

# Evolución de la concha de los Nautiloideos\* *Jorge Baeza y Carmen Rivera*

La evolución de los Nautiloideos se caracteriza por un gradual y progresivo cambio de las conchas rectas (*ortoconos*), las ligeramente curvadas (*cirtoconos*), las más curvadas (*giroconos*), y finalmente a los *nautiloconos*, en los que las vueltas están en contacto, llegando a ocultar la última vuelta a las anteriores.

La estructura más característica de la concha de los Nautiloideos es la presencia de tabiques transversales, cóncavos, travesados por el sifón, que puede ocupar posición central o marginal, dando en este último caso lugar a conchas endogástricas o exogástricas, según que este sifón esté situado en la región cóncava o convexa.

Con cierta frecuencia aparecen en el interior de las cámaras limitadas por tabiques, depósitos secundarios que engrosan la pared de la concha, destinadas a reforzar esta, y que dan lugar a formas entónicas de vida sedentaria; son los *depósitos intracamerales*.

Generalmente los Nautiloideos paleozoicos tenían vida epibentónica, y muchos que posiblemente eran planctónicos como ciertos *Oncocerátidos*.

Los Nautiloideos más primitivos conocidos son los *Plectronocerátidos*, de los que se derivan los *Ellesmerocerátidos* en el Cámbrico superior, que son breviconos, rectos o ligeramente curvados, endogástricos, con sifón ventral. En ellos se cree que la concha no debía tener función hidrostática, por su escaso volumen y el animal sería esencialmente bentónico.

En el Ordovícico inferior tiene lugar la amplia radiación de Cefalópodos, dando lugar los *Ellesmerocerátidos* a tres tendencias evolutivas distintas: *Endocerátidos*, *Urococerátidos* y *Barrandocerátidos*.

Al aumentar la concha de longitud y volumen, especialmente la parte tabicada ocupada por gas, aparecen también nuevas estructuras que tienden a equilibrar su función hidrostática, manteniendo la concha en posición horizontal: por su menor densidad, tiende a levantarse el ápice de la concha y una respuesta natural es la invaginación y el arrollamiento.

Un paso evolutivo importante consiste en la transformación en conchas endogástricas, ya que en estas últimas la parte tabicada queda en posición dorsal, con relación a la masa visceral del animal, favoreciendo la estabilidad en su posición biológica normal.

Una línea evolutiva va a dar lugar a conchas rectas, cada vez de mayor tamaño, englobadas con el nombre de *Ortoocerátidos*. Estos cefalópodos vivían con sus conchas dispuestas horizontalmente, lo cual sería imposible si el fragmocono estuviera lleno de gas, porque la concha tendería a ocupar una posición vertical, con el ápice hacia arriba y el peristoma hacia abajo.

Los *Endocerátidos* ordovícicos alcanzan longitudes de más de 3 m., con sólo 35 cm. de esta longitud ocupada por la cámara de habitación. En otras estirpes se desarrollan conchas de 1 a 3 m., en el Silúrico-Devónico, y es increíble que el fragmocono de estos animales no tuviese alguna función definida.

La solución hidrostática a este problema, ha sido la aparición de depósitos calcáreos en el interior de las cámaras, quedando las conchas materialmente "lastradas".

Los depósitos calcáreos del fragmocono se han acumulado en la parte apical, en la que el desarrollo de estos depósitos se ajusta al crecimiento de la concha, desplazando su centro de gravedad hacia el centro. De esta forma el animal ha podido vivir con la concha horizontal y al mismo tiempo el efecto del gas ha sido aligerarla, para permitir los movimientos del animal.

El modo de vida varía entre los distintos Cefalópodos ortoconos; unos cuantos invadieron el plácton, la mayoría de las formas eran bentónicas vágiles y unas cuantas formas, con excesivos y pesados depósitos intracamerales, se hicieron predominantemente sedentarias. Estas estructuras fueron estudiadas ampliamente por *Teichert* (1933), que demostró las relaciones hidrostáticas y *Flower* (1939) demostró su concentración apical y ventral, que ha sido bien expresada en diagramas por *Fischer* (1952).

\* Resumen de la ponencia preparada para un Coloquio, elaborada a base del estudio alizado por R. H. FLOWER, «Saltations in Nautiloid Coiling», publicado en *Evolution*, 55.

## Cefalópodos arcaicos.

Los más antiguos Cefalópodos verdaderos que se conocen son del Cámbrico superior de la familia *Plectronoceratidae*. Tienen conchas finas y delgadas, cirtoconos endogástricos y ortoconos caracterizados, por lo menos en los estados jóvenes, por cortos golletes septales y con bulbos sifonales inflados (Flower, 1954). Estos dan lugar a los *Ellesmerocerátidos*; las conchas son más grandes y más variadas de formas, pero las variaciones están dentro de los límites de cirtoconos endogástricos y ortoconos. Las conchas pueden ser tubulares o ensanchadas, con las aberturas amplias o muy comprimidas.

La diversificación de las conchas en los *Ellesmerocerátidos* es una indicación de que los miembros de esa familia se adaptaron a diferentes modos de vida, se encuentran sin embargo en aguas poco profundas, generalmente en asociaciones con algas recifales y viven predominantemente en el fondo, aunque muchos son capaces de nadar.

No hay evidencia directa de gas en las cámaras de los *Ellesmerocerátidos*; que el gas esté presente es una hipótesis, mantenida por su relativa simplicidad. Este grupo ha dado lugar a *Endocerátidos*, *Actinocerátidos*, *Michelinocerátidos* y *Baslerocerátidos*, y en todos ellos hay razón para creer que hay gas: el gas se desarrolló independientemente en las cámaras de los Nautiloideos por lo menos 4 veces y posiblemente más.

Los *Plectronocerátidos* y los *Ellesmerocerátidos* poseen septos muy próximos, que dan lugar a un pequeño espacio de las cámaras, que debe ser aún más reducido por la presencia de un manto cameral (Flower, 1954). Es dudoso si el efecto flotador del gas en estas cámaras extremadamente bajas, sería suficiente para reducir el peso total de la concha, de modo que pudiese flotar; quizás el animal se arrastrase o que ocasionalmente nadase, pero no lo suficiente para que las conchas flotasen.

La flotación de los fragmoconos no se logra probablemente por la aparición de gas en las cámaras; más bien es el resultado del aumento en longitud del fragmocono y del aumento en profundidad de las cámaras con un aumento del espacio ocupado por el gas. Este es el período de la evolución de los Nautiloideos, en el que los ápices de las conchas tienden a

curvarse hacia arriba. Para conchas reproductoras, con fragmoconos cortos, esto no era inconveniente, pero cuando las conchas se hicieron más largas, sin una modificación de tales conchas no habrían sobrevivido mucho tiempo.

## Ortoconos.

Tres grandes estirpes de Nautiloideos desarrollan conchas largas en posición horizontal, procedentes de los primitivos *Ellesmerocerátidos*. Cada una de estas estirpes aumenta de peso bajo el ápice de la concha por diferentes procedimientos.

La primera estirpe es el orden *Endocerátidos* con sifón tubular y ventral, ancho, ocupado en parte por el endocono formado por los golletes sifonales muy largos que se prolongan hacia atrás encajando unos en otros y formando un auténtico tubo sifonal que bloquea la función hidrostática del sifón y de las cámaras de gas. El género *Endoceras* es un longicono que llega a tener más de un metro de largo, con sifón ancho y ventral cuyo diámetro puede alcanzar la mitad del diámetro total de la concha.

El segundo gran grupo de Cefalópodos ortoconos es el de los *Actinocerátidos*, de sifón voluminoso, que presenta expansiones en cada cámara de gas, de aspecto arrosariado y depósitos calcáreos, no solamente en el gran sifón, sino en las cámaras. Teichert (1933) ha demostrado que el peso de los depósitos camerales es más significativo que el de los depósitos sifonales. Los *Actinocerátidos* evolucionan en diferentes direcciones: por una parte hay tendencia al gigantismo, llegando a alcanzar 3 m. de largo en algunas formas del Carbonífero; por otra parte, la aparición de los depósitos intracamerales e intrasifonales lastran las conchas de estos Cefalópodos, haciéndolos sedentarios.

El tercer grupo lo forman los *Michelinocerátidos*. En ellos el sifón es primitivamente fino, presentando la concha sólo depósitos camerales. Tienen conchas lisas u ornamentadas, de sección circular, con tabiques en forma de vidrio de reloj. Se establecen en ellos dos direcciones distintas de evolución: en la primera persiste la disposición ortocoanada del sifón y evolucionan con una ornamentación cada vez más acusada de la concha. En la segunda (*Pseudortocerátidos*), el sifón adopta disposición arrosariada, con expansiones de las cámaras de gas y gollete sifonales cirtocoanados.



Los *Ascocerátidos* derivan de los *Miche-linocerátidos* y se caracterizan por la forma de saco de sus conchas, que en estado adulto quedan reducidas a la cámara de habitación, y las cámaras de gas se prolongan en la parte dorsal de esta cámara, facilitando la flotación, y dando lugar a una concha de forma única entre los Cefalópodos.

#### *Iniciación del arrollamiento.*

Los *Ellesmerocerátidos* se extinguen al final del Cámbrico y aparecen dos nuevos órdenes, los *Endocerátidos* y los *Basslerocerátidos*. Los *Basslerocerátidos* constituyen los cirtoconos exogástricos más antiguos conocidos; son más grandes que los *Ellesmerocerátidos* y tienen fragmocono más largo, pero los septos están aún relativamente muy próximos. Estas conchas desarrollan curvatura exogástrica, como una respuesta al aumento de la flotación del fragmocono; las conchas debían mantenerse en vida con la abertura oblicuamente hacia abajo. No mucho después de la aparición de los *Basslerocerátidos* aparecen las primeras conchas giroconos, que constituyen varias especies del género *Aphetoceras*, que proliferan en el Ordovícico inferior. Las conchas de *Bassleroceras* describen menos de media vuelta, mientras que el girocono *Aphetoceras* describe por lo menos vuelta y media.

La razón de esta evolución es que mientras que el cirtocono *Bassleroceras* vivía con la abertura directamente oblicua hacia abajo, el *Aphetoceras* la tenía horizontal, por lo que la concha lograría equilibrarse solamente teniendo la cámara de habitación debajo del fragmocono flotante, que está ahora arrollado sobre ella.

Hay todas las transiciones desde las especies arrolladas de *Aphetoceras* a otras en que las vueltas que están en contacto son más numerosas, como en *Pyncoceras*, en el que las vueltas están en contacto y en los *Tarphycerátidos* en los que el dorso de las vueltas exteriores llega a ser cóncavo y abraza a las vueltas interiores.

Entre estos géneros ocurre un fenómeno que fue explicado antiguamente como una condición ancestral, una tendencia en la que la concha, partiendo de un enrollamiento cerrado de las primeras vueltas, llega a ser algunas veces casi recta. Más bien que un retorno al pasado, este fenómeno se explica como una respuesta

natural mecánica al desarrollo de una cámara de habitación larga y tubular, con la consecuente alteración del centro de gravedad, que obliga al desarrollo de la última vuelta para que su abertura siga en posición horizontal, permitiendo al animal mantener contacto con el sustrato, lo cual repercute en una forma de vida más ventajosa para la locomoción y la alimentación del animal.

#### *Oncocerátidos*

De los *Basslerocerátidos*, ortoconos exogástricos, finos, con sifón ventral provisto de gruesos y complejos anillos de conexión, se desarrollaron los *Gracilocerátidos*, que se diferencian solamente en que sus anillos eran delgados en vez de gruesos.

Coincidiendo con la aparición de los *Gracilocerátidos* surgen los primeros *Oncocerátidos*: difieren sólo en que los segmentos del sifón del interior de las cámaras, aparecen considerablemente expandidos, aunque en los estados primitivos de crecimiento son de forma tubular. Los *Oncocerátidos* llegan a ser abundantes en el Ordovícico, aunque permanecen dentro de los límites de los ortoconos exogástricos, unos completamente rectos y otros con las aberturas contraídas.

Mediado el Ordovícico tuvo lugar una amplia radiación apareciendo breviconos y cirtoconos endogástricos, que son los más característicos. Simultáneamente se inicia otra tendencia evolutiva que origina giroconos, serpenticonos y hasta nautiloconos en los más evolucionados.

La abertura de la concha suele estar muy reducida por la presencia de dos apófisis laterales que sólo dejan una ranura ramificada en forma de T, por lo cual probablemente eran de alimentación micrófaga.

#### *Rutocerátidos y Centrocerátidos*

Los *Rutocerátidos* y *Centrocerátidos* son formas derivadas de los *Oncocerátidos* que llegan a dar nautiloconos en el Paleozoico superior.

Los *Rutocerátidos* tienen ornamentación transversal muy acusada con nódulos, tubérculos, espinas, etc. Los *Centrocerátidos*, cuyas conchas son ofioconos o nautiloconos, tienen ornamentación espiral. Las suturas son simples y el sifón ventral.

(pasa a la pág. 8.)