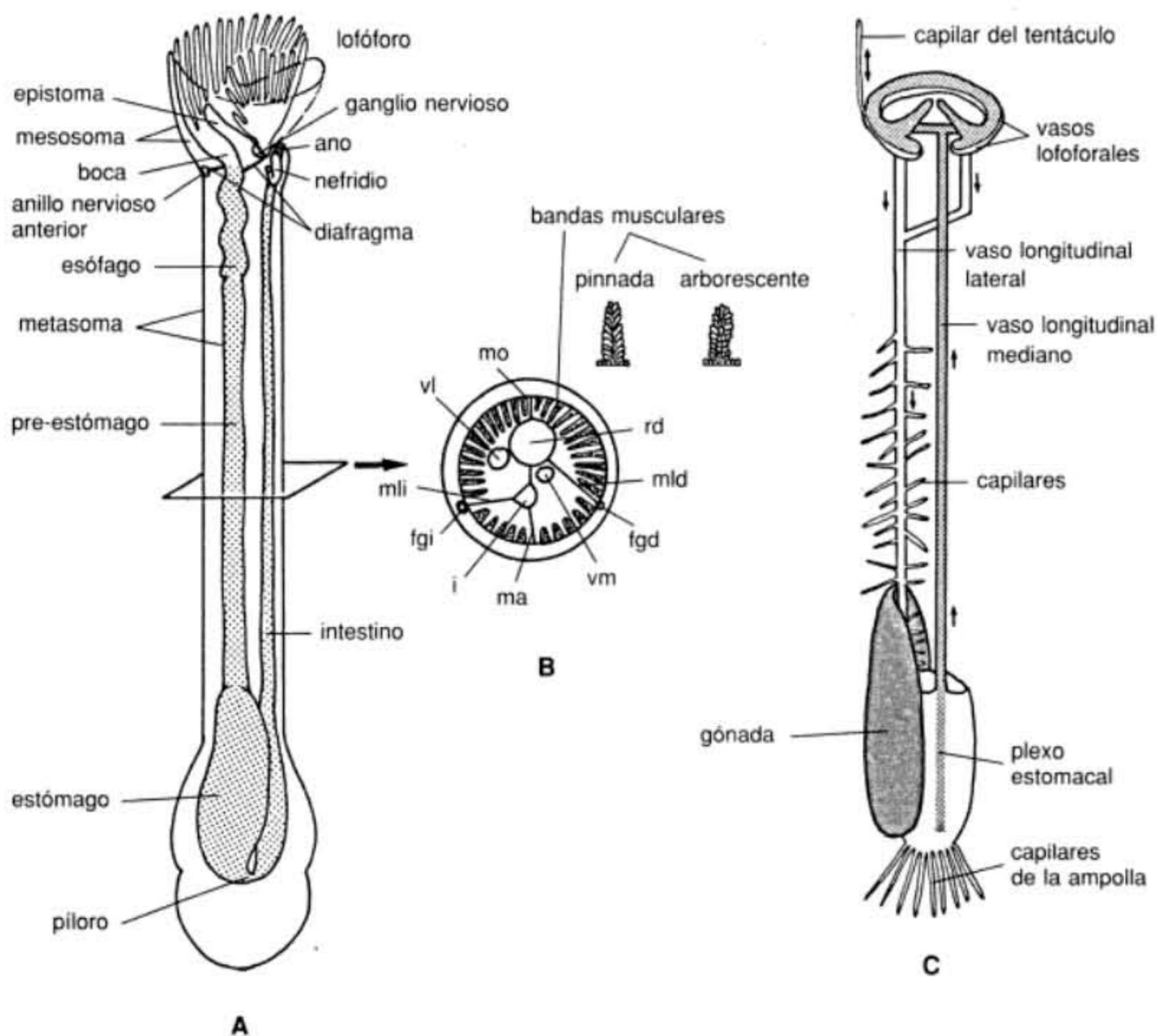


Fig. 7. Esquema general de un Phoronis (A), corte transversal del metasoma a la altura de la región muscular con detalle de las dos formas de bandas musculares longitudinales (B) y esquema general del

sistema sanguíneo y de las gónadas (C).  
fgd = fibra nerviosa gigante derecha;  
fgi = fibra nerviosa gigante izquierda;  
i = intestino;  
ma = mesenterio anal;  
mld = mesenterio lateral

derecho; mli = mesenterio lateral izquierdo;  
mo = mesenterio oral;  
rd = rama descendente del tubo digestivo;  
vl = vaso sanguíneo longitudinal lateral;  
vm = vaso sanguíneo longitudinal mediano.

*P. psammophila*, desarrolladas dentro de la concavidad lofoforal en la base de los tentáculos internos (Emig, 1982).

Los Foronídeos también pueden reproducirse asexualmente, por escisión transversal en la mitad del cuerpo, seguida de una rápida regeneración (Emig, 1972a), mientras que *Phoronis ovalis* se reproduce también por yemas (Marcus, 1949) o por autotomía del lofóforo (Silén, 1955).

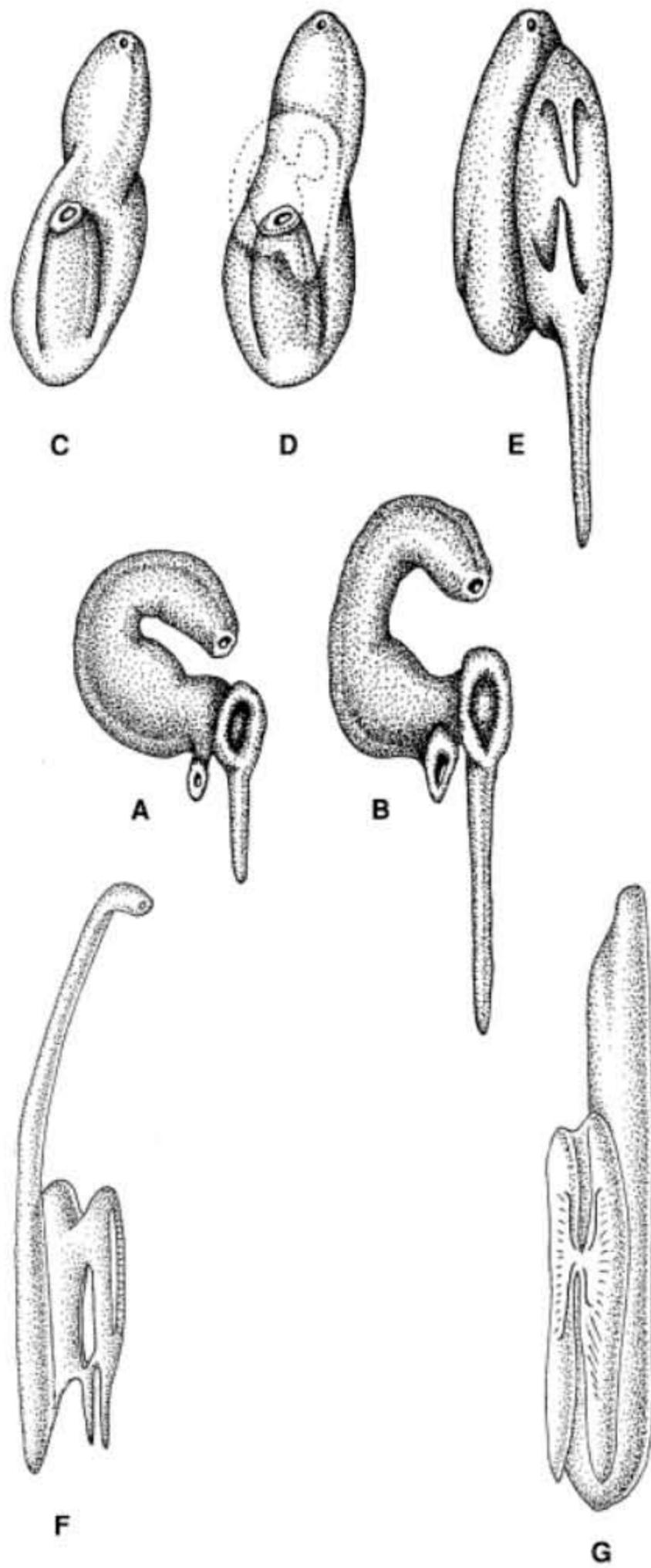


Fig. 8. Nefridios de:  
 Phoronis hippocrepia (A),  
 P. australis (B),  
 P. muelleri (C),  
 P. psammophila (D),  
 P. pallida (E),  
 Phoronopsis harmeri (F),  
 P. californica (G).

## CARACTERÍSTICAS DE LAS FASES NO ADULTAS

En los Foronídeos existen tres modalidades de desarrollo (Tabla 1: 10, 11):

1. Expulsión de los huevos directamente al mar y larvas actinotrocas con una vida enteramente pelágica.
2. Incubación de los huevos en la cavidad lofoforal, que sirve en algunas especies de cámara incubadora mediante las glándulas nidamentarias, hasta el estado de larva actinotroca y luego una vida pelágica.
3. Incubación de los huevos en el tubo parental que dan lugar a unas larvas que se arrastran por el fondo, pero con una anatomía semejante a la actinotroca.

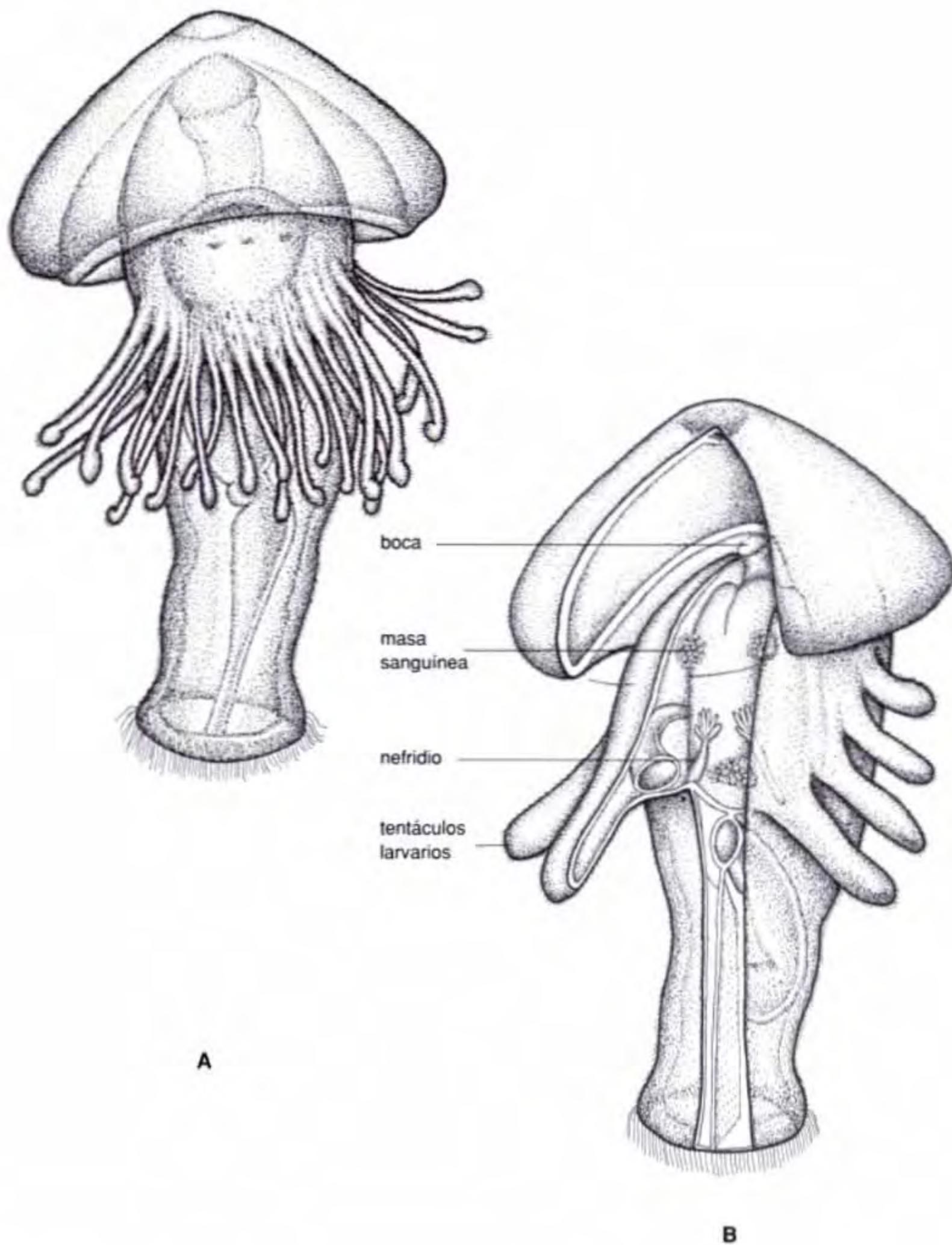
La segmentación sigue las etapas típicas del modelo radial. Se forma una celoblástula, que pasa a gástrula por invaginación. El mesodermo se inicia por proliferación de células endodérmicas y el modo de formación del celoma es esquizocélico. El embrión se convierte en una larva bien desarrollada de vida libre, según los casos antes mencionados.

La actinotroca (fig. 10) tiene también tres regiones como el adulto, cada una con una cavidad celomática: se forma un gran lóbulo preoral (o prosoma), especie de protuberancia situada sobre la boca, con un penacho apical ciliado sobre una masa interna que es el ganglio nervioso. El lóbulo encierra un vestíbulo donde se abre la boca y el esófago. El procele se forma pronto en este lóbulo. Poco antes de la metamorfosis en algunos tipos de actinotrocas se desarrolla el órgano piriforme cuya función, o la del ganglio nervioso apical de otras larvas, es la del reconocimiento del sustrato para la metamorfosis.

El mesosoma, donde la cavidad blastocélica subsiste durante largo tiempo, adquiere más tarde su propio mesocele (fig. 10). Está constituido por los tentáculos larvarios que aumentan en número paulatinamente y evolucionan, durante la metamorfosis, para dar el lofóforo según dos modelos:

1. Los tentáculos larvarios pasan al lofóforo.
2. Antes de la metamorfosis, los tentáculos del adulto surgen como evaginaciones debajo de los tentáculos larvarios, los cuales desaparecen. Se forma un divertículo en la parte anterior del estómago, que puede ser par o impar. Los glóbulos rojos se desarrollan en masas, en número de una a cuatro según las especies, dentro de la cavidad blastocélica.

El metasoma o tronco (fig. 10) se alarga mucho y el metacele se inicia cerca del ano y va rodeando al intestino, formando el mesenterio ventral. Los órganos excretores larvarios son dos protonefridios de solenocitos. Se forma una banda ciliada anular posterior, la telotroca. Además, en la región central del tronco a la altura del mesenterio ventral se desarrolla una invaginación cada vez más profunda de la pared del cuerpo; se trata del saco metasomático, el cual se evagina durante la metamorfosis y se transforma en el tronco del adulto.



*Fig. 10. Larva, en visión latero-ventral, instantes antes de la metamorfosis (A)*

*y esquema mostrando los órganos internos (B) de la larva actinotrocha de Phoronis psammophila.*

La actinotroca sufre una metamorfosis compleja y rápida, en algunos minutos, para transformarse en el juvenil que pasa a la vida sedentaria y que secreta un tubo dentro del sustrato.

Los caracteres taxonómicos de las actinotrocas que se consideran actualmente son: la pigmentación, el número de tentáculos larvarios, el de masas sanguíneas y el divertículo del estómago (Emig, 1982).

## HISTORIA NATURAL DE LOS PHORONIDA

Los Foronídeos son constituyentes del bentos marino; cada individuo produce un tubo quitinoso en el que está libre y puede retraerse (fig. 4). Dicho tubo, que representa el exoesqueleto, está formado por secreciones de las células glandulares de la epidermis del tronco y a estas secreciones se adhieren granos de arena u otras partículas extrañas. Los Foronídeos pueden vivir independientemente según dos tipos de hábitats (Tabla 1: 1):

1. Endobionte en fondos blandos de tipo arenoso o fangoso como individuos solitarios en tubos verticales (fig. 4A). Pueden alcanzar una elevada densidad, más de 18.000 individuos por m<sup>2</sup>, lo que reduce la erosión del sustrato (como, por ejemplo, durante una tormenta) y en consecuencia constituyen un factor de estabilización del sedimento y de su fauna endobionte; es el caso de *Phoronis psammophila* de Alfaques (delta del Ebro, Tarragona).

2. Perforante en las rocas y conchas de moluscos (figs. 4B, 5) o, como la especie *Phoronis australis* que se aloja en la pared del tubo de Cnidarios ceriántidos (fig. 4C), o también formando agregados de numerosos tubos en masas enmarañadas sobre sustratos duros.

Los Foronídeos viven en fondos de aguas costeras, desde la zona intermareal hasta los 400 m de profundidad, pero más frecuentemente hasta cerca de 60 m, donde se han encontrado tubos en grandes cantidades (de una a varias decenas de millares de individuos por m<sup>2</sup>). En general, la temperatura y la salinidad no constituyen factores limitantes y la mayoría de las especies se pueden considerar como euritermas y eurihalinas. Son también capaces de vivir en aguas de poca concentración de oxígeno, con lo que un acontecimiento como una marea roja afecta poco su distribución. Sin embargo, la distribución espacial puede cambiar por varios factores, como la depredación, la fauna asociada (presencia de animales excavadores), y la reproducción asexual.

Los Foronídeos son suspensívoros que se alimentan de fitoplancton, organismos unicelulares y detritos (véase Emig, 1982; Johnson, 1988). La captura de las partículas alimenticias es una de las funciones del lofóforo. Éste se orienta hacia la corriente y las partículas son transportadas hacia la boca por la ciliación frontal de los tentáculos, mientras que la ciliación lateral evacúa las partículas no seleccionadas fuera de la cavidad lofoforal con la corriente (Pardos *et al.*, 1991, 1993).

posible, una fijación propia para histología, como por ejemplo con Bouin, inmediatamente después de la recogida, con el fin de evitar la autotomía del lofóforo.

La tinción según el método del Azán de Heidenhain proporciona muy buenos resultados para el examen de los caracteres taxonómicos, incluso si la fijación ha sido efectuada en alcohol o en formol.

## LOS PHORONIDA IBÉRICOS

Filo *Phoronida*: Animales solitarios y tubícolas; tubo digestivo en forma de U con boca y ano próximos; sistema nervioso con un ganglio entre la boca y el ano, un anillo nervioso y una o dos fibras gigantes longitudinales; un par de metanefridios (que son también gonoductos); sistema circulatorio cerrado con eritrocitos (figs. 4, 5, 7).

En el filo *Phoronida*, no se han descrito las categorías taxonómicas intermedias entre filo y género. El filo está representado en las costas ibéricas por las especies que se relacionan a continuación:

Género *Phoronis* Wright, 1856

*Phoronis australis* Haswell, 1883

*Phoronis hippocrepia* Wright, 1856

*Phoronis muelleri* Selys-Longchamps, 1903

*Phoronis pallida* (Schneider, 1862)

*Phoronis psammophila* Cori, 1889

Género *Phoronopsis* Gilchrist, 1907

*Phoronopsis californica* Hilton, 1930

*Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912

### Clave de géneros

1. Ausencia de un pliegue bajo el lofóforo ..... ***Phoronis*** (p. 39)
  - Presencia de un pliegue bajo el lofóforo, que constituye un collar .....  
..... ***Phoronopsis*** (p. 50)

Género ***Phoronis*** Wright, 1856

*Phoronis* Wright, 1856. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, 1: 167

ESPECIE TIPO: *Phoronis hippocrepia* Wright, 1856

Cuerpo de tamaño muy variable, desde 4 mm en las especies de menor tamaño hasta 200 mm en las especies más grandes. El lofóforo puede ser muy sencillo, de forma oval con tan sólo 11 a 28 tentáculos, o con sus dos extre-

mos arrollados en espiral y hasta 1.000 tentáculos o, más habitualmente, en forma de herradura, pudiendo llevar desde 100 a 190 tentáculos. Uno o dos nefrostomas. El sistema nervioso puede presentar dos fibras nerviosas gigantes, una en cada lateral del tronco, sólo la fibra izquierda o ninguna. La musculatura longitudinal del tronco puede ser de tipo arborescente o pinnada, existiendo especies en las que es característica la falta de mesenterio lateral izquierdo, o incluso de ambos mesenterios laterales.

Las especies de este género habitan en fondos sedimentarios blandos, arenoso-fangosos, donde construyen sus tubos enterrados verticalmente en el sustrato, o bien son perforantes en conchas de Moluscos, rocas o algas calcáreas o, incluso, en tubos de Ceriántidos.

### Clave de especies

1. Individuos que viven en sustrato duro o en el tubo de un Ceriántido; nefridios de dos nefrostomas, dos fibras nerviosas gigantes; músculos longitudinales arborescentes. . . . . 2
  - Individuos que viven en fondos blandos, nefridios de un solo nefrostoma (en ocasiones con dos pseudoembudos), una sola fibra nerviosa gigante (izquierda); músculos longitudinales de forma pinnada . . . . . 3
2. Especie de sustrato duro, perforante o que vive formando agregados (figs. 5, 9A, 9B). . . . . ***P. bippocrepi*** (p. 40)
  - Especie que se aloja en la pared del tubo de un Ceriántido; lofóforo con sus dos extremos enrollados en 2,5-3,5 vueltas (figs. 9E, 9F) . . . . . ***P. australis*** (p. 43)
3. Tentáculos prebucales y postbucales de la misma longitud y notablemente más cortos que los laterales; sin mesenterio lateral izquierdo . . . . . ***P. muelleri*** (p. 45)
  - Todos los tentáculos aproximadamente del mismo tamaño; los 4 mesenterios están presentes. . . . . 4
4. Músculos longitudinales y anulares normales, nefridios de un solo nefrostoma, sin pseudoembudos (fig. 8) . . . . . ***P. psammophila*** (p. 46)
  - Músculos longitudinales con disposición atípica, ya que el metasoma está dividido en 6 zonas, musculatura circular con 3 esfínteres (fig. 13); nefridios de un solo nefrostoma dividido en 2 pseudo-embudos (fig. 8E) . . . . . ***P. pallida*** (p. 47)

***Phoronis bippocrepi*** Wright, 1856 (figs. 4B, 5, 6C, 7B, 8A, 9A, 9B, 12, 52B y 52C)

*Phoronis bippocrepi* Wright, 1856. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, 1: 167

Especie perforante en conchas de moluscos, rocas, algas calcáreas, o incrustante (fig. 5). Longitud en extensión hasta 100 mm, con un diámetro de 0,3 a 1,5 mm. Lofóforo en forma de herradura, con una longitud de 2 a 3 mm, hasta 190 tentáculos (figs. 5, 9A, 9B). Color gris verdoso, amarillento o rosado. Nefridios de dos nefrostomas: el anal netamente más ancho que el oral, una sola rama ascendente que forma dos cámaras horizontales, de las cuales la superior es la papila nefridial, que se abre por un nefridioporo encima o al mismo nivel del ano (fig. 8A).



A



B



C



D

Fig. 11. Larvas, en visión lateral, de los Foronídeos íbero-baleares: larva de *Phoronis muelleri* (A),

larva de *P. pallida* (B), larva de *P. hippocrepia* (C), larva de *Phoronopsis*

*harmeri* (D). Las larvas de *Phoronis australis* y de *Phoronopsis californica* son desconocidas.

Dos fibras nerviosas gigantes, una izquierda (diámetro: 4-10  $\mu\text{m}$ ) y otra derecha (1-7  $\mu\text{m}$ ) que discurren al nivel de la unión de los mesenterios laterales a la pared del cuerpo. Músculos longitudinales de forma arborescente (figs. 6C, 7B).

La fórmula general es: [23-44]  $\frac{7-20}{3-9} \mid \frac{7-17}{3-10}$  (n = 380 individuos)

y la fórmula media es: 32 =  $\frac{11}{4} \mid \frac{12}{5}$

Larva descrita como *Actinotrocha hippocrepi* Silén, 1954 (fig. 11C).

Cuerpo opaco, con pigmentación característica a base de pequeños granos de color pardusco claro, distribuidos en forma de manchas en ciertos puntos fijos a lo largo del cuerpo. Máximo de cinco pares de tentáculos larvarios, sin tentáculos del adulto. Dos masas sanguíneas que se fusionan cerca del esófago en las actinotrocas más avanzadas. Divertículo estomacal impar. Tamaño de 0,7 mm de longitud, en el momento de iniciarse la metamorfosis.

Distribución geográfica.— Especie cosmopolita. En el ámbito ibero-balear (fig. 12) se ha citado en: Abra de Bilbao (Saiz Salinas *et al.*, 1985; Rallo *et al.*, 1988); litoral asturiano (Ocharán, 1978; Gómez Gas, 1982); diversas localidades de Galicia, incrustadas en la concha del Molusco Gasterópodo *Charonia lampas* (Linnaeus, 1758), (Fernández-Pulpeiro y Reverter-Gil, 2002); cabo Creus (Gerona), cabo Oropesa (Castellón) (Viéitez *et al.*, 1987), cabo de Gata-Níjar (García-Raso *et al.*, 1992) y bahía de Algeciras, como *P. cf. hippocrepi* (Estacio, 1996).

Biología.— *Phoronis hippocrepi* se extiende desde la zona intermareal hasta 55 m de profundidad, pero con clara preferencia en el intervalo 0-10 m. Tiene una tendencia lucífuga y, por eso, vive en lugares como las entradas de cuevas submarinas, los puertos, en varias facies de la comunidad infralitoral de algas fotófilas y en la comunidad circalitoral del coralígeno. Según la hidrodinámica del entorno, en un medio agitado presenta una forma perforante (en rocas calcáreas, en conchas vacías de varios moluscos, a veces en corales o algas calcáreas incrustantes) y, en aguas más tranquilas, una forma incrustante en varios sustratos, por lo general semejantes a los anteriores (rocas, conchas, algas, madera). Se presenta en densas masas cuya densidad puede llegar hasta unos 57.000 individuos por  $\text{m}^2$ .

Presenta reproducción asexual por escisión transversal. Reproducción sexual hermafrodita; los huevos son incubados en dos masas (figs. 5, 9B) por las glándulas nidamentarias del tipo A (al fondo de la concavidad lofoforal y en la base de los tentáculos internos) (fig. 9A); los órganos lofoforales son pequeños (fig. 9A).

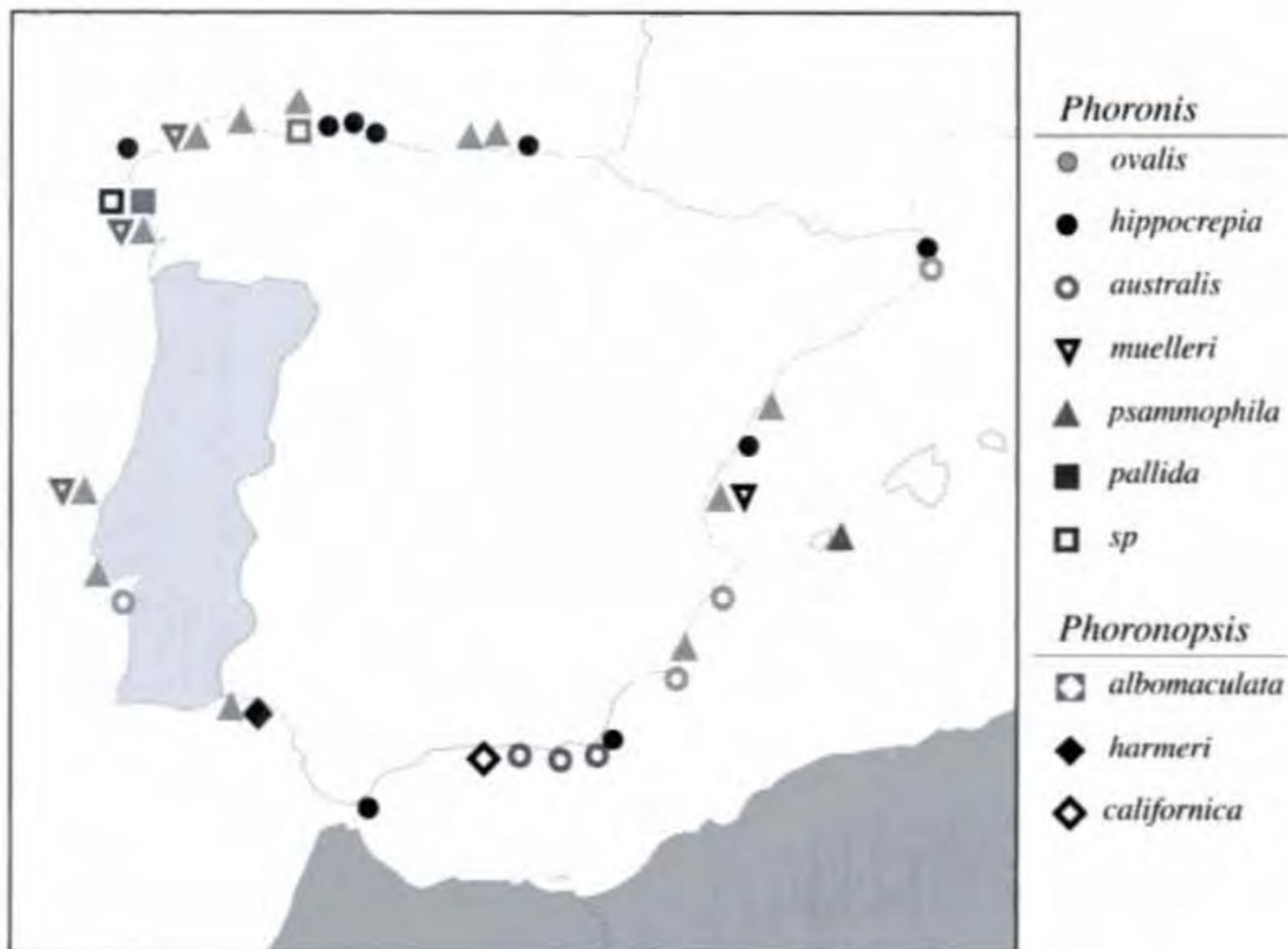


Fig. 12. Distribución  
íbero-balear  
de Foronídeos.

***Phoronis australis*** Haswell, 1883 (figs. 4C, 6B, 6C, 7B, 8B, 9E, 9F,  
12 y 51A)

*Phoronis australis* Haswell, 1883. *Proc. Linn. Soc. N.S. Wales*, 7: 607

Especie perforante en tubos de Ceriántidos. Longitud en extensión hasta 200 mm, con un diámetro de 2 a 5 mm. Lofóforo con sus dos extremos arrollados en espiral de 2,5 a 3,5 vueltas, con una longitud de 5-16 mm, hasta 1.000 tentáculos (figs. 6B, 9E, 9F). Color purpúreo oscuro hasta casi negro o transparente rosado amarillento. Nefridios de dos nefrostomas: el anal netamente más ancho que el oral, una sola rama ascendente y arqueada con la abertura del nefridio sobre la papila nefridial encima o a la altura del ano (fig. 8B).

Dos fibras nerviosas gigantes, una izquierda (diámetro: 5-13  $\mu\text{m}$ ) y una derecha (3-13  $\mu\text{m}$ ) que discurren al nivel de la unión de los respectivos

mesenterios laterales a la pared del cuerpo. Músculos longitudinales de forma arborescente (fig. 7B).

La fórmula general es: [43-87]	17-35	14-27	(n = 95 individuos)
	4-17	5-19	
y la fórmula media es: 66 =			
	23	22	
	12	9	

Larva desconocida.

Distribución geográfica.— Sobre todo tropical, ha sido mencionada en India, Madagascar, Mozambique, Jordania, China, Vietnam, Filipinas, Corea, Japón, Australia, isla de Madeira, islas Canarias, Cabo Verde, Senegal, costa este de EE.UU, y en el Mediterráneo en Grecia, Líbano e islas Chafarinas. En el ámbito ibero-balear (fig. 12) se ha citado en: Sesimbra, al sur de Lisboa (Wirtz, 2001); Port de la Selva (Gerona) a unos 25 m de profundidad (G. San Martín, comunicación personal); Altea (Alicante), Águilas y Mazarrón (Murcia) (material cedido por el grupo ZOEa e identificado por los autores); entre La Azohía y cabo Tiñoso (Murcia) (Calvín y Ros, 1984); El Palmer (costa de Almería) (Emig, 1977c; Viéitez *et al.*, 1987); cabo de Gata-Níjar (García-Raso *et al.*, 1992) y Almuñécar (Granada) (Sánchez Tocino *et al.*, 1997).

Biología.— *Phoronis australis* se extiende desde la zona intermareal hasta unos 40 m de profundidad. Vive exclusivamente en la pared del tubo de Ceriántidos (principalmente del género *Cerianthus*), utilizándola como sustrato duro y perforándola. Se ancla con la ampolla en la capa interior, más consistente, de este tubo, sin embargo, secreta siempre su propio tubo. El número de *Phoronis* por ceriántido se sitúa generalmente entre 20 y 50, pero puede alcanzar un centenar. La asociación entre *P. australis* y el ceriántido se puede definir como un inquilinismo (Emig *et al.*, 1972), basado en tres relaciones entre ellos: el sustrato (el tubo del huésped), la alimentación (los dos son suspensívoros) y la protección (la contracción del ceriántido en su tubo provoca estremecimiento que induce la retracción del *Phoronis* en el suyo). En la costa de Murcia, Calvín y Ros (1984) citan *P. cf. australis* en el piso circalitoral formando parte de un poblamiento de sustratos duros con escaso concrecionamiento («precoralígeno») a unos 25 m de profundidad.

Presenta reproducción asexual por escisión transversal. Reproducción sexual hermafrodita; los huevos son incubados sobre un cordón mucoso secretado por las glándulas nidamentarias del tipo B (se extiende desde el fondo de la concavidad lofoforal a lo largo de la cara interna de los tentáculos internos) (fig. 9E); los órganos lofoforales son pequeños (figs. 9E, 9F).

Distribución geográfica.— Especie cosmopolita, es la más conocida y citada. Distribución íbero-balear (fig. 12): Santander (López-Cotelo *et al.*, 1982; Benito y Nieto, 1985); ría del Eo (Currás y Mora, 1991); ría de Foz (Lugo) (Junoy, 1988); ría de La Coruña y ría de Ferrol (ejemplares recogidos por S. Parra e identificados por los autores); ría de Ares-Betanzos (Sánchez-Mata, 1996; Garmendia *et al.*, 1998); ría de Vigo (Viéitez, 1977, 1981); lagos de Albufeira y de Obidos (Portugal) (Quintino *et al.*, 1987); desembocadura del río Piedras (Huelva) (Mayoral *et al.*, 1994; López-Serrano, 1999); Alfaques (Delta del Ebro) (García-Carrascosa *et al.*, 1988); antepuerto de Valencia (ejemplares recogidos por García-Carrascosa e identificados por los autores); Ibiza (islas Baleares) (Viéitez *et al.*, 1987) y mar Menor (ejemplares recogidos por A. Pérez Ruzafa e identificados por los autores). *Actinotrocha sabatieri* se ha recogido también en el puerto de Valencia (Gras, 1992).

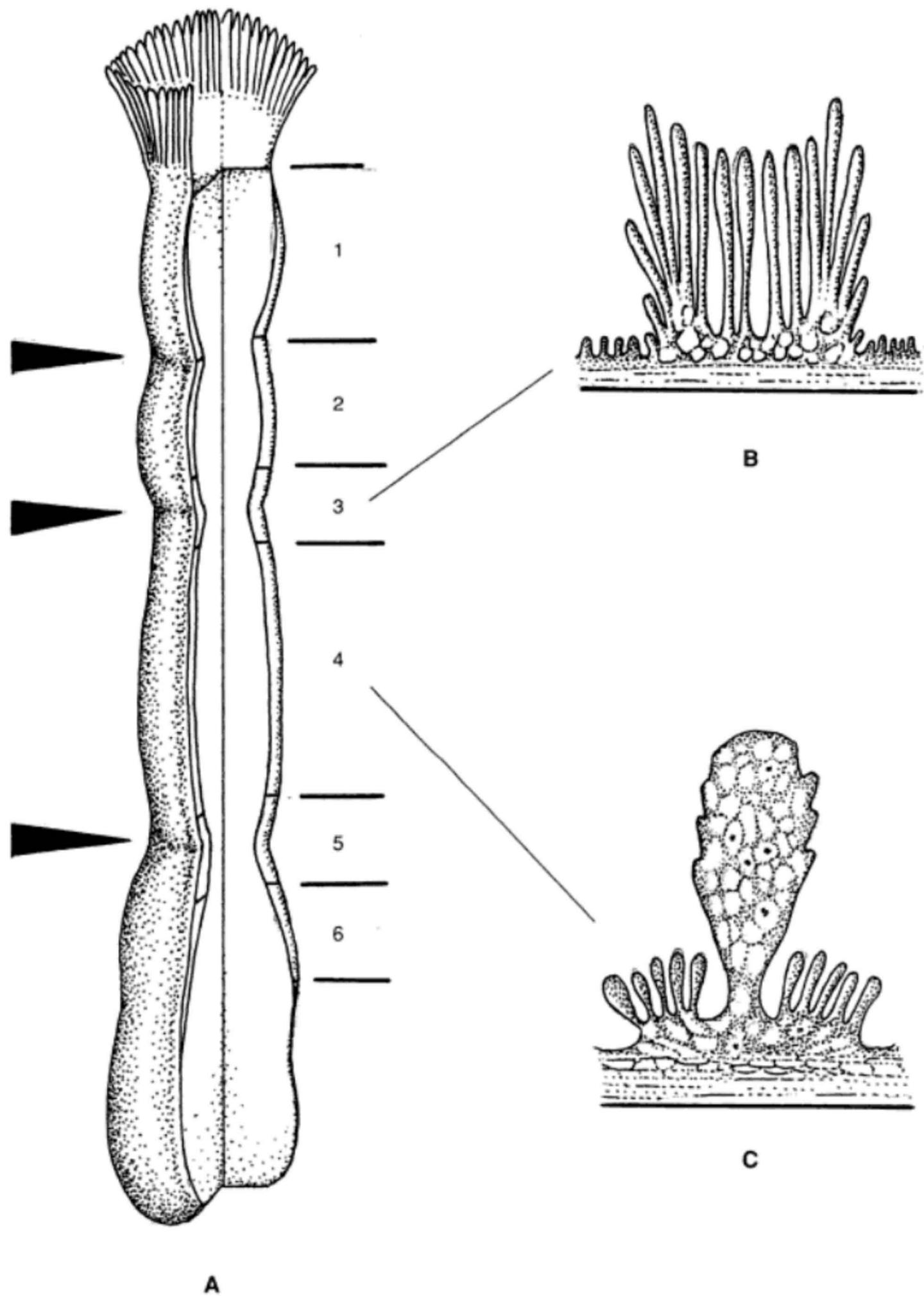
Biología.— Presente desde la zona intermareal hasta los 69 m de profundidad, pero más frecuentemente entre 0 y 10 m, *P. psammophila* parece común en las comunidades de arenas finas del piso infralitoral, generalmente con una fuerte densidad (hasta unos 18.000 individuos por m<sup>2</sup>, como por ejemplo en la laguna de Alfaques, Delta del Ebro), pero se puede también encontrar en las praderas de fanerógamas marinas (*Posidonia*, *Cymodocea*, *Zostera*, etc.), en macizos de *Sabellaria* (Poliqueto) y en fondos fangosos, siempre en poca densidad (Emig, 1973). Prefiere arenas con una fracción arenosa fina y muy fina (58 a 93%), mientras que la fracción fangosa puede variar de un 8% a un 41%.

Presenta reproducción asexual por escisión transversal. Reproducción sexual dioica; los huevos son incubados en una masa en glándulas nidamentarias del tipo C (dentro de la concavidad lofoforal en la base de los tentáculos internos) (fig. 9C); machos con órganos lofoforales anchos y glandulares (fig. 9D).

***Phoronis pallida*** (Schneider, 1862) (figs. 4A, 7B, 8E, 12 y 13)

*Phoronis pallida* (Schneider, 1862), Silén, 1952. *Ark. Zool.*, 4(2): 95 (ver pp. 209-213)

Especie que vive enterrada verticalmente en sedimentos blandos, generalmente arenosos o arenoso-fangosos (fig. 4A). Longitud en extensión hasta 140 mm, con un diámetro de 0,3 a 1 mm. Lofóforo en forma de herradura, con una longitud de 2 a 2,5 mm, hasta 140 tentáculos. Color rosado amarillo. Nefridios de un solo nefrostoma con desarrollo del epitelio nefridial de modo que forma dos pseudo-embudos (el anal ligeramente más grande que el oral), seguidos de una rama descendente que se continúa por una rama ascendente que se abre por el nefridioporo sobre la papila anal a la altura del ano (fig. 8E). Una sola fibra nerviosa gigante, en el lado izquierdo (diámetro: 10-20 µm) próxima a la unión del mesenterio lateral izquierdo con la pared del tronco. Músculos longitudinales de forma pinnada (fig. 7B),



*Fig. 13. Aspecto general del cuerpo marcando las tres constricciones anulares del metasoma y en una sección*

*longitudinal, se señalan las seis regiones de las bandas musculares longitudinales (A), corte de la musculatura*

*longitudinal de la región 3 (B), y corte de la musculatura longitudinal de la región 4 (C) de Phoronis pallida.*

distribuidos en seis zonas en el metasoma y con una musculatura circular que presenta tres esfínteres (fig. 13).

La fórmula general es: [17-19]  $\frac{4-5}{4-5} \left| \frac{5}{3-4} \right.$  (n = 144 individuos)

y la fórmula media es: 18 =  $\frac{5}{4} \left| \frac{5}{4} \right.$

Larva descrita como *Actinotrocha pallida* Schneider, 1862 (fig. 11B).

Cuerpo opaco y de color amarillento blanquecino. Hasta 10 pares de tentáculos; a veces aparece un par suplementario inmediatamente antes de la metamorfosis. Una única masa sanguínea, por fusión de un par en la línea medioventral bajo el estómago. Un divertículo estomacal impar. Su tamaño es de 0,6 mm de longitud en el momento de iniciarse la metamorfosis (fig. 11B).

Distribución geográfica.— Ha sido citada en Suecia, Alemania, California, islas Hawaii, Japón, Australia, Madagascar. Distribución íbero-balear (fig. 12): Playa de Combarro en la ría de Pontevedra (Viéitez y Emig, 1979; Viéitez, 1981).

Biología.— *Phoronis pallida* está presente desde la zona infralitoral hasta los 25 m de profundidad. Se trata de una especie poco conocida que presenta una densidad generalmente baja, aunque puede alcanzar unos 74.000 individuos por m<sup>2</sup>. Vive en arenas o arenas fangosas. Se ha citado un caso de comensalismo con el Crustáceo Decápodo *Upogebia pugettensis* en su madriguera, en False Bay, estado de Washington, EE.UU. (Santagata, 2002).

No se conoce la reproducción asexual. Reproducción sexual hermafrodita; los huevos son expulsados directamente al mar; órganos lofoforales anchos y glandulares.

## OTRAS ESPECIES

La siguiente especie, hallada en la localidad mediterránea de Banyuls-sur-mer por Theodor (1964), se ha incluido en este apartado por ser posible habitante de las costas íbero-baleares.

### ***Phoronis ovalis*** Wright, 1856

*Phoronis ovalis* Wright, 1856. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburg*, 1: 167

Esta especie es casi exclusivamente perforante en conchas vacías de moluscos (densidad hasta 150 individuos por cm<sup>2</sup>), aunque también puede apare-

cer en rocas y entre *Balanus* (Crustáceo, Cirrípedo), es la especie más pequeña dentro de los Foronídeos (Emig, 1979, 1982). Su longitud en extensión oscila entre 4 y 15 mm, con un diámetro de 0,15 a 0,35 mm. La parte anterior del cuerpo con el lofóforo puede retraerse en la ampolla. Lofóforo de forma oval, con una longitud de 0,3 a 1,2 mm y tan sólo de 11 a 28 tentáculos. Presenta una coloración transparente, a menudo marrón, tanto en el lofóforo como en el tronco. Nefridios de un solo nefrostoma pequeño, seguido de una sola rama ascendente que se abre por un nefridioporo al mismo nivel del ano. Fibras nerviosas gigantes ausentes, aunque a veces existen una izquierda y otra derecha (2,5 µm). Músculos longitudinales de forma arborescente; la fórmula general, por la ausencia de los dos mesenterios laterales en el metacele, se escribe: 14-39 = 7-21 (celoma izquierdo)/7-19 (celoma derecho) (n = 67 individuos), y la fórmula media es: 29 = 15/14.

La larva que sale del tubo parental, descrita por Silén (1954), no es una larva actinotroca por su morfología externa, aunque su organización interna es muy semejante.

Distribución geográfica.— Desde la zona intermareal hasta unos 55 m (preferentemente 20-50 m), en comunidades detríticas y las del coralígeno; especie cosmopolita (costas del océano Pacífico y del océano Atlántico de Estados Unidos, Chile, Brasil, Francia, Nueva Zelanda, Reino Unido, Alemania, Suecia y Noruega). Ha sido citada también de la bahía de Onega (mar Blanco) (Temeleva *et al.*, 2000) lo que constituye hasta el momento la cita más septentrional de un Foronídeo.

Biología.— Reproducción asexual por escisión transversal, gemación y autotomía del lofóforo. Reproducción sexual: hasta el momento, no se ha establecido con certidumbre si la especie es dioica o hermafrodita; no existen órganos lofoforales; los huevos no son incubados en el lofóforo sino en el tubo parental. La larva tiene una vida pelágica corta, después de arrastrarse sobre el fondo durante unos días sufre metamorfosis.

En la ría del Eo (en el límite entre Galicia y Asturias) se han encontrado unos ejemplares a pocos metros de profundidad citados como *Phoronis* sp. (Currás, 1990). También existen dos citas distintas en la ría de Arosa (Galicia) de *Phoronis* sp.: una de ellas por Mora (1980) y la otra por Penas y González (1983). Se podría tratar de *Phoronis psammophila* o *P. muelleri*.

Género ***Phoronopsis*** Gilchrist, 1907

*Phoronopsis* Gilchrist, 1907. *Trans. South Afr. Phil. Soc.*, 17: 153

ESPECIE TIPO: *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907.

El tamaño de los individuos de las especies de este género puede alcanzar hasta los 450 mm. Su característica más definitoria es la presencia de un collar bajo el lofóforo, que puede ser más o menos aparente; el lofóforo es, siempre, en forma de herradura con sus extremos enrollados en hélice

pudiendo describir desde 1 a 7 vueltas, y presentar hasta 1.500 tentáculos. Los nefridios poseen un solo nefrostoma y todas las especies presentan dos fibras nerviosas gigantes, si bien la derecha hasta la altura del nefridio derecho. Músculos longitudinales del tronco de forma pinnada.

Vive enterrado verticalmente en sedimentos blandos, siendo este su hábitat característico.

### Clave de especies

1. Nefridios de un solo nefrostoma dividido en 2 pseudo-embudos, el oral más ancho que el anal (fig. 8F); lofóforo con sus 2 extremos enrollados en espiral de 1 a 2,5 vueltas ..... ***P. barmeri*** (p. 51)

• Nefridios de un solo nefrostoma dividido en 2 pseudo-embudos, el anal más ancho que el oral (fig. 8G); lofóforo con sus dos extremos enrollados en hélice de 4 a 5 vueltas ..... ***P. californica*** (p. 52)

***Phoronopsis barmeri*** Pixell, 1912 (figs. 2, 4A, 7B, 8F, 51D, 52A y 52D)

*Phoronopsis barmeri* Pixell, 1912. *Quart. J. micros. Sci.*, 58: 257

Especie que vive enterrada verticalmente en sedimentos blandos (fig. 4B), generalmente arenosos o a veces arenoso-fangosos. Longitud en extensión hasta 220 mm, con un diámetro de 0,6 a 4 mm. Lofóforo en forma de herradura con sus dos extremos enrollados en espiral de 1 a 2,5 vueltas con una longitud de 2 a 5 mm, hasta 400 tentáculos. Color desde rosado hasta verde; lofóforo transparente a veces con manchas pigmentarias blancas. Collar debajo del lofóforo con una invaginación epidérmica bastante profunda y bien marcada alrededor del lofóforo (fig. 2).

Nefridios de un solo nefrostoma, dividido en dos pseudo-embudos (el oral más ancho que el anal), seguido de una rama descendente que se continúa por una rama ascendente que se abre por el nefridioporo sobre la papila anal (encima del collar) bajo el ano en la invaginación del collar (fig. 8F). Dos fibras nerviosas gigantes, una izquierda larga (diámetro: 20-60 µm) que discurre al nivel de la unión del mesenterio lateral izquierdo con la pared del tronco hasta la ampolla, y una derecha corta hasta el nivel del nefridio derecho. Músculos longitudinales de forma pinnada (fig. 7B).

La fórmula general es: [75-166] 

25-58	21-55
12-28	11-26

 (n = 519 individuos)

y la fórmula media es: 108 = 

35	35
20	18

Larva descrita como *Actinotrocha barmeri* Zimmer, 1964 (fig. 11D).

foro transparente con manchas pigmentarias blancas. Nefridios (de forma similar a la de los nefridios de *Phoronis psammophila*) de un solo nefrostoma, seguido de una rama descendente que se continúa por una rama ascendente que se abre por el nefridioporo sobre la papila anal, bajo el ano, en el collar. Dos fibras nerviosas gigantes, una izquierda larga (diámetro: 15-35  $\mu\text{m}$ ) que discurre al nivel de la unión del mesenterio lateral izquierdo con la pared del tronco hasta la ampolla, y una derecha corta hasta el nivel del nefridio derecho. Músculos longitudinales de forma pinnada (fig. 7B).

$$\begin{array}{l} \text{La fórmula general es: [44-102]} \\ \frac{14-33}{7-20} \left| \frac{13-34}{6-20} \right. \quad (n = 263 \text{ individuos}) \end{array}$$

$$\text{y la fórmula media es: } 67 = \frac{22}{13} \left| \frac{21}{11} \right.$$

Larva desconocida.

Distribución geográfica.— Se ha encontrado desde 0 m hasta unos 60 m, en comunidades detríticas, en las islas Chafarinas (Emig *et al.*, 1999) y en otros lugares: Rusia, Australia, Nueva Caledonia, Nueva Zelanda, Panamá (Emig y Roldán, 1992), Madagascar, Mayotte, Jordania, África del Sur, Costa de Marfil (Emig, 1973; Thomassin y Emig, 1983), Senegal.

Biología.— Presenta reproducción asexual por escisión transversal. Reproducción sexual dioica; los huevos podrían ser incubados en una masa en glándulas nidamentarias; machos con órganos lofoforales anchos y glandulares.

## NOTA DE LOS AUTORES

EL APÉNDICE 1: NOMENCLATURA: LISTA DE SINÓNIMOS Y COMBINACIONES FILO *PHORONIDA* es de exclusiva responsabilidad de M.A. Alonso Zarazaga, ya que los autores del capítulo correspondiente a los *Phoronida* mantienen notables discrepancias sobre el criterio adoptado en dicho apéndice.

En los trabajos del siglo XIX y comienzos del siglo XX, los *Phoronida* han sido clasificados en el reino animal con desigual fortuna, frecuentemente por parte de no especialistas en este grupo zoológico, como por ejemplo, Dalla Torre (1889), Poche (1903). Posteriormente, comenzando por Selys-Longchamps (1907), quien proporcionó una excelente historia de las vicisitudes por las que ha pasado este grupo, todos los especialistas (ver también Roule, Cori, Silén, Zimmer, Emig) han alcanzado un *status quo* que acepta la nomenclatura simultánea de la larva *Actinotrocha* y del adulto *Phoronis*, lo que fue solicitado de manera «oficiosa» por Silén (1952) a la Comisión Inter-

nacional de Nomenclatura Zoológica, la cual aceptó verbalmente la propuesta. A nuestro juicio no hay necesidad de cuestionar la solvencia de Silén sobre este punto, ni de hacer la petición por escrito a la Comisión, ya que diversos artículos del código en vigor (principalmente art. 23.2 y art. 23.9.2) son suficientemente explícitos para mantener la situación actual de la sistemática y taxonomía de los *Phoronida*, que es utilizada por todos y en todos los trabajos científicos. Toda tentativa de modificación para aplicar la ley de prioridad del nombre larvario supondría la creación de un nuevo género para las especies *ovalis-bippocrepi* (especie tipo de *Phoronis*) –*ijimai-australis* y aun más dificultades para los años venideros para las especies *muelleri-psammophila-pallida*; únicamente el género *Phoronopsis* no se vería afectado.

Por lo que respecta a la categoría taxonómica de familia, en la jerarquía actual de los *Phoronida*, no ha sido descrita ninguna familia ni hay disponible ninguna diagnosis de ese nivel jerárquico. El uso cada vez más frecuente de bases de datos sobre la biodiversidad mundial tiende a alterar la clasificación actual, por un problema técnico ya que ciertos programas informáticos necesitan obligatoriamente un nombre para el campo familia, y existe la tendencia a poner *Phoronidae*, lo cual no tiene ninguna validez. Con el fin de satisfacer el preámbulo del CINZ, el mantenimiento de la sucesión jerárquica especie>género>clase o filo (según los autores en estos dos últimos casos) es formalmente necesario.

Además, actualmente, no puede sugerirse ninguna diagnosis para el nivel de familia que pueda satisfacer a la CINZ.

En la Fauna Ibérica se consideran los *Phoronida* como filo y no como clase. Véase la introducción sobre los Lofoforados.

#### Filo ***Phoronida*** Hatschek, 1888

La lista que viene a continuación no tiene en cuenta más que los táxones realmente identificados, con la exclusión de los *nomina nuda* (ver Selys-Longchamps, 1907; Emig, 1971).

#### Género ***Phoronis*** Wright, 1856

*Phoronis* Wright, 1856. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, 1: 167

ESPECIE TIPO: *Phoronis bippocrepi* Wright, 1856

#### ***Phoronis bippocrepi*** Wright, 1856

*Phoronis bippocrepi* Wright, 1856. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, 1: 167

*Crepina gracilis* van Beneden, 1858. *Ann. Sci. nat. Paris, Zool.* (4) 10: 20

*Phoronis caespitosa* Cori, 1889. *Inaug.-Diss. Praga (Univ. Leipzig)*: 20

*Phoronis kowalevskyi* Benham, 1889. *Q. Jl microsc. Sci.*, (N.S.), 30: 126

*Phoronis capensis* Gilchrist, 1907. *Trans. S. Afr. phil. Soc.*, 17: 151

Larva:

*Actinotrocha bippocrepi* Silén, 1954

*Actinotrocha bippocrepi* Silén, 1954. *Acta zool.*, 35: 215

***Phoronis australis*** Haswell, 1883

*Phoronis australis* Haswell, 1883. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, 7: 607

*Phoronis buskii* McIntosh, 1888. *Voyage HMS Challenger, Zool.*, 27 (75): 5

? *Phoronis bhadurii* Ganguly y Majumdar, 1967. *J. Zool. Soc. India*, 19: 7

Larva: desconocida

***Phoronis muelleri*** Selys-Longchamps, 1903

*Phoronis muelleri* Selys-Longchamps, 1903. *Wiss. Meeresunters., Helgoland*, 6: 1

Larva:

*Actinotrocha branchiata* Müller, 1846

*Actinotrocha branchiata* Müller, 1846. *Arch. Anat. Physiol.*, 13: 101

*Actinotrocha brounei* Selys-Longchamps, 1907. *Fauna Flora Neapel*, 30: 190

*Actinotrocha B* Ikeda, 1901. *J. Coll. Sci. Tokyo*, 13: 507

*Actinotrocha D* Ikeda, 1901. *J. Coll. Sci. Tokyo*, 13: 507

***Phoronis psammophila*** Cori, 1889

*Phoronis psammophila* Cori, 1889. *Beitr. Anat. Phoronis*: 20

*Phoronis sabatieri* Roule, 1889. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 109 (5): 196

*Phoronis architecta* Andrews, 1890. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (6) 5: 445

Larva:

*Actinotrocha sabatieri* Roule, 1896

*Actinotrocha sabatieri* Roule, 1896. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 122: 1343

*Actinotrocha metschnikoffi* Selys-Longchamps, 1907. *Fauna Flora Neapel*, 30: 192

*Actinotrocha wilsoni* Selys-Longchamps, 1907. *Fauna Flora Neapel*, 30: 195

*Actinotrocha batscheki* Selys-Longchamps, 1907. *Fauna Flora Neapel*, 30: 193

*Actinotrocha ashworthi* Selys-Longchamps, 1907. *Fauna Flora Neapel*, 30: 194

***Phoronis pallida*** (Schneider, 1862)

*Phoronis pallida* (Schneider, 1862), Silén, 1952. *Ark. Zool.*, 4 (4): 95

Larva:

*Actinotrocha pallida* Schneider, 1862

*Actinotrocha pallida* Schneider, 1862. *Arch. Anat. Physiol.*, 1862: 47

Género ***Phoronopsis*** Gilchrist, 1907

*Phoronopsis* Gilchrist, 1907. *Trans. South. Afr. Phil. Soc.*, 17: 153

ESPECIE TIPO: *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907

***Phoronopsis barmeri*** Pixell, 1912

*Phoronopsis barmeri* Pixell, 1912. *Quart. J. micros. Sci.*, 58: 257

*Phoronis pacifica* Torrey, 1901. *Biol. Bull.*, 2: 282

*Phoronopsis viridis* Hilton, 1930. *Trans. Amer. micros. Soc.*, 49: 154

*Phoronopsis striata* Hilton, 1930. *Trans. Amer. micros. Soc.*, 49: 154

? *Phoronopsis malakhovi* Temereva, 2000. *Zool. skii Zh.*, 79 (9): 1088

Larva:

*Actinotrocha barmeri* Zimmer, 1964

*Actinotrocha barmeri* Zimmer, 1964. *PbD Thesis, Univ. Microfilm*, 1964:1

*Actinotrocha ikedai* A Selys-Longchamps, 1907. *Fauna Flora Neapel*, 30: 197

***Phoronopsis californica*** Hilton, 1930

*Phoronopsis californica* Hilton, 1930. *Trans Amer. micr. Soc.*, 49: 154

Larva: desconocida

# LOPHOPHORATA

## **Brachiopoda**

## INTRODUCCIÓN

El nombre «brachiopode» (braquiópodos) fue utilizado por primera vez por Cuvier, eminente zoólogo francés, en 1805. Poco después, su colega Duméril (1806) formalizó el nombre «*Brachiopoda*», para un orden dentro del grupo de los «*Mollusca*». El nombre *Brachiopoda* (Braquiópodos) ha pervivido, en la literatura zoológico-paleontológica, pese a lo engañoso o erróneo de su significado (brazos en los pies), y su semejanza con el de un grupo de crustáceos llamados *Branchiopoda* (branquiópodos).

Los braquiópodos constituyen una de las historias evolutivas mejor conocidas. Surgieron hace al menos unos 550 millones de años, siendo sus restos muy importantes en todo el registro geológico. En la actualidad se conocen unas 400 especies vivientes, pertenecientes a unos 120 géneros, lo que constituye aproximadamente el 1% de todas las especies descritas hasta ahora. Ésta es la principal razón por la que la mayor parte de los estudios sobre braquiópodos han sido realizados por paleontólogos y no por zoólogos.

La obra más completa, en la que se incluyen unos 1.600 géneros con representación actual o exclusivamente fósil, es la serie titulada *Treatise on Invertebrate Paleontology*, con dos volúmenes dedicados a los braquiópodos (Moore, 1965). Una edición revisada de este tratado, con más de 4.000 géneros diagnosticados e ilustrados, ha venido siendo editada durante los últimos 10 años, con 4 volúmenes ya publicados y 2 en prensa (véase Kaesler, 1997-2002).

El estudio de los braquiópodos que viven en las costas ibero-baleares viene de antiguo. En la segunda mitad del siglo XIX, diversos buques oceanográficos («Hirondelle», «Caudan», «Talisman», «Travailleur» y «Princesse Alice», entre otros) realizaron extensas exploraciones en estas costas. Los braquiópodos obtenidos por artes de arrastre fueron objeto de diversos estudios y monografías (Lacaze-Duthiers, 1861; Jeffreys, 1880; Fischer y Oehlert, 1890, 1891, 1892; Locart, 1896; Joubin, 1907) en los que se resaltaba su importancia biológica y geológica. Hidalgo (1916) recogió los datos existentes por aquel entonces de braquiópodos actuales en las costas españolas. D'Hondt (1973, 1976) estudió los braquiópodos recientes procedentes del golfo de Vizcaya (Campañas del «Jean-Charcot», 1968-1972, y del «Thalassa», 1967-1973) y del Mediterráneo (Campañas «Polymède» I y II, 1971-1972, con el «Jean-Charcot»). En 1981, Cooper publicó un amplio artículo fruto de los estudios realizados en las colecciones de braquiópodos actuales recogidas por los buques «Jean-Charcot» y «Thalassa» en varias campañas (1972-1974). Más recientemente, Fernández Ovies y Álvarez (1985) y con más detalle Anadón (1994), proporcionan nuevos datos sobre braquiópodos de la plataforma costera y el talud continental de Asturias, y Besteiro y Urgorri (1984) de las costas gallegas.

Las costas de Portugal (provincia faunística lusitana) y las del Mediterráneo occidental han proporcionado abundantes ejemplares de braquiópodos actuales, como atestigua la amplia bibliografía existente (Lacaze-Duthiers, 1861; Hidalgo, 1867, 1870, 1916; Fischer y Oehlert, 1891; De Buen, 1934; Gasull, 1970;

Pajaud, 1977; Llombart, 1983, 1988; Templado y Luque, 1986; Logan y Zibrowius, 1994; Logan *et al.*, 1997, 2004; Logan, 1998; Álvarez, 1999; Álvarez y Emig, 2000a, 2000b; Calvo *et al.*, 2001; Gaspard, 2003; Álvarez *et al.*, 2005a, 2005b). Merece resaltarse la monografía realizada por Logan (1979) sobre los braquiópodos actuales del Mediterráneo, de gran interés tanto para especialistas como para simples neófitos.

Aunque ya en las expediciones del «Challenger» (1873-1876), «Travailleur» (1882) y «Talisman» (1883) se recogieron algunos braquiópodos en el suroeste del Atlántico norte (Davidson, 1880; Fischer y Oehlert, 1891), fueron las campañas «Cancap» (1976-1985) las que proporcionaron una amplia colección de braquiópodos, de la provincia faunística mauritana («CANCAP» I-IV), desde Gibraltar a cabo Blanco, más las islas Canarias, Salvajes y de Cabo Verde («Cancap VI»). El estudio detallado de estos braquiópodos, así como el de sus afinidades con los que se encuentran en el Mediterráneo, costas de Portugal y en el golfo de Vizcaya, fue realizado por Logan (1983, 1988a, 1988b, 1993). Una amplia recopilación bibliográfica sobre los braquiópodos de las costas ibéricas se puede encontrar en Saiz Salinas (1989), y datos sobre la biología, ecología y distribución geográfica y batimétrica de estos animales en Álvarez y Emig (2000a, 2000b). Recientemente Logan (1998) y Gaspard (2003), realizaron el estudio de los braquiópodos recogidos en las costas portuguesas y en montañas submarinas situadas al sur de las islas Azores y al oeste de las islas Canarias (Campañas «Seamount 1 y 2», respectivamente), y Álvarez *et al.* (2003) citan 15 especies como probablemente nativas de Canarias, en el banco de datos de biodiversidad de Canarias y aguas próximas (Moro *et al.*, 2003; véase también Álvarez *et al.*, 2005c).

Para el estudio de los braquiópodos que viven en las costas íbero-baleares se ha contado con numeroso material de comparación, facilitado por numerosos museos y particulares, así como una amplia información bibliográfica. Hay que destacar en este sentido las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid), las de la Station Marine d'Endoume (Marsella), las del Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, The Natural History Museum (Londres), National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington DC), las del Departamento de Biología Animal (Zoología) de la Universidad de La Laguna (Tenerife), y las de los Departamentos de Biología de Organismos y Sistemas, y de Geología de la Universidad de Oviedo. Nos es grato agradecer la ayuda y colaboración del personal de dichas instituciones y en especial de J. Templado, A.A. Luque, J.M. Remón, M. Calvo, en Madrid; N. Anadón y G. Flor, en Oviedo; J. y L. Núñez y A. Martínez, en Tenerife; C.H.C. Brunton y S. Long (Department of Palaeontology) y C.G. Jones, A. Ball y B. Williamson (E.M. Unit, Department of Mineralogy), en Londres; G.B. Curry, en Glasgow; N. Hiller y D. Lee, en Nueva Zelanda; J. Richardson, en Australia; R. Doescher, J. Thompson, M.S. Florence, y los ya fallecidos G.A. Cooper y R.E. Grant, en Washington DC. A todos ellos nuestro agradecimiento no sólo por el préstamo del material, sino también por sus valiosas sugerencias y comentarios, que han contribuido al desarrollo del tra-

bajo objeto de esta monografía. Finalmente expresamos nuestro agradecimiento a la Dra. M.A. Ramos, Coordinadora del Proyecto Fauna Ibérica, por haber hecho posible que nuestra colaboración llegase a buen puerto, a los evaluadores José Templado y Eugenio Fernández Pulpéiro, y al Asesor de Nomenclatura Miguel A. Alonso-Zarazaga, sus comentarios y sugerencias contribuyeron a mejorar el texto y depurar errores, a Casto Fernández Ovíes por su trabajo en las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales en Madrid y sus comentarios a versiones previas de este manuscrito, a Juan E. Trigo (La Coruña) por su generosa aportación de braquiópodos recogidos en «*a Costa da Morte*» poco antes del desastre del petrolero «Prestige», a Sarah L. Long (Department of Palaeontology, The Natural History Museum, London) por facilitarnos acceso al material topotípico de muchas de las especies estudiadas, que de esta forma han podido ser convenientemente discutidas e ilustradas, a Lloyd S. Peck (British Antarctic Survey, Cambridge) por proporcionarnos las fotos de larvas que utilizamos en este volumen, a Victoria Remón y a Pepe Fernández por su ayuda técnica y el tiempo que dedicaron a la confección del presente volumen, y a Covadonga Brime (Oviedo) por su continua y desinteresada ayuda.

## POSICIÓN SISTEMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS BRACHIOPODA

Tras un amplio debate (véanse, por ejemplo, Hennig, 1966; Rowell, 1982; Gorbansky y Popov, 1985, 1986; Carlson, 1991, 1992, 1994, 1995; Nielsen, 1991; Popov *et al.*, 1993; Williams, 1993; Bassett *et al.*, 1994; Holmer *et al.*, 1995; Holmer y Popov, 1996, y en especial Williams *et al.*, 1996, 1997a, 2000, 2002 en la Edición Revisada del *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part (H) Brachiopoda*), la división del filo *Brachiopoda* en dos clases, *Articulata* e *Inarticulata*, se abandona en favor de otra clasificación supra-ordinal (Williams *et al.*, 1996) en la que el filo *Brachiopoda* se divide en tres subfilos: *Linguliformea*, *Craniiformea* y *Rhynchonelliformea*. En esta clasificación, seguida por nosotros en esta monografía, el subfilo *Linguliformea* comprende dos clases, *Lingulata* y *Paterinata*. El subfilo *Craniiformea*, la clase *Craniata*; y el subfilo *Rhynchonelliformea*, las clases *Chileata*, *Obolellata*, *Kutorginata*, *Strophomenata* y *Rhynchonellata*. Esta clasificación, basada principalmente en la anatomía y el esqueleto de especies actuales, parece compatible con aquellos órdenes erigidos sobre la morfología de la concha en grupos totalmente extinguidos a lo largo del registro geológico y también con el conocimiento que actualmente se tiene del genoma de los braquiópodos recientes (véanse Cohen y Gawthrop, 1996, 1997; Endo 2001, referencias en ellos citadas, y el capítulo «*Lophophorata*» en esta monografía). Los datos filogenéticos más recientes muestran la monofilia de los braquiópodos, así como la de la mayoría de los grupos ordinales (Carlson, 1995; Williams, 1997; Álvarez y

Carlson, 1998; Cohen y Carlson, 2005, Cohen y Weydman, 2005), lo que corrobora, al menos hasta cierto punto, esta clasificación (véase el capítulo «*Lophophorata*»). Un comentario similar debe hacerse respecto a la división de los terebratúlidos en dos grupos, según posean braquidio «largo» o «corto» (véanse Richardson, 1975; Collins *et al.*, 1988; Curry *et al.*, 1991; James *et al.*, 1992; MacKinnon y Gaspard, 1995; Cohen y Gawthrop, 1996, 1997; Álvarez *et al.*, 2005a; Cohen y Saito, 2005) y a la posición suprafamiliar de los Tecideidinos (véanse, por ejemplo, Elliot, 1958, 1965; Williams y Rowell, 1965c; Pajaud, 1970; Baker, 1984, 1990; Carlson, 1995; Carlson y Leighton, 2001; Jaecks, 2001, 2005, entre otros). Los paleontólogos han propuesto relaciones filogenéticas entre los tecideidinos y los estrofoménidos, orden extinto dentro de los *Rhynchonelliformea* (Schuchert, 1893, 1897; Elliot, 1953; Rudwick, 1968; Baker, 1970; Pajaud, 1970; Grant, 1972); con los terebratúlidos (Williams, 1968; Cohen y Gawthrop, 1997; Cohen *et al.*, 1998) y con los espiriféridos en sentido amplio (Baker, 1984, 1990; Logan, 1988a). Nosotros en esta monografía hemos optado, aunque con reservas, por considerarlos como un orden independiente dentro de la clase *Rhynchonellata* (véanse Williams *et al.*, 1996, 2002; Williams, 1997; Baker, 2002).

Aunque desigualmente representados, en las costas íbero-baleares están presentes los tres subfilos, habiendo sido citada una sola especie de *Linguliformea*, el discínido *Pelagodiscus atlanticus*; dos de *Craniiformea*, los cránidos *Novocrania anomala* y *N. turbinata*; y unas 30 especies pertenecientes a tres órdenes del subfilo *Rhynchonelliformea*: *Rhynchonellida* Kuhn, 1949, *Terebratulida* Waagen, 1883 y *Thecideida* Elliot, 1958.

La filogenia, y la clasificación de los lofoforados como suprafilo o filo, y en consecuencia las de los braquiópodos, foronídeos y briozoos como filos o clases se discute en el capítulo introductorio sobre los «*Lophophorata*».

### **Distribución íbero-balear**

No resulta fácil precisar ni la distribución geográfica ni el rango batimétrico de las especies de braquiópodos que viven en las costas íbero-baleares. Algunas áreas no han sido muestreadas, o lo han sido inadecuadamente. Los métodos de muestreo utilizados son variados y, por tanto, los resultados difícilmente comparables. La recogida nunca ha sido sistemática, barriando, casi siempre, el mismo rango de profundidades. Hay pocos datos de la zona abisal, y no muchos más de cuevas y otros hábitats crípticos. Sobre todo en medios someros, el tamaño adulto es muy pequeño y suelen estar recubiertos por epibiontes, por lo que muy fácilmente estos braquiópodos diminutos pasan inadvertidos. Por todo lo anteriormente expuesto, creemos que los datos de ausencia de un determinado taxon son, en general, menos fiables que los de presencia (fig. 14).

Con la excepción de *Lacazella mediterranea* y de *Tethyrbynchia mediterranea*, especies restringidas al oeste del mar Mediterráneo (Logan, 1988a, 1988b, 1993; Logan en Logan y Zibrowius, 1994; Simon y Willems, 1999;

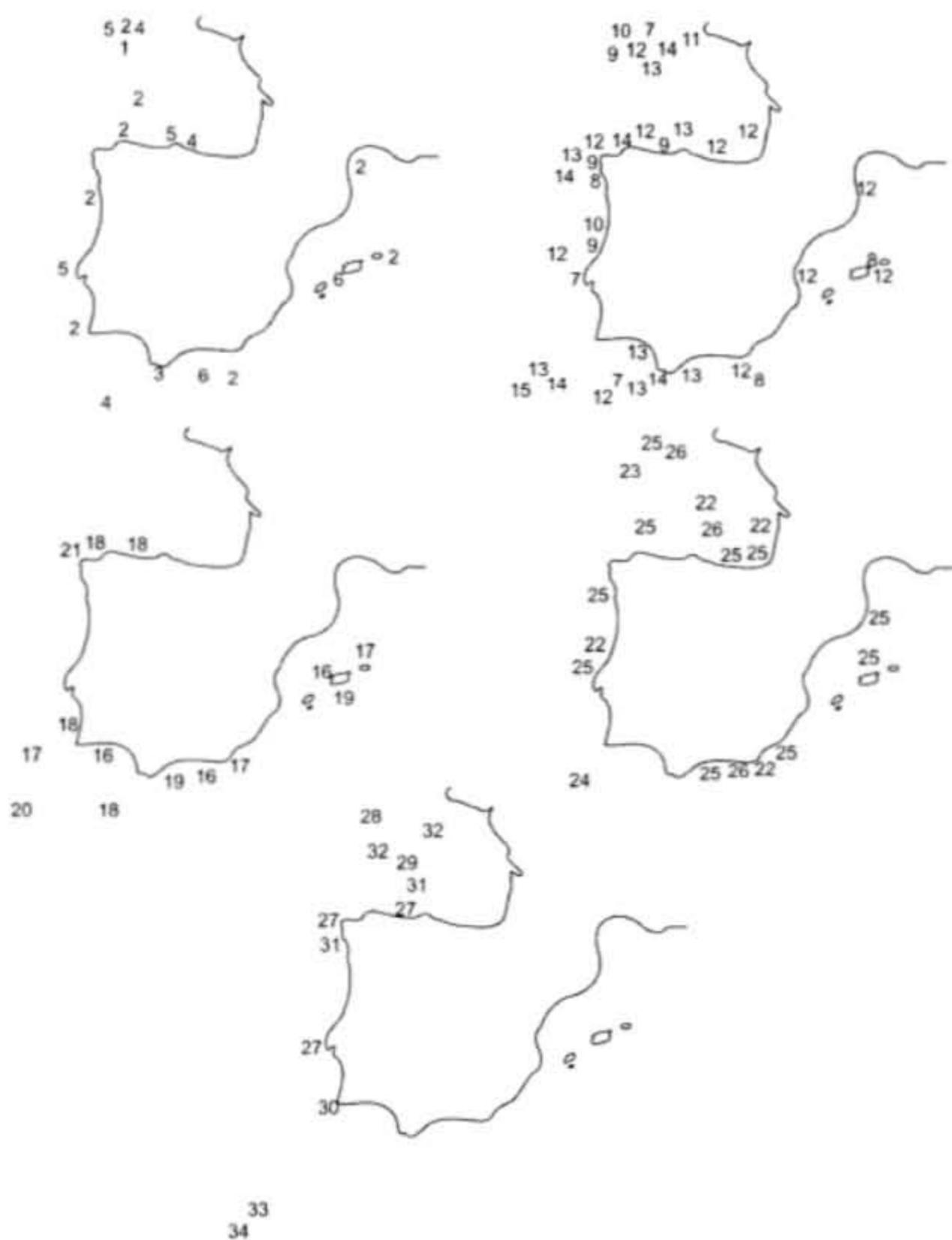


Fig. 14. Distribución íbero-balear de los braquiópodos.

1. *Pelagodiscus atlanticus*;  
 2. *Novocrania anomala*;  
 3. *N. turbinata*;  
 4. *Cryptopora gnomon*;  
 5. *Hispanirhynchia cornea*; 6. *Lacazella mediterranea*;  
 7. *Stenosarina davidsoni*;  
 8. *Gryphus vitreus*;  
 9. *Dyscolia wyvilli*;

10. *D. subquadrata*;  
 11. *Acrobelesia cooperi*;  
 12. *Terebratulina retusa*;  
 13. *Eucalathis ergastica*;  
 14. *E. tuberata*; 15. *E. aff. murrayi*; 16. *Megathiris detruncata*;  
 17. *Argyrotheca cuneata*;  
 18. *A. cistellula*;  
 19. *A. cordata*;  
 20. *A. grandicostata*;  
 21. *Gwynia capsula*;  
 22. *Platidia anomioides*;

23. *P. davidsoni*;  
 24. *Phaneropora incerta*;  
 25. *Megerlia truncata*;  
 26. *M. monstruosa*;  
 27. *Dallina septigera*;  
 28. *D. parva*; 29. *Fallax dalliniformis*;  
 30. *Glaciarcula spitzbergensis*;  
 31. *Macandrevia cranium*;  
 32. *M. novangliae*;  
 33. *Pajaudina atlantica*;  
 34. *Abissothyris atlantica*.

Álvarez y Emig, 2000b; Logan *et al.*, 2004), todas las especies que viven actualmente en el mar Mediterráneo aparecen también en el océano Atlántico (fig. 14), si bien generalmente extendiendo su rango hacia aguas más profundas (Logan, 1979, 1983, 1988b, 1993, 1998; Riedl, 1986; Emig, 1988, 1989a; Brunton, 1989; Saiz Salinas, 1989; Taddei Ruggiero, 1993; Anadón, 1994; Logan en Logan y Zibrowius, 1994; Álvarez y Emig, 2000a, 2000b; Álvarez *et al.*, 2003). En el Atlántico nororiental, *Fallax dalliniformis*, *Glaciarcula spitzbergensis* y *Dallina parva* aparecen sólo en el golfo de Vizcaya. En la zona comprendida entre el cabo Finisterre y Gibraltar no se han encontrado *Cryptopora gnomon* ni *Acrobelesia cooperi*, pero se constata la presencia de *Phaneropora incerta*. Esta última especie, junto a *Pajaudina atlantica* y *Argyrotheca grandicostata*, son propias de la provincia faunística mauritana. Recientemente, Logan (1998) en su estudio de los braquiópodos recogidos en la campaña «Seamount 2» a las montañas submarinas situadas al oeste de Madeira y Canarias constató por primera vez en el Atlántico nororiental la presencia de *Abyssothyris atlantica*, entre 420 y 1.070 m de profundidad. Gaspard (2003) describe unas conchas de *Eucalathis*, procedentes del suroeste del cabo de San Vicente (Portugal), entre 1.940 y 2.075 m de profundidad, que Gaspard asigna, con cierta reserva, a la especie pacífica *E. murrayi*.

Bastantes de los géneros presentes en las costas ibéricas (como *Pelagodiscus*, *Novocrania*, *Cryptopora*, *Dyscolia*, *Terebratulina*, *Eucalathis*, *Argyrotheca*, *Megathiris*, *Platidia*, *Megerlia*, *Macandrevia*, *Dallina*, *Lacazella* y *Gryphus*) se encuentran representados, aunque generalmente por otras especies, en el área caribeña (véase la monografía de Cooper, 1977; y los trabajos de Asgaard y Stenoft, 1984 y Logan, 1993). En este sentido, Jackson (1921), Cooper (1973a) y Logan (1979) pusieron de manifiesto la semejanza que existe entre especies de *Lacazella*, *Gryphus*, *Argyrotheca* y *Megerlia* presentes en el Mediterráneo y en el océano Índico.

Algunas especies (por ejemplo, *Dallina septigera*, *Hispanirhynchia cornea* y *Macandrevia cranium*) desconocidas en el mar Mediterráneo actual, parecen haber vivido en él desde el final del Mioceno hasta el comienzo del Holoceno (Davidson, 1870; Thomson, 1927; Cooper, 1975, 1977; Logan, 1979, 1983, 1988b; Templado y Luque, 1986; Brunton, 1989; Taddei Ruggiero, 1993; Anadón, 1994; Álvarez y Emig, 2000a; Logan *et al.*, 2004). Fluctuaciones en el clima, con períodos glaciares e interglaciares, induciendo cambios en la salinidad, temperatura, corrientes y nivel del mar, han provocado una serie de emigraciones e inmigraciones en las especies mediterráneas. Sólo estudios paleontológicos detallados (véanse, por ejemplo, Llompart, 1983; Gaetani y Sacca, 1984, 1985; Bitner, 1990, 1993; Bitner y Pisera, 2000) permitirán desvelar la historia biogeográfica del Mediterráneo.

Con los datos de profundidad disponibles, los braquiópodos ibero-baleares actuales pueden dividirse en dos grupos principales, según habiten en aguas generalmente poco profundas (plataforma), o profundas a muy profundas (desde el reborde del talud, a los pisos batial y abisal), con un grupo menos numeroso de braquiópodos presentes tanto en aguas someras como profundas. Esta

división es sólo orientativa, basada principalmente en el rango óptimo de aparición de las especies (véanse Logan, 1979, 1993; Álvarez y Emig, 2000b; Lüter, 2001b; Logan *et al.*, 2004; entre otros). Este rango puede ser poco exacto, sobre todo cuando los ejemplares aparecen muertos, en dragados, por lo que un cierto transporte, posterior a la muerte de estos braquiópodos, no puede ser descartado. Quizás sea ésta la razón por la que si bien no suelen aparecer táxones considerados como de aguas profundas, como por ejemplo *Pelagodiscus*, en zonas poco profundas, con frecuencia se dan apariciones más o menos esporádicas, en aguas profundas, de braquiópodos considerados someros.

En aguas de la plataforma (0-100 m), frecuentes en cavidades rocosas y concreciones calcáreas a escasa profundidad, encontramos braquiópodos generalmente de tamaño muy pequeño, portadores de lofóforos sencillos (trocolofos y esquizolofos en su mayoría) (fig. 32), suficientemente útiles en estas zonas con abundante concentración de detritos orgánicos. A este grupo pertenecen diversos miembros de la familia *Megathirididae* (todas las *Argyrotheca* excepto *A. grandicostata*, restringida a aguas profundas en Canarias), el minúsculo *Gwynia capsula* (frecuentemente asociado con *A. cistellula* y *Tetbyrbynchia mediterranea*) y el tecideidino *Lacazella mediterranea*.

Comunes en aguas más profundas (> 100 m), en la parte superior y media del talud continental, encontramos braquiópodos de tamaño diverso, con lofóforos más complejos (generalmente plectolofos) (figs. 32, 54E, 54F), muy abundantes en número de individuos, tanto en el Mediterráneo como en el Atlántico: *Novocrania anomala*, *Terebratulina retusa*, *Megerlia truncata*, *Gryphus vitreus*, *Megathiris detruncata*, *Platidia anomioides* y *P. davidsoni*, y dos especies exclusivamente atlánticas, *Macandrevia cranium*, la única *Macandrevia* que habita aguas relativamente poco profundas, y el tecideido *Pajaudina atlantica* (típico de la provincia faunística mauritana). Algunas de estas especies se extienden a la plataforma.

En aguas profundas (piso batial inferior) a muy profundas (piso abisal), los braquiópodos tienen conchas generalmente delgadas, delicadas, transparentes, a veces de gran tamaño y con lofóforo comúnmente complejo (plectolofos y espirolofos) (fig. 32), al que se le supone una mayor eficiencia a la hora de filtrar la escasa concentración de partículas alimenticias (al menos en comparación con la zona somera). Entre los braquiópodos propios de aguas profundas se encuentran *Pelagodiscus atlanticus* (-90 a -5.482 m); los dos rinconélidos *Cryptopora gnomon* e *Hispanirbynchia cornea*, este último apareciendo frecuentemente asociado con diversas especies (*Fallax dalliniformis*, *Dallina septigera*, *D. parva*, *Stenosarina davidsoni*, *Dyscolia subquadrata*, *D. wyvilli*, *Acrobelesia cooperi*, *Eucalathis tuberata*, *E. ergastica*, *Phaneropora incerta*, *Glaciarcula spitzbergensis*, *Megerlia monstruosa*, *Macandrevia novangliae*), y la única *Argyrotheca* restringida a aguas profundas (*A. grandicostata*). Ninguna de estas especies, a excepción de *Megerlia monstruosa*, se encuentra en la actualidad en el mar Mediterráneo.

Especies que, como *Cryptopora gnomon*, *Fallax dalliniformis*, *Dallina septigera* y *Macandrevia novangliae*, muestran tendencia a desarrollar una depre-

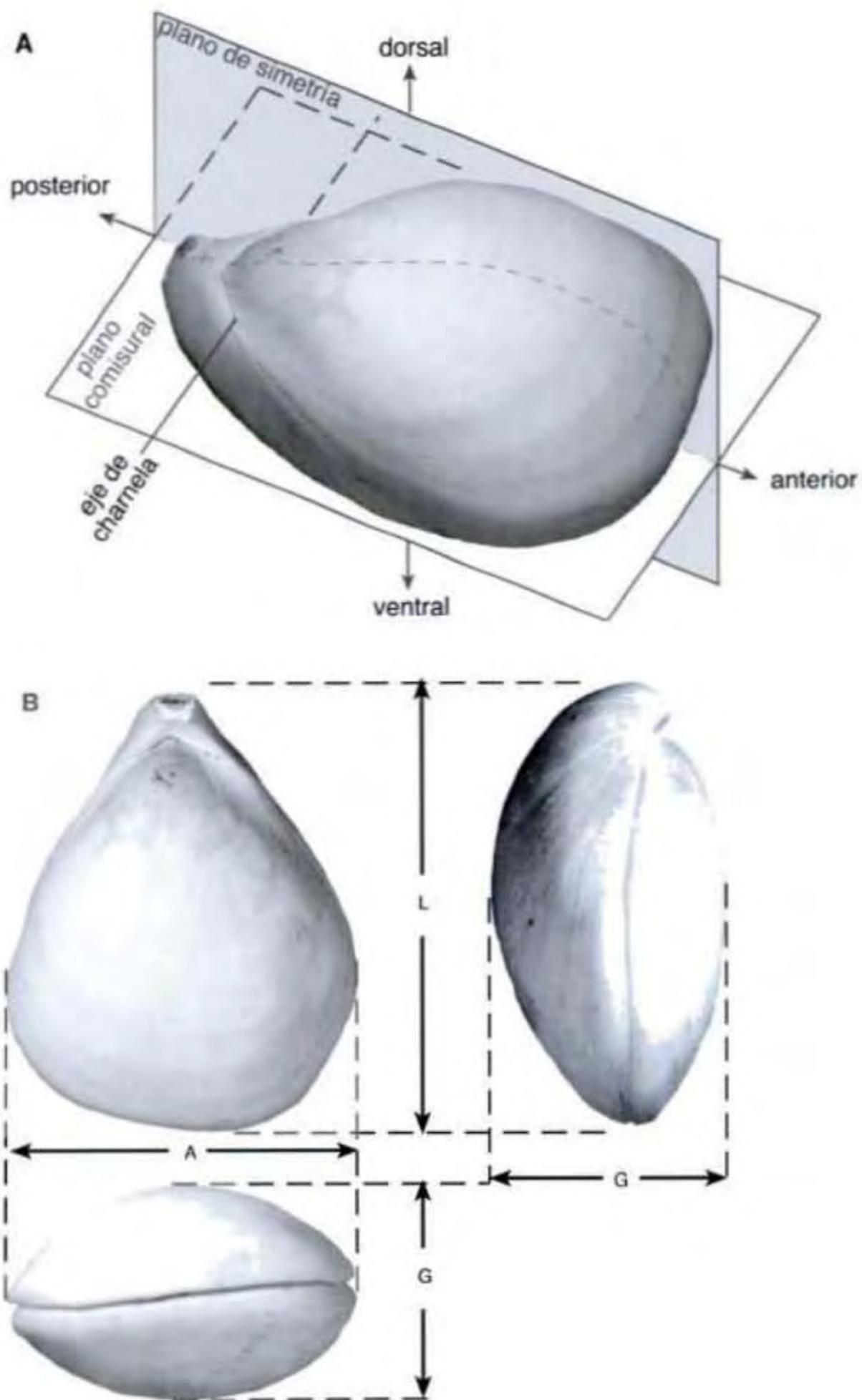
sión radial mayor, externamente cóncava (**surco**), sobre la superficie de la valva dorsal, que produce una ligera ondulación en la comisura anterior (**surcación**), viven generalmente en aguas más profundas que aquellas con surco en la valva ventral (*Argyrotheca cordata*, *A. cistellula*, *Terebratulina retusa*). En el hemisferio sur, por contra, formas surcadas (*Waltonia*, *Terebratella*, *Magasella*, *Magellania*, *Aerothyris*, etc.) habitan aguas someras (Cooper, 1975, 1982).

## MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DEL ADULTO

Los braquiópodos constituyen con los foronídeos y los briozoos un grupo marino de celomados lofoforados suspensívoros y bentónicos. Son sésiles y epibiontes, excepto algunos *Lingulida* que son endobiontes. Presentan un tamaño adulto, por lo general, muy homogéneo, que oscila entre los 1,5 mm de longitud de *Gwynia capsula* y los 4 cm de algunos ejemplares de *Gryphus vitreus*. Braquiópodos exclusivamente fósiles llegaron a alcanzar los 12 cm de anchura (por ejemplo, algunos *Gigantoproductinae* carboníferos) o los 10 cm de longitud (algunos *Pentameroidea* devónicos). Los braquiópodos segregan una concha bivalva, que ha sido causa de no pocas confusiones con los moluscos en la última centuria. Sin embargo existe poca similitud si se los observa en detalle. Aparte de las importantes diferencias anatómicas existentes entre ambos grupos, los braquiópodos tienen una concha con valva **ventral** y **dorsal**, mientras que los bivalvos tienen una valva derecha y otra izquierda, y además, cada valva de braquiópodo posee simetría bilateral (fig. 15A). El plano de simetría divide cada valva de braquiópodo en dos partes iguales, mientras que en los bivalvos este plano pasa entre las valvas de forma que cada una es la imagen especular de la otra. En los braquiópodos, ambas valvas al cerrarse se ajustan perfectamente según una línea curva (**comisura**) inscrita en un plano (**comisural**) perpendicular al de simetría (fig. 15A). La región **posterior** es aquella región de la concha en que se sitúan ambos ganchos (dorsal y ventral) y **anterior** es la región opuesta, aquella por donde la concha entreabre (figs. 15A, 16). Los términos dorsal y ventral son utilizados «anatómicamente» y no tienen por qué reflejar la orientación en vida del braquiópodo. Las dimensiones, longitud (L), anchura (A) y grosor (G), se miden de forma convencional, las dos primeras en el plano comisural y el grosor, perpendicular a ellas, en el plano de simetría (figs. 15A, 15B).

Los braquiópodos se dividieron tradicionalmente en dos grandes grupos (al que se les confería el rango de clases):

1. Los inarticulados, en los que las valvas se mantienen juntas sólo mediante músculos aductores, oblicuos y laterales; el lofóforo carece de un soporte esquelético interno; tienen ano; la concha está constituida principalmente por fosfato cálcico (apatito) y material orgánico (quitina) (= **Subfilo Linguliformea**); en algunos géneros, como *Novocrania*, la concha es calcárea (calcita) (= **Subfilo Craniiformea**).



*Fig. 15. Concha de Dyscolia. Vista dorsolateral en la que se muestra la orientación*

*convencional y la simetría (A). Vistas dorsal, lateral y anterior mostrando los*

*caracteres dimensionales más frecuentes (B). A = anchura, G = grosor y L = longitud.*

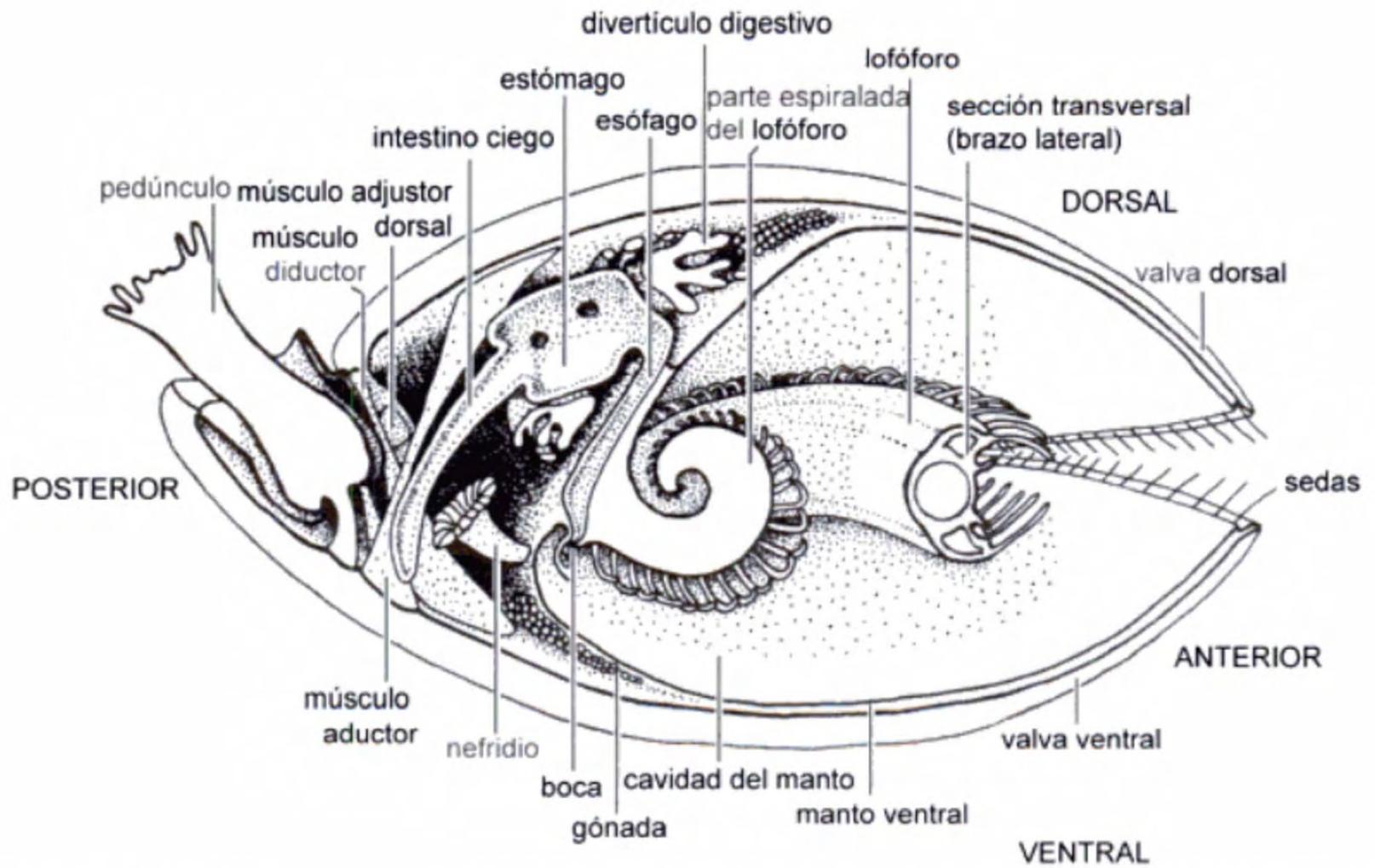


Fig. 16. Sección longitudinal de *Terebratulina* mostrando

esquemáticamente las características principales de su anatomía interna

(adaptada del Treatise on Invertebrate Paleontology, 1997).

2. Los articulados (= **Subfilo *Rhynchonelliformea***), en los que las valvas están unidas por una charnela definida, accionada por músculos aductores y diductores (figs. 16-18); desarrollan soportes calcáreos, más o menos complejos, para el lóforo (figs. 24, 25, 35, 66, 74); el intestino es ciego; el principal constituyente inorgánico de la concha es el carbonato cálcico, como calcita, que puede contener algo de magnesio.

Los *Rhynchonelliformea* han sido citados en todos los océanos. Pueden ser abundantes en cuevas, fiordos e incluso en áreas polares, pudiendo llegar a ser un elemento dominante en la comunidad de organismos que se alimentan de nutrientes en suspensión. Sin embargo, y quizás debido a la relativa inaccesibilidad que tienen las áreas en las que son comunes, su biología permanece relativamente poco estudiada y, por tanto, comprendida.

La **concha** es el exoesqueleto, una cobertura protectora constituida por una valva dorsal (o valva braquial) y por una valva ventral (o peduncular) que, en los *Rhynchonelliformea*, sobresale de la primera en forma de un «pico» o gancho cónico, con una perforación en su extremo posterior, llamada **foramen** (o de forma más general **abertura peduncular**) (figs. 15, 16, 19, 20, 23, 54). Comúnmente, ambas valvas difieren en longitud (concha **ine-**

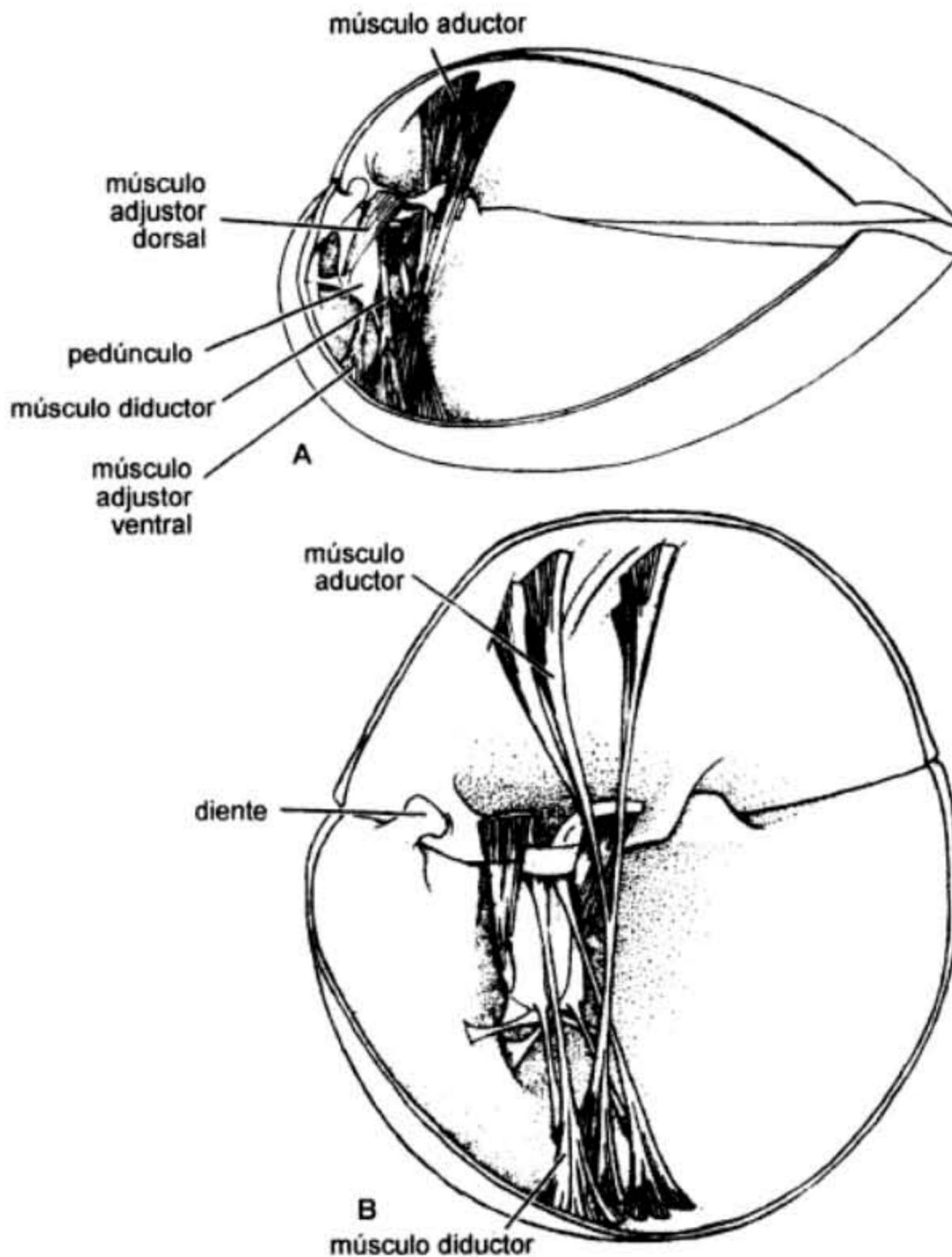


Fig. 17. Vista lateral (A) y anterolateral (B) del sistema muscular de Gryphus

(adaptada del Treatise on Invertebrate Paleontology, 1965).

**quivalva**) (figs. 15A, 15B, 16, 19, 20, 23), forma, e incluso en algunos casos, en ornamentación. De la forma de la concha de los *Rhynchonelliformea*, que recuerda la de las lámparas de aceite romanas (fig. 21), viene el nombre de «lamp-shells», con que popularmente son conocidas en inglés. A través del foramen pasa un **pedúnculo** (fig. 16) que sirve al animal para fijarse a sustratos varios, generalmente rocosos (fig. 53). El **deltirio** (abertura peduncular triangular) puede estar abierto, restringido lateralmente por **placas delti-**

**anfitirida** en los casos en los que el pedúnculo comparte el delirio y una escotadura en el gancho dorsal (como en *M. monstruosa* y *P. anomioides*).

El animal se sujeta al sustrato generalmente por el **pedúnculo** (fig. 53), orientándose en los *Rhynchonelliformea* con la valva dorsal vertical o hacia el sustrato, y la valva ventral frente a la corriente de fondo (es decir, paralela o vertical en relación con el sustrato). Los términos dorsal y ventral no reflejan la orientación en vida del animal. Un grupo particular de *Rhynchonelliformea*, los tecideidinos poseen pedúnculo sólo durante las fases larvianas (fig. 22) pasando a vivir cementados al sustrato por la valva ventral cuando adultos (figs. 36, 53E). En los «inarticulados», o bien la valva ventral se sujeta (como en los discínidos) (fig. 56) o se cementa a un sustrato duro (por ejemplo, cránidos) (fig. 53D), o la concha se sitúa vertical dentro del sedimento, como en el caso de los lingúlidos.

Subsecuentemente a la secreción del protégulo o concha inicial, el tamaño de las valvas puede aumentar todo alrededor, es decir, en dirección posterior y también anterior y lateral. Es el tipo de crecimiento conocido como **holoperiférico**, en el que el protégulo mantiene una posición más o menos centrada en la valva adulta (como en discínidos, como *Pelagodiscus*). Más frecuente, y característico de los braquiópodos articulados, es el crecimiento **mixoperiférico**, variante del anterior, del que difiere en que el sector posterior de cada valva se inclina anteriormente hacia la valva opuesta dando lugar a un área plana o ligeramente curvada (**área cardinal**). En algunos *Linguliformea*, como los lingúlidos, aunque el margen posterior de las valvas se engorda por un ligero incremento en la concha, prácticamente todo el crecimiento se produce en los márgenes anterior y lateral (crecimiento **hemiperiférico**). En este caso, el protégulo permanece en posición posteromedial.

Las valvas de los *Rhynchonelliformea* están unidas por una charnela definida, que comprende un mecanismo de dientes (en la valva ventral), soportados a veces por **placas dentales** (que pueden unirse en **espondilios** de tipo diverso), y **fosetas** (en la valva dorsal), a lo largo de la cual la valva se articula con su pareja (figs. 17, 19, 20, 23, 54), mecanismo ausente en los subfilos *Linguliformea* y *Craniiformea*. Internamente, la valva ventral de los tecidos posee una plataforma apical (**hemiespondilio**) pequeña, para los músculos aductores, formada por dos pequeñas placas, y que puede estar soportada por un septo medio corto (ver figura 37). En muchos géneros, especialmente entre los que tienen representación fósil, el margen posterior de las valvas es paralelo a la línea sobre la que rotan las valvas al abrir o cerrar la concha (formando lo que comúnmente se llama **eje** o **línea de charnela**, véanse figuras 15A, 18), y el borde creciente del margen posterior es igual de ancho en ambas valvas. Las conchas de este tipo son llamadas **estróficas** y sus áreas cardinales, **interáreas** (figs. 23D-F). Por contra, las conchas son **astróficas** (= distróficas) cuando su margen posterior no es paralelo con el eje de charnela (figs. 15A, 23A).

La superficie interna de la valva dorsal de los *Rhynchonelliformea* presenta, a menudo, una elevación media, llamada **septo**, que se continúa poste-

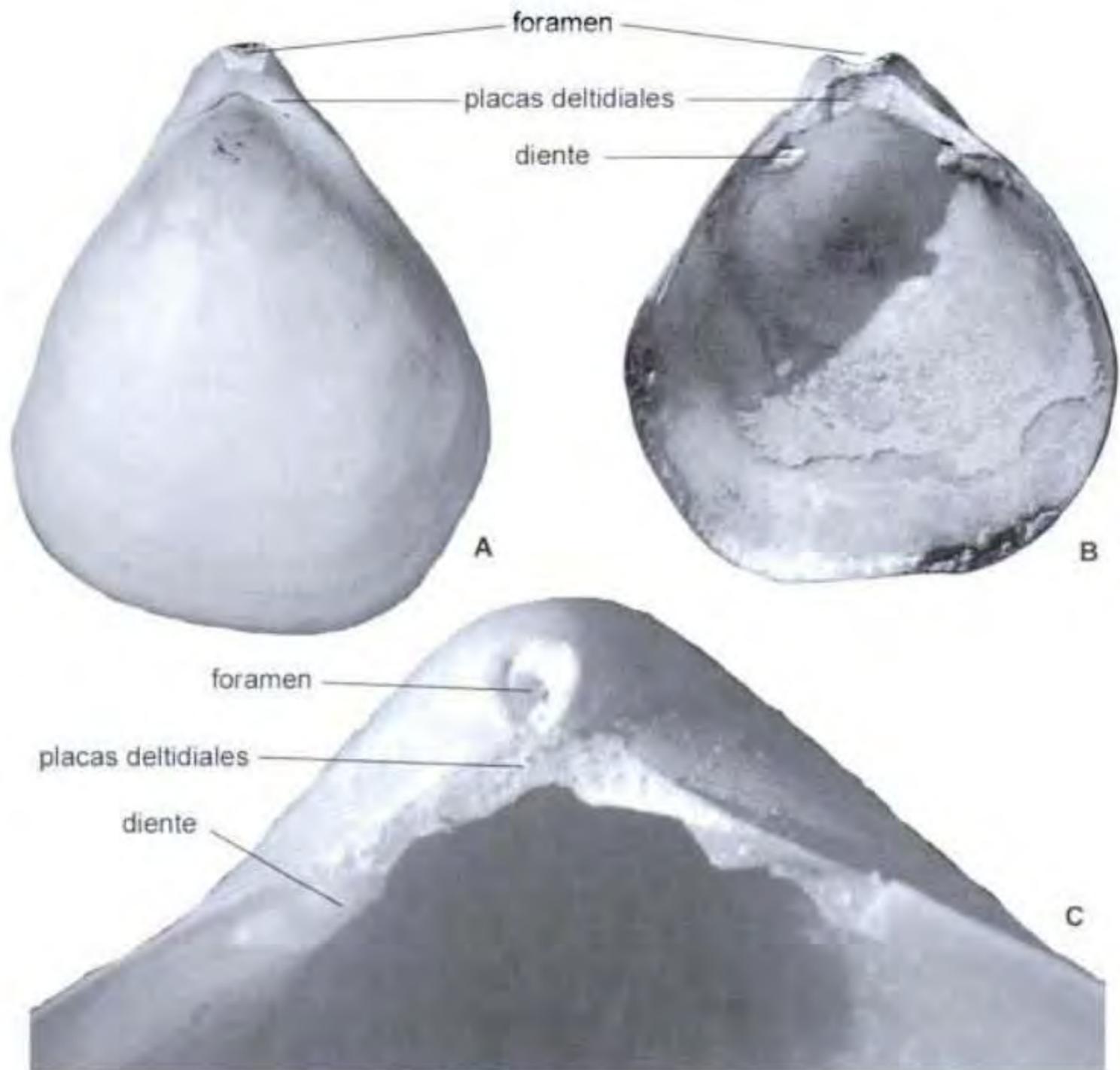


Fig. 19. Vista dorsal de una concha (A) y del interior ventral (B) de *Dyscolia*;

detalle de una valva ventral (C) de *Gryphus* (A, B, x1,5; C, x4).

riormente con una protuberancia de forma diversa, situada en la región posteromedia interna de la valva dorsal, llamada **proceso cardinal**, sobre el que se fijan los músculos diductores (figs. 24A-E). Este septo medio sirve, en ocasiones, de soporte al **septalio**, estructura formada por las placas cardinales internas, acomodando los músculos ajustores dorsales, dispuestas en forma de artesa, comúnmente soportada por el septo medio (fig. 54A). Menos frecuente (como en el caso de *Macandrevia cranium*), las placas cardinales internas se unen directamente al interior de la valva dorsal (septalio sésil). Al conjunto de estructuras conchíferas situadas en la región posteromedia de la valva dorsal, relacionadas con la articulación (crestas de las cavidades dentales), soporte del lofóforo (bases de los crura y placas asociadas) y con la muscu-

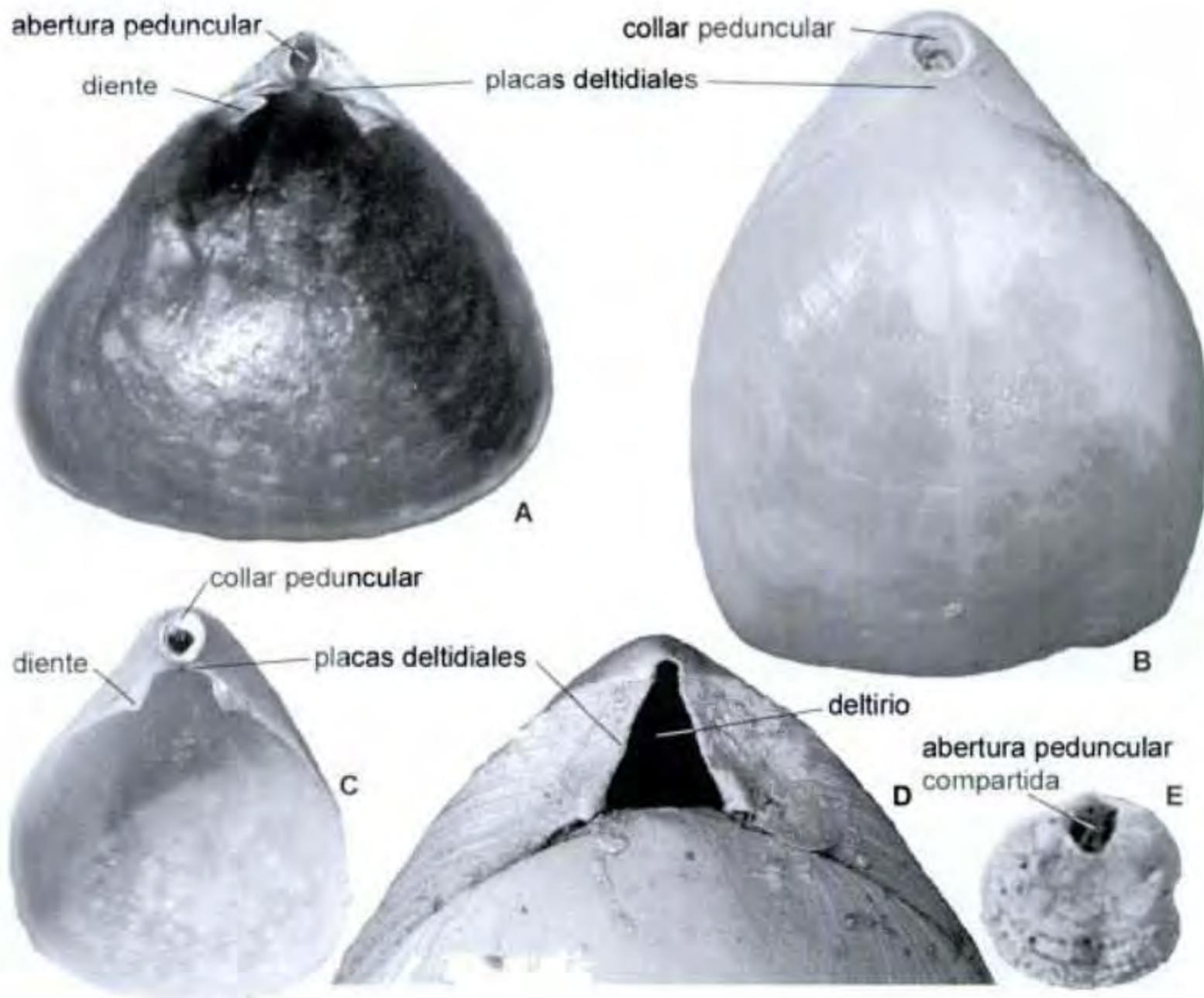


Fig. 20. Diversos tipos de aberturas pedunculares. Interior ventral de *Hispanirhynchia* (A). Vista dorsal de

*Dallina* (B), *Stenosarina* (C), *Platidia* (E) y *Cryptopora* (D) (A-C, x2; D, x16; E, x4).

latura (placas cardinales con los músculos pedunculares, proceso cardinal con los diductores) se le denomina **cardinalio** (véase discusión en Brunton *et al.*, 1996). La forma y disposición de las distintas placas y procesos del cardinalio tienen gran importancia taxonómica. Flanqueando el proceso cardinal se encuentran dos depresiones (**cavidades dentales** o **fosetas**), limitadas lateralmente por una cresta interna y otra externa, y en las que encajan los **dientes cardinales** (figs. 17, 19, 20, 23-25, 54). Los dientes, en las especies actuales son **cirtomatodontos**, es decir tienen forma de gancho (como en *Terebratulina retusa*), y para su crecimiento y articulación en fosetas de la valva opuesta requieren que se produzca una resorción parcial de las zonas posteriores, inicialmente formadas. Frecuentemente, unas placas dentales soportan los dientes, refuerzan la región umbonal ventral y pueden servir de lugar de

agarre para algunos músculos pedunculares (fig. 54B). Los pares de músculos relacionados con el movimiento de apertura y cierre de la concha suelen estar separados medianamente, en el interior dorsal, por una cresta o septo de concha secundaria fibrosa (**miofragma**) (fig. 24D). Del cardinalio, y en dirección anterior, se desarrollan dos apéndices calcáreos, los **crura**, que se continúan generalmente en una delicada cinta calcárea, el **braquidio**. Éste se proyecta en el interior de la cavidad paleal en figura de un asa más o menos desarrollada en forma y tamaño; también con gran importancia taxonómica. Los terebratúlidos desarrollan diversos tipos de braquidio (ver figuras 24 y 25, e ilustraciones en la parte de sistemática), siendo los más conocidos los de tipo centronelliforme (braquidio sencillo, libre, suspendido sin unirse al interior de la valva dorsal), terebratuliforme (braquidio corto, en forma de U o de W, surgiendo directamente del cardinalio, figura 24) o terebratelliforme (braquidio largo y complicado en forma y origen, en conexión con el cardinalio y el septo medio dorsal, figura 25) (Williams y Rowell, 1965a; Richardson, 1975; MacKinnon, 1993; Saito, 1996; MacKinnon, *et al.*, 1997; Williams *et al.*, 1997b; Saito, *et al.*, 2001). Para que un braquidio crezca de forma armónica requiere, al igual que ocurre con la articulación, que se produzca una resorción parcial en algunas de las zonas inicialmente formadas (fig. 24F).

Los *Thecideida* poseen un braquidio complejo con varias crestas que pueden lobularse e interdigitarse de manera complicada en la zona media de la concha (véanse ilustraciones de *Lacazella* y *Pajaudina* en la parte sistemática).

Los *Linguliformea* tienen una concha con dos capas bajo la cutícula orgánica, delgada, que recubre la concha (**periostraco**): una mineralizada (fosfato cálcico, apatito) y otra interna orgánico-mineralizada (gránulos de apatito en una matriz orgánica). El resto de braquiópodos poseen una concha calcítica, laminar (tabular) en los *Craniiformea* y fibrosa en los *Rhynchonelliformea*. La concha de los *Rhynchonelliformea* está compuesta por dos o tres capas de carbonato cálcico bajo el periostraco (cutícula delgada): una capa primaria de cristales aciculares y una secundaria de fibras de calcita, envueltas en una membrana orgánica y perfectamente empaquetadas (figs. 26-30, 45C-F). Estas fibras se disponen ligeramente inclinadas desde su origen, debajo de la capa primaria, hacia la superficie interna de la concha (figs. 26, 29), donde forman un mosaico regular (figs. 27, 28, 33G, 43-50). En algunos géneros se encuentra una capa terciaria de prismas o columnas de calcita (fig. 29); en otros, exclusivamente fósiles, la capa secundaria es laminar y no fibrosa (Williams y Brunton, 1993). Los técidos y todos los terebratúlidos poseen una **concha endopuntuada**, en la que estas capas están atravesadas por huecos tubulares llamados **endopuntos** (figs. 27-30, 35, 38, 39O, 43-50, 64-69), mientras que prácticamente todos los rinconélidos son **impuntuados** (carecen de puntos). Cránidos, como *Novocrania*, poseen también concha puntuada (figs. 57, 58), pero sus puntos (**puntos en sentido estricto**) difieren de los endopuntos de los terebratúlidos por estar muy ramificados, especialmente en su región distal (Álvarez *et al.*, 2005b). Endopuntos y puntos en sentido estricto se encuentran ocupados por extensiones cilíndricas del epitelio exter-

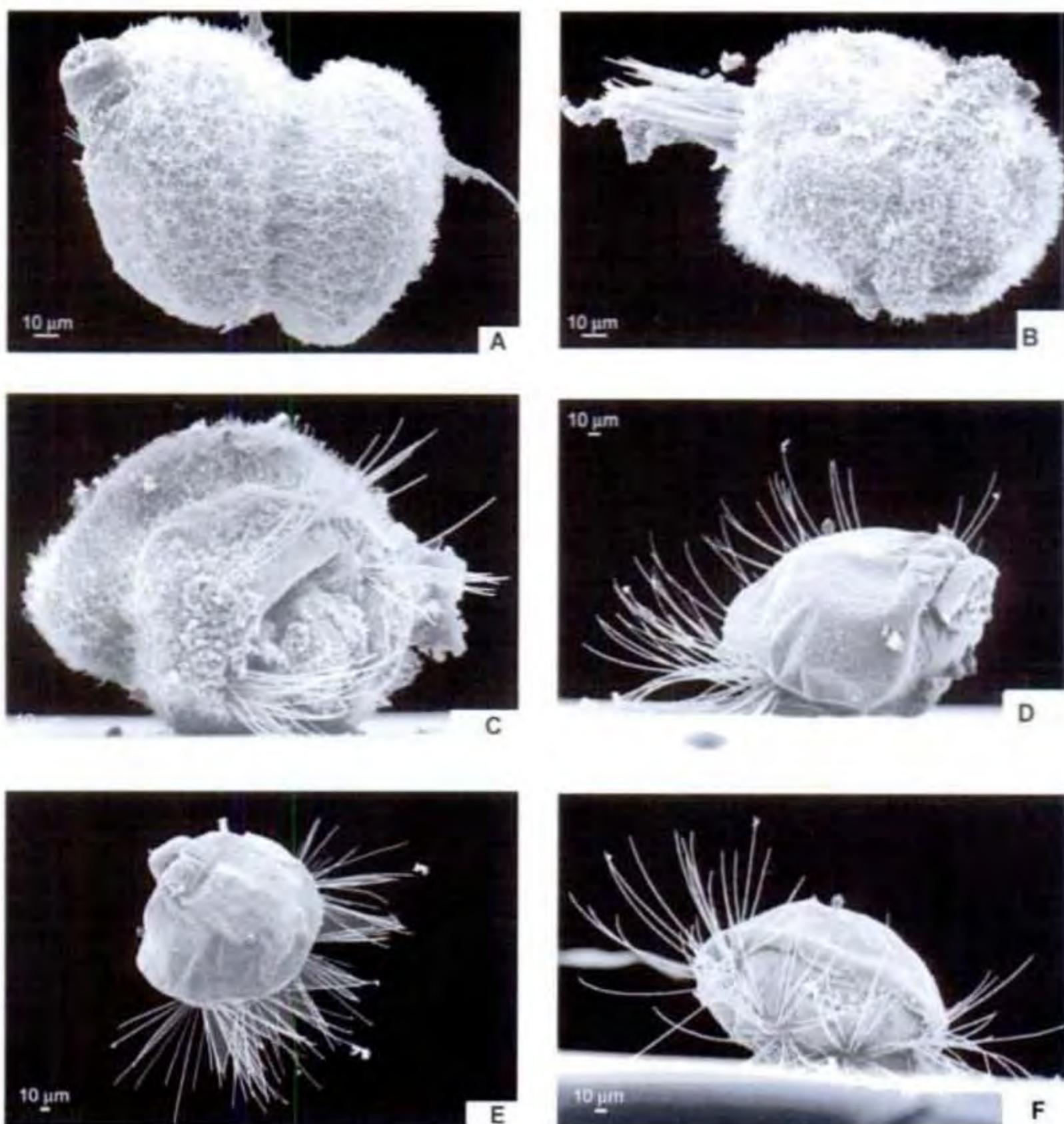


Fig. 22. Fotomicrografías de larvas (A-C) y juveniles (D-F,) de *Liothyrella uva* (adaptada de Peck et al., 2001).

Álvarez y Rong, 2002) producidas por diferencias estacionales en temperatura, nutrientes, tormentas, épocas de reproducción, acción de predadores, y otros. El perfil lateral, al menos en los *Rhynchonelliformea*, suele ser biconvexo; aunque los hay dorsibiconvexos o ventribiconvexos (dependiendo de qué valva presenta la mayor convexidad) o incluso concavoconvexos (valva dorsal cóncava y convexa la ventral, como en algunos terebratulinos). Una modificación frecuente en el perfil de la concha de algunos *Linguliformea* y

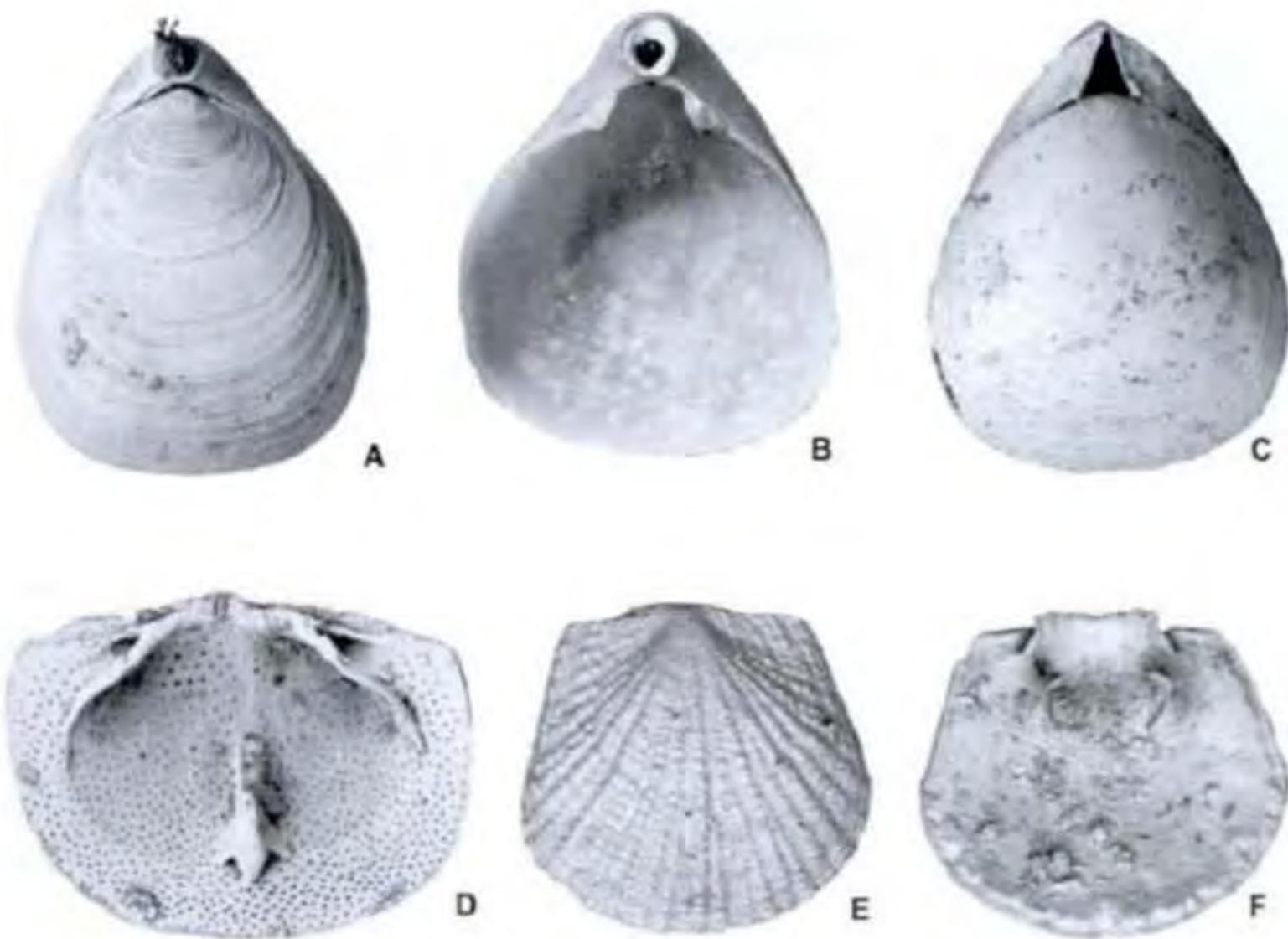


Fig. 23. Ejemplos de conchas astróficas (A-C) y estróficas (D-F). Vista dorsal (A) e interior

ventral (B) de *Stenosarina*; vista dorsal de *Cryptopora* (C); interior dorsal de *Argyrotheca* (D);

exterior (E) e interior (F) de una valva dorsal de *Eucalathis* (A, B, x1,5; C, E, F, x6,5; D, x40).

*Craniiformea* es el desarrollo de una valva cónica, tal como ocurre con la ventral de los acrotretidos y la dorsal de los discínidos (por ejemplo, *Novocrania*, *Pelagodiscus*). El contorno, que varía mucho, y el perfil lateral pueden verse modificados por deformaciones dispuestas radialmente. Las elevaciones mayores en la superficie de las valvas son llamadas **pliegues** y **surcos**, sus depresiones complementarias. Estos pliegues y surcos modifican la forma de la **comisura anterior, rectimarginada** en conchas lisas, y **surcada** (cuando a un surco medio en la valva dorsal se opone un pliegue en la ventral; como en *Megerlia*), **monoplegada** (cuando a un surco medio en la valva ventral se opone un pliegue en la dorsal; *Hemithiris*), **biplegada**, **cuadruplegada** (por ejemplo, *Dallina*), etc., en conchas con plegamientos (**alterno**, **opuesto** o **mixto**) más o menos complicados (fig. 31).

En la historia evolutiva del filo son frecuentes los ejemplos de evolución convergente entre Braquiópodos (véase Álvarez, 2003). Morfologías externas similares se desarrollaron independientemente en diferentes grupos de braquiópodos (por ejemplo, en rinconélidos y terebratulidos) que coexisten/

- EMIG, C.C. y GARCÍA-CARRASCOSA, M.A., 1991. Distribution of *Gryphus vitreus* (Born, 1778) (Brachiopoda) on transect P2 (Continental margin, French Mediterranean coast) investigated by submersible. *Scientia Marina*, 55: 385-388.
- EMIG, C.C. y GUTIÉRREZ-MARCO, J.C., 1997. Signification des niveaux à lingulidés à la limite supérieure du Grès Armoricaïn (Ordovicien, Arenig, Sud-Ouest de l'Europe). *Geobios*, 30: 481-495.
- ENDO, K., 2001. The phylogenetic position of brachiopods inferred from mitochondrial gene orders. En: *Brachiopods Past and Present*. Brunton, C.H.C., Cocks, L.R.M. y Long, S.L. (Eds.). Taylor and Francis, London. *Systematics Association Special Volume*, 63: 142-149.
- ENDO, K., CURRY, G.B., QUINN, R., COLLINS, M.J., MUYZER, G. y WESTBROEK, P., 1994. Re-interpretation of Terebratulide phylogeny based on immunological data. *Palaeontology*, 37: 349-373.
- ENDO, K., REYMENT, R.A. y CURRY, G.B., 1995. Taxonomic Relationships in *Terebratulina* (Brachiopoda) established by multivariate morphometrics. *Revista Española de Paleontología*, 10: 109-116.
- FALCONETTI, C., 1980. *Bionomie benthique des fonds situés à la limite du plateau continental du Banc du Magaud (Iles d'Hyères) et de la région de Calvi (Corse)*. Tesis Doctoral. Universidad de Niza. 287 pp.
- FERNÁNDEZ OVIES, C. y ÁLVAREZ, F., 1985. Recent brachiopod fauna from Asturias (NW Spain). *1<sup>er</sup> Congrès International sur les Brachiopodes. Résumés*, Université Bretagne Occidentale. Brest: 34.
- FISCHER, P. y OEHLERT, D.P., 1890. Brachiopodes provenant des Campagnes de «l'Hirondelle» en 1886, 1887, 1888 (Golfe de Gascogne, Açores, Terre-Neuve). *Bulletin de la Société zoologique de France*, 15: 118-121.
- FISCHER, P. y OEHLERT, D.P., 1891. Brachiopodes. En: *Expéditions scientifiques du «Travailleur» et du «Talisman» pendant les années 1880, 1881, 1882, 1883*, Vol. 2. Masson. Paris. 140 pp., 8 lám.
- FISCHER, P. y OEHLERT, D.P., 1892. Brachiopodes de l'Atlantique Nord. *Résultats des Campagnes Scientifiques accomplies sur son yacht par Alber Ier, Prince souverain de Monaco*, Fascículo 3: 30 pp., 2 lám.
- FOSTER, M.W., 1974. Recent Antarctic and Subantarctic brachiopods. *American Geophysical Union, Antarctic Research Series*, 22: 1-189.
- FOSTER, M.W., 1989. Brachiopods from the extreme South Pacific and adjacent waters. *Journal of Paleontology*, 63: 268-301.
- FREEMAN G., 2001. The developmental biology of brachiopods. *Paleontological Society Papers*, 7: 69-88.
- FREEMAN G., 2003. Regional specification during embryogenesis in Rhynchonelliform brachiopods. *Developmental Biology*, 261: 268-287.
- FREEMAN, G. y LUNDELIUS, J.W., 1999. Changes in the timing of mantle formation and larval life history traits in linguliform and craniiform brachiopods. *Lethaia*, 32: 197-217.
- FREEMAN, G. y LUNDELIUS, J.W., 2005a. The transition from planktotrophy to lecithotrophy in larvae of Lower Palaeozoic brachiopods. *5th International Brachiopod Congress, Abstracts*. Harper, D.A.T., Long, S.L. y McCorry, M. (Eds.). Copenhagen: 13-14.

- FREEMAN, G., y LUNDELIUS, J.W., 2005b. The transition from planktotrophy to lecithotrophy in larvae of Lower Palaeozoic Rhynchonelliform brachiopods. *Lethaia*, 38: 13-14.
- GAETANI, M. y SACCA, D., 1984. Brachiopodi batiali nel Plioceni e Pleistocenici di Sicilia e Calabria. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 90: 407-458.
- GAETANI, M. y SACCA, D., 1985. Brachiopodi neogenici e pleistocenici della provincia di Messina e della Calabria meridionale. *Geologica Romana*, 1983(22): 1-43.
- GASPARD, D., 1976. Caractères morphologiques et microstructuraux de *Terebratula dutempleana* d'Orb. (Brachiopodes de l'Albien de Hunstanton et du Greensand de Cambridge, Angleterre). *Annales de Paléontologie, Invertébrés*, 62: 123-130.
- GASPARD, D., 1979. Microstructure et formation de la coquille des Brachiopodes Articulés illustrées au Microscope Électronique à Balayage chez les Terebratulida. *Travaux du Laboratoire de Micropaléontologie, Paris*, 8: 245-271.
- GASPARD, D., 1986. Aspects figures de la biominéralisation unités de base de la sécrétion carbonatée chez des Terebratulida actuels. En: *Les Brachiopodes fossiles et actuels*. Racheboeuf P.R. y Emig, C.C. (Eds.). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, 4: 77-83.
- GASPARD, D., 2003. Recent brachiopods collected during the 'Seamount 1' cruise off Portugal and the Ibero-Moroccan Gulf (Northeastern Atlantic) in 1987. *Geobios*, 36: 285-304.
- GASULL, L., 1970. Braquiópodos de Baleares. *Boletín de la Sociedad de Historia Natural de Baleares*, 16: 95-102.
- GORJANSKY, V. IU. y POPOV, L.E., 1985. [La morfología, posición sistemática, y origen de los braquiópodos inarticulados con concha de carbonato]. *Palaeontological Zhurnal*, 3: 3-14 (en ruso).
- GORJANSKY, W. JU. y POPOV, L. YE., 1986. On the origin and systematic position of the calcareous-shelled inarticulate brachiopods. *Lethaia*, 19: 233-240.
- GRANT, R. E., 1972. The lophophore and feeding mechanism of the Productidina (Brachiopoda). *Journal of Paleontology*, 46: 213-248.
- GROBE, P. y LÜTER, C., 1999. Reproductive cycles and larval morphology of three Recent species of *Argyrotheca* (Terebratellacea: Brachiopoda) from Mediterranean submarine caves. *Marine Biology*, 134: 595-600.
- HARO, A. DE, 1963. Estructura y anatomía comparadas de las gónadas y pedúnculo de los Braquiópodos testicardinos. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada (Barcelona)*, 35: 97-117.
- HARPER, D.A.T., DONOVAN, S.K. y VELTKAMP, C.J., 1996. The micromorphic articulate brachiopod *Gwynia* from the Westen Approaches, U.K. *Journal of Paleontology*, 70: 331-333.
- HATAI, K. y ELLIOTT, G.F., 1965. Family Megathyrididae. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda*, vol. 2. Moore, R.C. (Eds.). Geological Society of America and University of Kansas Press. Lawrence: H830-H8832.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press. Urbana, Illinois. 263 pp.
- HIDALGO, J.G., 1867. Catalogue des Mollusques testacés marins des côtes d'Espagne et des îles Baleares. *Journal de Conchyliologie*. 3 sér., 7(15): 115-175.
- HIDALGO, J.G., 1870. *Moluscos marinos de España, Portugal y las Baleares*. Imprenta de Miguel Ginesta, Madrid. T. I.: 46 pp., I-CXII; T.II: 184 pp.

- HIDALGO, J.G., 1916. Datos para la fauna española (Moluscos y Braquiópodos). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Biológica*, 16: 235-246.
- HILLER, N., 1991. The southern African Recent brachiopod fauna. En: *Brachiopods Through Time*. McKinnon, D.I., Lee, D.E. y Campbell, J.D. (Eds.). Balkema, Rotterdam: 439-445.
- HILLER, N., 1993. A modern analogue for the Lower Ordovician *Obolus* conglomerate of Estonia. *Geological Magazine*, 130(2): 265-267.
- HIRAI, E. y FUKUSHI, T., 1960. The development of two species of lamp shells, *Terebratalia coreanica* and *Coptothyris grayi*. *Bulletin of the Asamushi Marine Biological Station*, 10: 7780.
- HOLMER, L.E. y POPOV, L.E., 1996. Early Paleozoic radiation and classification of organo-phosphatic brachiopods. En: *Brachiopods*. Copper, P. y Jin, J. (Eds.). Balkema, Rotterdam: 117-121.
- HOLMER, L.E. y POPOV, L.E., 2000. Lingulata. En: *Treatise on invertebrate paleontology. Part H. Brachiopoda (Revised)*, vol. 2: *Linguliformea, Craniiformea, and Rhyntonelliformea (part)*. Kaesler, R. (Ed.). Geological Society of America and University of Kansas Press. Boulder and Lawrence: 30-146.
- HOLMER, L.E., POPOV, L.E., BASSETT, M.G. y LAURIE, J., 1995. Phylogenetic analysis and ordinal classification of the Brachiopoda. *Palaeontology*, 38: 713-741.
- JACKSON, J.M., 1921. On the occurrence of Lusitanian brachiopods in the Persian Gulf. *Annals and Magazine of Natural History*, (9), 7: 40-49.
- JAECKS, G.S., 2001. Thecideide phylogeny, heterochrony, and the gradual acquisition of characters. En: *Brachiopods Past and Present*. Brunton, C.H.C., Cocks, L.R.M. y Long, S.L. (Eds.). Taylor and Francis, London. *Systematics Association Special Volume Series* 63: 240-247.
- JAECKS, G.S., 2005. Constraint in the evolution of development in the history of the Thecideide brachiopod clade. *5th International Brachiopod Congress, Abstracts*. Harper, D.A.T., Long, S.L. y McCorry, M. (Eds.). Copenhagen: 17-18.
- JAMES, M.A., ANSELL, A.D., COLLINS, M.J., CURRY, G.B., PECK, L.S. y RHODES, M.C., 1992. Biology of living brachiopods. *Advances in Marine Biology*, 28: 175-387.
- JAMES, M.A., ANSELL, A.D. y CURRY, G.B., 1991. Reproductive cycle of the brachiopod *Terebratulina retusa* on the west coast of Scotland. *Marine Biology*, 109: 441-451.
- JEFFREYS, J.G., 1866. Report on dredging among the Channel Isles. *Report - British Association for the Advancement of Science*, [1865], 35: 1-3.
- JEFFREYS, J.G., 1878. On the Mollusca procured during the «Lightning» and «Porcupine» expeditions, 1868-1870. Part 1. *Proceedings of the scientific meetings of the Zoological Society of London*, 393-416.
- JEFFREYS, J.G., 1880. The French Deep-Sea Exploration in the Bay of Biscay in the *Tra-vailleuse*. *Report - British Association for the Advancement of Science*, 50: 378-390.
- JOUBIN, L., 1907. Note sur les Brachiopodes recueillis au cours des dernières campagnes du Prince de Monaco. *Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco*, 103: 1-9.
- KAESLER, R.L. (Editor), 1997-2002. *Treatise on invertebrate paleontology. Part H. Brachiopoda (Revised)*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder and Lawrence. Vol. 1 (1997): i-xx + 1-539 pp.; Vol. 2 (2000a): i-xxx + 1-423; Vol. 3 (2000b): i-ii + 424-419; Vol. 4 (2002): i-xxxix + 921-1688.