

Horacio H. Camacho
Claudia J. del Río

INTRODUCCIÓN

Los gastrópodos constituyen una clase muy variada y numerosa de moluscos, calculándose que representan alrededor del 80% de estos últimos. El número estimado de especies vivientes oscila, según los autores, entre 40000 y más de 100000, mientras que los fósiles se hallarían en unos 15000.

Su notable plasticidad morfológica y variabilidad funcional, al permitir su adaptación a formas de vida de diferente complejidad en el transcurso de su evolución, contribuyó a que se convirtieran en los moluscos más exitosos. Por lo general, las partes blandas del organismo están contenidas en una estructura inorgánica o **conchilla**, compuesta por una sola pieza, de forma y dimensiones muy variables, fosilizable y que, en los gastrópodos vivientes, suele tener brillantes coloridos. El tamaño de la conchilla puede variar entre pocos milímetros hasta 0,50 m de largo, como en el caso de *Adelomelon beckii*, especie muy común en el litoral marino argentino, o del gastrópodo austriaco *Syrinx aruanus*, que alcanza 0,60 m de lon-

gitud. Entre los fósiles, en el Tethys habitó el género *Campanile*, con conchillas que llegaron a superar 1 m de largo, mientras que otros gastrópodos planoespirales habrían tenido conchillas con un diámetro de 2,50 m.

Los gastrópodos se encuentran tanto en ambientes acuáticos como en los terrestres. En los ambientes marinos son más abundantes y diversificados, distribuyéndose desde las grandes profundidades hasta las zonas costeras intermareales donde, durante las bajas mareas, suelen quedar expuestos a la evaporación de sus fluidos interiores.

En los ambientes acuáticos no marinos, los gastrópodos viven desde el nivel del mar hasta más de 5000 m de altura, como ocurre con algunos Chiliniidae sudamericanos, que habitan a 4000 m.s.n.m., adheridos a las rocas y plantas acuáticas. Por lo general, prefieren aguas límpidas, transparentes y con abundante contenido de calcio, aunque también frecuentan los lugares pantanosos y los ambientes salobres, como los existentes en la desembocadura de los ríos al mar. Las formas terrestres son más frecuentes en los lugares húmedos,

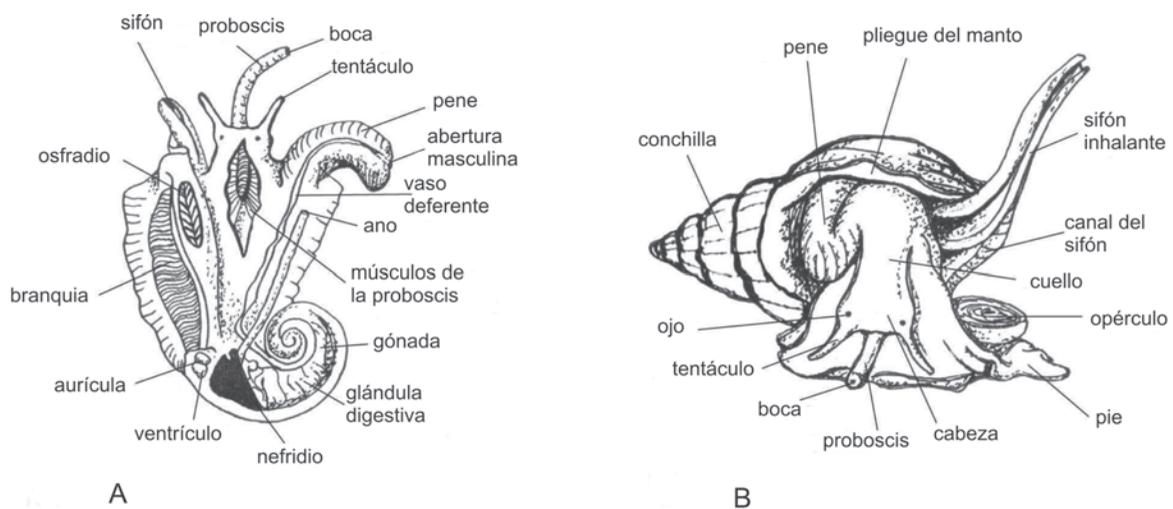


Figura 12.1. Anatomía generalizada de un gastrópodo. A. vista dorsal de la masa visceral, habiendo sido removida la conchilla y bisectado y replegado el manto; B. vista anterior con la masa céfalo-pedal extraída (basado en diversos autores).

disminuyendo su presencia con el incremento de la aridez.

La mayoría de las especies son bentónicas y móviles sobre sustratos blandos o duros, si bien algunas permanecen fijas a una superficie la mayor parte de su vida. Otras son nadadoras activas y unas pocas pueden flotar en la masa de agua o vivir sobre una superficie de flotación, como las que proporcionan ciertas algas.

Sus hábitos alimenticios son asimismo muy diversos, existiendo formas herbívoras, carnívoras, carroñeras, detritívoras, filtradoras y parásitas.

La inmensa mayoría de los gastrópodos posee una conchilla carbonática externa, por lo general, enroscada helicoidalmente. Algunos carecen de conchilla, en otros ésta se encuentra reducida a una pequeña placa interna, mientras que ciertas formas, durante la locomoción, la engloban en el manto.

Poseen una cabeza y un pie diferenciados que, en conjunto, constituyen la **masa céfalo-pedal**; el resto de los órganos (sistemas digestivo, circulatorio, respiratorio, excretor y reproductor) componen la **masa visceral** (Figura 12. 1). Ambas regiones se hallan unidas por una parte delgada o **cuello**. Además, existe un **manto** que, en el ápice de la conchilla se adhiere fuertemente a la masa visceral y recibe el nombre de **integumento**, pero hacia la abertura se separa de aquélla, formando la **cavidad del manto** que aloja a las estructuras relacionadas con la respiración, los órganos sensoriales (osfradio y bursículas), las aberturas del aparato excretor y parte del aparato reproductor. Mientras la masa visceral y la cavidad del manto permanecen en el interior de la conchilla, la masa céfalo-pedal puede ser extruída y retraída en la misma a través de su abertura.

VALOR ECONÓMICO

El valor económico de los gastrópodos, especialmente los marinos, radica en la comercialización de ciertas especies como alimento y en el interés de los coleccionistas de todo el mundo. A su vez, integran la dieta de otros organismos, entre los que se hallan aves, peces, crustáceos e incluso gastrópodos.

Desde hace siglos también son parte de la alimentación humana, como lo muestran los comederos indígenas o **concheros** distribuidos a lo largo del litoral oceánico atlántico y pacífico de América del Sur, donde abundan las conchillas de los caracoles comidos por los primitivos habitantes de la región. Gordillo (1995) registra, para la región austral sudamericana,

la presencia en dichos concheros de las especies comestibles: *Fissurella oriens*, *Patinigera magellanica* y *P. deaurata*, aún consumidas en el sur chileno junto con *Acanthina imbricata*, *Odontocymbiola magellanica* y *Adelomelon ancilla*. A esta lista se pueden agregar *Strombus gigas*, *Concholepis peruvianum* y *Pomacea maculata*, comunes en los mercados de Venezuela, Chile y Perú, respectivamente (Castellanos, 1994).

Los gastrópodos terrestres argentinos incluyen a pocas especies de helícidos comestibles, introducidos alrededor del año 1850 desde Europa, donde ya los antiguos romanos los consideraban un manjar especial. La mayoría vive en lugares húmedos, jardines, campos con vegetación y huertos, debajo de las piedras o sobre las plantas, pudiendo constituirse en verdaderas plagas debido a su predilección por los vegetales frescos y las frutas.

Las especies que se hallan en Argentina, de mayor valor comercial, son *Otala lactea* (= *Helix lactea*), oriunda de Túnez y muy abundante en las zonas costeras atlánticas bonaerenses, *Cryptomphalus aspersa* (= *Helix aspersa*), nativa de España y Francia, y *Achatina fulica*, de origen africano, que habita en las provincias de Corrientes y Misiones.

La esbeltez motivada por el colorido y desarrollo de curiosas formas de conchilla ha sido reconocida desde antiguo, y los indígenas frecuentemente las usaron como instrumentos musicales, a veces religiosos u ornamentales. *Marginella violacea* fue empleada por los aborígenes fueguinos en la confección de gargantillas. En el mercado mundial, algunas conchillas alcanzan precios muy elevados, y existen exposiciones privadas de conchillas, que provocan en el público verdadera admiración por el material, procedente de distintas partes del mundo, allí expuesto.

DEFINICIÓN DE LA CLASE GASTROPODA

Los caracteres que definen a esta clase (sinapomorfías) son: la torsión, presencia de un opérculo y desarrollo de una conchilla larval (protoconcha) tubular enroscada.

TORSIÓN

La torsión consiste en un giro de 180° del conjunto masa visceral y conchilla con respecto al eje longitudinal de la masa céfalo-pedal (Figura 12. 2). Este enroscamiento se produce en el

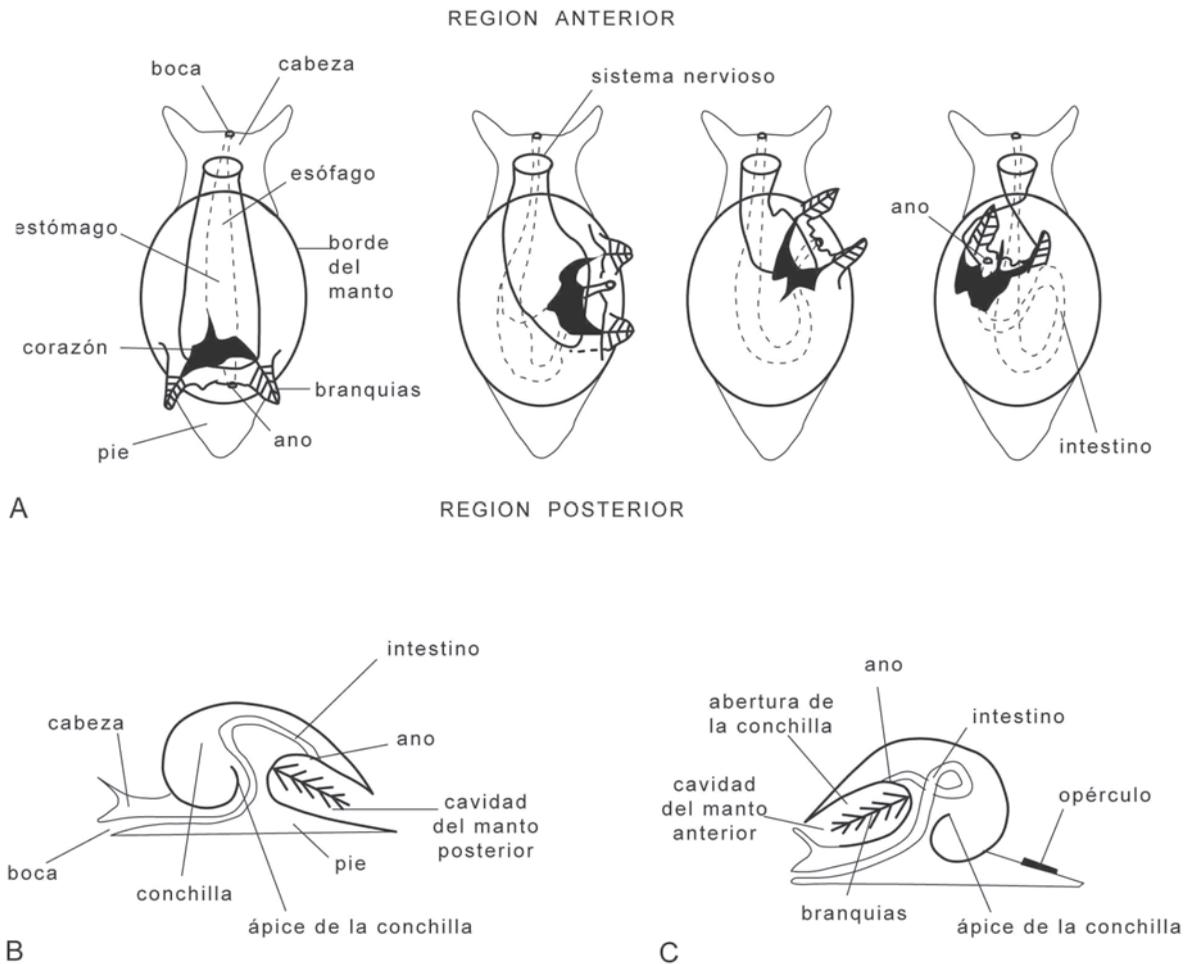


Figura 12.2. A. esquema idealizado del fenómeno de torsión de las vísceras en vista dorsal; B. vista lateral de un molusco ancestral hipotético con la cavidad del manto en posición posterior (condición exogástrica); C. vista lateral de un gastrópodo primitivo torsionado, con la cavidad del manto ubicada en la región anterior del organismo y con el intestino retorcido (condición endogástrica) (A. de Castellanos, 1994; B, C. de Kay, Wells y Ponder, 1998).

sentido opuesto al horario y permite que el ápice de la conchilla se ubique en la parte posterior del organismo (posición endogástrica). Así, la abertura de la conchilla queda en situación anterior y, cuando la masa céfalo-pedal se retrae dentro de la conchilla, primero se introduce la cabeza y luego el pie. La torsión tiene lugar en la larva veliger y ocurre en dos fases que pueden durar pocas horas o prolongarse por algunos días; como resultado final de la misma, la cavidad del manto y las branquias pasan a ocupar una posición anterior, por lo que estos gastrópodos se consideran **proso-branquios**. Estudios recientes muestran que durante la primera fase, las vísceras rotan debido a un crecimiento diferencial celular, mientras que en la segunda fase este movimiento obedece al crecimiento diferencial del cuerpo y frecuentemente, ocurre luego que la larva comienza su vida bentónica. Algunos autores

sostienen que en ciertos gastrópodos pulmonados y en los **opistobranquios**, la segunda fase habría sido seguida por un proceso posterior de detorsión o desenroscamiento parcial, motivando el desplazamiento del manto y la cavidad del manto hacia la parte posterior del organismo, y la adquisición de una simetría bilateral secundaria. No obstante, otros consideran que las larvas de los opistobranquios en realidad no fueron detorsionadas sino solo torsionadas 90° (en vez de 180°).

En respuesta a la torsión, la organización interna de los gastrópodos experimenta diversas modificaciones, siendo la pérdida de la simetría bilateral del cuerpo el cambio más importante. Visto dorsalmente el organismo y con la cabeza ubicada hacia arriba, la cavidad del manto se ubica en la parte anterior y a la izquierda del organismo, en vez de su típica posición posterior, como en los demás moluscos;

la masa visceral se sitúa en el lado derecho, los órganos adoptan una posición asimétrica; el ano y la abertura de los riñones descargan sobre la cabeza del animal; el sistema nervioso se enrolla en forma de número ocho; el esófago se retuerce longitudinalmente de manera tal que el canal alimenticio dorsal adopta una posición ventral, y el intestino también se retuerce sobre sí mismo curvándose en su parte posterior.

Durante los últimos 50 años se han ofrecido diferentes hipótesis para explicar el proceso que debió dar origen a la torsión, la relación de la misma con el enrollamiento de las conchillas y las ventajas que pudo proporcionar a los gastrópodos, pero aún no existe acuerdo sobre estos temas. Una de las primeras ideas, aceptada por la mayoría de los malacólogos, establece que la torsión fue el resultado de una mutación larval que produjo la retracción diferencial de un par de músculos retractores pedales. Una ventaja sería que las vísceras torsionadas ocuparían un lugar menor dentro de la conchilla y la cavidad del manto, ahora desplazada hacia adelante, cobijaría con mayor comodidad a la masa céfalo-pedal; a su vez, la cabeza supuestamente más vulnerable que el pie, podría introducirse antes que éste en la conchilla. Sin embargo, se conocen muchas excepciones a las mencionadas situaciones.

Otra hipótesis postula que la torsión habría sido necesaria al organismo para mantener el equilibrio hidrodinámico durante su traslado. La aparición de la torsión y la existencia de conchillas helicoidales (asimétricas) fueron procesos filogenéticamente relacionados. No obstante, algunos especialistas sostienen que ambos caracteres no se hallan vinculados y que la conchilla helicoidal constituye un carácter convergente que desarrolló independientemente en más de un linaje evolutivo. Además, se conocen gastrópodos con torsión y conchilla simétrica.

Actualmente se piensa que la primera fase de la torsión es la única ventajosa a la larva, al hacer posible la protección de ésta mediante el opérculo, además de facilitar el equilibrio de la larva en la columna de agua. Para que el opérculo cumpla con la función protectora de la larva, su única posición posible se halla en la parte póstero-dorsal del pie, de manera tal que al retraerse éste, cierre la abertura. Solo mediante la torsión, se puede realizar la retracción del pie en último lugar, permitiendo que el opérculo selle la abertura. La segunda fase, en realidad consiste en una adaptación para la vida adulta.

Ciertas ventajas están fuera de discusión, entre ellas el cambio en el diseño circulatorio, ya que la torsión produjo modificaciones orgáni-

cas ventajosas, ausentes en el resto de los moluscos, como el posicionamiento de las branquias y el osfradio en la parte anterior, sobre la misma entrada a la cavidad del manto. Ahora el agua penetra en esta última por delante, posibilitando que el ambiente exterior sea testeado antes que el organismo se desplace por un lugar. Además, en dicha posición, la oclusión de las branquias por los sedimentos es muy eficazmente evitada, si bien esto último sería discutible.

La torsión también trajo aparejadas desventajas, como la ubicación del ano y los deshechos por encima de la cabeza del animal, aunque esta situación se trató de resolver mediante la defecación de *pellets* y, en el caso de los gastrópodos más evolucionados, con el traslado del ano a una posición posterior. Los grupos primitivos solucionaron el problema modificando la circulación de la corriente exhalante mediante la creación de aberturas o hendiduras en la parte media del manto y la conchilla.

OPÉRCULO

El opérculo es una estructura planoespiral, por lo general de composición córnea, a veces calcificada, segregada por una glándula o un

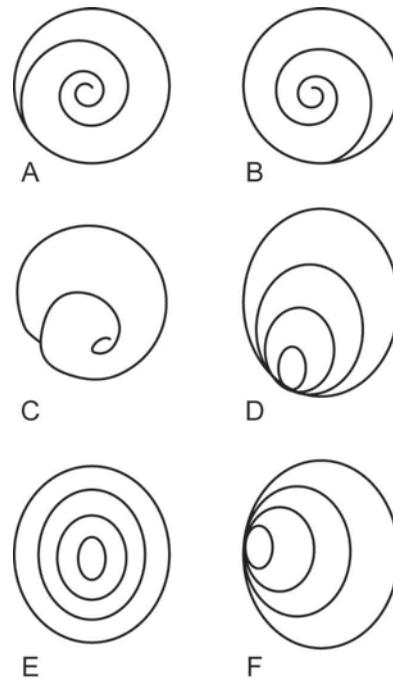


Figura 12.3. Tipos de opérculos. A. multiespiral con núcleo central; enrollamiento levógiro; B. multiespiral con núcleo central y enrollamiento dextrógiro; C. pauciespiral levógiro, con núcleo excéntrico; D. concéntrico con núcleo terminal; E. concéntrico con núcleo central; F. concéntrico con núcleo lateral (de Fretter, Graham, Ponder y Lindberg, 1998, ligeramente modificado).

órgano especial del pie (Figura 12. 3). Situado en la parte póstero-dorsal de éste último, una vez que la masa céfalo-pedal es retraída dentro de la conchilla, cierra a la abertura de la misma. Se forma durante el estadio larval veliger temprano, antes o durante la torsión y se halla presente en este estadio en todos los gastrópodos, si bien muchos lo pierden durante la metamorfosis, como ocurre en los Patellogastropoda y las formas sin conchillas. Por este motivo, algunos autores opinan que el opérculo es una estructura de fundamental importancia en el desarrollo de la larva planctónica y que su presencia constituye una de las consecuencias de la torsión.

En los opérculos **multiespirales**, las líneas espirales de crecimiento se encuentran poco espaciadas, mientras que en los **pauciespirales** están más distanciadas entre sí. Pueden tener un núcleo central o ser excéntricos. Si la dirección del enroscamiento de las líneas del opérculo es en sentido horario, el opérculo es **dextrógiro**; en caso contrario, **levógiro**. También existen opérculos con líneas concéntricas y núcleos centrales o terminales.

PROTOCONCHA

Los rasgos e importancia de la conchilla larval, también conocida como **protoconcha** o **conchilla embrionaria**, se explicarán en la sección referida a las características de la conchilla y su formación.

ANATOMÍA

MASA CÉFALO-PEDAL

El **pie** está formado por una masa muscular aplanada de base ciliada y presenta numerosas **glándulas pedales** secretoras de una sustancia mucosa que ayuda al organismo a deslizarse con mayor facilidad sobre el sustrato. En su extremo póstero-dorsal se encuentra el opérculo.

El pie, mediante modificaciones, puede realizar movimientos de reptación, natación, excavación o perforación. La reptación se efectúa por emisión de ondas producidas por finas contracciones musculares que se propagan en la dirección del eje del cuerpo. El sentido de dichas ondas puede acompañar al del desplazamiento del organismo hacia delante (directas), o ser contrario al mismo (retrógradas). Si las ondas afectan todo el ancho del pie, se denominan **monotáxicas**; si lo hacen alternadamente en ambas mitades longitudinales del pie, se dicen **ditáxicas**. Muchos gastrópodos de pequeño tamaño se desplazan sobre el sustrato por locomoción ciliar, la que resulta mucho más rápida que la reptación (por ejemplo, en Tritonidea es de 1,9 mm/s), pero no pueden moverse hacia atrás. Los grupos cavadores poseen una extensión anterior del pie, denominada **propodio** (Figura 12. 4 A), que funciona como un arado, y un pliegue dorsal que se

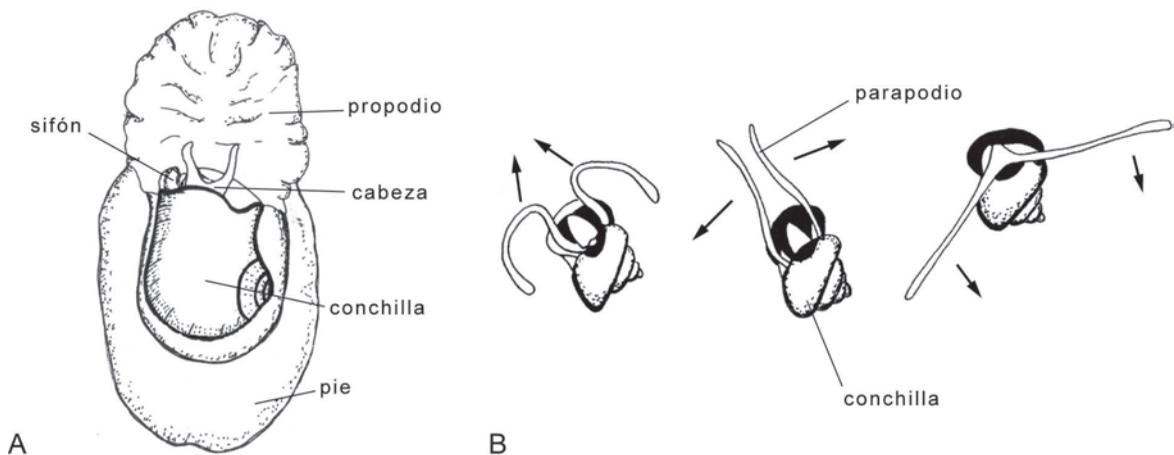


Figura 12. 4. Modificaciones del pie. A. vista dorsal de un gastrópodo con desarrollo del propodio; B. natación de un gastrópodo con los parapodios. Las flechas indican la dirección del movimiento (A. de Hyman, 1967; B. de Wilbur y Yonge, 1964).

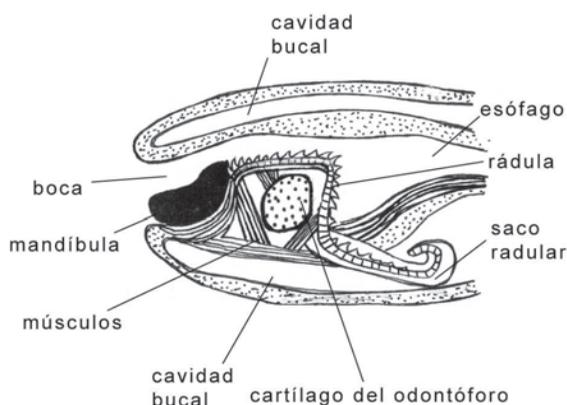


Figura 12. 5. Secciones longitudinal y vertical del aparato bucal de un gasterópodo (de Cox, 1960).

extiende sobre la cabeza, a modo de escudo protector. En los gasterópodos nadadores el pie es aplanado, con aletas de grandes dimensiones que se proyectan ventralmente y cubren dorsalmente al cuerpo o bien, pueden existir proyecciones laterales **-parapodios-** que funcionan a modo de remos (Figura 12. 4 B). Estas modificaciones del pie están generalmente acompañadas por una marcada reducción del tamaño y/o peso de la conchilla, y por la compresión lateral y elongación del cuerpo.

La región cefálica es portadora del **aparato bucal**, un par de ojos y dos tentáculos cefálicos (Figura 12. 1). El aparato bucal está integrado por un par de glándulas salivales, el saco rádular con la **rádula** y el **odontóforo**, y por un conjunto complejo de músculos que accionan a los dos últimos (Figura 12. 5). El saco radular resulta de la evaginación de la pared posterior de la cavidad bucal y, desde su piso se eleva el odontóforo, sobre cuya zona media dorsal se apoya la rádula. El odontóforo es una estructura lingüiforme constituida por uno a cinco pares de cartílagos, teniendo este número importancia filogenética. Por ejemplo, los Vetigastropoda inferiores tiene tres pares y los superiores, dos pares, mientras que los cocculínidos y cenogasterópodos solo poseen un par de cartílagos. Las **glándulas salivales**, situadas en la pared anterior de la cavidad bucal, secretan una mucosidad que lubrica la rádula, a la vez que aglutina las partículas alimenticias, formando un filamento mucoso con alimento que es trasladado al esófago. Las glándulas de los gasterópodos carnívoros suelen producir toxinas para anestesiarse a sus presas.

La **rádula** es un órgano de alimentación que obtiene y colecta al alimento mediante el raspado, ramoneado, perforación, corte, machacado o desgarrar de las partículas a ingerir, re-

colectando e incorporando el alimento obtenido a la cavidad bucal. Presenta una forma acintada flexible y está cubierta por numerosas hileras transversales y longitudinales de dientes quitinosos. Mediante la acción de los músculos protractores y retractores bucales, el odontóforo y la rádula son extraídos e introducidos en la cavidad bucal, al mismo tiempo que la rádula se desliza sobre el odontóforo. Una vez fuera y habiendo alcanzado el extremo del odontóforo, la rádula se flexiona hacia abajo para extenderse sobre la superficie ventral del mismo.

La disposición y el número de dientes son características importantes en la sistemática de los gasterópodos vivos, no así en los fósiles dado que la naturaleza orgánica de los mismos impide su fosilización.

Cada hilera dentaria en sentido transversal presenta un diente central **-raquídeo-** flanqueado por dientes **laterales** y, fuera de éstos, por dientes **marginales** (Figura 12. 6 A). La rádula **docoglosa** (Figura 12. 6 B), único tipo conocido entre los Patellogastropoda, resulta ser la más exitosa para la actividad cavadora. Posee solo dos o tres dientes laterales muy robustos en cada hilera, fijos a la base de la rádula. La rádula **ripidoglosa** (Figura 12. 6 C), típica de los Vetigastropoda, Neritoidea, heterobranquios valvatoideos y cocculiniformes posee uno o dos dientes raquídeos y un gran número de dientes laterales y marginales. Exitosas en juntar alimento, resultan poco apropiadas para la función excavadora debido a la amplia superficie del sustrato que abarcan sus dientes. Muchos cenogasterópodos poseen rádula **taenioglosa** (Figura 12. 6 D), con siete dientes por hilera con dentículos y cúspides. La rádula **ptenoglosa** (ctenoglosa, Figura 12. 6 E), característica de los Epitoniidae y Janthiniidae, carece de diente raquídeo pero suele tener muchos dientes laterales con forma de garra. En la rádula **raquiglosa** (Figura 12. 6 F), común en los murícidos carnívoros, hay un diente lateral a cada lado del raquídeo (solo tres dientes en cada hilera), utilizados para perforar la conchilla de sus presas. La **toxoglosa** (Figura 12. 6 G) tiene un diente marginal de cada lado, carece de diente raquídeo y a veces, los laterales están ausentes o solo hay uno de cada lado. Los dientes son cónicos, alargados, huecos y rellenos con veneno. En general, las rádulas de los organismos carnívoros tienen menos dientes de mayor tamaño que las de los herbívoros, si bien la de los opistobranquios sacoglosos herbívoros posee un solo diente por hilera.

Las rádulas de muchos opistobranquios y pulmonados primitivos son muy anchas y po-

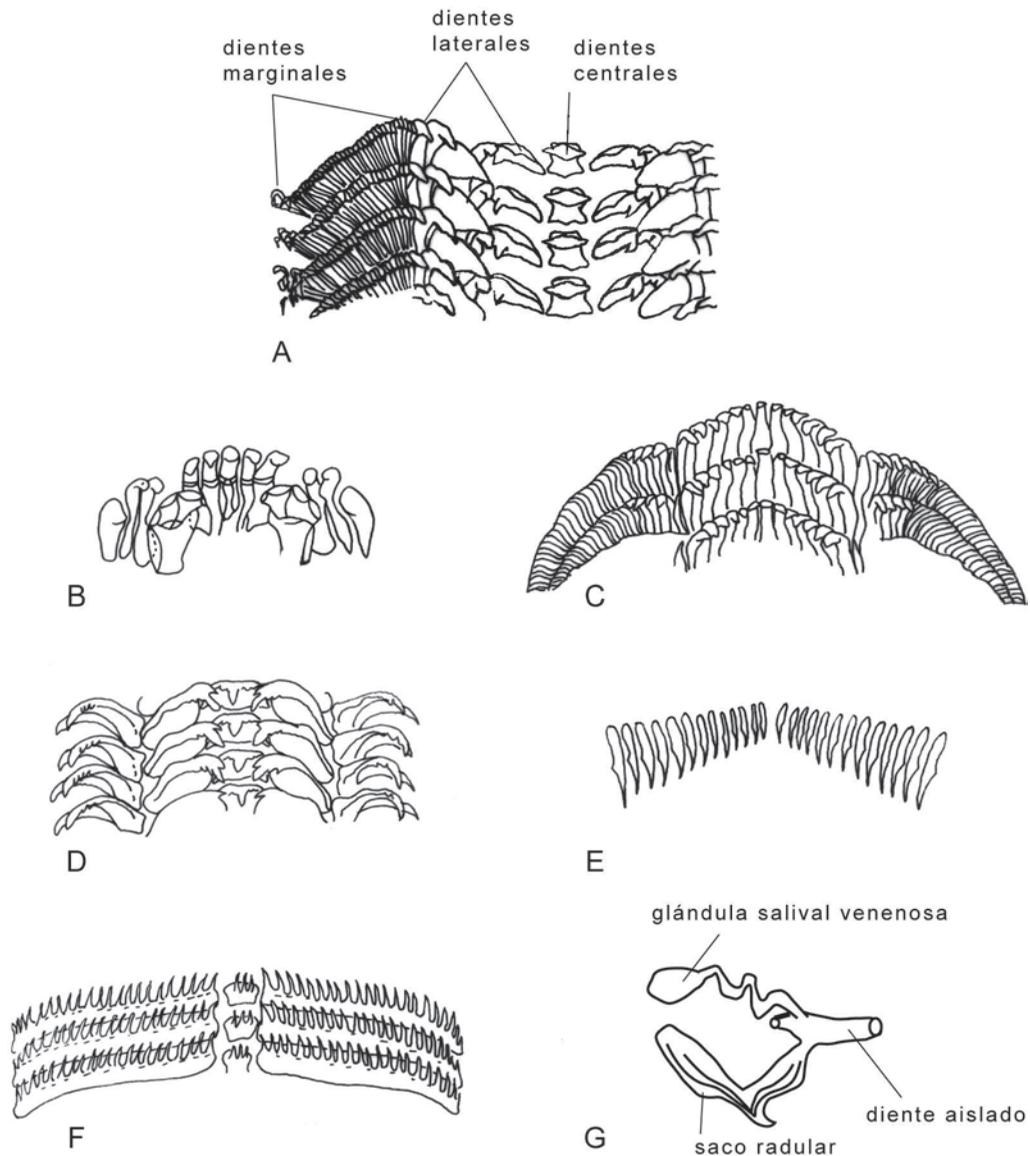


Figura 12. 6. Distintos tipos de rádulas. A. modelo generalizado; B. docoglosa; C. ripidoglosa; D. taenioglosa; E. ptenoglosa; F. raquiglosa; G. toxoglosa (A-F. de Cox, 1960; G. de Castellanos, 1994).

seen numerosos dientes, que pueden ser uniformes o diferenciados según el grado de especialización alimenticia. Los pulmonados, en gran parte herbívoros, presentan numerosos dientes muy pequeños (hasta 250000), de diferentes formas y tamaños.

Con excepción de la rádula docoglosa, las restantes son conocidas como **flexoglosas** (Figura 12. 7 A), ya que pueden flexionarse o arquearse en sentido longitudinal. Cuando la rádula se halla dentro del saco radular, sus márgenes laterales se enrollan longitudinalmente, adquiriendo la forma de un cilindro, con los dientes recostados y las cúspides orientadas hacia la línea media interna de la rádula. Al ser ésta

extraída se desenrosca y su extremo anterior se curva cubriendo tanto el frente como los laterales del extremo del odontóforo, adoptando la forma de una semiesfera («taza»). Esta flexión motiva que los dientes se erecten y cubran una superficie en forma de abanico, moviéndose de abajo hacia arriba (como al lamer). En cambio, la rádula **docoglosa**, también conocida como **estereoglosa** (Figura 12. 7 B) no se dobla en sentido longitudinal, los dientes no se erecten cuando la rádula se desplaza sobre el extremo del odontóforo, y todos se mueven en una misma dirección longitudinal, paralelos entre sí, imitando el movimiento de una escofina. Esta condición radular es la más pri-

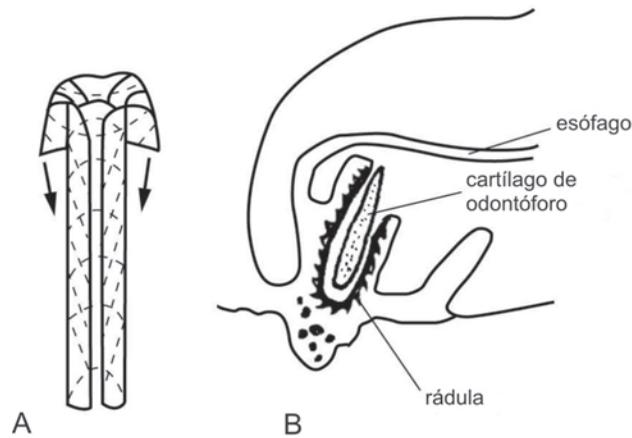


Figura 12. 7. Modelos de la función radular. A. modelo flexogloso, donde se observa la rádula como un cilindro (enroscado longitudinalmente con el desarrollo de una banda semicircular en el extremo anterior); B. modelo estereogloso donde se muestra la rádula como una cinta aplanada moviéndose sobre una superficie arqueada (A. de Morris y Hickman, 1981; B. de Hickman, 1980).

mitiva y la aparición de la rádula flexiglosa permitió la explotación de numerosísimas y variadas fuentes de alimentación, lo que condujo a la gran radiación adaptativa y diversificación que caracterizó a los gastrópodos.

De acuerdo con el tipo de alimentación o dieta alimentaria, el aparato bucal sufre modificaciones. Los gastrópodos carnívoros desarrollan una **proboscis** extensible contenida en un **saco proboscídeo**, del que es extruída por presión sanguínea (Figura 12. 1). La proboscis contiene al esófago, odontóforo, rádula y, en el extremo, a la boca propiamente dicha. Esta estructura permite que el odontóforo y la rádula accedan a sitios que de otra forma no podrían hacerlo. Algunas especies envuelven a la presa con la proboscis y otras, poseen en la misma una **glándula proboscídea**, que segrega ácido sulfúrico. De estas manera perforan las conchillas de sus presas (a veces a razón de 2 mm en 8 horas) e introducen la proboscis en el cuerpo de la misma, permitiendo que la rádula obtenga el alimento.

Algunos gastrópodos carecen de rádula y usan un velo o red con filamentos mucosos para atrapar a las presas.

Los opistobranquios Dendrodoridae y Phyllidridae succionan a sus presas por medio de la masa bucal o de estructuras accesorias similares a largas proboscis. Los Terebridae tragan el alimento utilizando un tubo expansible, ubicado entre la boca y el esófago, llamado **rincodeo** (*rhynchoddaeum*).

Otros gastrópodos son filtradores, como los representantes de las familias Capulidae, Calyptraeidae, Vermetidae, Turritellidae, Struthiolariidae, Trochidae y Neomphalidae, pterópodos tecosomátidos y ciertos cenogastró-

podos de agua dulce. Algunos han alargado los filamentos de las branquias, cubriéndolos con una mucosidad segregada por la glándula hipobranquial. De esta manera, el plancton que penetra en la cavidad branquial, junto con la corriente de agua, queda atrapado en las branquias y, a través de surcos ciliados alimentarios, es transportado a la boca.

ÓRGANOS SENSORIALES

Los órganos sensoriales de los gastrópodos por lo general, son estructuras quimiorreceptoras que gobiernan una gran parte de su comportamiento. Pueden ser externos, como los ojos, tentáculos cefálicos, órganos sensoriales epipodiales y papilas sensoriales, o internos, como las bursículas, el osfradio, el órgano subradular y los estatocistos. En conjunto permiten la localización y el reconocimiento del tipo de alimento, la detección de predadores o de individuos de la misma especie con el fin de aparearse, así como sincronizar el desove. La mayoría de estas estructuras está ubicada en la masa céfalo-pedal, con excepción del osfradio y las bursículas, que se encuentran en la cavidad del manto.

Los **ojos** pueden situarse en el extremo de los tentáculos cefálicos (Patellogastropoda), en el extremo de pedúnculos ubicados a los lados de los tentáculos (Vetigastropoda, Neritopsina, cenogastrópodos inferiores) o sobre la cabeza (neogastrópodos). Pueden ser simples depresiones con células fotorreceptoras y pigmentarias o poseer córnea y cristalino. Los heterópodos pelágicos tienen los ojos mejor desarrollados y son telescópicos. Algunos grupos

(Cocculiniformia) carecen de ojos. Se creía que la única función de los ojos era la de detectar las variaciones en la intensidad de la luz, pero ahora se sabe que esta función la cumplen órganos fotorreceptores extraoculares. En cambio, los ojos con una posible función visual rudimentaria y combinada con alguna forma de representación interna del ambiente, son los encargados de proporcionar orientación al organismo.

Los **tentáculos cefálicos** están constituidos por células quimiorreceptoras y táctiles. Los prosobranquios poseen un solo par y los pulmonados superiores y algunos opistobranquios tienen dos pares. Los nudibranquios, en la mitad superior del segundo par de tentáculos llevan **rinóforos** o pliegues en forma de placas para incrementar la superficie de quimiorrecepción.

Los **tentáculos epipodiales** tienen papilas sensitivas y en su base presentan estructuras denominadas órganos sensoriales epipódicos (**epipodio**).

Las **papilas sensoriales** son estructuras conformes, truncadas y ciliadas, que pueden situarse sobre los tentáculos cefálicos y epipodiales, sobre el pie o en el manto de algunas especies.

Los **estatocistos** están asociados a los ganglios pedales y son sensibles a la gravedad. Se sitúan en el pie y usualmente constituyen un par, si bien las formas sésiles carecen de estas estructuras.

Las **bursículas** y el **osfradio** son órganos sensoriales asociados a las branquias. Las primeras son bolsillos cercanos al borde eferente de cada branquia y funcionarían como quimiorreceptores a distancia en los vetigastropodos, detectando a los predadores. El osfradio puede tener forma acintada a compleja, bi- o tripectinada; se aloja en la cavidad paleal y mantiene una posición constante dentro de las categorías superiores de gastrópodos: se ubica en el piso de la cavidad en los Patellogastropoda y en el techo de la misma, en los restantes grupos. Se halla presente en la mayoría de los gastrópodos y por lo general, es pequeño, pero está muy desarrollado en los carnívoros tales como los murícidos y buccínidos. Se reduce o desaparece en los gastrópodos que perdieron sus branquias, en los que poseen una cavidad paleal reducida o en aquéllos estrictamente pelágicos. Los Architaenioglossa Cyclophoridae carecen de osfradio. Sus funciones consisten en detectar la presencia de partículas sedimentarias en el agua que fluye a través de las branquias, la presencia de alimento (carroña, presas, jugos animales), acción que pueden ejercer hasta 2 m de distan-

cia, o la cercanía de predadores (estrellas de mar u otros gastrópodos).

MASA VISCERAL

SISTEMA MUSCULAR

La masa céfalo-pedal es retraída dentro de la conchilla por medio de uno o dos **músculos retractores pedales** o **músculos columelares** fijos por un extremo al pie, y por el otro a la **columela** o eje de enroscamiento de la conchilla. Los Patellogastropoda y Vetigastropoda inferiores poseen dos músculos que pueden diferir en tamaño, mientras que el resto de los gastrópodos tienen solo uno, excepto la familia Lamellarioidea (Caenogastropoda) que posee dos músculos, como los gastrópodos más primitivos.

En el aparato bucal, existen músculos protractores y retractores que accionan los movimientos del odontóforo y la rádula.

SISTEMA RESPIRATORIO

En la mayoría de los gastrópodos la respiración se realiza por medio de **branquias** o **ctenidios**, si bien los terrestres desarrollaron un **pulmón** o cavidad pulmonar. Numerosos grupos de gastrópodos que perdieron las branquias, en su lugar adquirieron **branquias secundarias**, formadas por el repliegue de las paredes o bordes del manto. En algunos pulmonados acuáticos, el pulmón convive con branquias secundarias funcionales.

Las branquias están formadas por una amplia membrana fija a la cavidad del manto por un **eje branquial** desde el que se extienden a ambos lados y en forma alterna, **filamentos branquiales** triangulares, aplanados o en forma de cuña (Figura 12. 8). Toda la superficie de los filamentos se halla cubierta por cilios; los que reciben la corriente inhalante se llaman **frontales**, mientras que los del lado opuesto son **abfrontales**. Los frontales se encuentran unidos transversalmente por bastoncillos esqueléticos quitinosos, que les impiden doblarse, plegarse o colapsar con el paso de la corriente. Los cilios laterales son los encargados de mover el agua dentro de la cavidad paleal. Por el eje branquial corren dos vasos sanguíneos: **aferente y eferente**. La sangre llega por el aferente y, luego de ponerse en contacto con el oxígeno del agua a través de los cilios, sale por el eferente hacia el corazón.

Las branquias con dos hileras de filamentos, dispuestos alternadamente, a ambos lados del

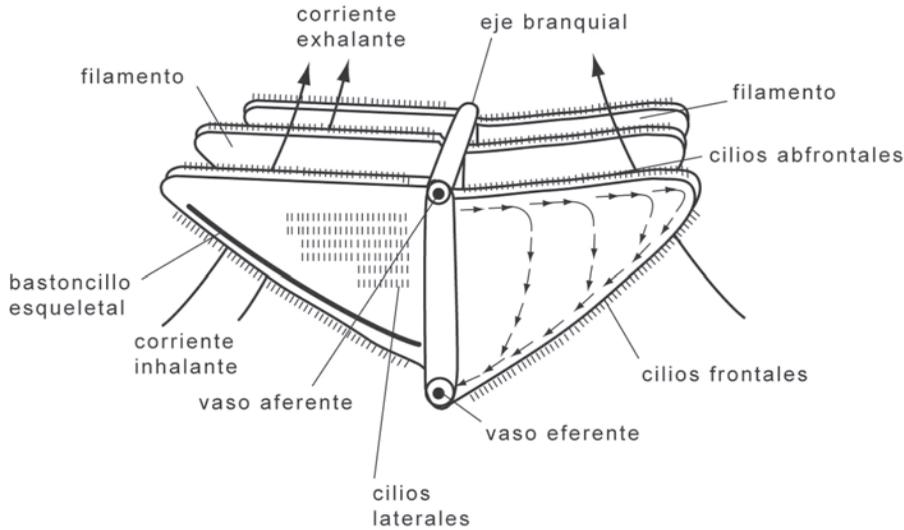


Figura 12. 8. Esquema de un prototipo de branquia bipectinada. Las flechas cortas indican el sistema de corrientes de limpieza producida por los cilios laterales en un filamento branquial (adaptado de Castellanos, 1994).

eje branquial, se llaman **bipectinadas**; si solo conservan una hilera, son **monopectinadas**.

Asociadas a las branquias existen una o dos **glándulas hipobranquiales** (Figura 12. 10 B), productoras de un moco que inmoviliza a las partículas suspendidas en el agua, para luego ser expulsadas de la cavidad del manto por la corriente exhalante.

Los Patellogastropoda pueden poseer una sola branquia, condición llamada **aspidobran-**

quia (Figura 12. 9 A, B), branquias secundarias (Figura 12. 9 C, D) o carecer por completo de ellas, en cuyo caso la respiración se produce por el intercambio gaseoso a través de la superficie general del manto. *Acmaea* es un aspidobranquio que conserva únicamente su branquia derecha, bipectinada y situada sobre la cabeza. La corriente de agua entra por adelante, del lado izquierdo, y bifurcándose a derecha e izquierda, sale por la parte posterior

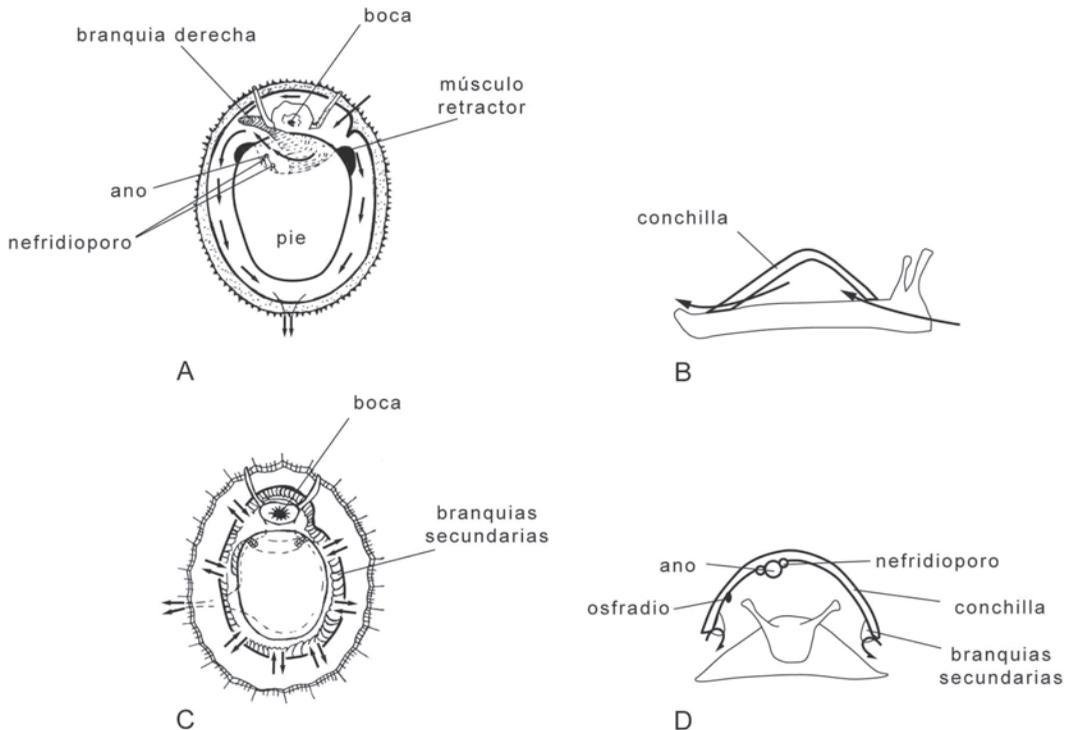


Figura 12. 9. Sistema respiratorio y circulación del agua en los Patellogastropoda. A, B. condición aspidobranquia en *Acmaea* (A. vista ventral, B. vista lateral); C, D. *Patella* con branquias secundarias (C. vista ventral, D. vista anterior). Las flechas enteras indican el sentido de circulación del agua; las flechas punteadas, el sentido de las corrientes de limpieza (A-C. de Barnes, 1985; D. de Purchon, 1968).

del organismo. En el caso de *Patella*, la orilla del manto es continua a lo largo de todo el margen ventral de la conchilla y como resultado del repliegue de la misma, se forman branquias secundarias que se proyectan en el surco paleal formado entre el pie y el borde del manto. El agua entra y sale lateralmente cerca de cada branquia.

Los Vetigastropoda inferiores (pleurotomáridos, haliótidos, fissurélidos) poseen dos branquias, condición denominada **zygobranquia**

(Figura 12. 10 C, E), las que son bipectinadas, tienen la forma de pluma y carecen de bastoncillos esqueléticos. Asociado a cada branquia existe un osfradio. Las branquias se fijan a las paredes de la cavidad del manto por medio de membranas, de manera tal que membranas y branquias dividen a dicha cavidad en un sector inhalante y otro exhalante. La corriente inhalante penetra ventralmente a la cavidad, saliendo por el **foramen** situado en la parte media dorsal de la misma (*Fissurella*, *Diodora*)

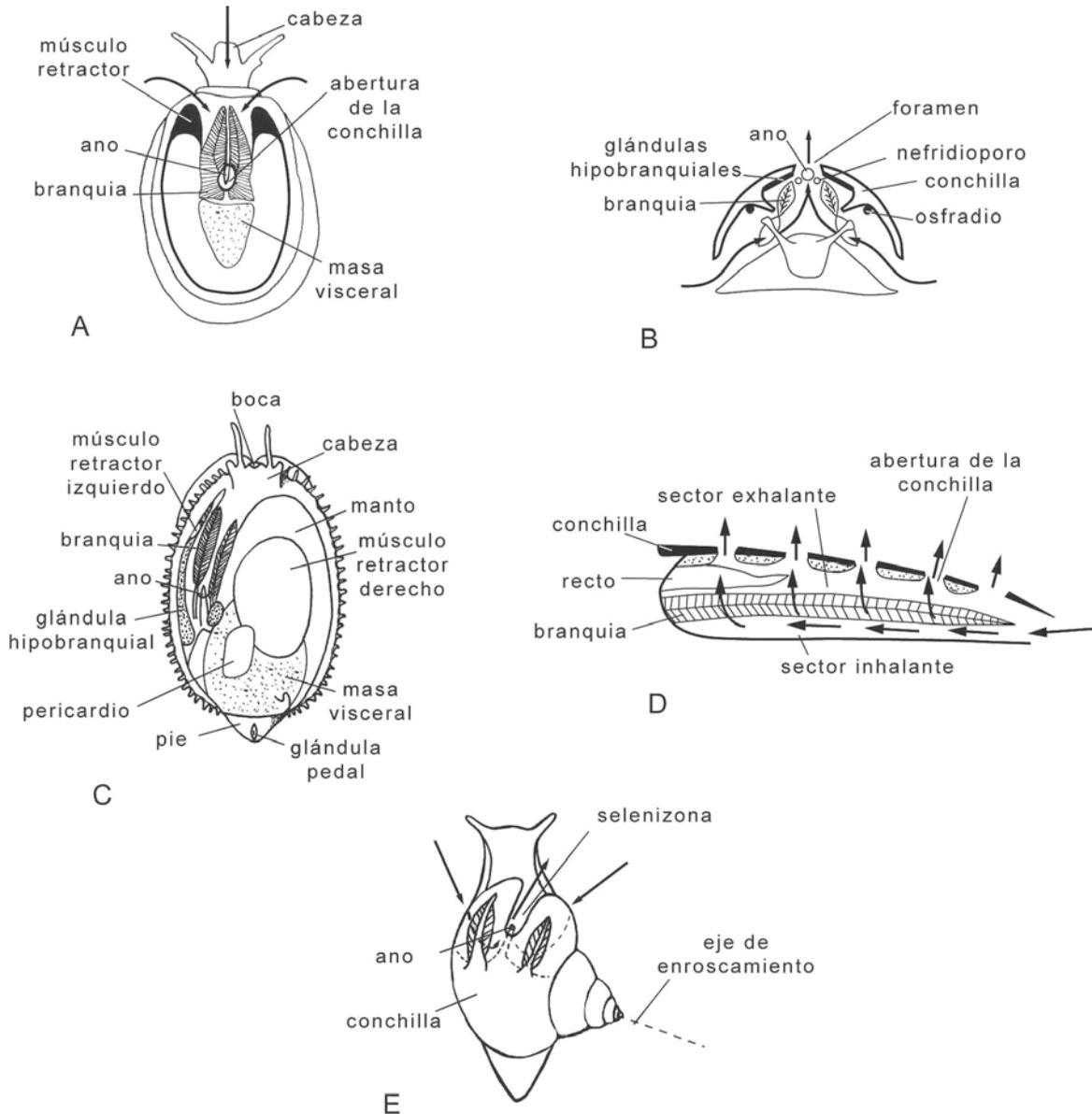


Figura 12. 10. Circulación del agua y condición zygobranquia en el sistema respiratorio de los vetigastropodos inferiores. A, B. *Diodora* con una sola perforación exhalante en posición dorsal (**foramen**) (A. vista dorsal, B. vista anterior); C, E. *Pleurotomaria* con selenizona (C. vista dorsal, E. vista lateral); D. vista dorsal de *Haliotis* con varias perforaciones dorsales. Las flechas indican el sentido de circulación del agua (A, C, D. de Barnes, 1985; B. de Kay, Wells y Ponder, 1998; E. de Boardman *et al.*, 1987).

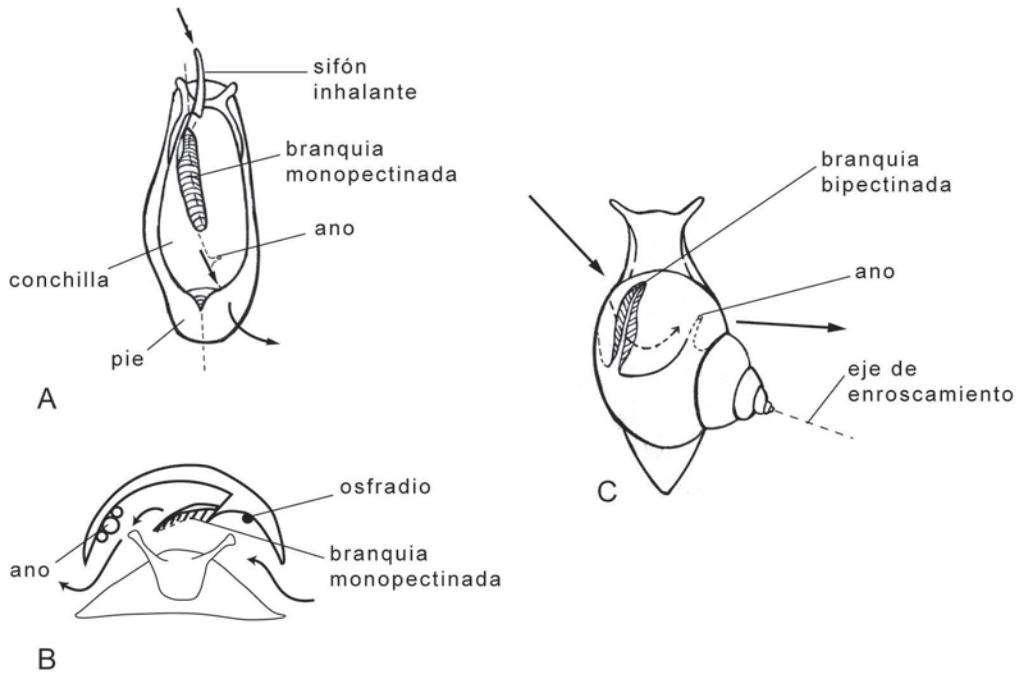


Figura 12. 11. A, B. circulación del agua y condición aspidobranquia en el sistema respiratorio de los Caenogastropoda (A. vista dorsal, B. vista anterior); C. Vetigastropoda superiores (A, C. de Boardman *et al.*, 1987; B. de Graham, 1948).

(Figura 12. 10 A, B) o por las perforaciones o **tremas** de la conchilla, como en *Haliotis* (Figura 12. 10 D).

Los Vetigastropoda superiores (tróchidos, seguenzioideos) y la mayoría de los Caenogastropoda son aspidobranquios con una branquia izquierda pectiniforme, portadora de bastoncillos esqueléticos y fija a la cavidad paleal por medio del eje branquial. En los Caenogastropoda los cilios de la branquia del lado de la fijación se perdieron, dando lugar a una branquia monopectinada. El osfradio se sitúa a la derecha, por delante y encima de la inserción branquial, y la única glándula hipobranquial lo hace junto al ano sobre la izquierda. Los Trochoidea tienen dos glándulas. La corriente de agua pasa en forma oblicua desde el lado izquierdo al derecho del organismo y la desaparición de las membranas redujo la posibilidad de que tan extensas superficies se ensucien con sedimentos (Figura 12. 11).

En muchos gastrópodos, especialmente carnívoros, la corriente de agua llega a las branquias a través de un pliegue estrecho del manto, tubiforme y flexible, denominado **sifón inhalante** (Figura 12. 1), extendido anteriormente que, además de llevar el agua, cumple funciones sensoriales. En algunos casos, también existe un **sifón exhalante**, de posición posterior, por el que se produce la descarga de los productos del metabolismo y del material sedimentario.

Comúnmente, la corriente inhalante transporta sedimentos que pueden dificultar las funciones respiratorias del animal, por lo que deben ser eliminados a través de la corriente exhalante, previa selección de los mismos. Los sedimentos pesados son interceptados por los cilios y filamentos, mientras que los más livianos, transportados hasta la glándula hipobranquial, después de mezclarse con mucus, son consolidados y eliminados por la corriente exhalante.

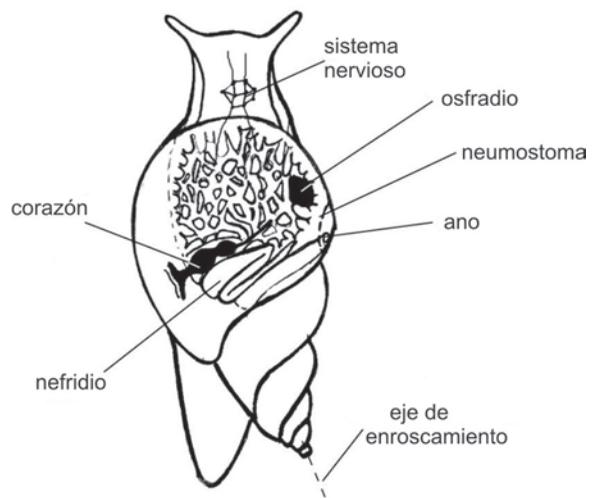


Figura 12. 12. Sistema respiratorio de un gastrópodo pulmonado (de Castellanos, 1994).

Los opisthobranchios poseen una o más branquias secundarias. En estos grupos se produjeron diferentes cambios, como el desplazamiento del manto hacia el lado derecho y la reducción de la cavidad paleal y de la conchilla. En los nudibranchios dichos cambios llegaron al extremo de la pérdida de la conchilla y la cavidad paleal. Los pulmonados, cenogastrópodos cicloforóides y neritopsinos (hydroscleridos y helicínidos) terrestres desarrollaron un pulmón o saco pulmonar (Figura 12. 12), a partir de la cavidad del manto, el que siempre está ubicado en posición anterior, y cuyas paredes se encuentran muy vascularizadas. La única conexión con el exterior está dada por el **neumostoma** u orificio formado por la fusión del margen anterior del manto con el pie y el cuello, ubicado sobre el lado derecho.

SISTEMA DIGESTIVO

Una vez incorporado el alimento a la cavidad bucal, éste es transportado al esófago y luego,

al estómago (Figura 12. 13). En los gastrópodos más primitivos la digestión es extracelular e intracelular. La primera ocurre en el estómago por medio de enzimas producidas por las glándulas salivales, las bolsas esofágicas y la **glándula digestiva**. Ésta última es la estructura de mayor tamaño del cuerpo, y en ella se efectúa la absorción, almacenamiento y excreción. El alimento se moviliza dentro del aparato digestivo por conductos ciliados, más que por contracción muscular. El estómago tiene la forma de un cono y el ácido producido por el mismo disminuye la viscosidad del moco, permitiendo que las partículas alimenticias sean liberadas y clasificadas por tamaño en el área de selección. Las más pequeñas son transportadas por cilios a la glándula digestiva, donde la digestión es intracelular, y las grandes hacia el intestino. Éste es largo y forma bolitas fecales que el ano, abierto en la región dorsal media de la parte posterior de la cavidad del manto, expulsa dentro de la cavidad paleal, desde donde son expelidas al exterior por la corriente exhalante.

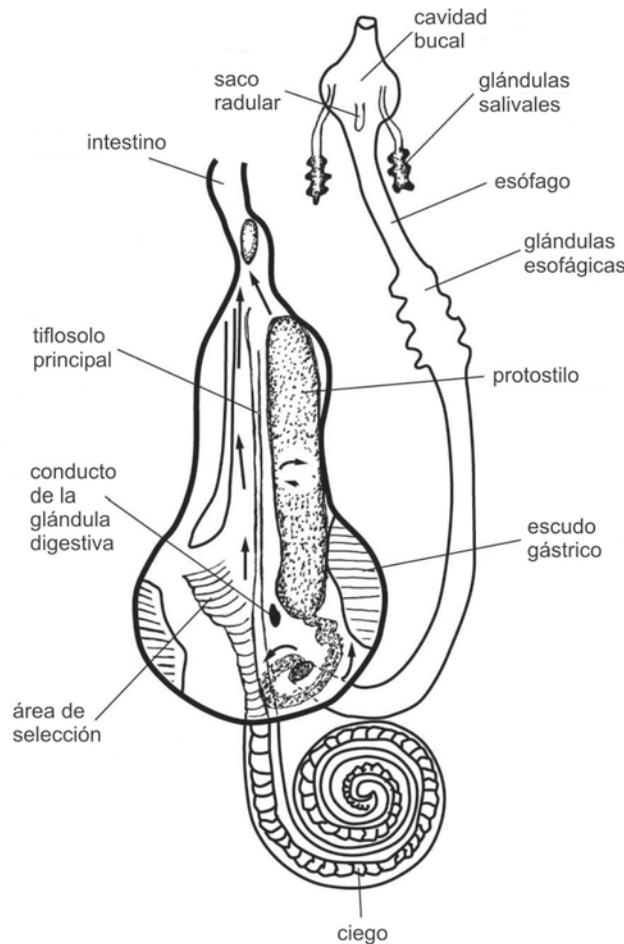


Figura 12. 13. Sistema digestivo de un gastrópodo (de Barnes, 1985).

En los gastrópodos superiores la digestión es totalmente extracelular y el estómago, a diferencia de los grupos menos evolucionados, ha perdido el revestimiento quitinoso, el área de selección y el saco del estilete.

SISTEMA CIRCULATORIO

El corazón ocupa la parte anterior de la masa visceral y en los gastrópodos primitivos, posee dos aurículas y un ventrículo, mientras en el resto existe un ventrículo y solo la aurícula izquierda. El corazón se conecta con las demás partes del cuerpo por arterias y venas, las que a su vez se conectan entre sí, con el nefridio y sus vesículas sanguíneas por medio de vasos capilares, y con tres senos venosos denominados **céfalo-pedal**, **visceral** y **subrenal**. La sangre oxigenada pasa de las branquias a las aurículas y de éstas al ventrículo, que la bombea a través de la aorta posterior al seno visceral, desde donde es irrigada a la masa visceral, y por la aorta anterior al seno céfalo-pedal, que irriga los tejidos del pie y la cabeza. Ambos senos envían nuevamente la sangre a las branquias y al nefridio a través del seno subrenal. El **canal renopericárdico** o **nefrostroma** comunica al nefridio con la cavidad pericardial (que contiene al corazón); por medio de dicho canal, el nefridio recibe el líquido pericardial portador de los desechos de las glándulas del pericardio y del filtrado procedente de la sangre y a su vez, envía la sangre a las branquias a través del **nefroducto**.

SISTEMA EXCRETOR

En los gastrópodos primitivos el sistema excretor se compone de dos nefridios o **riñones**, mientras que los restantes gastrópodos poseen solo el nefridio derecho, pues el izquierdo se redujo notablemente, cumpliendo funciones reproductoras. El nefridio está constituido por una pared muy replegada. Los desechos son eliminados por el ureter a la cavidad del manto y desde aquí, expulsados al exterior por la corriente exhalante.

SISTEMA NERVIOSO

Las masas céfalo-pedal y visceral están inervadas por un sistema integrado que, en un gastrópodo hipotéticamente no torsionado (Figura 12. 14 A), se halla formado por seis pares de **ganglios** de gran tamaño, conectados en sentido longitudinal por cordones nerviosos y, en el transversal, por **comisuras**. Dichos ganglios se diferencian en: 1) **cerebrales**, vinculados con los ojos y tentáculos; 2) **bucales**, que inervan a la rádula; 3) **pedales**, conectados con el pie; 4) **pleurales**, que inervan al manto y al músculo columelar; 5) de éstos últimos sale el **cordón nervioso visceral** que termina en el **ganglio visceral** y que inerva a la masa visceral; 6) **esofágicos**, conectados a las branquias y el osfradio. Por efecto de la torsión, el cordón nervioso visceral sufre un entrecruzamiento en forma de número ocho, condición denominada **estreptoneura**, típica de los prosobranquios

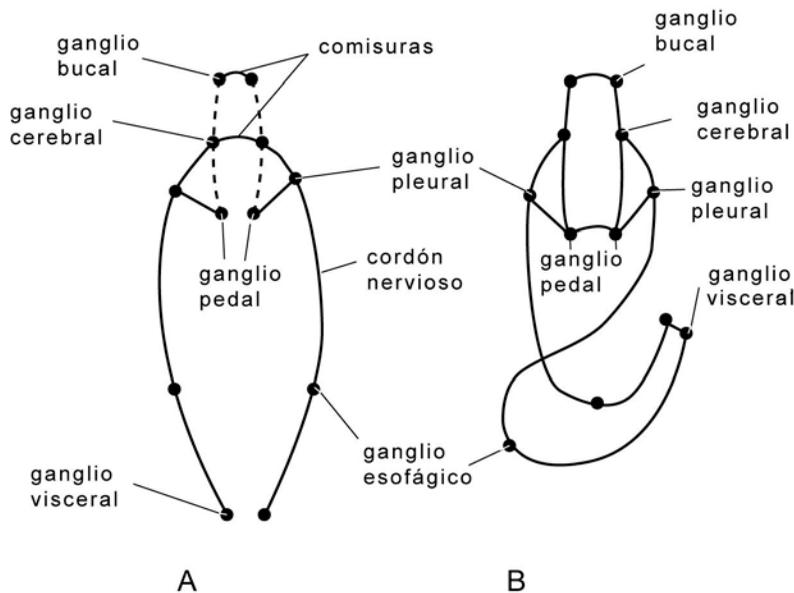


Figura 12. 14. Esquema del sistema nervioso de un gastrópodo. A. hipotéticamente no torsionado; B. luego de sufrir torsión (condición estreptoneura) (de Barnes, 1985).

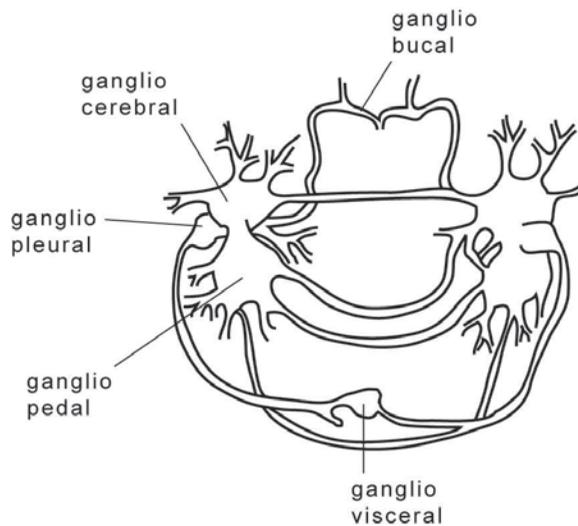


Figura 12. 15. Esquema del sistema nervioso de un gastrópodo opistobranquio, en el que se observa el acortamiento de los cordones nerviosos y la fusión de los ganglios pedal, pleural y cerebral (adaptado de diversos autores).

(Figura 12. 14 B). En los opistobranquios y pulmonados, que han sufrido detorsión, este cordón nervioso y sus ganglios adoptan una simetría bilateral secundaria, condición llamada **eutineura**. En dichos grupos, los cordones nerviosos suelen acortarse y junto con algunos ganglios fusionados, forman un **anillo nervioso periesofágico** alrededor del esófago.

Los Patellogastropoda, Vetigastropoda, Neritopsina y los cenogastrópodos inferiores, poseen un sistema nervioso **hipoatroideo**, pues los ganglios pedales y pleurales están estrechamente asociados y bien separados de los cerebrales, mientras que en los cenogastrópodos es **epiatroideo** (Figura 12.15), porque todos los ganglios están estrechamente asociados. El sistema hipoatroideo sería el más primitivo.

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO ONTOGENÉTICO

La mayoría de los Patellogastropoda y Vetigastropoda son dioicos (Figura 12. 16 A), con sistemas reproductores muy simples, el masculino y femenino morfológicamente muy parecidos. Están constituidos por una **gónada** (ovario o testículo) que por medio del **gonoducto** (oviducto o conducto testicular), se comunica con el nefridio derecho funcional. Una vez liberadas las gametas dentro del nefridio, éstas son evacuadas a la cavidad del manto a través del **nefridioporo** o abertura urogenital del riñón. Desde la cavidad del manto, las

gametas son expulsadas a la masa de agua donde se produce la fecundación. Los huevos únicamente están cubiertos por una protección gelatinosa y no se forman masas de huevos. Solo en unos pocos Patellogastropoda y Vetigastropoda la fecundación es interna, produciéndose en la cavidad del manto, como en algunas lapas y *Crepidula*.

Una parte importante de los cenogastrópodos son dioicos, mientras otros muestran hermafroditismo protándrico, como *Epitonium*, *Calyptrea* y algunos capúlidos, y los Patellogastropoda, como *Diodora* y *Patella*. El sistema reproductor dioico de los Caenogastropoda (Figura 12. 16 B) es más complicado que en el caso de los Patellogastropoda y Vetigastropoda. La fecundación es interna y los huevos después de ser fecundados son cubiertos por una membrana o **cápsula**. En los machos se observa el desarrollo de un **pene** por detrás del testículo derecho, mientras el semen es segregado por una gándula prostática.

Los opistobranquios son hermafroditas simultáneos o protándricos (Figura 12. 16 C); en la mayoría de los casos la copulación es recíproca, tienen una sola gónada, la **ovotesta**, que produce gametas femeninas y masculinas y las formas primitivas llevan un único gonoducto comunicado con el exterior por el **poro genital**.

Antes de convertirse en adultos, los gastrópodos pasan por dos estadios larvales denominados, el primero **trocófora** y el segundo, **veliger**, durante el que se produce la torsión, comienza la depositación de la conchilla y se forma el opérculo. Solo los gastrópodos con fertilización externa (Patellogastropoda y Vetigastropoda) presentan una trocófora nadadora o pelágica, mientras que en los casos de fecundación interna, este estadio se desarrolla por completo dentro de la cápsula. En la mayoría de los cenogastrópodos opistobranquios y en casi todos los pulmonados también el estadio veliger transcurre dentro de ésta, donde se produce la metamorfosis y los individuos emergentes de la cápsula son juveniles bentónicos reptadores. Sin embargo, en muchos gastrópodos con fertilización interna el estadio veliger puede transcurrir fuera de la cápsula.

Las larvas veligeras se clasifican en **planctotróficas** y **no planctotróficas**. Las primeras se alimentan del plancton y se dividen en **pelágicas** si pasan la mayor parte de su vida en aguas superficiales, y **demersales** cuando permanecen la mayor parte del tiempo cerca del fondo, alimentándose de detrito.

Las larvas no planctotróficas se diferencian en **lecitotróficas** e **incubadas**. Las primeras se alimentan de los nutrientes que tenía el huevo

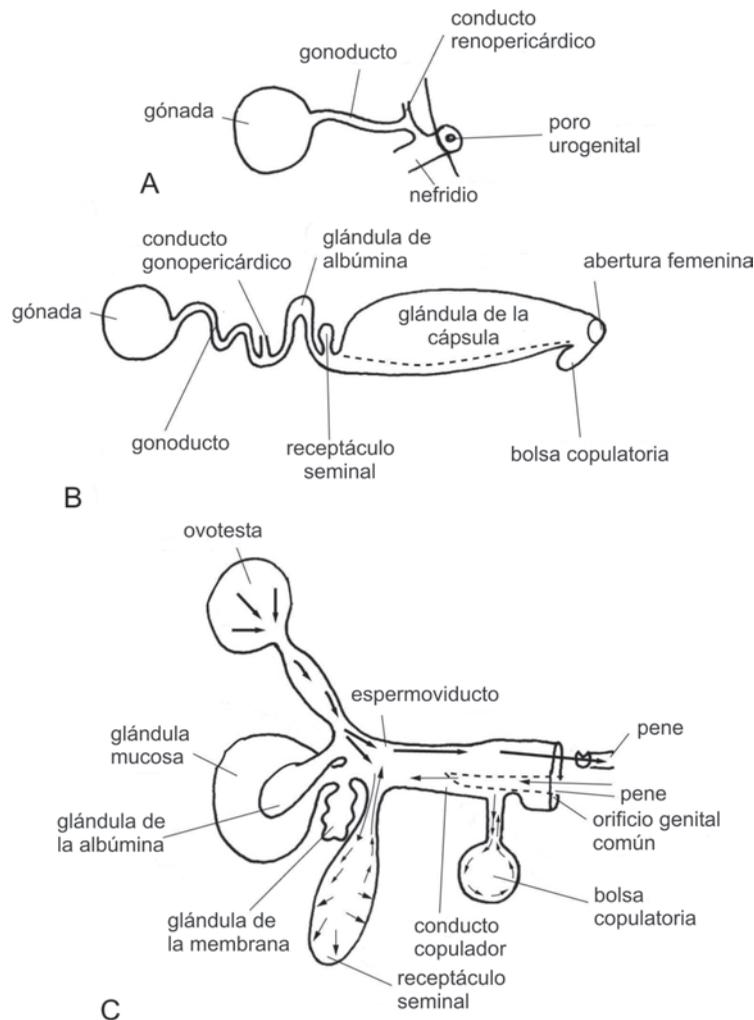


Figura 12.16. Esquema del sistema reproductor de los gastrópodos. A. sistema dioico con rasgos simples, correspondiente a la mayoría de los Patellogastropoda y Vetigastropoda; B. sistema dioico complejo de los Caenogastropoda, donde se observa el alargamiento del gonoducto y el desarrollo de las glándulas de albúmina, de la cápsula y del receptáculo seminal; C. sistema hermafrodita de un nudibranquio, en el que las flechas gruesas indican el movimiento de los espermatozoides emitidos y las finas, el de los recibidos (A, B. de Barnes, 1985; C. de Beeman, 1970).

y pueden ser **pelágicas** por un corto tiempo (desde horas hasta algunos días) u **ovíparas** (= desarrollo directo) pues pasan el estadio veliger y la metamorfosis dentro del huevo.

El otro tipo de larva no planctotrófica es la incubada por los padres. Algunos gastrópodos protegen a la masa de huevos transportándolos con ellos en las espiras de las conchilla, en la zona umbilical, en la cavidad del manto, sosteniéndolos con el pie por debajo de la conchilla (capúlidos y cypraeas), reteniéndolos en la cavidad interna de la conchilla o los llevan flotando sobre una superficie de burbujas segregadas por el pie. Las formas vivíparas retienen los huevos en el oviducto.

CONCHILLA

COMPOSICIÓN Y MICROESTRUCURA

La conchilla de los gastrópodos está constituida por una sola pieza con forma cónica que, en la mayoría de las especies muestra un enroscamiento de tipo helicoidal. Si bien esta estructura casi siempre es externa, existen excepciones como las de aquellas formas que mientras se movilizan la cubren por completo o solo parcialmente con el manto (familias Cypraeidae, Marginellidae, Olividae e Hydatiidae). En cambio, en algunos pulmonados y

numerosos opistobranquios gymnosomátidos, nudibranquios, anáspidos y cefaláspidos, ésta se halla reducida a una simple placa carbonática interna de pequeño tamaño.

La conchilla se compone de una capa externa proteica, denominada **perióstraco** y hasta 5 internas de carbonato de calcio. El perióstraco, de naturaleza córnea, se halla coloreado por una sustancia llamada **quinona** y su espesor varía mucho, siendo muy grueso en la formas de agua dulce o inexistente en las cypraeas. Como en el resto de los moluscos, las capas carbonáticas están constituidas por cristales de calcita o aragonita embebidos en una sustancia orgánica de naturaleza glicoproteica, y cada una de ellas caracterizada por una microestructura particular. Resulta de especial interés analizar la microestructura de las conchillas, dada su importancia sistemática en niveles taxonómicos inferiores y porque es una de las pocas evidencias fósiles con que se cuenta para estos fines. Las formas primitivas (Patellogastropoda y Vetigastropoda inferiores) poseen gran diversidad microestructural, con el mayor número de capas, mientras que en el resto de los gastrópodos las capas se reducen hasta dos, predominando únicamente las estructuras calcítica homogénea para la capa externa y la aragonítica entrecruzada laminar, para la interna. Los Patellogastropoda con 4 o 5 capas presentan la capa externa por lo general, de estructura calcítica foliar, que es única de este grupo, y las internas con estructura calcítica homogénea y con todas las variedades de estructuras aragoníticas entrecruzadas laminares (comarginal, compleja e irregular). Los Vetigastropoda poseen las microestructuras calcítica prismática, homogénea y las aragoníticas entrecruzada, laminar cruzada y nacarada, las dos últimas características del grupo.

PROTOCONCHA

La conchilla de un gastrópodo se compone de la protoconcha y la teleoconcha.

Las primeras vueltas de la conchilla se forman durante el estadio veliger, tanto en su desarrollo larval dentro de la cápsula como durante el período de alimentación del plancton. A esta porción de la conchilla se la conoce como **protoconcha**, conchilla larval o embrionaria, mientras que el sector depositado luego de la metamorfosis es la **teleoconcha** o conchilla adulta.

En general, las protoconchas difieren de las teleoconchas por presentar superficies lisas,

excepto la última vuelta que puede estar ornamentada. En las protoconchas de los Neritopsina, Caenogastropoda y Heterobranchia con larvas velíferas planctotróficas, se reconocen dos sectores diferenciados denominados PI y PII. El PI es segregado por la glándula de la conchilla antes de la torsión y al mismo tiempo que se desarrolla el velo, cuando el embrión se encuentra aún dentro de la cápsula. Está constituido por una o dos vueltas generalmente lisas, a veces con aspecto granuloso o puede presentar hoyuelos (puntuaciones). A continuación del PI y luego de la torsión, la orilla del manto deposita al PII, mientras la larva se alimenta del plancton.

Según el número de vueltas, las protoconchas se clasifican en **pauciespirales**, con solo una vuelta y media, características de las larvas no planctotróficas, y **multiespirales**, con hasta ocho vueltas angostas, lisas o fuertemente ornamentadas, características de las larvas planctotróficas (Figura 12. 17). En las primeras, la protoconcha es grande e inflada y no es posible diferenciar PI y PII, mientras que en las multiespirales, PI es muy pequeño, y PII grande; en las primeras vueltas de PII la ornamentación puede diferir por completo de la del adulto o bien, aparecer la escultura que caracterizará a la teleoconcha.

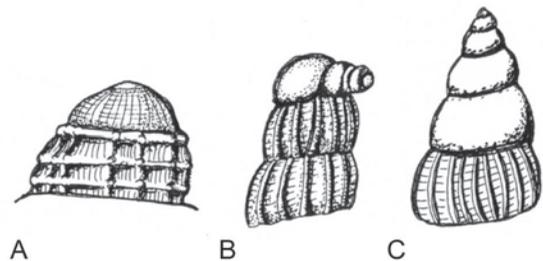


Figura 12. 17. Tipos de protoconchas. A. pauciespiral con ornamentación reticulada (*dome-shaped*); B. heterostrofica; C. multiespiral (*munmillated*) (de Cox, 1960).

La protoconcha es córnea y flexible durante la primera fase de la torsión y se calcifica luego de completada ésta. De acuerdo con su forma, las protoconchas se clasifican en globosas, bulbosas, mamillares, subcilíndricas, cónicas, etc.

TELEOCONCHA

La conchilla se enrosca trazando en el espacio una espira logarítmica equiangular de manera tal que, su forma permanece constante durante todo el crecimiento del organismo. El enroscamiento se produce alrededor de un eje, cada giro completo de 360° se denomina **vuelta**

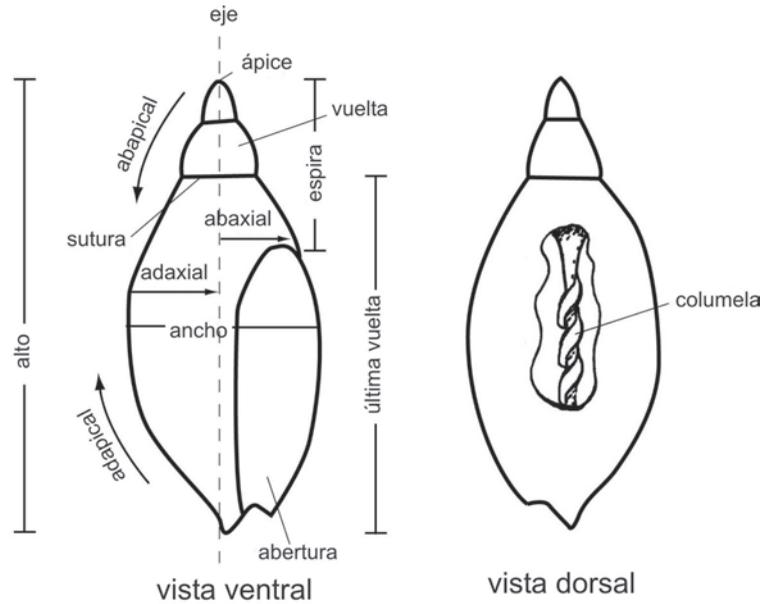


Figura 12. 18. Nomenclatura referida a la descripción y medidas de una conchilla.

y cada vuelta alrededor del eje se dispone por debajo de la anterior, de forma tal que el diámetro de la conchilla aumenta desde la primera vuelta formada (**ápice** de la conchilla) hacia la última, donde se encuentra la **abertura**. Todas las vueltas visibles, excluyendo la porción basal de la última, que contiene a la abertura, constituyen la **espira**. Si los márgenes internos de las vueltas sucesivas se van poniendo en contacto a medida que se produce el enroscamiento, se genera un pilar axial, paralelo al eje de enroscamiento, llamado **columela** (Figura 12. 18). Cuando los márgenes internos de las vueltas dejan de estar en contacto, se produce una cavidad cónica alrededor del eje o por dentro de la columela, denominado **ombligo**.

Para su descripción e ilustración, la conchilla debe orientarse con el eje de enroscamiento en posición vertical, el ápice hacia arriba y la abertura situada abajo y enfrentada al observador. La imagen así obtenida es considerada la vista **ventral** o **apertural** de la conchilla, siendo la opuesta la **vista dorsal**. La conchilla observada desde su ápice constituye la vista **apical** o **posterior**, y desde el ombligo, la **umbilical** o **anterior**. En el género *Architectonica*, la vista apical es dorsal y la umbilical, ventral. El término **adapical** se refiere a la dirección o ubicación de algún elemento de la conchilla hacia el vértice o ápice de la misma; **abapical** indica la dirección hacia el ombligo; **adaxial**, hacia la

columela y **abaxial** hacia fuera de la columela o hacia la periferia de la conchilla (Figura 12. 18).

Las formas de las conchillas varían desde conos elongados a muy achatados, constituidos por espiras con variado número de vueltas y una última vuelta muy expandida que confiere a la conchilla aspecto de sombrero. Hasta hace pocos años, los términos descriptivos de las formas de las conchillas derivaban de los que caracterizaban a determinados géneros: conchillas trochiformes (del género *Trochus*), patelliformes (del género *Patella*), turbiformes (del género *Turbo*), naticiformes (del género *Natica*), bucciniformes (del género *Buccinum*) o turritelliformes (del género *Turritella*). Actualmente, en cambio, se prefiere describirlas como globosas (Figura 12. 19 G), fusiformes (Figura 12. 19 H), cónicas (Figura 12. 19 J), bicónicas (Figura 12. 19 E), etc. También las formas de las conchillas pueden caracterizarse según las proporciones relativas que mantienen entre el alto de la espira y el alto total de la conchilla, la relación alto-ancho, el contorno y la forma de cada vuelta o por el cociente entre el alto de la última vuelta-alto de la abertura.

Las espiras cónicas son **gradadas** si presentan un aspecto escalonado (Figura 12. 19 J) o **telescopicas**, cuando las vueltas adapicales se hunden parcialmente en las abapicales.

A veces el ápice se introduce en la conchilla, formándose una superficie cónica deprimida que corresponde al **ombligo adapical**. Este tipo

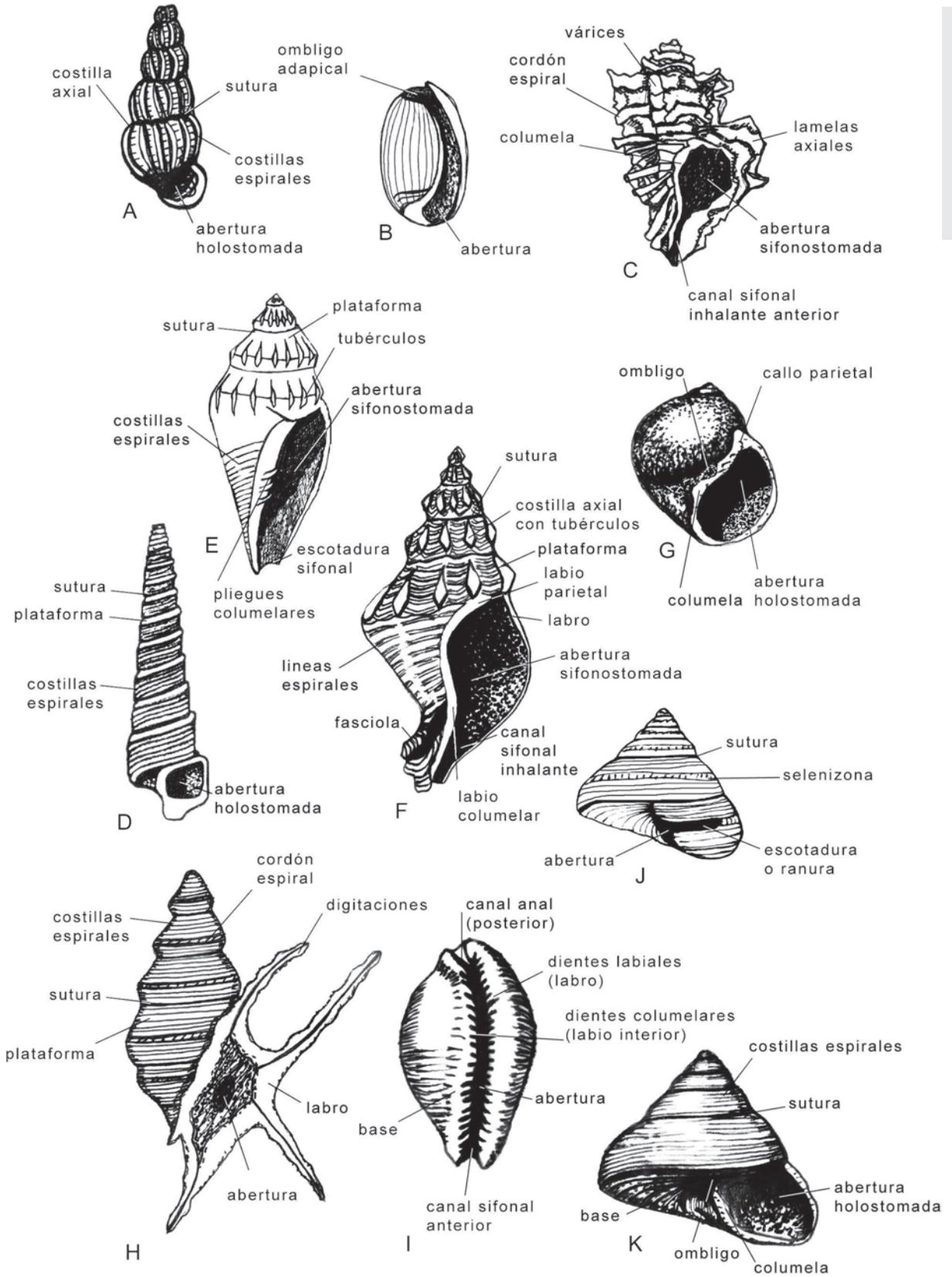


Figura 12. 19. Conchillas con sus caracteres morfológicos más destacados.

de conchilla se conoce como **involuta** (Figura 12. 19 B). Si la última vuelta cubre por completo a todas las anteriores, es **convoluta** (Figura 12. 19 I).

El contorno de las vueltas puede ser redondeado, aplanado o cóncavo. La parte adapical de la vuelta suele presentar una **plataforma**, **rampa sutural** u **hombreira** (Figura 12. 19 D, E, F, H), que confiere a la periferia de la vuelta un quiebre angular. La línea de contacto entre dos vueltas consecutivas es la **sutura**.

La única vuelta completamente visible es la última, contiene a la abertura y su base puede ser plana (Figura 12. 19 F) o convexa (Figura 12. 19 G). A veces, se produce un cambio en el sentido de la curvatura en las bases convexas, originándose una concavidad a partir de la cual y en dirección abapical, se desarrolla el cuello de la última vuelta. Esta región puede angostarse y alargarse formando una proyección tubular, denominada **canal sifonal inhalante** (Figura 12. 19 C, F), pues es ocupada por el sifón inhalante. Otras veces, la salida del sifón inhalante se halla indicada en el borde de la abertura o **peristoma**, por una hendidura simple o **escotadura sifonal** o por un **canal** (Figura 12. 19 E, F) y la abertura se llama **sifonostomada**; por el contrario, si el peristoma es continuo, la abertura se dice **holostomada** (Figura 12. 19 A, D, G, K).

El canal sifonal puede ser rectilíneo o curvado, de longitud variable y si las lamelas de los sucesivos pulsos de crecimiento forman una carena paralela al sifón, se genera una **fasciola sifonal** (Figura 12. 19 F). A veces, dicha carena está enrollada sobre sí misma originando una cavidad u **ombligo falso**.

El margen exterior de la abertura corresponde al labio externo o **labro**, mientras que el interno está dividido en dos secciones: la parte adapical, extendida hasta la sutura con la vuelta anterior, que a veces produce allí un abultamiento, se denomina **labio parietal**; la sección abapical coincidente con la columela, es el **labio columelar** (Figura 12. 19 F), que puede ser liso o presentar ondulaciones paralelas entre sí y oblicuas al eje axial, llamadas **pliegues columelares**, donde se fija el músculo retractor del pie (Figura 12. 19 E).

Los labios parietal y columelar pueden estar total o parcialmente cubiertos por la **inductura**, una delgada capa carbonática de la parte interna de la última vuelta que a veces, se extiende hasta cubrir la fasciola sifonal y el ombligo. En este último caso se denomina **callo** (Figura 12. 19 G). En la parte adapical del labro también pueden existir escotaduras que marcan la salida del agua o de la corriente exhalante. Si dicha escotadura es poco profunda, se deno-

mina **seno**, pero si es profunda y con márgenes paralelos, se llama **ranura**, como la observada en los pleurotomáridos y bellerophóntidos (Figura 12. 19 J). A medida que la conchilla crece, la ranura es rellenada por sucesivos agregados axiales de lamelas carbonáticas, originándose una banda espiral conocida como **selenizona** o **fasciola anal** (Figura 12. 19 J).

El labro puede presentar engrosamientos o **várices** (Figura 12. 19 C) y hallarse recurvado hacia afuera o adentro de la conchilla. En los Stromboidea, el labro se extiende hacia fuera adoptando extensiones aliformes que suelen fusionarse con la espira o formar digitaciones (Figura 12. 19 H). Interiormente, el labro puede ser liso o estar ornamentado y muchos gastrópodos marinos y terrestres, algunos sin opérculo, elaboran pliegues, denticulaciones o carenas en el interior de la abertura con el fin de obstruir la entrada a los predadores (Figura 12. 19 I).

Las vueltas crecen por agregado de material carbonático en forma paralela al margen apertural, generando **líneas de crecimiento**. La superficie externa de las vueltas puede ser lisa u ornamentada por **costulación axial** y/o **espiral**. En el primer tipo las costillas perpendiculares a las suturas se designan **ortoclinas**, las ligeramente inclinadas en la dirección de las líneas de crecimiento son **prosoclinas** y si lo hacen en sentido opuesto, **opistoclinas** (Figura 12. 20).

Las líneas de crecimiento son el resultado de la depositación rítmica o periódica de carbonato por el borde del manto. Si ocurre una interrupción en el crecimiento, el engrosamiento producido por la acumulación de material calcáreo dará lugar a **costillas** o **várices** (Figura

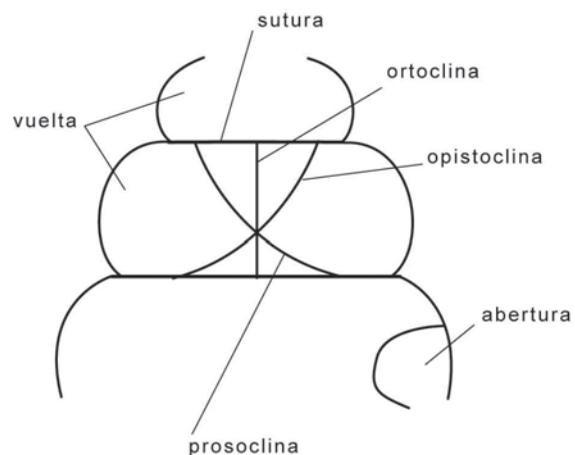


Figura 12. 20. Terminología de las costillas axiales, según su inclinación con respecto a la sutura.

ra 12. 19 C). La ornamentación espiral está integrada por líneas que, en la mayoría de los casos, son paralelas a las suturas y pasan en forma continua a través de las vueltas, representando la secreción diferencial de varias partes de la orilla del manto. Puede estar indicada por surcos espirales o por costillas. Cuando los elementos espirales y axiales son prominentes y se produce la intersección de ambos, se origina una escultura **reticulada** o **cancellada**. En dicha intersección es común la presencia de nódulos, tubérculos o espinas. También es frecuente la formación de tubérculos o nodosidades en la periferia de las plataformas suturales (Figura 12. 19 E, F), aun cuando los elementos axiales no sean marcados.

ENROSCAMIENTO DE LA CONCHILLA

Se reconocen dos tipos de enroscamiento, el **isostrófico** y el **anisostrófico** (Figura 12. 21). En el primero, el traslado provocado por el movimiento de la curva de generación a lo largo del eje de enroscamiento es cero, de manera que las vueltas se enroscan en un mismo plano, generando conchillas **planoespirales**, con vueltas bilateralmente simétricas con respecto al plano de enroscamiento. En el tipo anisostrófico, las vueltas se enroscan en planos sucesivos paralelos entre sí, o sea que hay un traslado de la curva de generación a lo largo del eje, produciéndose conchillas **helicoidales** o **conoespirales**, que son las más frecuentes entre los gastrópodos.

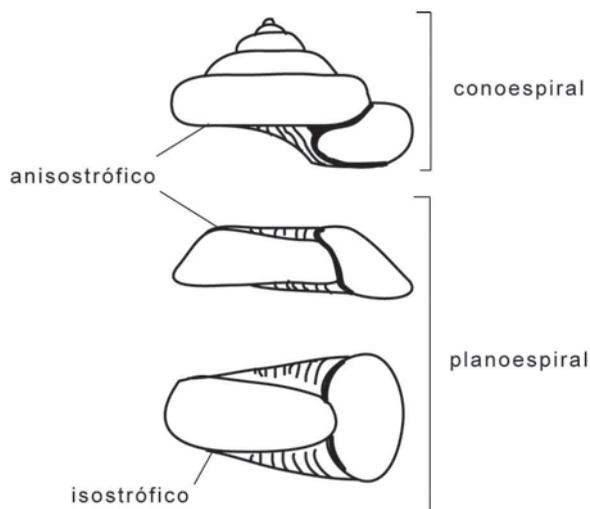


Figura 12. 21. Tipos de enroscamiento de las conchillas (de Boardman *et al.*, 1987).

Una vez orientada la conchilla en la forma convencional, si la abertura queda a la derecha, se trata de una conchilla **dextral** o **dextrógira**; observada la misma desde el ápice, el enroscamiento se produce en el sentido horario. Si la abertura queda a la izquierda, la conchilla es **levógira** y vista desde el ápice, el enroscamiento tiene lugar en sentido opuesto al horario.

Cuando una conchilla es dextral y la organización de las partes blandas del organismo también lo es (o sea, que visto el organismo dorsalmente y con la cabeza en posición anterior, los genitales se sitúan sobre el lado izquierdo y el corazón a la derecha), se habla de organismos **ortostróficos**. La **ortostrófia** se produce cuando el movimiento de la curva de generación es hacia abajo del ápice, en cuyo caso la conchilla es llevada por el gastrópodo de manera tal que forma un ángulo con el eje ántero-posterior de la masa céfalo-pedal, quedando el ápice dirigido hacia atrás y a la derecha. Hay organismos ortostróficos levógiros y ortostróficos dextrales. Existen taxones portadores de conchillas con aparente enroscamiento levógiro, pero que internamente son dextrógiros, en cuyo caso se trata de organismos **hiperstróficos dextrales** o de enroscamiento **ultradextral**. También existen formas hiperstróficas levóginas. El enroscamiento hiperstrófico se considera negativo y se produce hacia arriba del ápice (Figura 12. 22).

La mayoría de los gastrópodos actuales son ortostróficos, si bien la hiperstrofia fue bas-

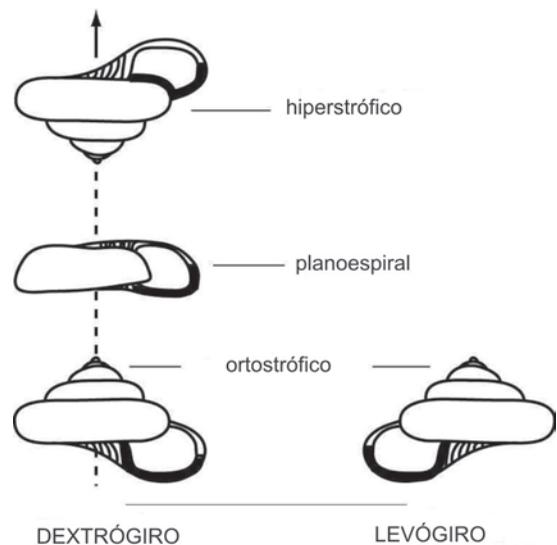


Figura 12. 22. Dirección de enroscamiento de las conchillas (de Boardman *et al.*, 1987).

tante común en las formas fósiles más primitivas.

Las conchillas hiperstróficas solo pueden ser reconocidas en el registro fósil si se conserva el opérculo, ya que la dirección del enroscamiento de las líneas espirales de dicha pieza es siempre contraria al sentido del enroscamiento de la conchilla. Así, las conchillas levógiras tienen opérculos dextrales y por lo tanto, una conchilla hiperstrófica dextral (o sea, con aparente enroscamiento levógiro) tendrá un opérculo levógiro. Igualmente, si una conchilla dextrógiro tiene opérculo dextrógiro, el organismo será hiperstrófico.

Las protoconchas de los gastrópodos son tubiformes, más altas que anchas (alargadas) y siempre están enroscadas, carácter que es definitorio de la clase Gastropoda. El enroscamiento puede ser planoespiral, levógiro o dextrógiro. El primero es poco frecuente y probablemente sea un carácter secundario; los otros dos son más comunes. El enroscamiento puede deberse a la deformación física de la conchilla no mineralizada segregada por la glándula de la conchilla, o por crecimiento regular diferencial, mientras que el enroscamiento de la teleoconcha solo obedece al crecimiento diferencial.

Los opistobranquios primitivos, pulmonados y los allogastrópodos poseen protoconchas hiperstróficas y teleoconchas ortostróficas. Usualmente, el eje de las protoconchas hiperstróficas guarda un ángulo con el eje de la teleoconcha, es decir que son protoconchas **desplazadas**. Cuando el eje de enroscamiento de estas protoconchas se halla a 90° del eje de la teleoconcha se habla de una relación de **heterostrofia** (Figura 12. 17 B), pero si el ángulo entre ambos ejes es de 180°, de **anastrofia**.

En los casos de teleoconcha involuta, la protoconcha no es visible.

GASTRÓPODOS CON CONCHILLA TABICADA

Algunos gastrópodos tienen conchilla con tabiques o septos interiores. Cuando la conchilla es planoespiral recuerda a la de los cefalópodos, pero carece de sifúnculo.

La septación es una característica que, en la clase Gastropoda, aparece por lo menos desde el Ordovícico Temprano, y se la conoce en miembros de los Euomphaloidea, Pleurotomarioidea, Loxonematoidea y Vermetoidea (Morton, 1965; Yochelson, 1971). En las dos primeras superfamilias está confinada a las primeras vueltas, pero también se presenta en

estadios más avanzados, tanto en formas enroscadas como desenroscadas.

Aunque generalmente se admite que sirve para fortalecer la conchilla, sin embargo, *Nevadispira*, un euomphaloideo de simetría bilateral, ligeramente hiperstrófico y abiertamente enroscado, con numerosos tabiques cóncavos en sus primeras vueltas, habría vivido apoyado sobre el fondo, algo hundido en el mismo, en un ambiente relativamente calmo, que no requería fortalecer la conchilla. El hábito desenroscado de la misma aumentaba la superficie de apoyo, evitando un mayor hundimiento, y la hiperstrofia facilitaba mantener la abertura sobre el fondo barroso.

Según Yochelson (1971), la septación pudo ser consecuencia de esta vida sésil del organismo, debida a un requerimiento fisiológico para eliminar el carbonato de calcio de los tejidos.

SISTEMÁTICA

Desde que Cuvier (1797) reconociera a los gastrópodos como un taxón de los moluscos, se han elaborado muchas clasificaciones de los mismos (Cox, 1960; Ponder y Lindberg, 1997). Inicialmente, estas clasificaciones estuvieron basadas en los caracteres exteriores y posteriormente, se fueron considerando órganos individuales (rádula, sistema nervioso, branquias). En 1848, Milne Edwards diferenció a las subclases Prosobranchia, Opisthobranchia y Pulmonata, criterio que fue aceptado por biólogos y paleontólogos como Thiele (1929-31), Wenz (1938-44) y Cox (1960) quienes, no obstante, propusieron algunas modificaciones, resultando así la clasificación que ha sido utilizada en los últimos 70 años. En ésta, los prosobranchios reúnen a los grupos completamente torsionados, estreptoneuros, con la cavidad paleal en posición anterior y desplazada hacia la izquierda, con una o dos branquias bipectinadas o monopectinadas, y por lo general con opérculo. Los opistobranquios incluyen a los organismos eutineuros que sufrieron una detorsión parcial, con la cavidad del manto ausente, o situada en el sector póstero-derecho, que poseen una sola branquia derecha o branquias secundarias, y que por lo general carecen de opérculo. Los Pulmonata también agrupan formas parcialmente detorsionadas que por lo general carecen de opérculo en el estadio adulto, pero en las que la cavidad del manto se ha vascularizado y transformado en un pulmón. Los Prosobranchia fueron divididos por Thiele en los órdenes Archaeogastropoda,

Mesogastropoda y Stenoglossa; los Opisthobranchia en Pleurocoela, Pteropoda, Sacoglossa y Acoela; los Pulmonata en Basommatophora y Stylommatophora. Wenz reemplazó a Stenoglossa por los Neogastropoda y Cox reunió a los Mesogastropoda y Neogastropoda en los Caenogastropoda.

Kosuge (1966) introdujo a los Heterogastropoda para incluir a un conjunto heterogéneo de familias existentes en los Mesogastropoda de Thiele. A su vez, Golikov y Starebogotov (1975) dividieron a los Prosobranchia en tres clases, reteniendo a los Opisthobranchia y Pulmonata. Su reconocimiento de los Cyclobranchia (= Docoglossa = Patellogastropoda) como diferente del resto de los gastrópodos fue un avance importante y coincidente con las ideas que más adelante formularían Ponder y Lindberg (1997).

Entre los años 1980 y 1990 se produjeron otras modificaciones de importancia en las concepciones hasta entonces dominantes acerca de las relaciones filogenéticas de los gastrópodos, las que se debieron:

- a. Al estudio de nuevo material. En surgentes volcánicas hidrotermales de regiones oceánicas profundas (*deep sea hot vents*) se descubrieron novedosos taxones de rango superior (Mc Lean 1988, 1989; Mc Lean y Haszprunar, 1987).
- b. A que con el empleo del microscopio electrónico de transmisión se obtuvieron nuevos caracteres filogenéticos a través de la observación de delicadas estructuras, como los osfradios y el esperma.

Cuadro 12. 1. Sistemática de la Clase Gastropoda

Clase Gastropoda	
Subclase Eogastropoda	Superfamilia Calyptraeioidea
Orden Patellogastropoda (= Docoglossa)	Superfamilia Capuloidea
Superfamilia Patelloidea	Superfamilia Vermetoidea
Superfamilia Nacelloidea	Superfamilia Cypraeoidea
Superfamilia Acmaeioidea	Superfamilia Naticoidea
Subclase Orthogastropoda	Superfamilia Tonnoidea
Superorden Cocculiniformia	Superfamilia Carinarioida (Heteropoda)
Superorden Vetigastropoda	Infraorden Ptenoglossa (Ctenoglossa)
Superfamilia Pleurotomarioidea	Superfamilia Triphoroidea
Superfamilia Fissurelloidea	Superfamilia Janthinoidea (Epitonioidea)
Superfamilia Trochonematoidea	Superfamilia Eulimoidea
Superfamilia Platyceratoidea	Infraorden Neogastropoda (Stenoglossa)
Superfamilia Trochoidea	Superfamilia Muricoidea
Superfamilia Seguenzioidea	Superfamilia Cancellarioidea
Superfamilia Macluritoidea	Superfamilia Conoidea (Toxoglossa)
Superfamilia Euomphaloidea	Superorden Heterobranchia (Heterostropha, Allogastropoda)
Superfamilia Neomphaloidea	Superfamilia Valvatoidea
Superfamilia Bellerophontoidea	Superfamilia Architectonicoidea
Superorden Neritopsina (Neritaomorpha)	Superfamilia Pyramidelloidea
Superfamilia Neritoidea	Orden Opisthobranchia
Superorden Caenogastropoda	Suborden Cephalaspidea
Orden Architaenioglossa	Suborden Sacoglossa
Superfamilia Procyphoroidea	Suborden Anaspidea (Aplisiomorpha)
Superfamilia Cyclophoroidea	Suborden Notaspidea
Superfamilia Ampullarioidea	Suborden Thecosomata
Orden Sorbeoconcha (Neotaenioglossa)	Suborden Gymnosomata
Superfamilia Cerithioidea	Suborden Nudibranchia
Superfamilia Campaniloidea	Orden Pulmonata
Suborden Hypsogastropoda	Suborden Systellommatophora
Infraorden Littorinimorpha	Suborden Basommatophora
Superfamilia Rissooidea	Suborden Eupulmonata
Superfamilia Xenophoroidea	Suborden Stylommatophora
Superfamilia Stromboidea	

- c. Al reemplazo del método de análisis filogenético por el del análisis cladístico.

En el empleo de los principios de la sistemática filogenética se destacan los trabajos de Salvini-Plawen (1980) y Haszprunar (1988). Las primeras aplicaciones de la computación al análisis de los caracteres en la filogenia de los gastrópodos se debieron a Ponder y Lindberg (1995, 1997) quienes así mostraron la monofilia de los gastrópodos y su división en las subclases Eogastropoda y Orthogastropoda. La clasificación tradicional en Prosobranchia, Opisthobranchia y Pulmonata fue considerada inaceptable (Haszprunar 1985, 1988; Ponder y Lindberg, 1997) pues los prosobranchios resultaron ser parafiléticos. Los arqueogastrópodos y mesogastrópodos en el sentido de Thiele (1929-31) fueron considerados un grado, si bien una parte mayor de los arqueogastrópodos, los Vetigastropoda, serían monofiléticos.

Otros avances en la filogenia de los gastrópodos, a partir de fines del año 1980, provinieron de los estudios moleculares basados en el análisis de la cadena de ARN ribosomal. Según los mismos, los Patellogastropoda constituirían el grupo más primitivo de los gastrópodos, mientras que el resto sería su grupo hermano.

Por lo general, la sistemática de los gastrópodos fósiles se basó en los datos neontológicos (Wagner, 2001) y en que muchos de los taxones fósiles serían los ancestros de los modernos. No obstante, algunos grupos como los Bellerophonitoidea y Macluritoidea se hallan totalmente extinguidos y carecen de descendientes modernos.

Los análisis paleontológicos más recientes han revelado que la evolución de los gastrópodos fue mucho más compleja que lo antes pensado y los estudios de las protoconchas indican que especies groseramente similares, tradicionalmente ubicadas en el mismo taxón superior, poseen protoconchas diferentes.

Las protoconchas serían más estables evolutivamente que las teleoconchas en las cuales, la frecuente presencia de caracteres convergentes son evidencias de la complicada historia evolutiva de los gastrópodos.

Bandel, Nützel y Yancey (2002) consideran que, desde el punto de vista paleontológico, es razonable reconocer, sobre la base de la morfología de la protoconcha y los caracteres anatómicos inferidos de la morfología de la conchilla, a las subclases Archaeogastropoda (incluyendo a Vetigastropoda y Docoglossa), Neritimorpha, Caenogastropoda y Heterostropha, las que habrían estado diferenciadas en el Carbonífero.

La sistemática adoptada en este capítulo (Cuadro 12. 1) sigue los lineamientos fundamentales de la de Ponder y Lindberg (1997), complementada en lo referente a los caracteres morfológicos con la información proporcionada por la obra *Mollusca. The Southern Synthesis* (Beesley, Ross y Wells, 1998) y trabajos de Bandel (2002 a, b).

PHYLUM MOLLUSCA

CLASE GASTROPODA

Moluscos con torsión, posesión de un opérculo y protoconcha tubular enroscada. Cámbrico-Holoceno.

SUBCLASE EOGASTROPODA

Gastrópodos con rádula estereoglosa.

Orden Patellogastropoda

Cabeza con dos tentáculos y ojos simples ubicados en la base de los mismos. Mandíbula y rádula presentes, dientes radulares fortalecidos por óxido de hierro. Estreptoneuros. Bajo número de cromosomas ($n = 9-19$); esperma con morfología primitiva; osfradios sin verdaderas células sensoriales. Conchilla cónica, generalmente algo aplastada, simétrica, sin enroscamiento, con abertura grande, ovalada a algo circular; ápice centrado a muy desplazado hacia adelante. Superficie externa con costillas radiales y/o escultura concéntrica. Predominan las microestructuras foliada y laminar cruzada. En su mayoría sésiles, habitan sobre sustratos duros calcáreos o algas. Son considerados los gastrópodos vivientes más primitivos y su origen se hallaría en el Paleozoico, existiendo algunas evidencias de su existencia ya en el Paleozoico Tardío, si bien sus fósiles más antiguos seguramente conocidos, son del Triásico. Comprenden a las superfamilias Patelloidea (Triásico-Holoceno), Nacelloidea (Eoceno-Holoceno) y Acmaeoidea (Triásico-Holoceno).

Los Patelloidea (Figura 12. 23 A) tienen conchilla patelliforme, ápice central, escultura radial fuerte y concéntrica presente; microestructura foliada calcítica; pueden alcanzar gran tamaño (hasta 35 cm de longitud). Casi restringidos al margen oriental atlántico, adquieren gran diversidad en el sur africano. En el Plioceno del Atlántico norte aparece *Patella*, y

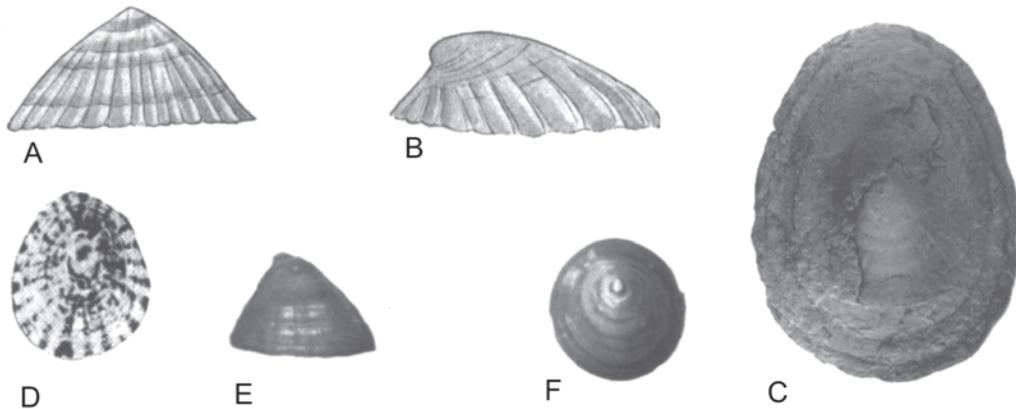


Figura 12. 23. Patellogastropoda. Patelloidea (A), Nacelloidea (B, C), Acmaeidea (D-F). A. *Patinigera magallanica* X 1/2. Holoceno, costa patagónica; B. *Nacella mytelina* X 1/2. Holoceno, costa patagónica; C. *Cellana feldmanni* X 1/2. Eoceno, Antártida; D. *Acmaea subrugosa* X 1. Pleistoceno, Argentina; E-F. *Scurria (Scurria) scurra* X 1. Holoceno, costa oeste de América del Sur (A-B. de Castellanos, 1967; C. de Stilwell y Zinsmeister, 1992; D. de Camacho, 1966; E-F. de Wenz, 1961)

sobre la costa patagónica hasta la región magallánica habitan varias especies de *Patinigera*.

En los Nacelloidea (Figura 12. 23 B, C) el interior de la conchilla es nacarado. Su mayor diversidad está en la extremidad austral sudamericana, donde viven a poca profundidad. No obstante, algunos miembros invadieron las profundidades oceánicas y viven en ambientes volcánicos hidrotermales de zonas de divergencia de placas (Lindberg, 1988; Mc Lean, 1990). *Nacella* habita en las aguas frías antárticas hasta Chile, *Cellana*, casi exclusivo de aguas cálidas, se halla fósil en el Eoceno antártico (Stilwell y Zinsmeister, 1992). Según Ridway *et al.* (1998), «*Patella*» *fuenzalidae* del Plioceno chileno (Herm, 1969), pertenecería a *Cellana*.

Los Acmaeidea (Figura 12. 23 D-F) son marinos costeros, con algunos vivientes hasta los 6000 m de profundidad. *Acmaea subrugosa* se halla en las costas brasileña y uruguaya, además de fósil en el Pleistoceno rioplatense (Ihering, 1907). Otros géneros habitan en las aguas frías de las regiones malvinense, magallánica y antártica. *Lottia* y *Scurria* cuentan con especies en la costa chilena, conociéndose fósiles del segundo género en el Mioceno de la Argentina (del Río, 1998).

SUBCLASE ORTHOGASTROPODA

Gastrópodos con rádula flexoglosa. Incluyen al resto de los gastrópodos no-Patellogastro-

poda. Su monofilia está certificada por sinapomorfías indiscutibles, como ojos con un cuerpo vítreo, osfradio impar, mandíbulas pares, un solo riñón en el lado derecho del pericardio y rádula flexoglosa.

SUPERORDEN COCCULINIFORMIA

Se discute si son mono o polifiléticos.

Conchilla patelliforme con ápice entre central y posterior, muy delgada y frágil, poco ornamentada. Habitan en aguas profundas, asociados a ambientes volcánicos hidrotermales o sobre sustratos biogénicos, y se alimentan de materia orgánica. Terciario Temprano-Holoceno.

SUPERORDEN VETIGASTROPODA

Tienen característica primitivas y avanzadas. Entre las primeras se pueden citar los ctenidios bipectinados, ventrículo penetrado por el recto, fecundación externa y larva trocófora.

Conchilla con selenizona, ranura o una serie de perforaciones. Cámbrico-Holoceno. Incluyen a numerosos taxones, antes considerados Archaeogastropoda, algunos extinguidos y de dificultosa ubicación sistemática, como los Bellerophontoidea, Euomphaloidea, Neomphaloidea y Macluritoidea.

El Carbonífero-Pérmico sudamericano, principalmente de Perú, Bolivia, Brasil y Argentina, contiene varios géneros de Pleurotomarioidea (Figura 12. 24 A-E) (Cámbrico Medio-Holo-

ceno), con selenizona, aunque los mejor conocidos se hallan en la Argentina (Sabattini y Noirat, 1969; Sabattini, 1980, 1984; Simanaukas y Sabattini, 1997).

En la costa atlántica sudamericana habita *Scissurella* (con ranura), mientras que en el Caribe y Brasil vive *Haliotis* con conchilla rápidamente expandida, espira muy reducida e interior nacarado. A cambio de selenizona presenta orificios respiratorios, los más jóvenes abiertos, siendo los anteriores inhalantes y los otros, exhalantes.

La conchilla de los Fissurelloidea (Triásico-Holoceno) (Figura 12. 24 F-I), es patelliforme, de simetría bilateral secundaria, con un seno, ranura o perforación apical. En las formas con foramen, éste se agranda por reabsorción del material calcáreo por el manto, el que forma un sifón exhalante dirigido hacia atrás. Géneros típicos son *Emarginula*, con ranura anterior, *Diodora* (= *Fissuridea*), con foramen apical, *Fissurella*, con perforación exhalante bordeada internamente por una callosidad, *Fissurelloidea*, *Lucapina*, *Megatebennus*, *Puncturella*, todos con especies vivientes a lo largo de la costa atlántica occidental hasta Antártida, y fósiles (*Fissurella*, *Megatebennus*, *Diodora*, *Lucapinella*) en los depósitos cuaternarios adyacentes. En los depósitos más antiguos son escasos. *Lucapinella* está citado en el Oligoceno argentino, *Diodora* en el Mioceno brasileño, y *Fissurella* en el Mioceno y Pleistoceno chilenos (Mc Lean, 1984; Tavera, 1979).

Los Trochonematoidea (Ordovícico Medio-Pérmico Medio), con conchilla turbiniforme, nacarada y seno suave en el labio externo, están bien representados en el hemisferio norte, conociéndose el género *Amaurotoma* en el Carbonífero argentino.

Igualmente antiguos son los Platyceratoidea (Ordovícico Temprano-Pérmico Medio) (Figura 12. 24 J-L), nacarados y con un seno en la unión de los labios parietal y externo. Algunas formas afines a *Platyceras* se mencionan en el Devónico Inferior gondwánico, mientras que el Carbonífero Inferior de Argentina contiene especies de *Yunnania* y *Neoplatyteichum* (Sabattini, 1984).

La superfamilia Trochoidea (Pérmico-Holoceno) (Figura 12. 24 M-U) tiene conchilla conoespiral, nacarada, sin emarginación apertural. Hickman y Mc Lean (1990) publicaron una exhaustiva revisión de la misma, reconociendo varias familias y subfamilias. *Trochus* (familia Trochidae) ejemplifica a la típica conchilla **trochiforme**, cónica, con bordes rectilíneos, base plana, superficie lisa o nodosa, abertura oblicua y muy inclinada respecto del

eje de enroscamiento; algunos poseen una gruesa capa de nácar y dientes columelares. Los Trochidae aparecen en la Argentina en el Neocomiano y Cretácico Superior con géneros endémicos (Reichler y Camacho, 1994); en el Eoceno Superior-Oligoceno de la Antártida se conocen *Cantharidus*, *Calliostoma* y *Antisolarium*; en el Oligoceno patagónico se hallan *Fagnanoa*, *Calliostoma*, *Solariella*, y el número de géneros y especies de tróchidos aumenta en la malacofauna viviente del litoral sudamericano, desde Brasil hasta la Antártida, donde habitan especies de *Margarites*, *Solariella*, *Calliostoma*, *Photinula*, *Tegula*, *Halysites*, etc. Los depósitos pleistocenos de la Patagonia contienen *Neocalliostoma*.

La superfamilia Seguenzioidea (Cretácico Tardío-Holoceno) reúne a conchillas de aguas profundas, pequeñas, traslúcidas, nacaradas, con delicadas carenas agudas y hasta 5 senos labiales. Tendrían mucha afinidad con los Trochoidea, por lo que se los incluye en los Vegetrogastropoda.

La superfamilia Macluritoidea (Cámbrico Tardío-Triásico) (Figura 12. 25 F-H) tiene conchillas hiperstróficas, con o sin ombligo sobre la cara superior, base chata y un canal sobre la parte superior de la vuelta, en coincidencia o formando el borde externo, interpretado como un canal exhalante. *Maclurites* es de amplia distribución en el Paleozoico Inferior, incluyendo al Ordovícico argentino.

Los Euomphaloidea (Cámbrico Tardío-Cretácico) (Figura 12. 25 A-E) incluyen a conchillas predominantemente planoespirales o discoideas deprimidas, ortostróficas o hiperstróficas, con abertura radial y ombligo amplio. Vueltas redondeadas que solo se tocan o cubren ligeramente unas a otras y que llevan un canal (supuestamente exhalante), más o menos pronunciado, en el borde periférico superior de la abertura. *Euomphalopsis*, del Cámbrico Superior antártico sería el representante más antiguo (Webers *et al.*, 1992). El Pérmico Inferior del Perú y Bolivia contiene *Euomphalus browni* y *Omphalotrochus antiquus*, respectivamente, y en el Carbonífero Superior de Argentina se halla *Straparollus (Euomphalus) subcircularis*.

Mc Lean (1981) propuso la superfamilia Neomphaloidea (Holoceno) basándose en *Neomphalius freterae*, gastrópodo procedente de la caldera volcánica hidrotermal del rift de las islas Galápagos (2478 m - 2518 m) cuyos caracteres no permiten relacionarlo con ninguno de los taxones vivientes o fósiles conocidos hasta ahora. Caracteres primitivos son la rádula ripidoglosa, los ctenidios bipectinados, mientras que entre los propios se halla una cavidad

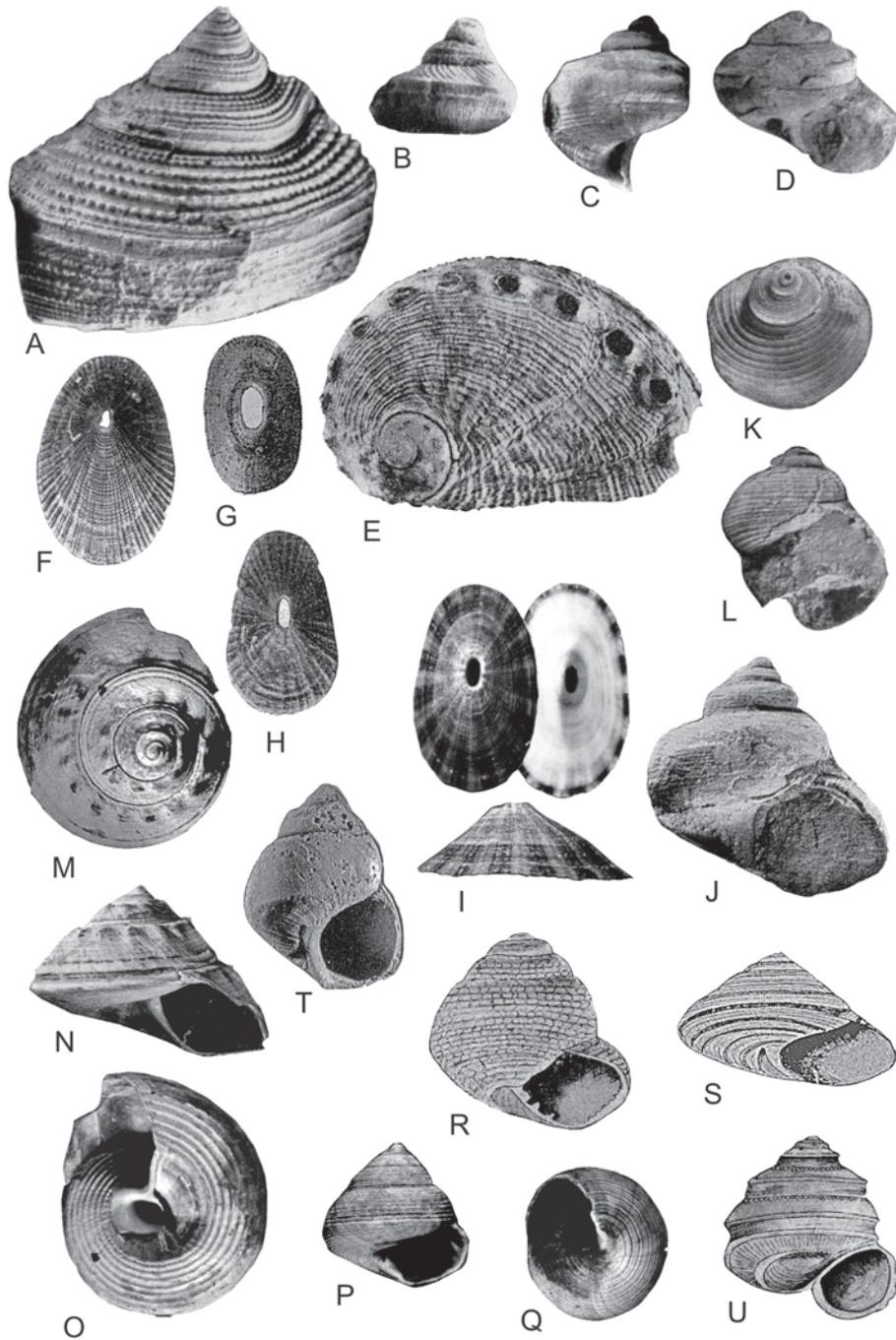


Figura 12. 24. Vetigastropoda. Pleurotomarioidea (A-E), Fissurelloidea (F-I), Platyceratoidea (J-L), Trochoidea (M-U). A. *Glabrocingulum (Stenozone) argentinus* X 3,5. Paleozoico Superior, Argentina; B. «*Peruvispira*» *sueroi* X 3,5. Paleozoico Superior, Argentina; C. *Callitomaria tepuelensis* X 2. Carbonifero Superior, Argentina; D. *Mourlonia (Pseudobaylea) poperimensis* X 1. Carbonifero Superior, Argentina; E. *Haliotis portalesia* X 4,5. Holoceno, Brasil; F. *Diodora patagonica* X 1. Holoceno, costa patagónica; G. *Lucapinella henseli* X 1. Cuaternario, Argentina; H. *Megatebennus patagonicus* X 1. Holoceno, costa patagónica; I. *Fissurella radiosa tixierae* X 1,5. Holoceno, Argentina; J. *Neoplatyteichum barrealeensis* X 1. Carbonifero Superior, Argentina; K-L. *Yunnania subpygmaea* X 2,4. Paleozoico Superior, Argentina; M-O. *Valdesia valdesensis* X 1,5. Mioceno, Argentina; P-Q. *Calliostoma bravardi* X 1,5. Mioceno, Argentina; R. *Tegula patagonica* X 2. Holoceno, Argentina; S. *Photinula coeruleascens* X 1. Holoceno, costa patagónica; T. *Cantharidus (Levella) gothani* X 3. Eoceno, Antártida; U. *Solariella patriae* X 2. Holoceno, costa patagónica (A-D y J-L. de Sabbattini y Noirat, 1969; E. de Ríos 1970; F, H. de Carcelles, 1950; G. de Camacho, 1966; I. de Mc Lean, 1984; M-Q. de del Río, 1985 y 1998; R, S, U. de Castellanos, 1967; T. de Stilwell y Zinsmeister, 1992).

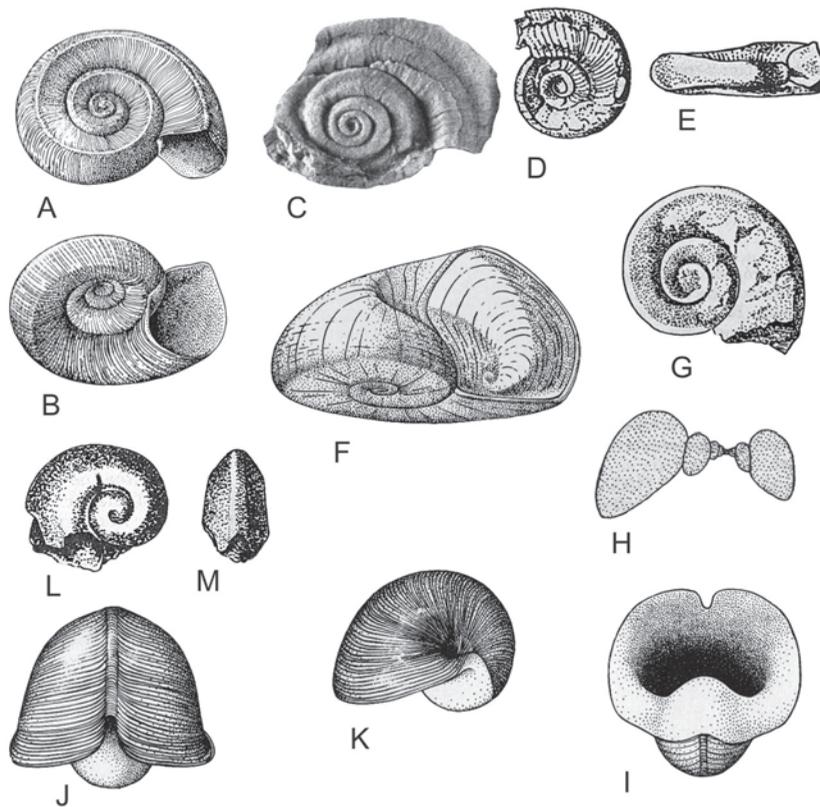


Figura 12. 25. Vetigastropoda. Euomphaloidea (A-E), Macluritoidea (F-H), Bellerophontoidea (I-M). A, B. *Straparollus (Euomphalus) pentangulatus* X 1. Carbonífero Inferior, Inglaterra; C. *Straparollus (Euomphalus) subcircularis* X 2. Carbonífero Superior, Argentina; D-E. «*Euomphalus*» *browni* X 1. Pérmico Inferior, Perú; F. *Maclurites logani* X 0,7. Ordovícico Medio, Canadá; G-H. *Maclurites sarmiento* X 1. Llanvirniano, Argentina; I-K. *Bellerophon (Bellerophon) vasulites* X 2. Silúrico-Triásico Inferior, cosmopolita; L-M. *Tropidodiscus gilletianus* X 1. Devónico Medio, Brasil (A-B, F, I-K. de Knight *et al.*, 1960; C. de Sabbatini y Noirat, 1969; D-E, G-H, L-M. de Camacho, 1966).

del manto extendida todo a lo largo del animal. La conchilla es patelliforme, con el ápice algo posterior, opérculo larval, microestructura laminar aragonítica y escultura radial; el alimento, filtrado por las branquias modificadas, consiste de bacterias quimiosintetizadoras que habitan en el ambiente volcánico. Según Mc Lean (1981), los Neomphaloidea están muy vinculados con los Euomphaloidea, extinguidos en el Cretácico, y *Neomphalius* podría ser un representante viviente de aquéllos.

Los Bellerophontoidea (Cámbrico Medio-Triásico) (Figura 12. 25 I-M) se caracterizan por la conchilla planoespiral, isostrófica, bilateralmente simétrica. La presencia de una ranura dorsal que genera una selenizone motivó que se los considerara entre los gastrópodos, por comparación con los pleurotomátidos. Pero otros especialistas los consideran monoplacóforos, debido a sus múltiples impresiones musculares retractoras, simétricas, que indicarían ausencia de torsión. Berg-

Madsen y Peel (1978), Linsley (1977, 1978), Yochelson (1978, 1979) y Peel (1991) sostienen que los bellerophóntidos incluyen a miembros con y sin torsión.

El Paleozoico sudamericano registra menciones de bellerophóntidos asignados a diversos géneros (*Tropidodiscus*, *Bellerophon*, *Retispira*, etc.).

SUPERORDEN NERITOPSINA (NERITAEMORPHA)

Gastrópodos marinos, de agua dulce y terrestres, con conchilla fuertemente enroscada, cónica hasta patelliforme o ausente. Incluye solo a la superfamilia Neritoidea (6 familias) con un registro fósil que se retrotrae por lo menos, al Triásico Temprano y, posiblemente al Silúrico o Devónico. Abundantes en las costas rocosas tropicales y subtropicales, incluyendo el Caribe y el litoral brasileño. Una especie de *Nerita* se halla citada en el Mioceno chileno. Devónico Medio o Carbonífero-Holoceno.

SUPERORDEN CAENOGASTROPODA

Aparecen en el registro fósil durante el Carbonífero Temprano o Devónico y son uno de los grupos de gastrópodos vivientes más diversificado. Conchilla fusiforme, espira más o menos elevada, microestructura aragonítica, laminar cruzada, no nacarada, con una abrupta transición protoconcha-teleoconcha; protoconcha ortostrófica reflejando un desarrollo larval planctotrófico. Algunas formas del Paleozoico Tardío con selenizona. Su radiación evolutiva más importante ocurrió durante el Mesozoico (Nutzel y Pan, 2005).

Los Neritopsina también tienen protoconcha ortostrófica pero la morfología de la teleoconcha es muy diferente. Los Vetigastropoda muestran un desarrollo larval no planctotrófico y protoconcha de menos de una vuelta.

Orden *Architaenioglossa*

Gastrópodos no marinos con sistema nervioso hipoatroideo. Carbonífero-Holoceno. Son los cenogastropodos vivientes más primitivos y pueden o no ser monofiléticos. Los Procyphoroidea (Bandel, 2002 b), del Carbonífero-Pérmico, tendrían características que los acercan a los Cyclophoroidea (Terciario-Holoceno), terrestres, que viven sobre el suelo o los árboles en las zonas tropicales. *Poteria*, viviente desde Colombia hasta Bolivia y Brasil (Parodiz, 1969), se halla fósil en el Mioceno de Jamaica y Ecuador.

Los Ampullarioidea (Cretácico-Holoceno) (Figura 12. 26 A, B), de agua dulce, incluyen a las familias Viviparidae (Jurásico Medio-Holoceno) y Ampullariidae (Eoceno-Holoceno). La primera vive en fondos barrosos de lagos y ríos y en América del Sur, aparece a partir del Paleoceno con especies asignadas al género *Viviparus*, pero que fueron transferidos por Parodiz (1969) a *Lioplacodes*.

Los Ampullariidae pueden vivir tanto en el agua dulce como fuera de ella, en las zonas tropicales, subtropicales y templadas del mundo. En América del Sur, *Ampullaria* (ex *Pomacea*) posee especies vivientes y fósiles desde el Eoceno. Un detallado estudio morfológico y sistemático de los ampulláridos argentinos fue realizado por Hylton Scott (1957).

Orden *Sorbeoconcha* (*Neotaenioglossa*)

Gastrópodos con rádula taenioglosa, seno o sífon inhalante, sistema nervioso epiatroideo, osfradio y protoconcha II asociada a una alimentación planctotrófica. Jurásico-Holoceno.

La superfamilia Cerithioidea (Cretácico-Holoceno) (Figura 12. 26 C-H) se halla en ambien-

tes marinos, salobres y de agua dulce de los trópicos y subtropicos. Conchilla muy ornamentada con un seno o canal sifonal anterior corto. Ponder y Warén (1988) diferencian 19 familias con representantes vivientes, más otras 7 solo conocidas por fósiles. Su origen se encontraría en el Paleozoico (Cox, 1960), pero la mayoría de los actuales ya están presentes en el Cretácico Tardío o Terciario Temprano.

Los Cerithiidae (Cretácico Tardío-Holoceno) son marinos y su peristoma lleva várices y un canal anterior. *Cerithium* vive en las costas brasileñas y tiene especies fósiles en el Eoceno del Perú y Mioceno del Brasil; *Bittium* se halla en el Eoceno antártico.

Los Turritellidae (Cretácico-Holoceno) tienen conchilla que puede llegar a los 0,17 m de largo, con vueltas espiraladas y abertura con seno débil o sin él. Como fósiles son muy abundantes y variados, pero actualmente viven pocas especies en los océanos Atlántico y Pacífico y el mar Mediterráneo. En América del Sur están bien representados a partir del Cretácico y *Turritella* es un género común en estratos del Terciario hasta el Mioceno, aunque muchas de las especies citadas corresponderían a otros géneros. Los turritéllidos son de vida libre, excepto *Vermicularia* que es libre en el estadio juvenil y cementado al sustrato duro en el adulto, cuando incluso la conchilla tiende a desenroscarse.

Los Pleuroceridae (Paleoceno-Holoceno) sudamericanos abundan en las regiones cálidas del norte, aunque *Sheppardiconcha* (= *Doryssa*) llega hasta el norte de Argentina. Este y otros géneros se conocen fósiles a partir del Paleoceno y algunos de ellos han sido referidos a *Melania* (Parodiz, 1969).

Los Thiaridae (= Melaniidae) (Cretácico Medio-Holoceno) son cosmopolitas, de aguas dulces o salobres tropicales. *Pyrgulifera* y *Aylacostoma* cuentan con especies vivientes en América del Sur y fósiles en el Terciario de la misma región; *Hannatoma* y *Anconia* serían endémicos del Oligoceno peruano y *Morgamia* es conocido en el Eoceno del Perú e India.

Los Potamididae (Cretácico Tardío-Holoceno) habitan los manglares y ambientes estuarinos tropicales y subtropicales. *Potamides* (= *Eocerithium* = *Chemnitzia*), que puede vivir en aguas salobres o fuera de ellas, se conoce fósil en el Paleoceno-Mioceno sudamericano. Otros géneros eocenos son *Lagunites* y *Diplocyma* de Perú y Colombia, respectivamente, y *Kaitangata*, de la Antártida.

La superfamilia Campaniloidea (Cretácico Tardío-Holoceno) (Figura 12. 26 I) tiene una sola especie viviente, *Campanile symbolicum*, en Aus-

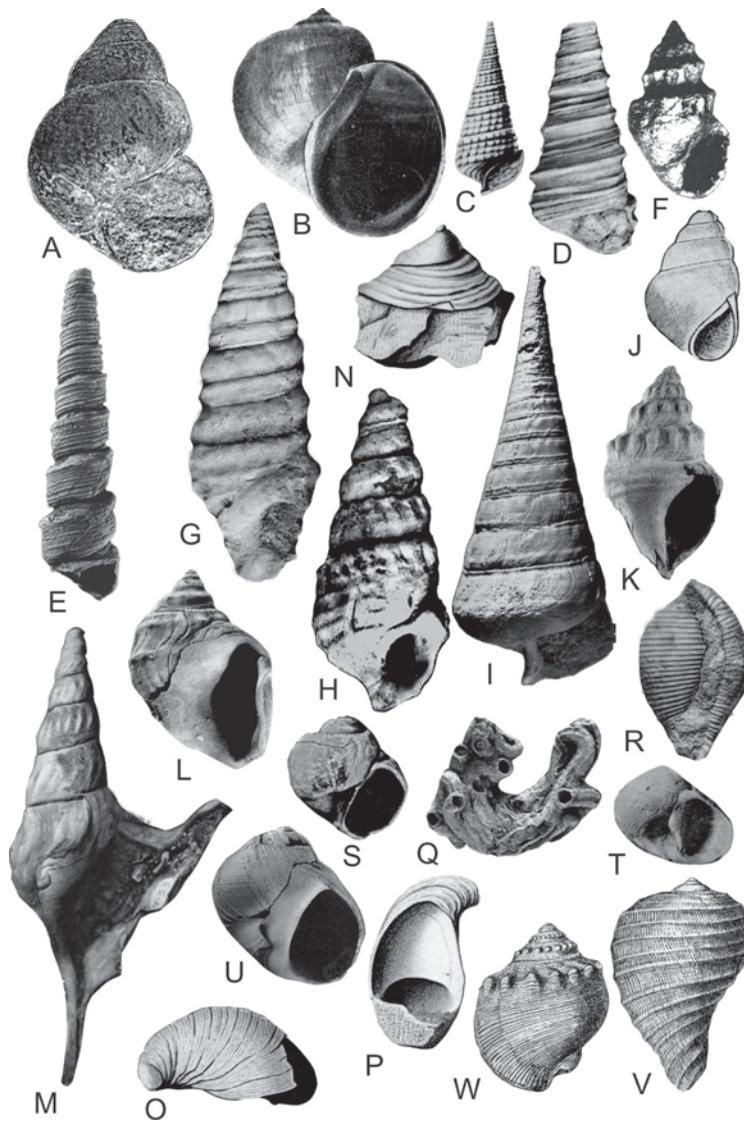


Figura 12. 26. Architaenioglossa. Ampullaroidea (A, B), Sorbeoconcha Cerithioidea (C-H), Campaniloidea (I), Rissoidea (J), Stromboidea (K-M), Calyptraeidea (N-P), Vermetoidea (Q), Cypraeoidea (R), Naticoidea (S-U), Tonnoidea (V-W). A. *Lioplacodes feruglioi* X 1¼. Paleoceno, Argentina; B. *Ampullaria canaliculata* X 1. Holoceno, Argentina; C. *Cerithium pachecoi* X 3. Mioceno, Brasil; D. *Turritella conquistadorana* X 2/3. Oligoceno, Perú; E. *Spirocolpus pyramidesia* X 1. Mioceno, Argentina; F. *Pyrgulifera feruglioi* X 1. Daniano, Argentina; G. *Hannatoma tumbesua* X 1. Oligoceno, Perú; H. *Potamides chiliana* X 2. Paleoceno, Argentina; I. *Campanile symbolicum* X 2/3. Triásico, Europa; J. *Littoridina australis*. Holoceno, litoral bonaerense; K. *Struthiolarella ameghinoi* X 1. Oligoceno, Argentina; L. *Antarctodarwinella nordenskjoldi* X 1. Eoceno, Antártida; M. *Struthioptera camachoii* X 1. Eoceno, Antártida; N. *Calyptraea pileolus* X 1,5. Mioceno, Argentina; O-P. *Crepidula gregaria* X 0,5. Mioceno, Argentina; Q. *Serpulorbis hormathos* X 1. Eoceno, Antártida; R. *Cypraea (Cypraeida) chira* X 1. Oligoceno, Perú; S. *Euspira consimilis* X 2. Mioceno, Argentina; T. *Natica (Nerinatica) paytensis* X 1,5. Eoceno, Perú; U. *Polinices (Polinices) cf. subtenuis* X 1. Eoceno, Antártida; V. *Pyryla distans* X 2. Mioceno, Chile; W. *Cassis monilifera* X 2. Mioceno, Chile (A, F, H. de Parodiz, 1969; B. de Hylton Scott, 1957; C. de Maury, 1925; D, G, R, T. de Olsson, 1930, 1931; E, S. de del Río, 1998; I. de Ludbrook, 1971; J. de Castellanos, 1967; K, L. de Zinsmeister y Camacho, 1980; M. de Zinsmeister, 1977; N-P. de Ortmann, 1902; Q, U. de Stilwell y Zinsmeister, 1992; V, W. de Sowerby, 1846).

tralia, pero en el Terciario del Tethys experimentaron una importante radiación evolutiva. Rossi de García y Levy (1977) han atribuido a este género una conchilla del Terciario Inferior de la Argentina.

SUBORDEN HYSOGASTROPODA

Son definidos por los caracteres del esperma. Jurásico-Holoceno.

Infraorden Littorinimorpha

Gastrópodos la mayoría marinos, algunos de agua dulce y otros pocos terrestres. Jurásico-Holoceno.

Los Rissooidea (= Truncatelloidea) (Jurásico Medio-Holoceno) (Figura 12. 26 J) en América del Sur están representados por varias familias que habitan en la costa brasileña. Entre los fósiles, *Littoridina* se halla en el Cuaternario de la Argentina (Gaillard y Castellanos, 1976; Aguirre y Farinati, 2000) y otras localidades de los márgenes oriental y occidental del continente, además de las regiones antártica y subantártica, mientras que *Potamolithus* se conoce en el Paleoceno de Argentina y Eoceno de Chile (Parodiz, 1969).

Los Xenophoroidea (Cretácico Temprano-Holoceno) constituyen una superfamilia relativamente pequeña de gastrópodos de aguas cálidas, con conchilla cónica deprimida y base plana o cóncava, periféricamente ondulada o digitiforme. Sobre su superficie dorsal adhieren, concéntricamente, partículas foráneas tales como conchillas de foraminíferos, bivalvos y gastrópodos. Nielsen y De Vries (2002) se han referido a la presencia de estos gastrópodos en el Terciario chileno.

Los Stromboidea (Jurásico-Holoceno) (Figura 12. 26 K-M) son marinos, de conchilla generalmente grande, labio externo expandido y a veces, largas espinas. Incluyen a las familias Strombidae (Terciario-Holoceno), Struthiolariidae (Cretácico Tardío-Holoceno) y Aporrhaidae (Jurásico-Holoceno), todas con representantes fósiles en América del Sur.

Los Strombidae habitan en el Indo-Pacífico y Caribe hasta el noreste del Brasil, donde viven especies de *Strombus*, género que también cuenta con formas fósiles en el Oligoceno peruano y Mioceno de Brasil, Uruguay, Argentina y Chile.

Característicos del Cretácico Tardío y Terciario austral son los Struthiolariidae diferenciados en dos subfamilias (Zinsmeister y Camacho, 1980). Los Struthiolarellinae, tienen la conchilla ornamentada con tubérculos y cordones espirales, incluyen a los géneros *Perissodonta*, *Struthiolarella* y *Antarctodarwinella*, típicos de

América del Sur y casi totalmemnte extinguidos, pues solo viven dos especies de *Perissodonta* en la región subantártica. Los Struthiolariinae (géneros *Struthiolaria*, *Monolaria*, *Conchothyra*, *Tylospira*) tienen una especie viviente de *Tylospira* en aguas australianas, pero la misma región cuenta con fósiles desde el Mioceno (Darragh, 1990), mientras que *Struthiolaria* aún habita en aguas neocelandesas.

Las historia geológica de los Aporrhaidae se remontaría al Jurásico, si bien en la actualidad solo vive el género *Aporrhais*, con 5 especies en el Atlántico y Mediterráneo. El labio externo presenta 1 a 3 digitaciones y en la última vuelta se destacan 2-3 gruesos cordones espirales que continúan en el labio expandido. Representantes de esta familia son frecuentes en los terrenos mesozoicos sudamericanos, donde se conocen *Protohemichenopus* (Cretácico Temprano, Argentina), y *Anchura* (Cretácico Tardío, Perú). En el Daniano de la Patagonia (Argentina) existen especies atribuidas dudosamente a varios géneros.

Durante el Cretácico Tardío-Terciario Temprano, a lo largo del borde del Pacífico austral, dentro de la Provincia Weddelliana, desarrolló la subfamilia Struthiopterinae (familia Aporrhaidae), con los géneros *Struthioptera*, *Austroaporrhais* y *Struthiochenopus* (Zinsmeister y Griffin, 1995); el último de ellos persistió en el Oligoceno-Mioceno de Argentina y Chile. De *Austroaporrhais* posiblemente evolucionó, en el Eoceno, *Hemichenopus* (Nielsen, 2005).

Los Calyptraeidea (Cretácico Tardío-Holoceno) (Figura 12. 26 N-P) tienen conchilla patelliforme, son marinos y hermafroditas protandros. *Crepidula*, *Calyptraea*, *Sigapatella* constituyen géneros con una gran distribución geográfica actual y comunes en el Terciario austral.

La conchilla de los Capuloidea (Cretácico-Holoceno) varía desde enroscada hasta patelliforme. *Capulus* vive desde el Caribe hasta el Estrecho de Magallanes y *Trochitropis* está presente en el Terciario patagónico.

En los Vermetoidea (Terciario-Holoceno) (Figura 12. 26 Q) la conchilla es tubular, irregularmente enroscada y cementada al sustrato duro. Tropicales someros, pueden formar comunidades densas. *Vermetus*, *Serpulorbis* y *Tenagodus* se hallan en el Terciario sudamericano y antártico.

Los Cypraeoidea (Jurásico Tardío-Holoceno) (Figura 12. 26 R) incluyen a numerosos géneros, como *Cypraea*, con conchilla ovalada, lustrosa, bilateralmente simétrica, espira corta solo visible en los juveniles y dentición apertural. En América del Sur se hallan en la

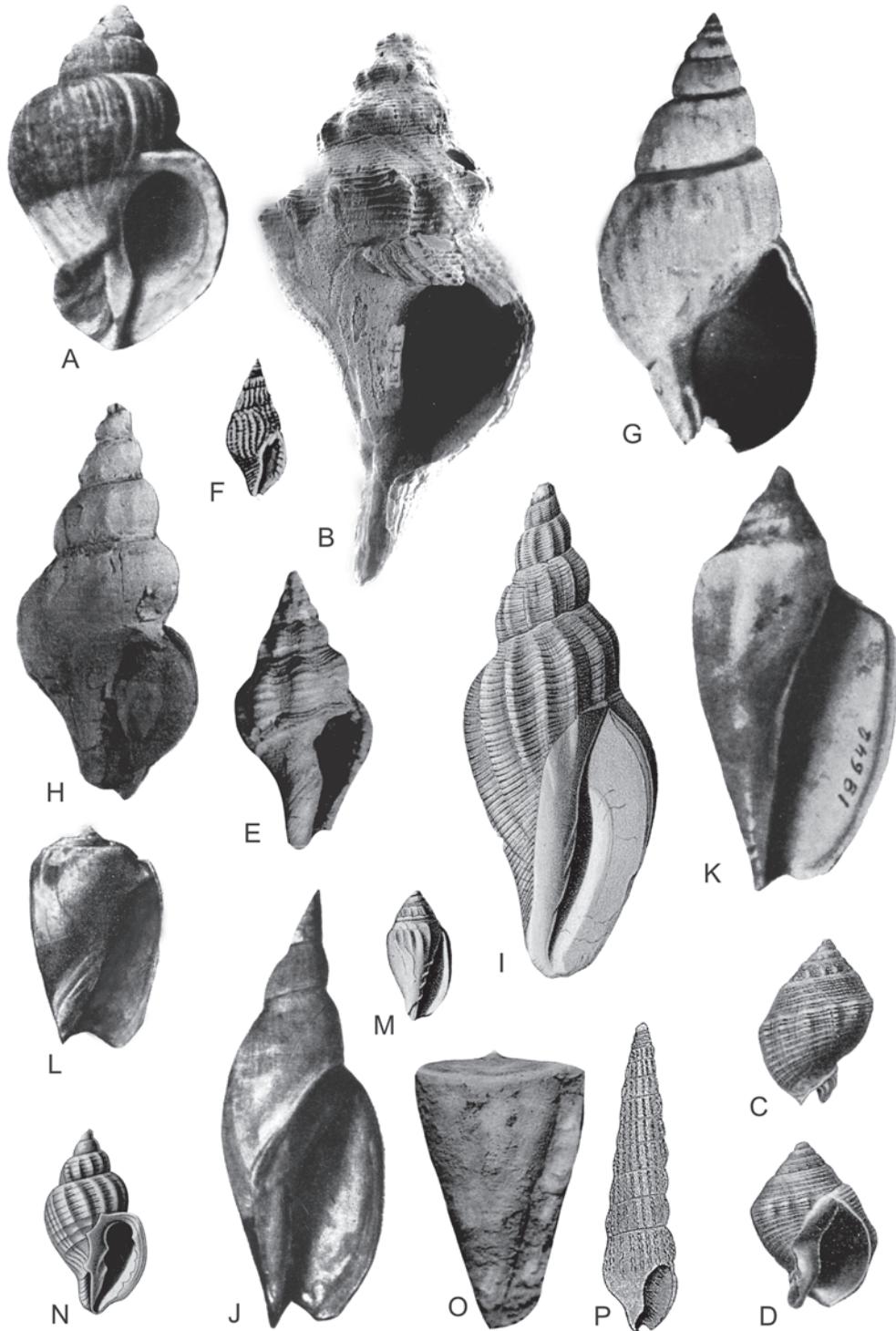


Figura 12. 28. Neogastropoda. Muricoidea (A-M), Cancellarioidea (N), Conoidea (O-P). A. *Trophon innornatus* X 2/3. Cuaternario, Argentina; B. *Penion australocapax* X 1. Eoceno, Antártida; C-D. *Austrocominella obesa fueguina* X 2. Oligoceno, Argentina; E. *Siphonaria nuntia* X 2. Eoceno, Perú; F. *Anachis obesa* X 3. Cuaternario, Argentina; G. *Buccinanops cochlidium* X 1. Cuaternario, Argentina; H. *Fusinus suraknisos* X 1. Eoceno, Antártida; I. *Proscaphella gracilior* X 1. Mioceno, Argentina; J. *Adelomelon ancilla* X 0,5. Cuaternario, Argentina; K. *Zidona angulata* X 0,5. Cuaternario, Argentina; L. *Olivancillaria brasiliana* X 3. Cuaternario, Argentina; M. *Neoimbricaria plicifera* X 1. Mioceno, Argentina; N. *Cancellaria gracilis observatoria* X 3. Mioceno, Argentina; O. *Conus chiraensis* X 1. Eoceno, Perú; P. *Terebra doello-juradoi* X 3. Holoceno, Argentina (A, F, G, J-L. de Camacho, 1966; B, H. de Stilwell y Zinsmeister, 1992; C-D. de Steinmann y Wilkens, 1908; E, O. de Olsson, 1930; I, M-N. de Ortmann, 1902; P. de Castellanos, 1967).

costa brasileña y el Caribe; como fósiles son conocidos en el Terciario desde Perú hacia el norte; más al sur se halló una especie en el Terciario Inferior de Argentina (Figueiras, 1985) y Mioceno de Chile (Groves y Nielsen, 2003).

La superfamilia Naticoidea (Triásico-Holoceno) (Figura 12. 26 S-U) incluye a gastrópodos con conchilla globosa a piriforme, lisa y con la última vuelta grande; sublitorales, carnívoros, perforadores de conchillas. Muy comunes en el Cretácico y Terciario de América del Sur, especialmente los géneros *Polinices* y *Natica*. En el litoral atlántico habitan especies de *Natica*, *Falsilunatica*, *Tectonatica*, *Amauropsis*, *Sinum*.

Los Tonnoidea (Cretácico Tardío-Holoceno) (Figura 12. 26 V, W) tienen conchilla ornamentada y abertura sifonal. Incluyen a 8 familias, de las cuales Cassidae, Ranellidae (= Cymatiidae) y Ficidae poseen especies fósiles y vivientes en América del Sur. *Ficus* (= *Pyrula*) cuenta con especies terciarias desde Antártida hasta Perú y *Cymatium* (= *Lotorium*) se halla en el Oligoceno y Mioceno de Argentina y Chile y vive en el litoral brasileño, junto con *Cassis*, también fósil en el Mioceno Superior.

Los Heteropoda (Jurásico-Holoceno) son planctónicos y activos cazadores. Habitan las aguas cálidas brasileñas y del Pacífico.

Infraorden Ptenoglossa (= Ctenoglossa)

Gastrópodos la mayoría con rádula taenioglosa, carnívoros. Paleoceno-Holoceno.

Los Triphoroidea (Terciario-Holoceno) poseen varias especies de *Triphora* vivientes en las aguas brasileñas.

Entre los Cerithiopsidae (Eoceno-Holoceno), (Figura 12. 27 A, B) con conchilla turritelliforme y ornamentación reticulada, se hallan *Cerithiopsis* y *Ataxocerithium*, con especies vivientes en la

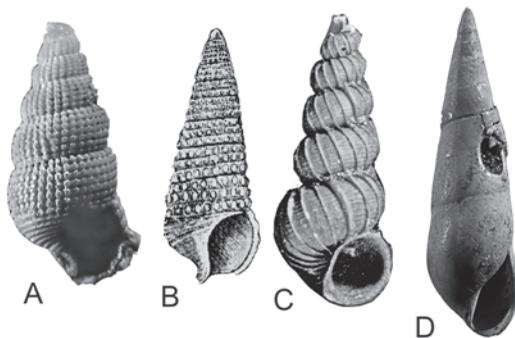


Figura 12. 27. Ptenoglossa. Cerithiopsidae (A-B), Janthinoidea (C), Eulimoidea (D). A. *Cerithiopsis trespunta* X 4. Terciario Inferior, Argentina; B. *Ataxocerithium pullum* X 6. Holoceno, Argentina; C. *Epitonium (Asperiscale) chubutensis* X 3. Mioceno, Argentina; D. *Eulima subventricosa* X 2. Mioceno, Argentina (A y D. de Ihering, 1897, 1907; B. de Castellanos, 1967; C. de del Río, 1998).

costa patagónica y fósiles en el Terciario de la misma región y Pleistoceno bonaerense.

La superfamilia Janthinoidea (= Epitonioidea) (Paleoceno-Holoceno) (Figura 12. 27 C) está representada por numerosos géneros y especies en el Terciario sudamericano y también vivientes en el litoral adyacente. En general, son conchillas con espira cónica elevada, abertura circular y ornamentación espiral y axial. *Epitonium* es un género muy común.

Los Eulimoidea (Terciario-Holoceno) (Figura 12. 27 D) son parásitos sobre equinodermos. En la costa brasileña habita *Eulima*, también fósil en el Oligoceno patagónico y Mioceno chileno.

Infraorden Neogastropoda (= Stenoglossa)

Conchilla generalmente grande, no nacarada, canal sifonal alargado y opérculo quitinoso. Rádula raquiglosa o toxoglosa. La mayoría carnívoros y bentónicos. Cretácico Temprano-Holoceno. Incluye a las superfamilias Muricoidea, Cancellarioidea y Conoidea, todas muy bien representadas tanto vivientes como fósiles, en América del Sur.

Los Muricoidea (raquiglosos) (Figura 12. 28 A-M) incluyen a unas 14 familias, de las cuales en América del Sur y Antártida tienen una importante representación fósil y viviente, las siguientes: Muricidae (géneros *Trophon*, *Urosalpinx*, *Peonza*, *Murex*); Buccinidae (géneros *Austrobuccinum*, *Penion*, *Aeneator*, *Austrosphaera*, *Austrocominella*, *Buccinum*, *Cantharus*); Columbellidae (géneros *Columbella*, *Mitrella*, *Anachis*); Nassariidae (géneros *Sudonassarius*, *Bulla*, *Buccinanops*, *Dorsanum*, *Nassa*); Melongenidae (género *Melongena*); Fascioliidae (géneros *Fusinus*, *Fasciolaria*, *Latirus*); Volutidae (géneros *Voluta*, *Lyria*, *Volutocorbis*, *Miomelon*, *Zidona*, *Cymbiola*, *Proscaphella*, *Adelomelon*); Olividae (géneros *Olivancillaria*, *Oliva*, *Olivella*, *Ancillaria*); Marginellidae (género *Marginella*) y Mitridae (géneros *Mitra*, *Neoimbricaria*, *Austroneoimbricaria*).

Los Cancellarioidea (Figura 12. 28 N) tienen dos géneros en el Eoceno antártico y en el Terciario patagónico existen *Cancellaria* y *Admete*, también con especies vivientes en el Atlántico occidental.

Entre los Conoidea (= Toxoglossa), los Conidae (Figura 12. 28 O) tienen conchilla obcónica (cónico truncada superiormente), última vuelta grande, abertura larga y estrecha, de lados paralelos; cuentan con especies vivientes en el océano Atlántico y fósiles en el Terciario sudamericano. Los Turridae, con más de 10000 especies fósiles y vivientes distribuidas en unas 17 subfamilias, tienen conchilla fusiforme y están bien representados desde las costas brasileñas hasta Antártida, y también en el Terciario adyacente, siendo *Drillia* un ejemplo.

Otra familia, los Terebridae, es tropical, con conchilla de espira muy larga y última vuelta pequeña, infaunales; el Terciario sudamericano y las aguas atlánticas adyacentes cuentan con varias especies de *Terebra* (Figura 12. 28 P).

Superorden Heterobranchia

Taxón probablemente monofilético, con caracteres que sugieren un ancestro común con los Caenogastropoda. Las sinapomorfías compartidas son: protoconcha levógira, manto pigmentado, ojos en posición media, sin ctenidio ni cartílago odontoforal. Incluye a 3 superfamilias con representación fósil, además de los órdenes Opisthobranchia y Pulmonata. Devónico-Holoceno.

Los Valvatoidea (?Paleozoico, Jurásico-Holoceno) son principalmente de aguas dulces y del hemisferio norte, pero *Valvata* está fósil en el Paleoceno del norte argentino y sur de Bolivia (Fritzsche, 1924).

Los Architectonicoidea (?Paleozoico, Cretácico-Holoceno) (Figura 12. 29 A-F) son marinos, con conchilla discoidal o turrítica, ombligo ancho, estrecho o ausente. La familia Architectonicidae contiene formas ectoparásitas sobre cnidarios coloniales y en el Terciario del occidente sudamericano está representada por diversos subgéneros de *Architectonica*. En el Mioceno chileno, además de este género se conoce *Heliacus* (Frassinetti y Covacevich, 1981, 1982), también viviente en las costas del Brasil, Indias Occidentales y sudeste de América del Norte

Los Pyramidelloidea (?Paleozoico, Cretácico-Holoceno) (Figura 12. 29 G, H) son marinos y

ectoparásitos, con protoconcha principalmente heteroestrófica y teleoconcha espiralada o patelliforme. Como fósiles son conocidos desde el Paleozoico, pero los más antiguos seguramente asignables a los Pyramidellidae datan del Cretácico Tardío.

Orden Opisthobranchia

Gastrópodos heteróstrofos en los cuales la conchilla se ha ido reduciendo hasta desaparecer, y el cuerpo fue sufriendo transformaciones importantes, con pérdida o desplazamiento de órganos (cavidad paleal posterior) o modificaciones en los sistemas nervioso o respiratorio. Pie a veces expandido lateralmente (parapodios), lo que sirve para la natación. Triásico-Holoceno. Comprende 9 subórdenes.

Los más primitivos pertenecen a los Cephalaspidea (Triásico-Holoceno), con 9 superfamilias, algunas bien representadas a partir del Cretácico y principalmente en el Terciario sudamericano, con géneros como *Acteon*, *Ringicula*, *Cylindrobullina*, *Cylichna*, *Scaphander*, *Actaeocina*, *Tornatina*, *Retusa*, *Volvulella*, *Bulla* (Figura 12. 30 E, F).

Los pterópodos con conchilla (suborden Thecosomata) son epiplanctónicos de mares tropicales y subtropicales (Figura 12. 30 B-D). Desde el Terciario Tardío forman densos depósitos aragoníticos en las profundidades oceánicas (**oozoos o fangos con pterópodos**). Los pterópodos sin conchilla, manto ni cavidad paleal (suborden Gymnosomata) se hallan registrados desde el Pleistoceno.

El suborden Sacoglossa (Eoceno-Holoceno) contiene formas con conchilla bivalva (Juliidea)

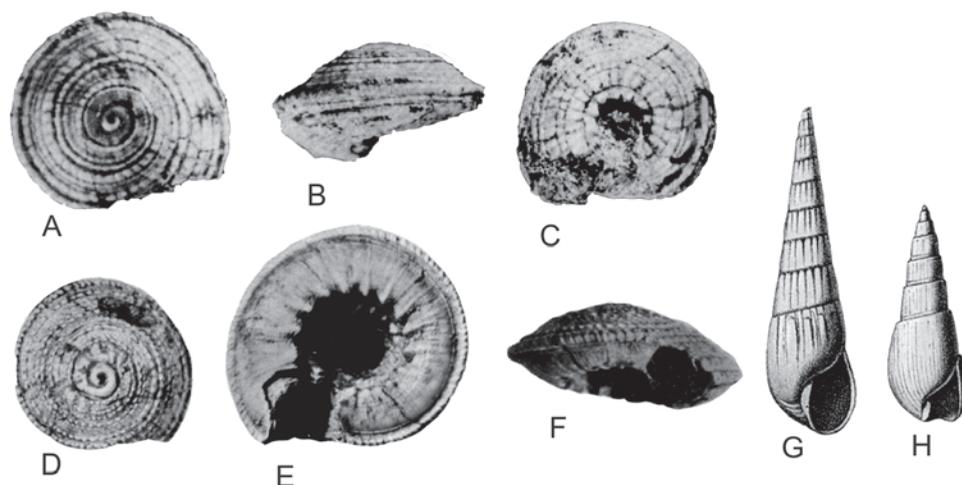


Figura 12. 29. Heterobranchia. Architectonicoidea (A-F), Pyramidelloidea (G-H). A-C. *Heliacus (Torinista) babamondei* X 4. Mioceno, Chile; D-F. *Architectonica (Discotectonica) navidadensis* X 1. Mioceno, Chile; G. *Turbonilla observationis* X 4. Mioceno, Argentina; H. *Odostomia suturalis* X 4. Mioceno, Argentina (A-F. de Frassinetti y Covacevich, 1981, 1982; G-H. de Ortmann, 1902).

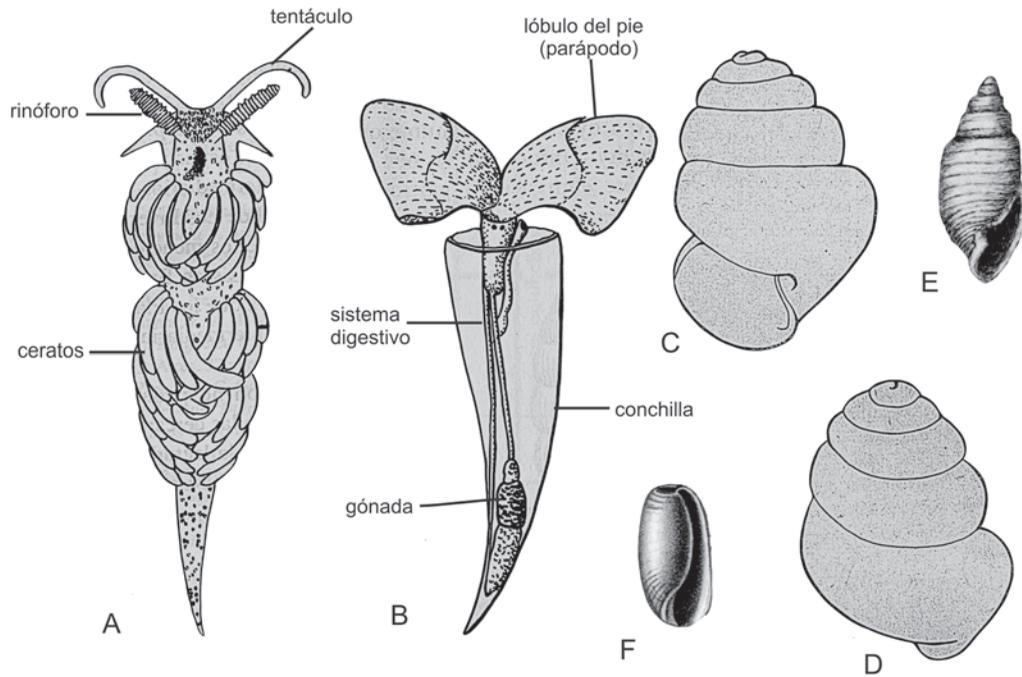


Figura 12.30. Gastrópodos opistobranquios: nudibranquio (A), pterópodo (B-D), Cephalaspidea (E-F). A. *Facelina* sp. Holoceno; B. *Clio virgula* X 10. Holoceno; C-D. *Limacina retroversa* X 22. Holoceno; E. *Actaeon patagonicus* X 4. Terciario, Argentina; F. *Bulla patagonica* X 3. Terciario, Argentina (A. de Castellanos, 1994; B. de Easton, 1960; C-D. de Boltovskoy, 1971; E. de Ihering, 1907; F. de Ortmann, 1902).

conocidas desde el Eoceno, en los mares tropicales y templados. Los restantes subórdenes carecen de fósiles; entre ellos, los Nudibranchia (Figura 12.30 A) están desprovistos de conchilla y su superficie dorsal lleva prolongaciones filamentosas ramificadas (**ceratos**), de colores vivos.

Orden Pulmonata

Gastrópodos terrestres y de agua dulce (excepcionalmente intermareales), sin ctenidios; la respiración se efectúa mediante una cámara vascularizada que permite el intercambio gaseoso y está comunicada con la cavidad del manto por un orificio contráctil (**neumostoma**). Algunas formas acuáticas con branquias secundarias o pseudobranquias; boca con mandíbula dorsal (excepto en los carnívoros) y rádula; sistema nervioso eutineuro. Un par o dos de tentáculos cefálicos sensoriales, ojos y estatocistos presentes. Conchilla externa de forma variada o ausente; en las babosas es interna o ausente. Abertura a veces con denticulaciones o láminas, opérculo ausente en los adultos. Ornamentación de líneas comarginales, costillas radiales o cordones espirales hasta cancellada, raramente con gránulos o espinas. Pie musculoso con una glándula anterior secretora de moco, que facilita la locomoción o adhesión al sustrato. Hermafroditas simultá-

neas, fertilización interna; muchos ovíparos, pocos ovovivíparos o vivíparos. Algunas especies comestibles, otras son plagas de cultivos o intermediarios en la transmisión de enfermedades producidas por trematodes, como la esquistosomiasis. Carbonífero-Holoceno.

Los Systellommatophora carecen de fósiles y tienen formas marinas y terrestres. Entre las últimas, los Veronicellidae (= Vaginulidae) son terrestres, de regiones tropicales y subtropicales de América del Sur, África, Asia y Oceanía.

La mayoría de los Basommatophora (Figura 12.32 A-C, K-O) son de agua dulce, unos pocos marinos (Siphonariidae). Conchilla de forma variada, respiración por pulmón, branquias secundarias y/o epitelio; ojos en la base de los tentáculos. Aparecen en el Jurásico Tardío de América del Norte, con representantes de las familias Physidae, Planorbidae y Lymnaeidae.

Los Siphonariidae tienen conchilla patelliforme y habitan en las aguas costeras afectadas por las mareas, en las regiones tropicales hasta subantárticas. Un género con numerosas especies y amplia distribución geográfica es *Siphonaria* (Figura 12.32 A-C) que, en América del Sur se halla fósil en el Pleistoceno y viviente en las costas adyacentes.

La mayoría de las formas de agua dulce pertenecen a las familias Chiliniidae (Paleoceno-

Holoceno), Lymnaeidae (Jurásico-Holoceno), Physidae (Jurásico-Holoceno), Ancyliidae (Terciario Temprano-Holoceno) y Planorbidae (Jurásico-Holoceno) (Parodiz, 1969; Castellanos y Gaillard, 1981; Castellanos y Landoni, 1981; Fernández, 1981) (Figura 12. 32 K-O).

Los Chilínidae son exclusivamente sudamericanos. Habitan en los cursos fluviales y lagos de aguas limpias, en diferentes temperaturas, encontrándose hasta los 4000 m de altura. *Chilina* tiene especies fósiles desde el Paleoceno en Chile y Argentina. A las restantes familias pertenecen géneros tales como: *Lymnaea*, presente en el Mioceno uruguayo y Cuaternario bonaerense; *Physa* y *Aplexa*, el primero conocido desde el Paleoceno, y el segundo solo viviente; mientras que otras formas atribuidas a «*Tropicorbis*», «*Biomphalaria*» y «*Planorbis*», del Neógeno y Cuaternario rioplatense, según Parodiz (1969) corresponderían al género

Taphirus, presente en el Plioceno de Bolivia, Brasil y Perú, y Oligoceno del Uruguay.

Los Eupulmonata son marinos o terrestres (algunos arbóreos), con conchilla espiralada, a veces modificada o ausente, dextrógira. Carbonífero-Holoceno. Incluyen al infraorden Stylommatophora, terrestres, cosmopolitas, que habitan en lugares secos y húmedos; su cavidad pulmonar también puede servir como reservorio acuífero. Carbonífero Tardío-Holoceno.

En América del Sur, los Stylommatophora incluyen a numerosas familias (Fernández, 1973), con representantes vivientes y fósiles, entre las que se hallan: Charopidae, Succineidae, Strophocheilidae, Bulimulidae, Odontostomidae, Helminthoglyptidae, Streptaxidae y Helicidae. Las tres últimas aparecen en el Cretácico y las restantes, a partir del Paleoceno; todas tienen especies vivientes en América del Sur.

Los Charopidae (Endodontidae) son terrestres o semiarbóreos y de distribución gondwánica. En el Paleoceno brasileño se conoce el género *Austrodiscus*, que también tiene especies vivientes en Chile, Argentina y Brasil, mientras que en el Eoceno patagónico existen especies de los géneros ?*Gyrocochlea*, *Stephadiscus* (Figura 12. 32 T-V) y *Zylchogira*.

Los Succineidae, de distribución mundial, tienen muchas especies en los ambientes húmedos, como *Succinea meridionalis*, viviente desde Río de Janeiro hasta el norte de la Patagonia, y fósil en el Pleistoceno bonaerense (Figura 12. 32 R, S).

Los Strophocheilidae son exclusivamente neotropicales y autóctonos de la parte austral sudamericana, con muchas especies vivientes y fósiles, algunas de gran tamaño. *Megalobulimus* y *Austroborus* tienen especies vivientes en Argentina y Uruguay y fósiles a partir del Eoceno, en la Patagonia (Figura 12. 32 P, Q).

Los Bulimulidae son de distribución gondwánica y con numerosas especies vivientes y fósiles en América del Sur donde, a partir del Terciario Temprano experimentaron una importante radiación evolutiva y se distribuyeron por toda Argentina, aunque ahora solo llegan hasta el golfo San Jorge. Sus fósiles más antiguos son los del Eoceno patagónico, *Thaumastus* y *Paleobulimulus*; en el Mioceno brasileño se conocen *Bulimulus* e *Itaboraia* (Figura 12. 31).

Los Odontostomidae están actualmente muy difundidos por América del Sur. *Spixia* tiene gran cantidad de especies vivientes y fósiles en el Pleistoceno bonaerense y uruguayo, junto con otras pertenecientes a *Odontostomus* y *Cyclodontina* (Figura 12. 32 D-G); el último

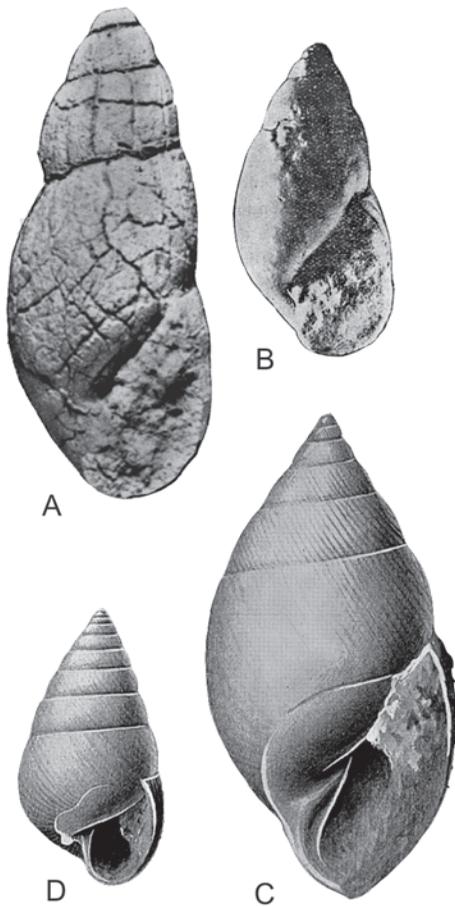


Figura 12. 31. Gastrópodos pulmonados. Bulimulidae. A. *Thaumastus patagonicus* X 1. Eoceno, Argentina; B. *Paleobulimulus eocenicus* X 2. Eoceno, Argentina; C. *Itaboraia lamegoi* X 2,5. Mioceno, Brasil; D. *Bulimulus fazendicus* X 2,5. Mioceno, Brasil (A, B. de Parodiz, 1969, 1949; C, D. de Maury, 1935).

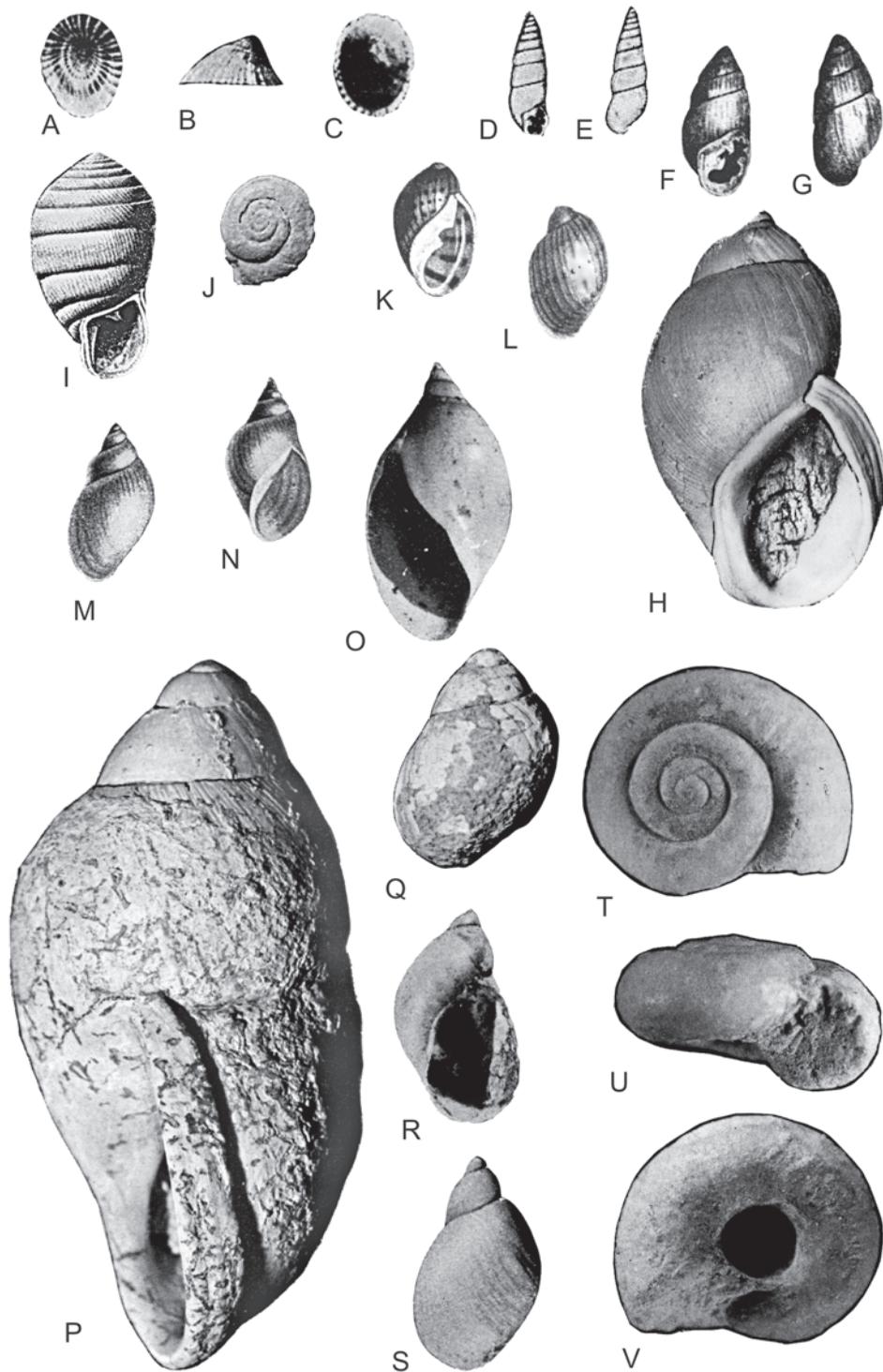


Figura 12.32. Gastrópodos pulmonados. Basommatophora (A-C, K-O) y Stylommatophora Charopidae (T-V), Succineidae (R-S), Strophocheilidae (P-Q), Odontostomidae (D-H), Streptaxidae (I), Helminthoglyptidae (J). A-C. *Siphonaria (Pachysiphonaria) lessoni* X 0,7. Cuaternario, Argentina; D-E. *Cyclodontina (Spixia) charpentieri* X 1,5. Cuaternario, Argentina; F-G. *Cyclodontina (Plagiodontes) patagonica* X 1. Cuaternario, Argentina; H. *Porphirobaphe iostoma bilabiata* X 1. Plioceno, Ecuador; I. *Brasilennea arethusae* X 1,5. Mioceno, Brasil; J. *Epiphragmophora feruglioi* X 1. Plioceno, Argentina; K-L. *Chilina fluminea* X 1,5. Holoceno, Argentina; M-N. *Lymnaea viatrix* X 2. Holoceno, Argentina; O. *Physa rivalis* X 2. Holoceno, Argentina; P. *Strophocheilus (Megalobulimus) oblongus haemastomus* X 1,75. Mioceno, Uruguay; Q. *Strophocheilus (Austroborus) lutescens dorbignyi* X 1,5. Pleistoceno, Argentina; R-S. *Succinea meridionalis*. Cuaternario, Argentina; T-V. *Stephadiscus cf. lyratus* X 9. Eoceno, Argentina (A-G, K-O, R-S. de Camacho, 1966; H-J, P-Q. de Parodiz, 1969; T-V. de Bellosi *et al.*, 2002).

cuenta con fósiles en el Mioceno y Pleistoceno, mientras que *Porphyrobaphe* (Figura 12. 32 H) se conoce en el Plioceno-Pleistoceno ecuatoriano.

Los Streptaxidae se hallan representados en el Mioceno brasileño por *Brasilennea* (Figura 12. 32 I).

Los Helminthoglyptidae están distribuidos por América del Norte y del Sur e Indias Occidentales. *Epiphragmophora* tiene especies vivientes desde Argentina hasta Perú, y se halla fósil en el Plioceno del norte argentino (Figura 12. 32 J).

Los Helicidae son propios del hemisferio norte, pero fueron llevados por el hombre y otros medios, al resto del mundo. Los géneros *Otala* y *Cryptomphalus*, casi cosmopolitas, poseen especies que antiguamente eran asignadas a *Helix*.

ECOLOGÍA

MODO DE VIDA

La notable diversidad que exhiben los gastrópodos se halla en clara correspondencia con la gran variedad de ambientes que ocupan. Si bien, en su gran mayoría son marinos, en menor proporción frecuentan los medios acuáticos con salinidad baja, las aguas dulces y hasta los hábitats plenamente terrestres.

En general, prefieren las aguas bien oxigenadas, aunque existen excepciones, y se los halla en una gran variedad de profundidades, desde las someras hasta las casi abisales.

Entre los gastrópodos marinos predominan los bentónicos, que viven en fondos de distinta naturaleza, como los rocosos, algales, coralígenos y sedimentarios. Pueden apoyarse directamente sobre las superficies duras o alojarse entre los trozos de rocas, en fisuras o en perforaciones excavadas por ellos mismos en los sedimentos relativamente blandos, especialmente cuando aumenta la turbulencia del ambiente.

Muchas familias incluyen a miembros de aguas superficiales y profundas, como los Trochidae, Volutidae y Cassididae. Los Pleurotomariidae actualmente son solo de zonas profundas, pero durante el Paleozoico habitaron aguas someras.

En años recientes se han hallado importantes comunidades de aguas profundas asociadas a centros de expansión de los fondos oceánicos como los existentes en las islas Galápagos y el Pacífico oriental, a profundidades que superan los 2000 m. Entre ellas, los gastrópodos son uno

de los grupos más conspicuos. Presentan caracteres primitivos, no observables en otros fósiles vivientes, y se piensa que debieron formar parte de radiaciones originadas durante el Paleozoico y Mesozoico que se adaptaron a estos particulares ambientes con gran hidrotermalismo volcánico y emanaciones sulfurosas, alimentándose de las bacterias quimiosintetizadoras allí existentes. Los Neomphalina constituyen un orden endémico de estas modernas calderas hidrotermales, de alta toxicidad para otros grupos de organismos, pero que los gastrópodos podrían tolerar gracias a las bacterias oxidantes del azufre.

El órgano de los gastrópodos más vinculado con los movimientos que realizan es el pie, cuyas características difieren según se lo use para reptar, cavar, saltar, nadar o flotar.

Los gastrópodos pueden ser de vida móvil o sedentaria. Entre los primeros hay especies que se desplazan más rápido que otras y en sus movimientos emplean contracciones musculares de la planta del pie o bien, cilios. En general, el desplazamiento por cilios es más rápido que el muscular, si bien se encuentra limitado a los gastrópodos de pequeño tamaño y con conchilla lisa, dado que cuanto más grande y ornamentada sea esta última, más lento será el gastrópodo. También influye el modo en el que éste lleva a la conchilla durante el movimiento; las especies con conchilla espiralada baja se desplazarían, sobre una superficie dura, con mayor rapidez que los de espira elevada. En algunos gastrópodos con espira muy alta, como la de ciertos turritélidos, la conchilla es arrastrada por el animal. Al moverse, el pie avanza, se detiene y la conchilla es llevada hacia adelante por contracción del músculo columelar.

Algunas especies patelliformes de prosobranchios, como *Acmaea*, *Lottia*, *Patella* y el pulmonado *Siphonaria* habitan depresiones sobre rocas costeras, que solo abandonan para buscar alimento, regresando por la misma senda. Se ignora el mecanismo que gobierna este desplazamiento, pero es posible que el animal, al alejarse de su lugar vaya emitiendo una sustancia química que luego, lo guiará de regreso. En general, las conchillas patelliformes se fijan fuertemente a la superficie rocosa posiblemente para evitar la evaporación de sus fluidos interiores cuando quedan expuestas en la baja marea.

El hábito cavador se halla desarrollado en numerosas familias acuáticas y en ellas, comúnmente el pie adopta forma de cuña o lengüeta. Una excavación rápida estaría asociada con conchillas lisas y de pie grande, mientras

que los cavadores lentos tendrían pie pequeño y escultura en su conchilla. La presencia de pliegues columelares estaría asociada a gastrópodos cavadores.

Gastrópodos nadadores son los heterópodos (cenogastrópodos depredadores) y los pterópodos (opistobranquios). En ellos, el pie es aplanado y puede presentar proyecciones laterales (parapodios de los opistobranquios) de grandes dimensiones, que actúan como paletas. Estas modificaciones del pie, generalmente están acompañadas por una marcada reducción del tamaño y/o peso de la conchilla, además de la compresión lateral y elongación del cuerpo del organismo. En el género *Janthina*, el pie segrega un colchón de burbujas de aire sobre el que descansa flotando el animal.

Los gastrópodos también suelen ser presa de otros organismos, vertebrados e invertebrados, incluyendo a otros gastrópodos, y contra estos peligros han desarrollado diferentes estrategias, como la de poder introducirse en fondos blandos o, en el caso de las conchillas patelliformes con pie ancho y musculoso, adhiriéndose fuertemente a la superficie rocosa. La presencia de un opérculo calcáreo que cierra herméticamente la abertura cuando el organismo ha retraído todas sus partes blandas en el interior de la conchilla, también puede ser un medio de defensa, aunque no siempre infalible. Además, existen gastrópodos que carecen de opérculo y en estos casos, suelen desarrollar obstrucciones aperturales (pliegues, aristas, tubérculos), los que tienden a reducir la abertura y evitar la depredación principalmente, por los artrópodos. Las conchillas gruesas y con escultura reducen la vulnerabilidad a ser triturados por cangrejos y peces.

Los gastrópodos dulceacuícolas viven sobre sustratos de variada naturaleza, en aguas limpias y claras, por lo general, entre 0,10 m y 2 m de profundidad, si bien se conocen casos que habitan más profundamente. *Physa* y *Lymnaea* son buenos cavadores. Un factor ambiental importante es la cantidad de sal disuelta en el agua, especialmente el carbonato de calcio, esencial para la construcción de la conchilla. La cantidad de especies e individuos tiende a aumentar con la salinidad, si bien algunos Valvatidae pueden habitar aguas con muy bajo tenor salino, mientras otras familias admiten una amplia gama de salinidad.

La cantidad de oxígeno presente en el agua es otro factor importante pues la mayoría de los gastrópodos requieren elevadas concentraciones de este elemento, de modo que las aguas estancadas o muy profundas, tienden a alojar

pocas poblaciones de gastrópodos de agua dulce. La mayoría se halla a menos de 3 m de profundidad, lo que posiblemente también se relacionaría con la disponibilidad de alimento en la zona.

Muchas formas viven sobre tipos particulares de sustratos; los Viviparidae en los arenosos, y los Ampullariidae en los barrosos; otros, como *Physa* y los Amnicolidae, lo hacen en sustratos con vegetación acuática.

En general, estos gastrópodos prefieren aguas templadas a cálidas, algunos experimentan migraciones estacionales, mientras unos pocos pueden soportar las temperaturas bajas invernales, introduciéndose en el sustrato o hibernando.

Los Stylommatophora son gastrópodos exclusivamente terrestres (excepto una familia marina) y en ellos, la retención de la humedad es un problema fundamental, por lo que habitan en bosques húmedos (lluviosos), sobre troncos, ramas u hojas, o en lugares desérticos pero con microhábitats que conservan la humedad; entre los sustratos, prefieren los calcáreos, dada la disponibilidad de calcio y la facilidad de estos ambientes para retener la humedad. En los ambientes más áridos habitan en fisuras o grietas, perforaciones o a veces, en letargo y semireposo segregando un epifragma, con aspecto de escudo mucoso que actúa como un opérculo evitando la pérdida de la humedad, aunque es permeable al oxígeno.

ALIMENTACIÓN

Los gastrópodos tienen una alimentación muy variada, característica que habría tenido mucha influencia en la evolución de estos moluscos. El principal órgano colector de los alimentos es la rádula, la que junto con el condróforo y los músculos que accionan a éstos, constituyen la **masa bucal**. La explotación de la variada fuente alimentaria dio lugar a los gastrópodos herbívoros, detritívoros, suspensívoros, cavadores, parásitos y predadores. Cada parte de la rádula, según la adaptación correspondiente, cumple con una determinada función vinculada principalmente, con la recolección y preparación del alimento. Durante la explotación de las fuentes alimenticias los gastrópodos raspan, ramonean, perforan, succionan, Trituran y desgarran los alimentos.

Los primitivos gastrópodos probablemente fueron herbívoros y dicho hábito aún se conserva en ciertos grupos modernos. Los Patellidae se alimentan de algas incrustantes, los Neogastropoda de agua dulce son herbívo-

ros y los Heterobranchia cuentan con una abundante representación consumidora de algas, principalmente los opistobranquios sacoglosos, que llegan hasta seleccionar su alimento, al que toman succionándolo del interior de la célula algal. Entre los pulmonados basommatóforos, los Lymnaeidae y Physidae se alimentan de algas filamentosas, charáceas y plantas superiores, y algunas especies son plagas de la agricultura. *Siphonaria lessoni*, un basommatóforo muy difundido por América del Sur, se alimenta de algas.

La alimentación carnívora generalmente está asociada con un sifón inhalante bien desarrollado y un osfradio quimiosensorial capaz de detectar la presa a distancia, una proboscis muy extensible capaz de llevar el odontóforo hasta sitios no accesibles por otros medios y que incluso puede envolver a la presa para luego engullirla, dientes radulares modificados para raspar y perforar, glándulas secretoras de toxinas que inmovilizan a las presas o que ayudan a disolver las conchillas de las mismas.

El hábito carnívoro se presenta en algunos Trochidae (Vetigastropoda), comedores de esponjas, cnidarios y gastrópodos.

Los Neogastropoda marinos son carnívoros y suelen estar muy especializados, alimentándose de poliquetos (Muricoidea), briozoos y ascidias (Marginullidae), sipuncúlidos (Mitridae), moluscos y tunicados (Costellariidae); las especies de mayor tamaño pueden comer crustáceos y peces, atrapando sus presas mediante secreciones salivares que contienen ácido sulfúrico u otras sustancias paralizantes.

La secreción ácida producida por una glándula pedal, frecuentemente es empleada por los gastrópodos para perforar las conchillas o caparazones de otros organismos y llegar, usando la proboscis, hasta las partes más blandas que serán usadas como alimentos. *Cassis* es capaz de perforar el caparazón de un erizo en aproximadamente diez minutos, y otros grupos entre los que se hallan Muricidae (*Urosalpinx*, *Murex*, *Thais*) y Naticidae (*Natica*, *Polinices*), perforan lapas, balánidos y bivalvos, produciendo un orificio con bordes biselados, a través del que se introduce la proboscis y con la rádula raspan los tejidos. Los bancos de ostras y mejillones suelen ser muy afectados por la depredación de estos gastrópodos que, en la fauna marina patagónica cuentan con especies como *Falsilunatia limbata*, *Trophon geversianus*, *Xymenopsis muriciformis* y *Acanthina imbricata*. Esta última, muy difundida por el Atlántico (Tierra del Fuego y sur de Patagonia) y el Pacífico (hasta Valparaíso, Chile), con su diente apertural

abre las valvas de los mejillones y cirripedios, de los que se alimenta.

Entre los neogastrópodos toxoglosos, los Conidae comen poliquetos, gastrópodos o peces, a los que cazan inyectándoles, a través de sus dientes radulares, un veneno cuyos efectos pueden ser peligrosos aun para el hombre. Los Cancellarioidea se alimentan de bivalvos y gastrópodos, y algunos succionan la sangre de rayas y tiburones. Otros cazadores activos son los Heteropoda, Janthinoidea y opistobranquios gymnosomátidos y nudibranchios.

Los cenogastrópodos también contienen a géneros como *Hydrobia*, *Cerithium*, *Strombus* y *Aporrhais*, que son detritívoros. En nuestra costa atlántica, *Paraeuthria plumbea* es un murícido carroñero y detritívoro.

Entre los Heterobranchia, los Valvatoidea son micrófagos.

El modo suspensívoro de alimentación es ejercido por miembros de los Capulidae, Calyptraeidae, Vermetidae, Turritellidae, Struthiolariidae, Trochidae y Neomphalidae, además de algunos cenogastrópodos de agua dulce y pterópodos epiplanctónicos. Estos gastrópodos se alimentan de las partículas que se hallan en suspensión (fitoplancton), a las que capturan con sus filamentos branquiales recubiertos de moco o bien, elaborando redes mucosas. Ejemplos son *Crepidula*, algunas especies de Turritellidae y Vermetidae, y los pterópodos epiplanctónicos, que se alimentan de diatomeas, dinoflagelados, foraminíferos y radiolarios.

Algunos gastrópodos carecen de rádula, como ciertos Terebridae, murícidos y opistobranquios. En estos casos, la alimentación se realiza por succión o bien, engullendo la presa, para lo cual la cavidad bucal se expande y evagina.

Unos pocos gastrópodos adoptaron el parasitismo como modo de vida. Los Pyramidellidae son opistobranquios ectoparásitos con mandíbulas quitinosas y una faringe succionadora que les permite chupar la sangre de bivalvos y poliquetos. Los Eulimacea son endoparásitos de equinodermos y los Entoconchidae son gastrópodos vermiformes que viven en el interior de las holoturias.

La gran mayoría de los gastrópodos de agua dulce son vegetarianos y se alimentan de la cubierta algal del sustrato, pero algunos ocasionalmente pueden recurrir a material animal muerto.

BIOESTRATIGRAFÍA

Según Runnegar y Pojeta (1985), los gastrópodos se habrían originado en el Precámbrico y durante el Cámbrico Temprano ya se hallaban definidos dos linajes, uno representado por el pelagiélido helicoidal *Aldanella* y otro, por *Yuwenia*, un maclurítido con conchilla hiperstrófica del Cámbrico Temprano de Australia del Sur. Landing *et al.* (2002), basándose en la anatomía de las partes blandas de *Pelagiella*, citadas por Runnegar (1981), interpretaron a este género del Cámbrico Temprano como un «paragastrópodo» o monoplacóforo.

Sin embargo, existen serias dudas de que dichos moluscos hayan sido verdaderos gastrópodos, y recién en el Cámbrico Medio se hallan formas de Bellerophontoidea, con conchilla planoespiral o similar, que pueden ser adjudicados, con cierta confianza, a los gastrópodos, aunque es admitido por los especialistas que en esta superfamilia se incluyen formas que no serían gastrópodos.

A partir del Cámbrico Medio también se encuentran conchillas helicoidales, correspondientes a los Pleurotomarioidea, un grupo de gastrópodos primitivos que, si bien llega a la actualidad, cuentan con numerosas familias extinguidas en el Paleozoico y Mesozoico. Se los puede considerar verdaderos «fósiles vivos» cuya conchilla se caracteriza generalmente por poseer una selenizona. Actualmente habitan a más de 200 m de profundidad, con especies atribuidas al género *Pleurotomaria*, que aparece en el Triásico.

Otros gastrópodos marinos, los Platyceratoidea (Ordovícico Inferior-Pérmico Medio) mantuvieron una relación simbiótica con crinoideos y cistoideos, y habrían sido coprófagos. Un biocrón aproximadamente similar tuvieron los Trochonematoidea, con conchilla turbiniforme y labio externo con un ángulo en su parte media.

En el Devónico Medio se hacen presentes los Neritopsina y Heterobranchia. Los primeros se destacaron por su radiación evolutiva manifestada, entre otros caracteres, por la diversidad en la morfología de las conchillas desprovistas de nácar; además, en varias oportunidades invadieron ambientes no marinos, como los Helicinidae, exclusivamente terrestres, y los Neritidae, comunes en los ambientes tropicales de manglares, pero que también se hallan en los de aguas dulces y salobres. Los Helicinidae alcanzaron una amplia distribución por América del Sur y Central, el Caribe, Australia y regiones vecinas (Polinesia,

Micronesia), viviendo en los bosques húmedos, a veces sobre los árboles. Su aparición dataría del Carbonífero.

Los Heterobranchia incluyen a formas marinas, de agua dulce y terrestres y si bien, en el registro fósil son frecuentes a partir del Mesozoico, sus representantes más antiguos estarían entre los Pyramidelloidea, actuales ectoparásitos marinos, conocidos como fósiles desde el Paleozoico, y los Valvatoidea, inicialmente marinos pero que luego penetraron en los ambientes dulceacuícolas y salobres.

Resulta evidente que durante el Paleozoico se produjo una rápida evolución y diversificación de los gastrópodos, con culminación en el Carbonífero-Pérmico, por lo que en estos tiempos ya se tienen presentes a todos los grandes linajes de la clase, incluyendo a los Patellogastropoda, cuyos primeros representantes conocidos son del Carbonífero Inferior (Viseano), o quizás antes. Los más antiguos pertenecerían a los Lepetopsidae, posibles ancestros de los Neolepetopsidae recientes, habitantes de las profundidades oceánicas con surgentes volcánicas sulfurosas.

La crisis del límite permo-triásico no fue tan severa en esta clase de moluscos como en otras de invertebrados. Los grupos más afectados se hallaron entre los Pleurotomarioidea, Trochonematoidea, Platyceratoidea, Macluritoidea, Euomphaloidea y Bellerophontoidea.

La radiación experimentada por los gastrópodos durante el Mesozoico y Terciario fue calificada de espectacular por Sepkoski (1981). En el Mesozoico disminuyó la cantidad de conchillas planoespirales y similares, en su mayoría lisas o escasamente ornamentadas, aumentando las helicoidales, con ornamentación frecuentemente fuerte, lo que ha sido atribuido al incremento de la depredación. Las planoespirales resultarían más vulnerables a la trituración por los cangrejos y peces, mientras que las otras (especialmente entre los Vetigastropoda), sus paredes gruesas y escultura prominente, les darían mayor protección.

A partir del Triásico comenzó a definirse la mayoría de las superfamilias vivientes, integrantes de los Patellogastropoda (Patelloidea y Acmaeoidea), Neritopsina (Neritoidea), Sorbeoconcha (Naticoidea) y opistobranquios Cephalaspidea. En el Jurásico, los Sorbeoconcha (Caenogastropoda) se incrementaron con la aparición de los Rissooidea, Cypraeoidea, Stromboidea (Aporrhaidae) y Heteropoda (planctónicos), aunque su mayor importancia la lograrían en el Cretácico.

La invasión de los ambientes no marinos se incrementó en el Mesozoico. Los Heterobran-

chia Valvatoidea, si bien surgen en el Paleozoico, sus especies de agua dulce y salobre datan del Jurásico Tardío (Bandel, 1991).

Entre los Basommatophora (pulmonados de agua dulce), en el Jurásico se hallan los primeros Lymnaeidae, Physidae y Planorbidae; mientras que los Stylommatophora (pulmonados terrestres), posiblemente originados en el Paleozoico, comenzaron haciéndose presentes al final del Jurásico, y muchas familias actuales son reconocibles desde el Cretácico Superior.

En el Jurásico, los Caenogastropoda de agua dulce estuvieron representados principalmente, por los Viviparidae e Hydrobiidae.

Durante el Cretácico, los cenogastropodos adquirieron dominancia, especialmente en las plataformas calcáreas marinas, de aguas cálidas y bajas latitudes, donde estuvieron representados por Cerithioidea, Campaniloidea, Stromboidea y Cypraeoidea; a ellos se sumaron algunos vetigastropodos y neritopsinos (*Neritopsis*), además de probables heterobranquios, como *Actaeonella*, *Nerinea* y afines. Estos dos últimos géneros y *Campanile*, en el Cretácico Tardío desarrollaron conchilla de gran tamaño, un hecho que hasta ahora no ha recibido una explicación satisfactoria.

Entre los neogastropodos, considerados los gastropodos evolutivamente más avanzados, se destacaron los Conoidea que, en el Cretácico Tardío, experimentaron una gran diversificación que los condujo a tener más de 4000 especies actuales.

Otro rasgo destacable es que, a partir del Albiano, se hacen más frecuentes las perforaciones debidas a Muricidae y Naticidae.

Durante el pasaje del Cretácico al Terciario, los gastropodos experimentaron extinciones, principalmente a nivel de familia o inferior. Muchos grupos de aguas cálidas dominantes al final del Cretácico, como los antes mencionados, desaparecieron, excepto los Campanilidae que perduraron hasta nuestros días a través de una especie de *Campanile*. El Terciario se caracterizó por el gran desarrollo logrado por los Caenogastropoda en el mar y los opistobranquios en los ambientes de aguas dulces y salobres.

Las migraciones de los cinturones climáticos asociadas a los cambios globales de la temperatura y las modificaciones en la distribución de los continentes, provocaron desplazamientos de las faunas de gastropodos y por lo tanto, cambios importantes en la distribución de los mismos, sobre todo en el Terciario Tardío y Cuaternario. El cierre del Tethys, la apertura del Estrecho de Behring (Plioceno), la elevación del Istmo de Panamá (Plioceno) y la separación de Australia-Antártida-América del Sur

(región austral), alteraron los recorridos de las corrientes oceánicas hasta entonces existentes y acentuaron las migraciones, con las consiguientes repercusiones en las distribuciones de las faunas de gastropodos.

LOS GASTRÓPODOS FÓSILES MARINOS DE AMÉRICA DEL SUR

Los gastropodos más antiguos de América del Sur se hallan en el Ordovícico Inferior del noroeste argentino. Harrington (1938), en el Tremadociano y Arenigiano de la Cordillera Oriental, reconoció la presencia de los bellerophontidos *Bucania cyrtoglyphy* y *Oxydiscus keideli*, los cuales fueron reclasificados por Jell *et al.* (1984), como *Peelerophon oehlerti*, otro bellerophontido también mencionado en el sur de Bolivia (Babin y Branisa, 1987) y ampliamente distribuido en las plataformas gondwánicas. Una representación importante de macluritidos existiría en la parte inferior de la Formación San Juan (Tremadociano superior-Arenigiano inferior de la Precordillera) (Sanchez *et al.*, 2003).

Otros bellerophontidos, de los géneros *Bellerophon*, *Bucaniella*, *Tropidodiscus*, *Plectonotus* y *Ptomatis*, se conocen en el Devónico Inferior y Medio de Argentina, Brasil y Bolivia, mientras que *Retispira* se halla en el Carbonífero peruano.

El Carbonífero-Pérmico de Perú, Bolivia, Brasil y Argentina posee una importante presencia de Pleurotomarioidea. Los de Argentina (Sabattini y Noirat, 1969; Sabattini, 1980, 1984; Simanaukas y Sabattini, 1997) pertenecen a los géneros *Mourlonia*, *Tropidostrophia*, *Glabrocingulum*, *Platyteichum*, *Peruvispira*, *Callitomaria*, *Nodospira*, *Austroneilssonina* y *Glyptotomaria*, todos integrantes de familias extinguidas. Además, el Carbonífero argentino contiene Trochoneumatoida (género *Amaurotoma*) y Platyceratoidea (géneros *Yunnania*, *Neoplatyteichum*) (Sabattini, 1984).

Haas (1953) describió una fauna nerítica del Triásico peruano, integrada por 26 familias de gastropodos, siendo las más comunes Mathildidae, Procerithiidae, Coelostylinidae, Neritidae, Loxonematidae, Trochidae y Actaeonidae. El número mayor de individuos corresponde a los géneros *Promathilda*, *Neritina* y *Omphaloptycha*.

En el Lias argentino se han citado algunos géneros de Opisthobranchia (*Striactaeonina*, *Cylindrobullina*), Trochidae (*Litotrochus*) y Aporrhaidae con vueltas bicarenadas (*Protohemichenopus*); el Calloviano contiene *Nerinea* y «*Pleurotomaria*», mientras que *Turritella* ya se halla en el Tithoniano colombiano.

La fauna de gastrópodos del Cretácico Inferior marino sudamericano es muy variada, especialmente en Naticidae, Turritellidae, Aporrhaidae y Nerineidae. Esta última familia, que incluye al género *Nerinea*, se habría extendido por gran parte del continente, persistiendo en el Albiano de Colombia y en el Senoniano brasileño, donde sus acumulaciones forman bancos calcáreos; los Naticidae incluyen a grandes ejemplares de *Tylostoma*. El Albiano de Sergipe (Brasil) lleva especies de los géneros *Cerithium*, *Epitonium*, *Paraglauconia*, *Nerinella*, *Turritella*, *Tylostoma*, *Cypraea*, etc. y en Perú, estratos de igual edad, contienen *Petropoma*, *Turbo*, *Gyrodès*, *Helcion* y *Turritella*.

Faunas marinas supracretácicas se conocen principalmente en Perú, Chile y Argentina. De la región de Paita (Perú), Olsson (1944) describió una fauna del Senoniano Superior que se destaca por la cantidad de nuevos géneros. Los gastrópodos constituyen un elemento importante de la misma, en la que se reconocen integrantes de las superfamilias Neritoidea (*Nerita*), Cerithioidea (*Turritella*, *Woodsalia*, *Glauconia*) y nuevos géneros de Potamididae y Cerithiidae, Stromboidea, Naticoidea, Muricoidea (Buccinidae y Volutidae).

En Chile, la fauna maastrichtiana de Quiriquina (Wilckens, 1904) posee una asociación de gastrópodos diferente de la peruana y más afín a la del sur del continente sudamericano. Entre los géneros presentes se hallan *Trochus*, *Natica*, *Epitonium*, *Struthiolariopsis* y *Tudicla*.

La región austral sudamericana contiene una buena representación de moluscos marinos del Cretácico Superior, especialmente en la región del cerro Cazador (Chile) y áreas vecinas. Entre los gastrópodos, *Struthiolariopsis* y *Pugnellus* señalan afinidades con Quiriquina, pero los Aporrhaidae (*Perissoptera*, *Arrhoges*) indican cierta vinculación con la Antártida (isla Marambio o Seymour), donde además de estos géneros se encuentran *Pyropsis*, *Cassidaria*, etc.

En el sudoeste de la provincia de Santa Cruz (Patagonia), la Formación Dorotea (Maastrichtiano) es portadora de *Pseudotylostoma*, *Austrosphaera* y otros géneros (Griffin y Hünicken, 1994).

Numerosos y variados gastrópodos marinos se encuentran en el Terciario sudamericano pero, lamentablemente han sido escasamente estudiados. En general, la composición de las asociaciones de gastrópodos terciarios, distribuidas desde Perú hacia el norte, muestran ciertas diferencias con las existentes más al sur. Las primeras exhiben un carácter más tropical que las segundas.

El Paleoceno peruano contiene conchillas grandes de *Clavilithes* (Fasciolaridae), *Voluta*, *Perulata* (Volutidae) y *Conus*. La presencia del turritéllido *Woodsalia negritosensis* indicaría vinculaciones con la fauna venezolana.

En el Eoceno Tardío colombiano habitan gastrópodos de aguas someras y cálidas de los géneros *Cerithium*, *Pseudoliva*, *Architectonica*, *Conus*, etc.

Clavilithes persiste en el Eoceno peruano, junto con géneros de Turridae, Conidae, Volutidae, Buccinidae, Muricidae, etc. (Olsson, 1930). En el Oligoceno se hallan representantes de los Turritellidae, Cerithiidae (*Cerithium*), Aporrhaidae, Strombidae, Cypraeidae, Cassididae, Buccinidae, etc. (Olsson, 1931).

El Mioceno Inferior del río Pirabas (Brasil) se caracteriza por la presencia del género *Orthaulax* (Strombidae).

Al final del Mioceno Medio principios del Mioceno Tardío se constituyó un ambiente lacustre (Formación Pebas o Pebasiano) en la región occidental amazónica y parte de Colombia, Ecuador y Perú. Si bien, abundaron los gastrópodos de aguas dulces y salobres, periódicas incursiones marinas introdujeron géneros como *Melongena* y *Nassarius* (Vermeij y Wesselingh, 2002).

En el Terciario chileno, los gastrópodos constituyen un elemento importante de las faunas de Boca Lebu, Millongue y Navidad; las dos primeras de edad eocena, poseen afinidades con las del Terciario Inferior peruano, como lo evidencia *Turritella landbecki* muy semejante a *Woodsalia negritosensis*. Otros géneros presentes en los estratos chilenos son: *Nassa*, *Fusus*, *Pleurotoma*, *Discolpus*, *Surcula*, *Acteon*, *Volutospina* y *Cassis*.

La fauna de Navidad, asignada al Mioceno Inferior, contiene especies de gastrópodos comunes con los de Tierra del Fuego y Patagonia, entre ellas *Hemichenopus araucanus*, *Turritella ambulacrum*, *Miomelon triplicata* y *Epitonium rugulosa*.

El Plioceno de Arauco (Chile) contiene *Turritella chilensis* y *Trochita araucana*.

En Patagonia y Tierra del Fuego (Argentina), los gastrópodos marinos terciarios son abundantes. Los Patellogastropoda están prácticamente ausentes, pero los Vetigastropoda están bien representados por la superfamilia Trochoidea, tanto en el Eoceno Superior-Oligoceno Inferior de Antártida (géneros *Cantharidus*, *Calliostoma*, *Antisolarium*) como en el Terciario de Patagonia (géneros *Fagnanoa*, *Valdesia*, *Juliana*, *Calliostoma*, *Neomphalius*, *Solariella*). Entre los Fissurelloidea se conocen escasos representantes del género *Lucapinella* en el Oligoceno argen-

tino, de *Fissuridea* en el Mioceno brasileño y de *Fissurella* en el Plioceno-Pleistoceno de Chile (Mc Lean, 1984). Este último género es mencionado por Tavera (1979) en la Formación Navidad (Mioceno) de Chile.

Entre los Caenogastropoda, una proporción importante corresponde a los Sorbeoconcha. Los Cerithioidea están bien representados por los Turritellidae con especies que ya se presentan desde el Paleoceno y que generalmente, son asignadas al género *Turritella* pero que en realidad, muchas de ellas pertenecerían a otros géneros. Las mismas suelen constituir asociaciones monoespecíficas o asociadas con briozoos y otras, indicando la existencia de corrientes de surgencia.

Rossi de García y Levy (1977) citan con reservas al género *Campanile* en estratos del Paleoceno-Eoceno de Patagonia, si bien Houbrick (1981) opina que los fósiles sudamericanos atribuidos a *Campanile* o similares, pertenecerían al género endémico *Dinocerithium*.

Otro grupo bien representado en el Terciario patagónico es el de los Littorinimorpha, especialmente los Stromboidea, a través de las familias Strombidae, Struthiolariidae y Aporrhaidae. *Strombus* se halla fósil en el Mioceno Inferior del Brasil, el Mioceno Superior de Argentina y Uruguay y el Oligoceno del Perú.

Los Struthiolariidae son uno de los grupos de gastrópodos más característicos de la región austral, donde se los conoce en el Cretácico Superior de Nueva Zelanda, Eoceno de Antártida y Paleoceno-Oligoceno de América del Sur austral. La subfamilia Struthiolarellinae es típica de América del Sur y se halla en el Paleoceno-Oligoceno de Patagonia, con los géneros *Struthiolarella* y *Antarctodarwinella*. Los Struthiolariinae no están registrados en América del Sur, pero son abundantes en el Terciario de Nueva Zelanda, donde se conocen los géneros *Struthiolaria*, *Monolaria*, *Conchothyra*, *Perissodonta* y *Pellicaria*; en el Mioceno de Australia se halla *Tylospira*, único género actualmente viviente.

Los Aporrhaidae son frecuentes en el Paleoceno Inferior de Patagonia y en sedimentos terciarios más jóvenes de Tierra del Fuego y Chile. *Struthiochenopus* es conocido en el Campaniano-Paleoceno de Antártida y en el Terciario de Tierra del Fuego; junto con *Austroaporrhais* también se lo conoce en el Paleoceno patagónico; *Struthioptera* se halla en el Cretácico Superior y Eoceno de Antártida, *Hemichenopus* en el Eoceno chileno y, ambos géneros junto con *Dicroloma* y *Drepanochilus* son comunes en el Paleoceno-Eoceno de Nueva Zelanda.

Entre los Calyptraeoidae de América del Sur austral y Antártida se menciona a: *Crepidula*, *Sigapatella*, *Hipponix* y *Calyptraea*; en el Terciario chileno se conocen *Xenophora* y *Stellaria* (Nielsen y De Vries, 2002).

De la superfamilia Capuloidea se conoce, en el Terciario patagónico, al género *Trichotropis*, mientras que los Cypraeidae cuentan con una especie de *Cypraea* en el Terciario patagónico, y otra de *Zonaria* en el Mioceno de Chile (Groves y Nielsen, 2003).

Géneros terciarios australes (incluyendo Antártida) de Vermetoidea son: *Vermetus*, *Serpulorbis* y *Tenagodus*; los Naticidae (Naticoidae) son numerosos y variados, la mayoría atribuidos a *Natica*.

La superfamilia Tonnoidea está integrada por varias familias, siendo común el género *Ficus* (= *Pyrula*), de la familia Ficidae.

Los Ptenoglossa están modestamente representados en el Terciario austral. La superfamilia Triphoroidea es conocida en el Terciario patagónico por varias especies del género *Ataxocerithium* y en el Mioceno uruguayo está *Cerithiopsis*; los Eulimoidea cuentan con *Eulima*, mientras la mayor variedad de ptenoglossos corresponde a los Janthinoidea, con los géneros *Epitonium*, *Asperiscala*, *Gyroscala* y *Cirsotrema*.

La mayor representatividad de los Neogastropoda se presenta entre los Muricoidea, particularmente las familias Muricidae, Buccinidae, Columbelloidea, Melongenidae, Fasciolaridae, Volutidae, Olividae, Marginellidae, Mitridae, Volutomitridae y Costellariidae.

Murex (Muricidae), del Mioceno Superior de Chile y Brasil, en el Terciario patagónico está reemplazado por los géneros *Trophon* (y afines), *Hadriana* y *Urosalpinx*.

Los Buccinidae experimentaron una importante diversificación en el Eoceno antártico, donde se conocen los géneros *Austrobuccinum*, *Cominella*, *Penion* y *Aeneator*, entre otros; en el Paleoceno de Patagonia y Tierra del Fuego se hallan *Austrosphaera* y *Pseudofax* y, en el Oligoceno-Mioceno de la misma región, *Penion*, *Zelandiella*, *Aeneator*, *Siphonalia* y *Austrocominella*; en el Mioceno Superior se citan *Buccinulum* y *Cantharus*.

Los Volutidae fueron importantes en el hemisferio sur, donde desarrollaron un gran endemismo. Así, en el Eoceno de Antártida, además de *Lyria* y *Alcithoe*, existe el género endémico *Eoscaphella*, mientras que en el Terciario patagónico y chileno se hallan *Miomelon*, *Odontocymbiola*, *Pachycymbiola* y *Adelomelon*. La mayoría de estos géneros terciarios cuentan con especies vivientes desde Brasil hasta el Estrecho de Magallanes; algunos, como *Miomelon*,

actualmente están confinados a las aguas profundas y esta modificación habría ocurrido durante el Terciario.

Los Olividae, muy distribuidos en el continente desde el Eoceno hasta el Mioceno, incluyen a *Olivancillaria*, *Olivella* y *Ancillaria*; los Marginellidae están representados por *Prunum* (Mioceno del Uruguay), los Mitridae por *Mitra* (Eoceno de Antártida y Mioceno de Chile y Brasil) y *Neoimbricaria* (Oligoceno de Patagonia), los Volutomitridae por *Conomitra* (Eoceno antártico) y *Austroimbricaria* (Oligoceno patagónico), los Costellariidae por *Austromitra* (Terciario Superior de Patagonia).

La superfamilia Cancellarioidea posee unas pocas especies de *Cancellaria* en el Oligoceno-Mioceno de la Patagonia.

La superfamilia Conoidea incluye a las familias Turridae, Terebridae y Conidae. En el Mioceno patagónico, entre los Turridae fueron comunes los géneros *Genotia* y *Drillia* (también conocido en el Terciario brasileño); en el Mioceno uruguayo se conocen *Pleurotomella*, *Turricula* y *Gemmula*, este último género también presente en el Eoceno antártico, además de otros géneros.

Los Terebridae tienen algunas especies de *Zeacuminia* en el Terciario patagónico, un género muy común en Nueva Zelanda, y de *Terebra* en el Mioceno del Uruguay.

Los depósitos cuaternarios marinos, restringidos a una estrecha faja periférica del continente sudamericano, contienen a una fauna de gastrópodos, la gran mayoría aún viviente en el litoral adyacente. Un ejemplo de ello se tiene a lo largo de la costa extendida desde el sur del Brasil hasta la Tierra del Fuego. Aguirre y Farinati (2000) mencionaron unas 55 especies de gastrópodos cuaternarios en los depósitos existentes entre Buenos Aires y Tierra del Fuego, todos ellos vivientes en la región, la mayoría también registrada desde el Mioceno; entre estas últimas se hallan especies de *Tegula*, *Calliostoma*, *Littoridina*, *Crepidula*, *Natica*, *Epitonium*, *Trophon*, *Adelomelon*, *Olivella*, *Olivancillaria*, *Marginella* y *Buccinanops*.

En el Cuaternario patagónico la mayor abundancia de gastrópodos se presenta en los patelliformes (*Fissurella* spp., *Diodora patagonica*, *Nacella magellanica*, *Patinigera deaurata*), tróchidos, volutidos y buccínidos.

LOS GASTRÓPODOS FÓSILES DE AGUA DULCE O SALOBRE DE AMÉRICA DEL SUR

Los registros más antiguos de gastrópodos de agua dulce o salobre, en el continente sudame-

ricano datan del Cretácico Tardío, pero son muy escasos. Como ejemplo de los mismos, se puede citar a la fauna de la Formación Mercedes (Departamento Paysandú), del Uruguay, y que incluiría a las calizas de Queguay, antiguamente asignadas al Terciario Temprano (Morton y Herbst, 1993). Los géneros y especies reconocidos en esta localidad son: *Succinea* sp., *Vertigo* sp., *Pupoides* sp., *Bulimulus* aff. *sporadicus*, *Bulimulus* aff. *gorritiensis*, *Peronaeus* sp., *Scolodonta semperi*, *Biomphalaria walteri*, *Physa* sp. Estos moluscos habrían habitado un ambiente subacuático, lagunar, con clima semiárido. Parodiz (1969) menciona en las Calizas Queguay a *Strophocheilus charruanus*.

Precisamente, es a partir del Paleoceno cuando se tiene evidencias frecuentes de la presencia de gastrópodos no-marinos en el continente, aunque estos moluscos no son tan abundantes ni variados como los marinos. Además, pocas asociaciones han merecido un estudio cuidadoso, de ahí que en muchos casos existe incertidumbre no solo, sobre su identificación sistemática sino también, acerca de la correcta antigüedad geológica.

Los taxones paleocenos pertenecen principalmente, a los Caenogastropoda, Heterobranchia y Pulmonata basommatóforos. Las especies de cenogastropodos corresponden a las superfamilias Ampullarioidea, Cerithioidea y Rissooidea. En la primera, el género *Lioplacodes* (familia Viviparidae), conocido en la bibliografía antigua, como *Viviparus* o *Paludina*, tiene especies fósiles en el Paleoceno lacustre del Brasil, Bolivia, Chile y Argentina (Patagonia).

Los Cerithioidea constituyen el taxón con mayor representatividad, a través de las familias Pleuroceridae, Thiaridae y Potamididae. *Pachychilus* es un pleurocérido muy común en la fauna actual de América Central y del Sur, con especies fósiles en el Paleoceno del Brasil y Perú, Oligoceno de Colombia y Plioceno de Venezuela; *Paleoanculosa*, exclusivo del Paleoceno sudamericano, incluye a formas antes asignadas a *Melania* y cuenta con especies fósiles en Patagonia y Chile; mientras que especies paleocenas de Bolivia y el noroeste argentino, atribuidas a *Doryssa*, según Nuttall (1990), corresponderían a otros géneros (*Sheppardiconcha*, *Hemisinus*).

En el noroeste argentino, depósitos paleocenos lacustres proporcionaron especies de *Pyrgulifera* y *Aylacostoma* (Thiaridae) y *Potamides* (Potamididae, ex *Eocerithium*), este último perteneciente a una familia tropical y subtropical con especies habitantes de ambientes de agua dulce y salobres influenciadas por las mareas (Parodiz, 1969). *Potamides* posee especies en el

límite Paleoceno-Eoceno del Perú, Paleoceno de Patagonia, el noroeste argentino y en Bolivia. donde Bonarelli (1921, 1927), las atribuyó a *Eocerithium*, *Chemnitzia*, *Zygopleura*, *Katosira*, etc.

Los Rissooidea de la familia Hydrobiidae (= Truncatellidae) incluyen a *Potamolithus* (= *Paludestrina*, en parte), escasamente presente en el Paleoceno de Chile y Argentina, pero que se halla en la fauna viviente.

La existencia de Valvatoidea (Heterobranchia) en el noroeste argentino y Bolivia es dudosa (Parodiz, 1969). Fritzsche (1924) asignó tres especies al género *Valvata*.

Los gastrópodos pulmonados basommatóforos paleocenos poseen una representación reducida. *Biomphalaria* (= *Taphius*, = *Tropicorbis*), es un planórbido presente en Bolivia, Brasil y Uruguay; *Physa* se halla en Patagonia, «*Ancylus*» está citado en Chile y *Chilina* tendría sus formas más antiguas en la región austral argentino-chilena y desde allí habría migrado hacia la región rioplatense y sur del Brasil, donde actualmente vive en los ríos (Parodiz, 1969).

Los pulmonados stylommatóforos contarían, en el Paleoceno brasileño, con la especie más antigua de *Strophocheilus*, en Itaboraí (Rio de Janeiro).

Con excepción de pocas especies de *Potamides*, *Diplocyma* y *Hemisinus* procedentes de depósitos de agua dulce del valle medio del río Magdalena (Colombia), considerados del Eoceno Tardío, pero que podrían ser oligocenos (Nuttall, 1990) y de la existencia de *Potamides* en el Eoceno peruano (Woods, 1922), el resto de los gastrópodos eocenos de América del Sur provienen de la Patagonia (Argentina) y corresponden a formas terrestres del orden Pulmonata, suborden Stylommatophora. Las familias Charopidae y Bulimulidae (Orthalicidae) tienen una distribución gondwánica, mientras que los Strophocheilidae son típicamente neotropicales y se hallan restringidos a la América del Sur. La mayoría de las especies fósiles se encuentran en las Formaciones Casamayor y Musters de la Patagonia.

Los Charopidae (Endodontidae) constituyen una familia de diminutos gastrópodos terrestres, con distribución gondwánica y actualmente ampliamente representados en América del Sur. Al estado fósil, se conocen una especie en el Paleoceno de Itaboraí (Brasil) y otras en el Eoceno de Patagonia (Formación Sarmiento), correspondientes a los géneros ?*Stephanoda*, *Stephadiscus*, *Gyrocochlea* y *Zilchogyra* (Bellosi et al., 2002; Miquel y Bellosi, 2004). Los Bulimulidae cuentan con escasas especies eocenas de *Paleobulimulus* y *Thaumastus* en el Eoceno

patagónico. Este último género posee además una especie fósil en el Pleistoceno y se halla viviente en la provincia de Buenos Aires.

Entre los Strophocheilidae, el género *Strophocheilus* está bien representado en la Argentina, Uruguay y Brasil; algunas especies son de gran tamaño y llegan a los 150 mm de altura. Si bien este género está mencionado en el Paleoceno de Itaboraí (Brasil), lo que debería ser confirmado, lo probable es que su presencia más antigua se halle en el Eoceno Inferior de Casamayor (Patagonia), persistiendo hasta el Pleistoceno bonaerense, para hallarse viviente en Argentina y Uruguay. El subgénero *Megalobulimus*, a menudo llamado *Borus*, posee las especies de mayor tamaño y se halla fósil en el Eoceno Medio (Mustersense) de Patagonia y el Mioceno uruguayo; actualmente habita desde la isla Trinidad hasta la región central argentina (provincias de San Luis, Córdoba y Entre Ríos).

Gastrópodos dulcícolas sudamericanos que, seguramente puedan ser asignados al Oligoceno son muy pocos. Posiblemente de dicha edad sea *Biomphalaria* sp. de la Formación Tremembé, de San Pablo (Brasil) (Ferreira, 1974).

En el valle medio del río Magdalena (Colombia) varias especies de gastrópodos de agua dulce, principalmente del género *Aylacostoma* (Thiaridae), se hallan en las localidades La Cira y Mugrosa, que generalmente han sido consideradas del Oligoceno, pero que serían miocenas (Nuttall, 1990), aunque estratigráficamente, la segunda de ellas podría ser algo más antigua (pre-Mioceno) que la primera. La localidad Los Corros sería oligocena o posiblemente del Eoceno Superior, y contiene *Hemisinus* y *Potamides*. Otras especies de *Aylacostoma* se encontrarían en estratos oligocenos del Perú central.

En el noroeste sudamericano existen gastrópodos de agua dulce y salobre en estratos miocenos de Colombia, Ecuador, Perú oriental y partes adyacentes del Brasil, que han recibido un estudio detallado por Nuttall (1990). Las localidades principales se ubican, en Colombia, en el valle medio del río Magdalena (La Cira, Mugrosa); sobre el río Caquetá (La Tagua) y sobre el río Marañón (Puerto Nariño); en Ecuador se halla la Cuenca Basin, intermontana (Bristow y Parodiz, 1982), mientras que en el alto Amazonas del Perú oriental, una extendida área fue ocupada por el «Pebasiano», un ambiente de agua dulce pero que pudo sufrir algunas influencias marinas, pues se argumenta que tuvo conexiones tanto hacia el Caribe como hacia el sur hasta la región del Río de la Plata. Durante el Mioceno habrían ocurrido

interconexiones entre las distintas cuencas del noroeste sudamericano, las que se interrumpieron al final de dicha época, debido a las elevaciones producidas por la Orogenia Andina, que crearon verdaderas barreras a los intercambios de moluscos.

En la fauna pebasiana se hallan presentes miembros de las superfamilias Neritoidea, Rissooidea y Cerithioidea, además del orden Pulmonata. Una presencia importante es la de *Neritina orton*, considerando que los representantes marinos de Neritidae son raros en la fauna sudamericana.

Los Rissooidea incluyen a las familias Hydrobiidae y Vitrinellidae; la primera con especies de los géneros *Dyris*, *Littoridina*, *Liris*, *Nanivitre*, *Eubora*, *Tropidobora* y *Toxosoma*; los Vitrinellidae son marinos pero tienen dos especies de *Vitrinella* dulcícolas.

Los Cerithioidea corresponden casi en su totalidad, a la familia Thiaridae (subfamilia Hemisininae) con los géneros *Sheppardiconcha*, *Hemisinus*, *Longiverena*, *Verena* y *Aylacostoma*, los que tienen especies aún vivientes en Brasil.

Entre los pulmonados stylommatóforos, *Orthalicus* es un género viviente, arbóreo, de América del Sur tropical, América Central e Indias Occidentales, cuyo primer registro fósil se halla en el Cenozoico Tardío del alto Amazonas.

Otra presencia importante de gastrópodos de agua dulce se registra en las provincias de Tucumán y Catamarca de la Argentina, especialmente en el valle de Santa María. En dicha región se conocen afloramientos correspondientes a ambientes dulcícolas hasta salobres del Grupo Santa María con bivalvos y gastrópodos prosobranquios y opistobranquios del Mioceno Medio y Superior. La conexión de estos ambientes con otros pertenecientes a un Mar Paranense que pudo haber unido la región rioplatense con la del alto Amazonas, es un tema discutido entre los especialistas.

En la fauna de Santa María, los Hydrobiidae se destacan por las abundantes especies de *Littoridina* asociadas a un escaso número de *Potamolithus* y *Potamolithoides*.

Los Cerithioidea cuentan con *Sheppardiconcha bibliana* (Thiaridae).

La mayoría de los gastrópodos pulmonados miocenos corresponden a los géneros *Epiphragmophora* (Helicoidea) y *Biomphalaria* (Planorbioidea), ambos con especies actualmente vivientes. *Biomphalaria* tiene una larga historia en el continente que se remonta al Cretácico Superior. En menor proporción se hallan representados los géneros *Bulimulus*, *Cyclodontina*

(*Stylommatophora*) y los basommatóforos *Lymnaea viatrix* y *Chilina parchappi* aún vivientes.

Maury (1925) describió, de las calizas superiores de Itaboraí (Río de Janeiro, Brasil), consideradas del Mioceno, *Brasilennea arethusae* (superfamilia Streptaxioidea), *Itaboraia lamegoi* y *Bulimulus fazendicus* (superfamilia Bulimularioidea).

En Uruguay, los estratos superiores de la Caliza Fray Bentos (Mioceno), contienen *Cyclodontina (Plagiodontes) dentata* y *Strophocheilus globosus* (Parodiz, 1969).

Se dispone de muy escasa información acerca de los gastrópodos pliocenos de agua dulce y terrestres de América del Sur. La fauna pebasiana del Perú, considerada durante años como pliocena, según la revisión de Nuttall (1990), sería del Mioceno.

En el noroeste argentino (provincia de Salta) existen moldes pliocenos del gastrópodo terrestre *Epiphragmophora*, actualmente abundante en la misma región. *Strophocheilus (Austroborus)*, viviente en Uruguay y las sierras australes de Buenos Aires, se halla fósil en el Plioceno-Pleistoceno bonaerense.

El Pleistoceno de América del Sur se caracteriza por el elevado número de Bulimulidae, muchas de cuyas especies aún viven (Parodiz, 1969). *Spixia*, *Cyclodontina (Plagiodontes)* y *Bulimulus* son comunes en el Cuaternario de la provincia de Buenos Aires y del Uruguay. *Spixia* cuenta con varias especies en el Bonaerense de Buenos Aires, Paraná y Uruguay; *Cyclodontina (Plagiodontes) dentata* frecuente en el norte de la provincia de Buenos Aires, Entre Ríos y sur del Uruguay, se halla fósil en el Pleistoceno de la misma región; «*Bulimulus*» *ameghinoi*, fósil en el Bonaerense de Chapadmalal (provincia de Buenos Aires), habita en la Patagonia hasta el sur del golfo San Jorge, que es la localidad más austral alcanzada por los bulimúlidos en América del Sur; *Porphyrobaphe*, muy común en el Pleistoceno de Santa Elena (Ecuador), actualmente habita más al norte, en ambientes con mayor humedad.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

ORIGEN

El origen de los gastrópodos es un tema muy discutido por los especialistas y, dado que la torsión es uno de los caracteres que define a la clase, gran parte del conflicto reside en la falta de acuerdo para identificar a las evidencias dejadas por la misma en las conchillas fósiles.

El establecimiento del origen requiere la identificación del grupo de moluscos en el que, por primera vez, se efectuó la torsión y en qué momento ella tuvo lugar, una información por cierto difícil de obtener cuando se carece de las partes blandas y los únicos datos disponibles son los proporcionados por las conchillas. Debido a que la torsión y la capacidad de retracción del organismo en la conchilla son dos eventos relacionados, la mayoría de las búsquedas se han centrado en los rasgos morfológicos del exoesqueleto originados por la retracción, como el tipo de enroscamiento de la conchilla, el número y la posición de los músculos retractores, la presencia de inductura, selenizonas, escotaduras y opérculos.

Algunos autores opinan que no existiría relación entre el enroscamiento helicoidal y la torsión. Prueba de ello sería la existencia de moluscos con conchillas helicoidales heterostróficas que, por sus características aperturales habrían sido consideradas por Linsley y Kier (1984), como organismos no torsionados e incluidos en la clase Paragastropoda (un grupo polifilético). Por otro lado, se encuentran aquellos gastrópodos patelliformes, con conchillas cónicas, que evidentemente son torsionados.

Con respecto a la relación entre musculatura y torsión-retracción, los bellerophóntidos, con su conchilla planoespiral simétrica, proporcionan una información importante. Aparecidos en el Cámbrico Medio, su posición sistemática es muy discutida como ya se expresara, y su inclusión entre los moluscos no torsionados o torsionados se ha hecho sobre la base del número de pares de músculos retractores simétricos y de la ubicación de éstos con relación a la abertura y el eje de enroscamiento de la conchilla. Los integrantes de este grupo han sido indistintamente considerados como gastrópodos torsionados, «monoplacóforos» no torsionados (clase Tergomya) o una mezcla de géneros torsionados y no torsionados.

Los Tergomya del orden Cyrtonelella presentan conchillas planoespirales, musculatura del tipo «cyrtonelelliano» y tienen pares de músculos situados en la zona dorsal de la vuelta y cerca de la abertura. Durante el crecimiento, las marcas dejadas por la fijación de estos músculos quedan separadas entre sí; en cambio, las conchillas bellerophóntidas presentan uno o dos pares de músculos simétricos o un solo músculo, adheridos alrededor del eje de enroscamiento e insertos más internamente que en los cyrtonelellidos. En este caso, las huellas musculares de adherencia durante el crecimiento forman un rastro continuo. Se observa que, a medida que la curvatura espiral aumenta, el nú-

mero de músculos se reduce y el área de inserción se desplaza gradualmente hacia la pared umbilical y al interior de la conchilla, lo que se interpreta como evidencia de la capacidad de retracción. Esta última a su vez, representaría un potencial para la torsión, ya que la habilidad de introducirse en un tubo angosto enroscado (planoespiral) habría conducido al desarrollo del cuello, situado entre las masas cefálica y visceral, facilitando la torsión con el objeto de aprovechar mejor el espacio dentro de la conchilla.

La presencia en algunos bellerophóntidos de selenizona (un rasgo conocido en gastrópodos actuales) y de ciertas microestructuras, también son considerados como evidencias de torsión, aunque a veces se los interpreta como casos de convergencia.

Mientras muchos especialistas sitúan el origen de los gastrópodos entre los bellerophóntidos, Runnegar (1981) opina que el ancestro de estos moluscos se hallaría en los helcionéllidos, a los que considera monoplacóforos exogástricos, pero que para Peel (1991) serían endogástricos. Estos tendrían conchilla elevada, simétrica, comprimida lateralmente y transportada en forma vertical sobre la masa céfalo-pedal. En algún momento de su historia evolutiva habría alcanzado una altura tal, que produjo cierto desequilibrio en la locomoción y por lo tanto, para acercarse al centro de gravedad al sustrato debió adoptar un enroscamiento helicoidal y posicionarse en forma casi horizontal. Dado que transportar la conchilla en esa posición resultaría muy incómodo, pues ésta debería ser cargada en vez de arrastrada. *Pelagiella*, un diminuto helcionéllido con conchilla helicoidal y un par de músculos asimétricos habría solucionado el problema mediante una torsión aproximada de 10°, ubicando al eje de enroscamiento en posición oblicua al eje de la masa céfalo-pedal, y con ápice situado al costado de la cabeza. En dicha posición, la conchilla podría ser llevada con mayor comodidad por el organismo.

A medida que la curvatura espiral fue aumentando, resultó necesario incrementar el grado de la torsión, apareciendo así los primeros gastrópodos, entre los que *Aldanella* representaría la forma torsionada más primitiva y de la que se habrían originado los pleurotomariáceos.

Esta teoría propone a la torsión como una solución al desequilibrio hidrodinámico provocado por el desarrollo de conchillas helicoidales. Runnegar y Pojeta (1985) sugirieron que el aumento en el enroscamiento de estos helcionéllidos y el consecuente alargamiento de la

masa visceral, derivó en la reducción de los pares de músculos a solo dos.

Sin embargo, para Peel (1991), los helcionélidos son organismos endogástricos, no torsionados, de la clase Helcionelloidea y los pelagiélidos representarían una rama evolutiva temprana de los moluscos, quizá con un desarrollo paralelo al de la clase Helcionelloidea y por lo tanto, no relacionada con los gastrópodos. Cabe señalar además, que la posición sistemática del género *Aldanella* es muy discutida, ya que ha sido asignado a los pelagiélidos, fue considerado el gastrópodo más primitivo y hasta para algunos autores, no sería un molusco.

Para Haszprunar (1988) la torsión y por lo tanto, el origen de los gastrópodos, se hallaría en los tryblíidos, y los primeros representantes de la clase fueron los docoglosos y no los pleurotomáridos. La conchilla cónica, bilateralmente simétrica y no enroscada de los Docoglossa, podría ser un carácter primitivo y no convergente. En este aspecto, la conchilla docoglosa resulta similar a la de los Neopilinidae, a lo que se suma la misma posición anterior del ápice en ambos grupos; además, los dos poseen rádula estereoglosa. El arquetipo correspondería a un gastrópodo torsionado con conchilla cónica, no enroscada, probablemente exogástrica como la de los tryblíidos recientes y la mayoría de los docoglosos. La misma tendría uno o varios pares de músculos retractores, cavidad del manto asimétrica, poco profunda, ubicada en la parte anterior del organismo y portadora de un par de osfradios, glándulas hipobranquiales y aberturas excretoras, todas ellas dispuestas en forma asimétrica; las branquias habrían sido bipectinadas, sin bastoncillos esqueléticos.

Peel (1991) sostiene que resulta improbable que la torsión haya ocurrido en un «monoplacóforo» con conchilla cónica; en cambio, postula que ésta se habría dado en un cyrtonélido (clase Tergomya) planoespiral. Siguiendo a Horny (1990), considera que en ciertas conchillas bellerophóntidas no torsionadas se produjo una reducción del número de músculos y su migración al interior de la conchilla y hacia el eje de enroscamiento, facilitando la retracción del organismo a su interior. Esta habilidad de retracción proporcionó el impulso necesario para la posterior torsión. Según Peel, los géneros *Sinuities*, *Strangulites* y *Bellerophon* se encontrarían entre los primeros gastrópodos torsionados. Dichas formas constituirían un continuo morfológico entre los moluscos «monoplacóforos» cyrtonélidos, no torsionados, y

los gastrópodos torsionados y, por lo tanto, la ubicación del proceso de torsión entre estas dos conchillas planoespirales, sería arbitraria.

EVOLUCIÓN

La historia de la evolución de los prosobranquios más aceptada durante décadas propone que los neogastrópodos habrían descendido de un grupo avanzado de mesogastrópodos y que éstos, se habrían originado de los arqueogastrópodos. Dicho camino evolutivo respondía a la pérdida de la branquia, nefridio y osfradio derechos desde los arqueogastrópodos a los neogastrópodos, junto con la modificación del diseño circulatorio de las corrientes exhalante e inhalante. Los opistobranquios habrían derivado de los arqueogastrópodos por detorsión, y los ancestros pulmonados se hallarían en formas marinas paleozoicas que comenzaron a adaptarse a vivir en los pantanos salobres y luego, en el Jurásico, adquirieron hábitos terrestres.

A la luz de los estudios cladísticos de Haszprunar (1988) y Ponder y Lindberg (1997), la validez filogenética de los Prosobranchia, Opisthobranchia y Pulmonata ha sido cuestionada y la visión simplista y lineal de la evolución de los gastrópodos se ve ahora, transformada en un complejo mosaico evolutivo, con los prosobranquios y aun, los arqueogastrópodos, convertidos en un grupo parafilético y en parte, correspondiente a la subclase Eogastropoda, que incluiría a los gastrópodos con caracteres más primitivos, mientras que el resto de los prosobranquios, junto con los opistobranquios y pulmonados, integrarían a la subclase Orthogastropoda.

El mencionado mosaico, al mostrar la inexistencia de una única línea evolutiva unidireccional en los gastrópodos, revela la presencia de caracteres que, relacionados o no, se fueron modificando en forma conjunta y en varias direcciones. Ponder y Lindberg (1997) observan que dichos cambios podrían reconocerse al menos, en dos grupos. Uno, con marcada tendencia a la simplificación de los caracteres y otro, con tendencia a una mayor complejidad, desde las formas más primitivas hacia las más avanzadas. Entre los rasgos que muestran simplificación se encuentran: la reducción de los dientes radulares o desaparición de los campos dentales, la pérdida de branquias, osfradio, nefridio y aurícula derechos, debido al enroscamiento helicoidal, la reducción en la diversidad de las microestructuras de las conchillas, la simplificación de los músculos y cartílagos

bucales, la reducción en el enroscamiento de la parte posterior del intestino, la disociación del recto respecto del pericardio, la simplificación del estómago y la pérdida del epipodio. Por el contrario, ciertas características se hacen más complejas: aparece la fertilización interna asociada al desarrollo de órganos interiores (pene, glándula del oviducto) y con ella la capacidad de la formación de huevos con cápsula, la aparición de larvas planctotróficas y de desarrollo directo, el aumento del número de cromosomas, la mayor complejidad de la parte anterior del intestino por la aparición de la proboscis y glándulas accesorias, el aumento

en la complejidad de las estructuras sensoriales (ojos, osfradio), la modificación y desarrollo de las estructuras respiratorias (aparición de la cavidad pulmonar en los pulmonados y desarrollo de branquias secundarias en los heterobranquios), y la presencia de estructuras neuroexcretoras.

Seguramente, los gastrópodos ancestrales fueron marinos, pero resulta incierto el hábitat particular que ocupaban, así como también sus tipos de locomoción y alimentación, habiéndose propuesto preferentemente, sustratos duros de aguas someras y una alimentación detritívora basada en la materia vegetal.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, M.L. y Farinati, E.A. 2000. Aspectos sistemáticos, de distribución y paleoambientales de *Littoridina australis* (D'Orbigny, 1835) (Mesogastropoda) en el Cuaternario marino de Argentina (Sudamérica). *Geobios* 33, 5: 569-597.
- Babin, C. y Branisa, L. 1987. *Ribeiria*, *Peelerophon* y otros moluscos del Ordovícico de Bolivia. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, Memorias I*: 119-129.
- Bandel, K. 1991. Gastropoda from brackish and freshwater of the Jurassic-Cretaceous transition (a systematic reevaluation). *Berliner Geowissenschaftliche, Abhandlungen Reihe A Geologie und Palaeontologie* 134: 9-55.
- Bandel, K. 2002 a. About the Heterostropha (Gastropoda) from the Carboniferous and Permian. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 86: 45-80.
- Bandel, K. 2002 b. Reevaluation and classification of Carboniferous and Permian Gastropods belonging to the Caenogastropoda and their relation. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 86: 81-188.
- Bandel, K., Nützel, A. y Yancey, T.E. 2002. Larval shell microstructures of exceptionally well-preserved Late Carboniferous gastropods from the Buckhorn Asphalt Deposits (Oklahoma, U.S.A.). *Senckenbergiana Lethaea* 82: 639-689.
- Barnes, R.D. 1985. *Zoología de los Invertebrados*. Nueva Editorial Interamericana. México. 4ta. Edición.
- Beeman, R.D. 1970. An autoradiographic study of sperm exchange and storage in a seahare, *Phyllaphysia taylori*, a hermaphroditic gastropod (Opisthobranchia: Anaspidea). *Journal Experimental Zoology* 175 (1): 125-132.
- Beesley, P.L., Ross, G.J.B. y Wells, A. (editores). 1998. *The Southern Synthesis. Fauna of Australia*. Part A: 536 pp.; Part B: pp. 565-1234. CSIRO Publishing Melbourne.
- Belosi, E.S., Miquel, S.E., Kay, R.F. y Madden, R.H. 2002. Un paleosuelo mustersense con microgastrópodos terrestres (Charopidae) de la Formación Sarmiento, Eoceno de Patagonia central: significado paleoclimático. *Ameghiniana* 39 (4): 465-477.
- Berg-Madsen, V. y Peel, J. 1978. Middle Cambrian monoplacophorans from Bornholm and Australia and the systematic position of the bellerontiform molluscs. *Lethaia* 11: 113-125.
- Boardman, R.S., Cheetham, A.H. y Rowell, A.J. 1987. *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, London, Melbourne. 713 pp.
- Boltovskoy, D. 1971. Contribución al conocimiento de los pterópodos thecosomados sobre la plataforma continental bonaerense. *Revista Museo de La Plata (n.s.) XI, Zoología n° 100*: 121-136.
- Bonarelli, G. 1921. Tercera contribución al conocimiento de las regiones petrolíferas subandinas del norte (Salta, Jujuy). *Anales Ministerio de Agricultura, Sección Minas y Geología* 15, 1: 1-96.
- Bonarelli, G. 1927. Fósiles de la Formación Petrolífera o «Sistema de Salta». *Boletín Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 30: 52-115.
- Boss, K.J. y Parodiz, J.J. 1977. Paleoespecies of Neotropical Ampullariids and notes on other fossil non-marine South American Gastropods. *Annals of Carnegie Museum of Natural History* 46, 9: 107-127.
- Bristow, C.R. y Parodiz, J.J. 1982. The Stratigraphical Paleontology of the Tertiary non-marine sediments of Ecuador. *Bulletin Carnegie Museum of Natural History* 9: 1-53.
- Camacho, H.H. 1966. Invertebrados. En: A. Borrello (ed.), *Paleontografía bonaerense. Fascículo III*. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. La Plata. pp. 1-159.
- Carcelles, A.R. 1950. Catálogo de los Moluscos marinos de la Patagonia. *Anales del Museo Nahuel Huapi II*. Buenos Aires.
- Castellanos, Z. A. de. 1967. Catálogo de Moluscos marinos bonaerenses. *Anales Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires VIII*: 1-365.
- Castellanos, Z. A. de. 1994. *Los Invertebrados*. Tomo III. Primera Parte: Moluscos. Sigma S.R.L. 206 pp.
- Castellanos, Z. A. de y Gaillard, M.C. 1981. Mollusca - Gastropoda: Chiliniidae. En: R. A. Ringuelet (Editor), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina XV fascículo 4*: 21-41.
- Castellanos, Z. A. de y Landoni, N. 1981. Lymnaciidae. En: R. A. Ringuelet (Editor), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina XV fascículo 5*: 55-76.

- Cox, L.R. 1960. Gastropoda. General characteristics of Gastropoda. En: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology.(I) Part 1. Mollusca 1*. Geological Society of America and University of Kansas Press. pp. 84-169.
- Cuvier, G. 1797. *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. París. 710 pp.
- Darragh, T.A. 1990. A revision of the Australian genus *Tylospira* Harris, 1897 (Gastropoda: Struthiolariidae). *Alcheringa* 15: 151-175.
- Darwin, Ch. 1846. *Geological Observations on coral reefs, volcanic islands on of South America, etc.* London.
- del Río, C.J. 1985. Primera mención de la Subfamilia Architectonicinae (Mollusca: Gastropoda) en el Terciario de la Patagonia. *Ameghiniana* 22 (3-4): 263-268.
- del Río, C.J. 1998. Moluscos marinos miocenos de la Argentina y del Uruguay. *Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Monografía n° 15*: 1-151.
- Easton, W.H. 1960. *Invertebrate Paleontology*. Harper and Brothers, Publishers. New York. 401 pp.
- Fernández, D. 1973. Catálogo de la malacofauna terrestre argentina. *Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. Monografías 4*. 197 pp.
- Fernández, D. 1981. Mollusca, Gastropoda. Physidae. En: R. A. Ringuelet (Director), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, XV, fasc. 6.
- Ferreira, C.S. 1974. Gastropodes pulmonados de agua doce da Formação Tremembé São Paulo. *Anals Academia Brasileira de Ciencias* 46 (3-4): 663-666.
- Ferreira, C.S. y Coelho, A.C.S. 1989. Novo gastrópodo fóssil da bacia de São José de Itaborai, Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Endodontidae). *Memories do Instituto Oswaldo Cruz* 84, Suplemento 4: 193-195.
- Figueiras, A. 1985. Primera cita para la Argentina del género *Cypraea* Linné, 1758 (Mollusca, Gastropoda) y descripción de una nueva especie para la Formación Roca, Provincia de Río Negro, Argentina. *Patagoniana* 1: 1.
- Frassinetti, D. y Covacevich, V. 1981. Architectonicidae en la Formación Navidad, Mioceno, Chile Central. Part I. Heliacinae (Mollusca, Gastropoda). *Revista Geológica de Chile* 13-14: 35-47.
- Frassinetti, D. y Covacevich, V. 1982. Architectonicidae en la Formación Navidad, Mioceno, Chile Central. Part III. Architectonicinae (Mollusca, Gastropoda). *Revista Museo Historia Natural* 19: 101-198. Chile.
- Fretter, V., Graham, A., Ponder, W.F. y Leindberg, D.L. 1998. Prosobranchia. Introduction. En: P. L. Beesley, G. J. B. Ross y A. Wells (editores), *Mollusca: the Southern Synthesis. Fauna of Australia*. Vol. 5. Part B. CSIRO Publishing. Melbourne. pp. 605-638.
- Fritzsche, C.H. 1924. Neue Kreidefaunen aus Südamerika. En: G. Steinmann, Beiträge zur Geologie und Paläontologie von Südamerika. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 50: 1-56.
- Gaillard, C. y Castellanos, Z. A. de. 1976. Mollusca Gastropoda. Hydrobiidae. En: R. A. Ringuelet (Director), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, XV, fasc. 2.
- Golikov, A.N. y Starebogotov, Y.I. 1975. Systematics of prosobranch gastropods. *Malacologia* 15 (1): 185-232.
- Gordillo, S. 1995. *Moluscos australes. Una guía ilustrada*. Zagier y Urruty Publications, Buenos Aires, 115 pp.
- Graham, A. 1948. *Form and function in the littoral gastropod*. Inaugural lecture, University of London, Birkbeck College, London. 16 pp.
- Griffin, M. y Hünicken, M.A. 1994. Late Cretaceous-Early Tertiary Gastropods from Southwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 68 (2): 257-274.
- Groves, L.T. y Nielsen, S.N. 2003. A new Late Miocene *Zonaria* (Gastropoda: Cypraeidae) from Central Chile. *The Veliger* 46 (4): 351-354.
- Haas, O. 1953. Mesozoic Invertebrate Faunas of Perú Part. 1. General Introduction. Part 2. Late Triassic Gastropods from Central Perú. *Bulletin American Museum Natural History* 101. 328 pp.
- Harrington, H.J. 1938. Sobre las faunas del Ordovícico inferior del Norte argentino. *Revista del Museo de La Plata* (nueva serie) 1, Sección Paleontología: 109-289.
- Haszprunar, G. 1985. The Heterobranchia - a new concept of the phylogeny of the higher Gastropods. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 23: 15-37.
- Haszprunar, G. 1988. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura (Mollusca). *Journal of Molluscan Studies* 54: 367-441.
- Herm, D. 1969. Marines Pliozän und Pleistozän in Nord- und Mittel-Chile unter besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der Mollusken Faunen. *Zitteliana* 2: 1-139.
- Hickman, C.S. 1980. Gastropod radulae and the assessment of form in evolutionary paleontology. *Paleobiology* 6: 276-294.
- Hickman, C.S. y McLean, J.H. 1990. Systematic revision and suprageneric classification of trochacea gastropods. *Natural History Museum Los Angeles County, Sc. Series* 85: 169 pp.
- Horny, R.J. 1990. Muscle scars in *Sinuities* (*Strangulites*) (Mollusca) from the Ordovician of Bohemia. *Cas. narod. Mus. Prage* 155 (for 1986): 109-118.
- Houbrick, R.S. 1981. Anatomy, biology and systematics of *Campanile symbolicum* with reference to adaptative radiation of the Cerithiacea (Gastropoda: Prosobranchia). *Malacologia* 21: 263-289.
- Hylton Scott, M.I. 1957. Estudio morfológico y taxonómico de los ampulláridos. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales «B. Rivadavia»*, Ciencias Zoológicas, III, 5: 233-333.
- Hylton Scott, M.I. 1970. Endodóntidos de la región austral americana (Gastropoda, Pulmonata). *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» Zoología* X, 18: 267-296.
- Hyman, L.H. 1967. *The Invertebrates*. Vol. 6. Mollusca I. McGraw Hill. New York. 726 pp.
- Ihering, H. von. 1897. Os moluscos dos terrenos terciarios de Patagonia. *Revista Museu Paulista* 2: 217-335.

- Ihering, H. von. 1907. Les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé Supérieur de l'Argentine. *Annales del Museo Nacional Buenos Aires* serie III, tomo 7.
- Jell, P.A., Burret, C.F., Stait, B. y Yochelson, E.L. 1984. The Ordovician bellerophonoid *Peelerophon oehlerti* (Bergeron) from Argentina, Australia and Thailand. *Alcheringa* 8: 169-176.
- Kay, E.A., Wells, F.E. y Ponder, W.F. 1998. Class Gastropoda. En: P. L. Beesley, G. J. B. Ross y A. Wells (eds.), *Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia*. Vol. 5. CSIRO Publishing. Melbourne. pp. 565-604.
- Knight, J.B., Cox, L.R., Myra Keen, A., Smith, A.G., Batten, R.L., Yochelson, E.L., Ludbrook, N.H., Robertson, R., Yonge, C.M. y Moore, R.C. 1960. Mollusca 1. En: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. (I) Part 1*. Geological Society of America and University of Kansas Press. pp. 1-351.
- Kosuge, S. 1966. The family Triphoridae and its systematic position. *Malacologia* 4: 297-324.
- Landing, E., Geyer, G. y Bartonski, K.E. 2002. Latest Early Cambrian small shelly fossils, trilobites and Hatch Hill Dysaerobic Interval on the Québec Continental slope. *Journal of Paleontology* 76 (2): 287-305.
- Lindberg, D.R. 1988. The Patellogastropoda. En Ponder, W.F. (editor). *Prosobranch Phylogeny. Malacological Review*, Supplement 4: 35-63.
- Linsley, R.M. 1977. Some «claws» of gastropod shell form. *Paleobiology* 3: 196-206.
- Linsley, R.M. 1978. Shell form and the evolution of gastropods. *American Scientist* 66: 432-441.
- Linsley, R.M. y Kier, W.M. 1984. The Paragastropoda: a proposal for a new Class of Paleozoic Mollusca. *Malacologia* 25: 241-254.
- Ludbrook, N.H. 1971. Large gastropods of the Families Diastomatidae and Cerithidae (Mollusca: Gastropoda) in Southern Australia. *Transactions Royal Society South Australia* 95 (1): 29-43.
- Maury, C. 1925. Fossiles terciarios do Brasil com descrição de novas formas cretaceas. *Monographias do Serviço Geologico e Mineralogico do Brasil*, IV: 1-665.
- Maury, C.J. 1935. New genera and species of fossil terrestrial Mollusca from Brazil. *American Museum Novitates* 764: 1-15.
- Mc Lean, J.H. 1981. The Galapagos Rift limpet *Neomphalus*: relevance to understanding the evolution of a major Paleozoic-Mesozoic radiation. *Malacologia* 21: 291-336.
- Mc Lean, J.H. 1984. Systematics of *Fisurella* in the Peruvian and Magellania faunal provinces (Gastropoda: Prosobranchia). *Contribution in Science, Los Angeles* 354: 1-70.
- Mc Lean, J.H. 1988. New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents, superfamily Lepetodrilacea. Part 1: Systematic descriptions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 318: 1-32.
- Mc Lean, J.H. 1989. New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents: new family Peltospiridae, new superfamily Peltospiracea. *Zoologica Scripta* 18: 49-66.
- McLean, J.H. 1990. Neolepeptosidae, a new docoglossate limped family from hydrothermal vents and its relevance to patellogastropod evolution. *Journal of Zoology* 222: 485-528.
- Mc Lean, J.H. y Haszprunar, G. 1987. Pyropeltidae, a new family of cocculiniform limpets from Hydrothermal vents. *The Veliger* 30: 196-205.
- Miloslavich, P. y Penchaszadeh, P.E. 2001. Adelphophagy and cannibalism during early development of *Crucibulum auricula* (Gmelin, 1791) (Gastropoda: Calyptraeidae) from the Venezuela Caribbean. *The Nautilus* 115, 2: 39-44.
- Miquel, S.E. y Bellosi, E.S. 2004. Un nuevo microgastropodo terrestre (Charopidae) del Eoceno de Patagonia central, Argentina. *Ameghiniana* 41 (1): 111-114.
- Morris, T.E. y Hickman, C.S. 1981. A method for artificially protruding gastropod radulae and a new model of radula function. *The Veliger* 24: 85-90.
- Morton, J.E. 1965. Form and function in the evolution of the Vermetidae. *Bulletin British Museum Natural History, Zoology* 11: 583-630.
- Morton, L.S. y Herbst, R. 1993. Gastropodos del Cretácico (Formación Mercedes) del Uruguay. *Ameghiniana* 30 (4): 445-452.
- Nielsen, S.N. 2005. Cenozoic Strombidae, Aporrhaidae, and Struthiolaridae (Gastropoda: Stromboidea) from Chile: their significance to the interpretation of Southeast Pacific Biogeography and climate. *Journal of Paleontology* 79 (6): 1120-1130.
- Nielsen, S.N. y De Vries, Th.J. 2002. Tertiary Xenophoridae (Gastropoda) of Western South America. *The Nautilus* 116 (3): 71-78.
- Nielsen, S.N. y Frassinetti, D. 2003. New and little known species of Pseudolividae (Gastropoda) from the Tertiary of Chile. *The Nautilus* 117 (3): 91-96.
- Nielsen, S.N., Frassinetti, D. y Bandel, K. 2004. Miocene Vetigastropods and Neritimorpha (Mollusca, Gastropoda) of Central Chile. *Journal of South America Earth Sciences* 17: 73-88.
- Nuttall, C.P. 1990. A review of the Tertiary non-marine molluscan faunas of the Pebasian and other inland basins of north-western South America. *Bulletin British Museum (Natural History) Geology Series* 45 (2): 165-371.
- Nützel, A. 2002. An evaluation of the Recently proposed Palaeozoic Gastropod Subclass Euomphalomorpha. *Palaeontology* 45 (2): 259-266.
- Nützel, A. y Pan H-Z. 2005. Late Paleozoic evolution of the Caenogastropoda: larval shell morphology and implications for the Permian- Triassic mass extinction event. *Journal of Paleontology* 79 (6): 1175-1188.
- Olsson, A.A. 1930. Contributions to the Tertiary paleontology of northern Perú. Part 3. Eocene Mollusca and Brachiopoda. *Bulletin of the American Paleontology* 17 (62): 5-73.
- Olsson, A.A. 1931. Contributions to the Tertiary paleontology of northern Perú. Part 4. The Peruvian Oligocene. *Bulletin of the American Paleontology* 17 (63): 99-218.
- Olsson, A.A. 1944. Contributions to the Paleontology of Northern Peru: Part VII. The Cretaceous of the Paita Region. *Bulletin of American Paleontology*, 28 (111): 1-146.
- Ortmann, A.E. 1902. Tertiary Invertebrates. *Report of the Princeton Expedition to Patagonia* IV, 2: 45-332.
- Parodiz, J.J. 1949. Un nuevo gastropodo terrestre del Eoceno de Patagonia. *Physis* XX (57): 174-179.

- Parodiz, J.J. 1969. The Tertiary non-marine Mollusca of South America. *Annals of Carnegie Museum* Vol. 40, 242 pp.
- Peel, J.S. 1991. Functional morphology of the Class Helcionelloida nov., and the early evolution of the Mollusca: 157-178. En: A. M. Simonetta y S. C. Morris (Ed.), The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. *Proceedings International Symposium held at the University of Camerino, 27-31 March 1989*.
- Philippi, R.A. 1887. *Fósiles terciarios y cuartarios de Chile*. Santiago, Chile. 266 pp.
- Ponder, W.E. y Lindberg, D.R. 1995. Gastropod phylogeny - challenges for the 90's. En: J. D. Taylor (ed.), *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*. Oxford University Press, Oxford.
- Ponder, W.E. y Lindberg, D.R. 1997. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 119: 83-265.
- Ponder, W.E. y Warén, A. 1988. Appendix. Classification of the Caenogastropoda and Heterostropha and a list of the family-group names and higher taxa. En: W. F. Ponder (editor), *Prosobranch Phylogeny*. *Malacological Review*, Supplement 4: 288-328.
- Pose, A. 1986. Nuevos hallazgos de *Cypraea posei* en el Gran Bajo del Gualicho. *Patagoniana* II (1): 1-2.
- Purchon, R.D. 1968. *The Biology of the Mollusca*. Pergamon Press, Londres. 560 pp.
- Reichler, V.A. y Camacho, H.H. 1994. Revisión de los representantes fósiles de la Familia Trochidae (Mollusca, Gastropoda) de la República Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 46: 215-226.
- Ridway, S.A., Reid, D.G., Taylor, J.D., Branch, G.M. y Hodgson, A.N. 1998. A cladistic phylogeny of the family Patellidae (Mollusca: Gastropoda). *Philosophical Transactions Royal Society of London*, B 353: 1645-1671.
- Ríos, E.C. 1970. *Coastal Brazilian Seashells*. Fundação Cidade Do Rio Grande. Museu Oceanográfico de Rio Grande. 255 pp. Rio Grande, Brasil.
- Rossi de García, E. y Levy, R. 1977. Faunas de la Formación Arroyo Verde, Eoceno de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* XIV (1-4): 45-52.
- Runnegar, B. 1981. Muscle scars, shell form and torsion in Cambrian and Ordovician univalved molluscs. *Lethaia* 14: 311-322.
- Runnegar, B. y Pojeta, J. jr. 1985. Origin and diversification of the Mollusca. En: E. R. Trueman, y M. R. Clarke (editores), *The Mollusca 10. Evolution*. Academic Press, Orlando. pp. 1-57.
- Sabattini, N. 1980. Gastrópodos marinos carbónicos y pérmicos de la Sierra de Barreal (Provincia de San Juan). *Ameghiniana* XVII (2): 109-119.
- Sabattini, N. 1984. Distribución geográfica y estratigráfica de los Gastropoda, Scaphopoda y Calyptoptomatida del Carbonífero y Pérmico de la Argentina. *Revista del Museo de La Plata* n.s. 8. Paleontología 49: 33-46.
- Sabattini, N. y Noirat, S. 1969. Algunos Gastropoda de las Superfamilias Euomphalacea, Pleurotomariaceae y Platyceratacea, del Paleozoico Superior de Argentina. *Ameghiniana* VI (2): 98-118.
- Salvini-Plawen, L.V. 1980. A reconsideration of systematics in the Mollusca (Phylogeny and higher classification). *Malacologia* 19: 249-278.
- Sánchez, T.M., Waisfeld, B.G., Carrera, M.G., Cech, N. y Sterren, A.F. 2003. Paleocology and Biotic Events. En: J. L. Benedetto (editor), *Ordovician Fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia Y Tecnología. Universidad Nacional de Córdoba. pp. 111-129.
- Sepkoski, J.J. jr. 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology* 7: 36-53.
- Simanaukas, T. y Sabattini, N. 1997. Bioestratigrafía del Paleozoico Superior marino de la cuenca Tepuel-Genoa. *Ameghiniana* 34 (1): 49-60.
- Sowerby, G.B. 1846. Descriptions of tertiary fossil shells from South America. En: Ch. Darwin, *Geological observations on South America*. Londres.
- Steinmann, G. y Wilckens, O. 1908. Kreide und Tertiär fossiliens aus den Magellanslandern, gesammelt von der swedishen Expedition 1885-1897. *Arkiv für Zoologi* IV (61): 1-118.
- Stilwell, J.D. y Zinsmeister, W.J. 1992. Molluscan systematics and biostratigraphy. Lower Tertiary La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *American Geophysical Union Antarctic Research Series* 55: 1-192.
- Tavera, J. 1979. Estratigrafía y paleontología de la Formación Navidad, Provincia de Colchagua, Chile (Lat. 30°50' - 34° S). *Museo Nacional de Historia Natural*, Santiago, Chile. Boletín 36: 5-176.
- Thiele, J. 1929-1931. *Handbuch der Systematischen Weichtierkunde*. Gustav Fischer Verlag, Jena. Vol. 1. 778 pp.
- Tillier, S. 1989. Comparative morphology, Phylogeny and Classification of Land Snails and Slugs (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora). *Malacologia* 30 (1-2): 1-303.
- Vermeij, G.J. y Wesselingh, F.P. 2002. Neogastropod molluscs from the Miocene of Western Amazonia, with comments on marine to freshwater transitions in molluscs. *Journal of Paleontology* 76 (2): 265-270.
- Wagner, F. 2001. Phylogenetics of the Earliest Anisotrophically coiled Gastropods. *Smithsonian Contribution to Paleobiology* 88.
- Webers, G.F., Pojeta, J. Jr. y Yochelson, E.L. 1992. Cambrian Mollusca from the Minaret Formation, Ellsworth Mountains, West Antarctica. En: G. F. Webers, C. Craddock y J. Spletstoeser (editores), *Geology and Paleontology of the Ellsworth Mountains*. Memoir of the Geological Society of America 170.
- Wenz, W. 1938-1944. Gastropoda, Teil 1: Allgemeiner Teil und Prosobranchia. En: D. H. Schindewolf (ed.), *Handbuch der Paläozoologie*, 6. Berlin.
- Wenz, W. 1961. *Gastropoda. Teil I Allgemeiner Teil / Prosobranchia*. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 240 pp.
- Wilbur, K.M. y Yonge, C.M. (editores). 1964. *Physiology of Mollusca*. Vol. I (1966). Academic Press. New York.
- Wilckens, O. 1904. Revision der Fauna der Quiriquina Schichten. *Neues Jahrbuch für Geologie, Mineralogie und Paläontologie* 18: 181-284.
- Woods, H. 1922. Mollusca from the Eocene and Miocene deposits of Perú. En: T. O. Bosworth (ed), *Geology of the Tertiary and Quaternary periods in the North West Part of Perú*. pp. 15-113.

- Yochelson, E.L. 1971. A new Late Devonian gastropod and its bearing on problems of open coiling and septation. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* nº 3: 231-241.
- Yochelson, E.L. 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient molluscs. *Malacologia* 17: 165-191.
- Yochelson, E.L. 1979. Early radiation of Mollusca and molluscs-like groups. En: M. R. House (editor), *The Origin of the Major Invertebrates*. Systematic Association Special Volume 12.
- Zinsmeister, W.J. 1977. Note on a new occurrence of the Southern Hemisphere Aporrhaid Gastropod *Struthioptera* Finlay and Marwick on Seymour Island, Antarctica. *Journal of Paleontology* 51 (2): 399-404.
- Zinsmeister, W.J. y Camacho, H.H. 1980. Late Eocene Struthiolariidae (Mollusca: Gastropoda) from Seymour Island, Antarctic Peninsula and their significance to the biogeography of Early Tertiary shallow-water faunas of the Southern hemisphere. *Journal of Paleontology* 54 (1): 1-14.
- Zinsmeister, W.J. y Griffin, M. 1995. Late Cretaceous and Tertiary aporrhaid gastropods from the Southernrim of the Pacific Ocean. *Journal of Paleontology* 69 (4): 692-702.