

Susana Adamonis
 Andrea Concheyro
 Viviana Alder

INTRODUCCIÓN

Los Protista (= Protoctista) incluyen a organismos unicelulares (protozoos) eucariotas, generalmente microscópicos y con ciertas características animales y vegetales, lo que dificulta su clasificación. Por ello, algunos de sus integrantes son descritos según las reglas de nomenclatura zoológica y otros, de acuerdo con las botánicas.

Considerados un reino por la mayoría de los especialistas, algunos de sus numerosos phyla se hallan representados por fósiles. En esta obra, los Capítulos 4 y 5 han tratado respectivamente, la clase Foraminiferida (phylum Granuloreticulosa) y la subclase Radiolaria (clase Actinopoda, phylum Sarcodina), quedando para el presente la consideración de las clases Silicoflagellata (phylum Chrysophyta) y Ebriophyceae (phylum Pyrrophyta), y del suborden Tintinnina (orden Oligotrichida, phylum Ciliophora).

SILICOFLAGELADOS

BIOLOGÍA

Los silicoflagelados son protistas microscópicos, marinos, planctónicos y en general, restringidos a la zona fótica. Su protoplasma encierra a un núcleo central y un endoesqueleto silíceo (intracitoplasmático). Poseen 2 flagelos, uno muy pequeño y difícilmente distinguible y otro largo, anterior con respecto a la dirección del movimiento y usualmente, ubicado en la base de una larga espina; frecuentemente es rígido y su extremo móvil. Además, tienen pseudópodos delgados, que pueden extenderse desde varias partes del esqueleto y se hacen prominentes durante la secreción de éste (Figura 6. 1).

Son tanto autótrofos como heterótrofos y viven en una asociación simbiótica con algas

cianofíceas, las que les proporcionan una fuente adicional de nutrientes.

Se reproducen asexualmente, pudiéndose advertir en material actual y fósil, la duplicación de los esqueletos, conectados por la cara abapical y representando un estadio de la división asexual. Cada esqueleto es la imagen especular del anterior, aunque pueden presentar variaciones, especialmente en la estructura apical. Se desconoce si los silicoflagelados se reproducen sexualmente, pero se sospecha que poseen una fase sexual temporaria.

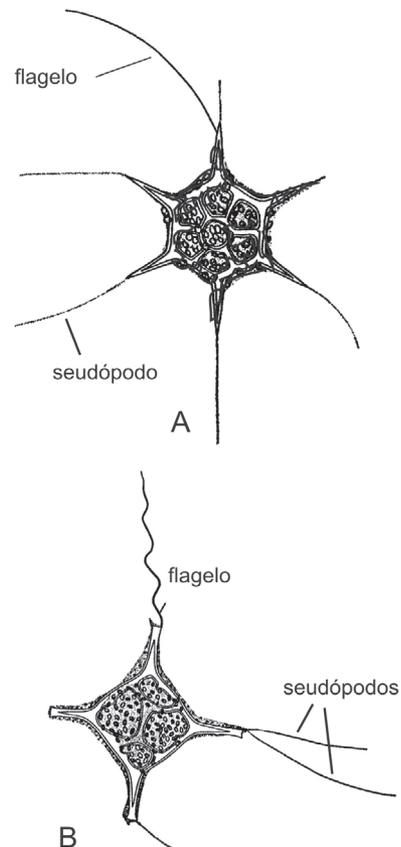


Figura 6. 1. Morfología de silicoflagelados vivos. A. *Distephanus speculum*, con seis lados basales. B. *Dictyocha fibula*, con cuatro lados basales (modificado de Lipps, 1993).

ESQUELETO

Es un almacén de sílice bajo la forma de ópalo, geométrico y pequeño, que varía entre los 20 y 60 μm , raramente supera los 150 μm , y contiene a la mayoría del protoplasma (Figura 6. 2). Su estructura es la de un enrejado de escasos elementos lineares o ligeramente curvados, que configuran un simple domo. Dicho esqueleto consta de un **anillo basal** poligonal, con tres hasta ocho o más lados y una estructura apical que constituye el **domo**, situado por encima del anillo basal. La estructura apical se distingue por sus elementos en **punta** o **barras** laterales que se adhieren al anillo basal y, desde allí se elevan hasta la zona del ápice; en la porción apical pueden coalescer entre sí, formando un puente apical o un anillo. Las espinas son comunes en los vértices del anillo basal, aunque algunas formas presentan márgenes redondeados, sin espinas o engrosamientos redondeados, y también en la estructura apical de algunas formas.

El número de puntas es igual al número de lados basales y hay una punta por vértice. Los

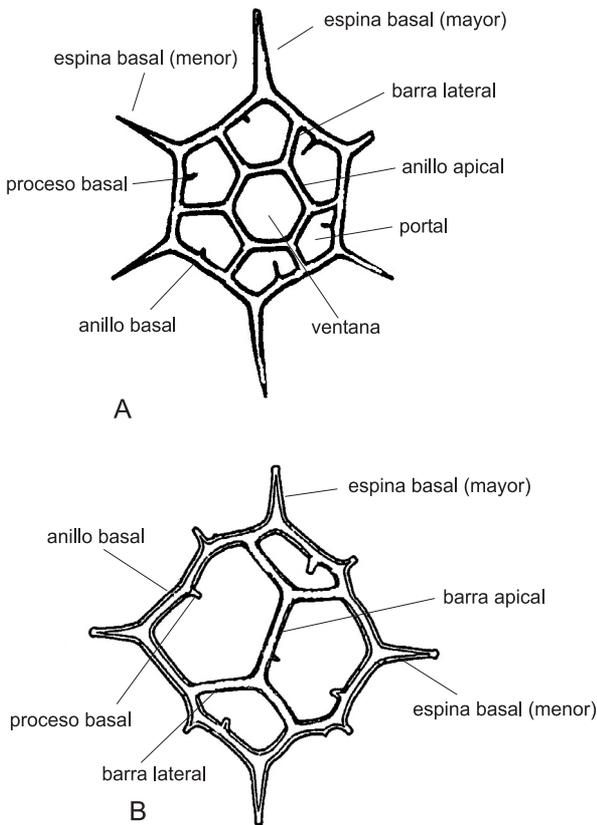


Figura 6. 2. Morfología esquelética de silicoflagelados. A. *Distephanus speculum*. B. *Dictyocha aculeata* (modificado de Lipps, 1993).

anillos basales y apicales tienen el mismo número de lados y el esqueleto completo posee simetría rotacional. Los elementos de un esqueleto se unen en un punto triple y el ángulo formado por dos de ellos es de 120° . Los puntos triples también son frecuentes si dos elementos se encuentran en una espina. Las uniones de los diferentes tipos de barras generan huecos, conocidos como **portales** (observados en vista apical) o **ventanas** (definidos por el anillo apical).

El número de morfologías reconocidas varía según los paleontólogos, pero se distinguen seis básicas en el Cenozoico y cuatro en el Cretácico.

SISTEMÁTICA

La clasificación se sustenta en unos pocos caracteres morfológicos sencillos, y normalmente se realiza al nivel de género y especie. Seguidamente, se hará referencia a algunos de ellos.

Cannopilus

Las especies de este género presentan una estructura apical en forma de cúpula y se distinguen entre sí por la ubicación de las espinas; su biocrón es Mioceno Temprano-Plioceno.

Sin embargo, existen otros *cannopílidos* que, en vez de la típica estructura en cúpula, presentan un anillo apical subdividido, y su biocrón es Eoceno Medio-Plioceno. Tal es el caso de *Cannopilus hemisphaericus* (Figura 6. 3 H), especie tipo del género y considerada por algunos autores, como una forma de *Distephanus*. Una especie que sería intermedia entre ambas formas es *Cannopilus schulzii*.

Corbisema

Este género, cuya especie tipo es *Corbisema geometrica*, presenta una estructura central hialina y de forma triangular, unida a través de tres barras a otra triangular redondeada en sus ángulos. Son abundantes en asociaciones del Paleoceno y Eoceno Temprano. Registran un aumento del tamaño durante el Cretácico y disminución del mismo a partir del Eoceno, lo que se ve acompañado por una declinación en la abundancia, hasta que se extinguen durante el Mioceno Medio temprano. Los rasgos taxonómicos para diferenciar las especies son: la forma, la ausencia o presencia y posición de los procesos basales, el tamaño de las espinas, la existencia de una placa central y la concavidad o convexidad del anillo basal (Figura 6. 3 C, I, J).

Dictyocha

Se caracteriza por la ausencia de anillo apical y presencia de un anillo basal de cuatro o más

lados, además de espinas que se proyectan desde cada ángulo. La barra apical o **punte** puede ser paralela al anillo basal o bien, convexa con una espina.

Se diferencian los tipos asperoides, fibuloides y aculeoides, según sea la orientación de la barra apical con respecto al anillo basal. En las formas **asperoides** la barra central está alineada con el eje menor del citado anillo; en las formas **fibuloides**, se halla alineada con el eje mayor y las **aculeoides**, presentan la barra apical en forma diagonal con respecto a las barras laterales de tamaño desigual. Las especies se distinguen sobre la base del contorno, forma, tamaño, ausencia o presencia, orientación y posición de los procesos basales, arreglo de las barras laterales y de la barra apical y existencia de una placa central (Figura 6. 3 B, E, F).

Distephanus

Incluye formas con anillo apical integrado por tres a ocho lados, que determinan una abertura poligonal denominada **ventana**. El anillo basal presenta la misma cantidad de lados que el apical. Las formas, como *Distephanus crux* y

Distephanus speculum, con cuatro y seis lados respectivamente, son las más importantes. Las especies se distinguen por su tamaño, forma, contorno, número de portales, forma del anillo apical, ausencia o presencia y orientación, arreglo y tamaño de los procesos basales y apicales (Figura 6. 3 G, K).

Lyramula

Este género está representado por formas con aspecto de Y debido a sus dos elementos elongados, denominados **limbos**, y otro pequeño similar a una espina basal. También han sido incluidas formas con más de dos limbos pero serían aberrantes. Las especies se diferencian por la forma, la cantidad de limbos y el ángulo entre estos.

Macrora

Formas aproximadamente circulares o elongadas y lobuladas periféricamente o con un centro sobreelevado.

Naviculopsis

Formas elongadas que en general carecen de barras laterales, y con una barra o puente apical paralelo al eje menor. Los caracteres importantes desde el punto de vista taxonómico son: tamaño y forma del anillo basal, tamaño relativo de las espinas y los portales (Figura 6. 3 A).

Octactis

Esta forma, que puede ser incluida en *Distephanus*, tiene como especie tipo a *Octactis pulchra* caracterizada por la presencia de ocho espinas largas, dos de las cuales son de mayor longitud y se hallan enfrentadas. La diferencia con el género citado radica en la ausencia de procesos basales y el número de espinas.

Paradictyochoa

Según Dumitrica (1973), este género habría evolucionado a partir de *Distephanus* por la pérdida del anillo apical. La forma del anillo basal puede ser circular o poligonal y presenta más de ocho espinas y un número igual o similar de pequeñas barras reliócticas (**nodos**).

Rocella

Género considerado por algunos autores como perteneciente a las diatomeas.

Vallacerta

Formas con anillo basal de más o menos cinco lados, espinas en cada ángulo y estructura apical como un domo sin portales o ventanas.

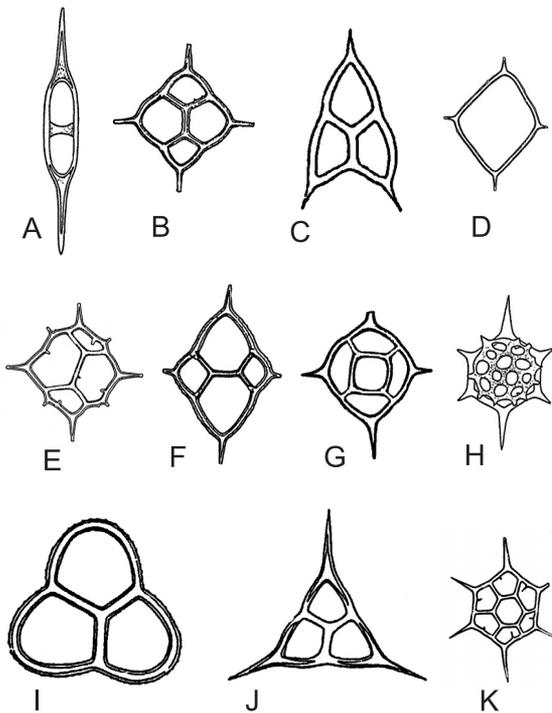


Figura 6. 3. Silicoflagelados representativos del Cenozoico. A. *Naviculopsis biapiculata*. B. *Dictyochoa fibula*. C. *Corbisema hastata*. D. *Bachmannocena elliptica*. E. *Dictyochoa aculeata*. F. *Dictyochoa aspera*. G. *Distephanus crux*. H. *Cannopilus hemisphaericus*. I. *Corbisema inermis*. J. *Corbisema triacantha*. K. *Distephanus speculum* (modificado de Lipps, 1993).

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los silicoflagelados se hallan en las aguas de todos los océanos, con la mayor abundancia en altas latitudes y en regiones donde se producen fenómenos de surgimiento o *upwelling*. Son planctónicos, libres, y habitan la zona fótica. Los flagelos les permiten movilizarse a distintas profundidades. Sus preferencias por las diferentes temperaturas han sido utilizadas para estimar la paleotemperatura de un sedimento. Algunos investigadores utilizan la relación entre un género de agua fría, como *Distephanus*, y otro de agua cálida como *Dictyochoa* para efectuar calibraciones en muestras de Australia y Antártida entre los 30° y los 65° lat. sur. Sin embargo, el uso de esta relación entre géneros de silicoflagelados ha tenido inconvenientes cuando se tratan sedimentos más antiguos que el Mioceno Medio, ya que algunos géneros extinguidos, como *Corbiseima* y *Naviculopsis*, podrían ser parte constituyente e importante de la asociación. Para sedimentos cretácicos, paleocenos y eocenos, dicha relación tampoco puede utilizarse ya que *Distephanus* aparece en el registro a partir del Eoceno Medio.

Los silicoflagelados tienden a ser abundantes donde las diatomeas son también comunes; el esqueleto de ambos grupos posee tamaño similar, al igual que composición y registro geológico, razón por la cual es posible hallarlos juntos.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los silicoflagelados aparecen, en el registro geológico, en el Cretácico Temprano y son frecuentes, en el Cretácico Tardío y Cenozoico, llegando a la actualidad, aunque con marcados cambios en la morfología, diversidad y abundancia. Si bien se encuentran ampliamente distribuidos, solo integran entre el 1% y 2% de los componentes silíceos de los sedimentos marinos, abundando en zonas de surgimiento (*upwelling*), en las aguas ecuatoriales y de altas latitudes.

Como indicadores bioestratigráficos son especialmente útiles en las aguas profundas de las altas latitudes, donde los fósiles calcáreos resultan poco comunes o se disuelven. Se han elaborado zonaciones para las altas, medianas y bajas latitudes del Cenozoico, si bien las mismas cubren intervalos amplios y su resolución es menor a la provista por los foraminíferos y los nanofósiles calcáreos (Figura 6. 4 y Cuadro 6. 1). Además, su gran variabilidad esqueletal y capacidad para ser influenciados por los cambios ambientales, motiva que no se los considere entre los mejores fósiles guía.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Los ancestros de los silicoflagelados son desconocidos, y los más antiguos se hallan en el Cretácico Temprano. En el Cretácico Tardío

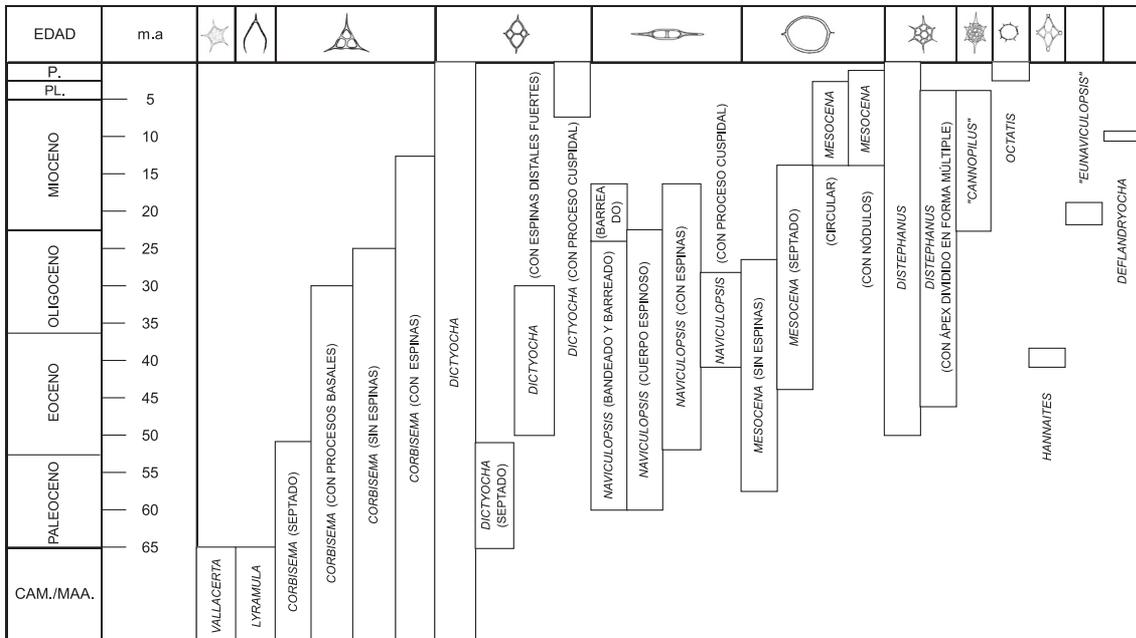


Figura 6. 4. Distribución estratigráfica de géneros de silicoflagelados, en los que se señala su variación morfológica esqueletal.

existieron los géneros *Lyramula* y *Vallacerta*, que desaparecen próximos al límite con el Terciario, cuando también se extingue gran parte del plancton marino. *Corbisema* y *Dictyochoa* atraviesan dicho límite y posteriormente, se convierten en buenos biomarcadores. Durante el Paleoceno, aparecen *Naviculopsis* y *Mesocena*, mientras que *Corbisema* alcanza su mayor diversidad. En el Eoceno Temprano se presenta *Distephanus*, que pudo evolucionar a partir de *Dictyochoa* y del que también derivaría *Hannaites*, restringido al Eoceno Tardío. Durante el Oligoceno no surgen nuevos géneros y perduran los ya existentes. En el límite Oligoceno-Mioceno aparecen *Eunaviculopsis*, que desaparece durante el Mioceno Temprano y *Cannopilus*, registrado hasta el Plioceno inclusive. En el Mioceno Medio surgen formas circulares y nodadas de *Mesocena*, que llegan hasta el Pleistoceno, desapareciendo *Naviculopsis* y *Corbisema*. A partir del Pleistoceno y hasta la actualidad solo viven los géneros *Distephanus*, *Octactis* y *Dictyochoa*.

EBRIDIANOS

BIOLOGÍA

Microorganismos unicelulares, marinos y planctónicos cuyo tamaño oscila entre 10 μm y 100 μm , generalmente menor a 25 μm . Poseen un esqueleto intracitoplasmático y dos flagelos distintos, tanto en el tamaño como con respecto al movimiento durante la locomoción. La carencia de cromatóforos en el citoplasma indicaría que son heterótrofos y su alimento principal está constituido por las diatomeas. Se reproducen por fisión simple aunque poseerían reproducción sexual.

ESQUELETO

El esqueleto de los ebridianos (Figura 6. 5) es muy similar al de los silicoflagelados pero se diferencia en que no presenta el anillo basal ni las barras huecas de aquéllos. La existencia de elementos esqueléticos que atraviesan el interior del esqueleto los hace similares a los radiolarios.

La composición es de sílice en forma de ópalo y, si bien la configuración general es circular, elíptica o rectangular, muchos presentan un extremo más alargado que se considera anterior (Figuras 6. 6 y 7). El esqueleto posee ele-

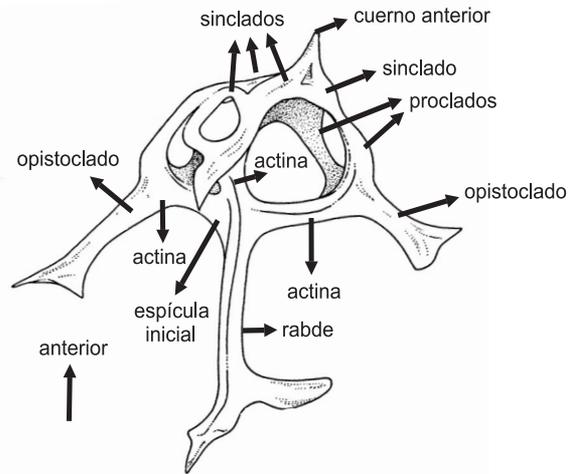


Figura 6. 5. *Hermesinum* (ebridiano). Morfología general del esqueleto.

mentos externos e internos denominados **barras** que tienen un diámetro de 3 a 4 μm , forman ángulos de aproximadamente 120°, y aberturas (**ventanas**) en algunos, todas del mismo tamaño. Los elementos externos del esqueleto tienen una superficie reticulada y son convexos hacia afuera. Los internos son rectos y exhiben una superficie lisa.

La terminología empleada para los elementos esqueléticos se basa en la utilizada para las espículas de las esponjas y fue propuesta por Deflandre (1934). Las barras reciben distintos nombres según su posición en el esqueleto. Las que radian desde el centro se denominan **actinas**, si existe una axial recibe el nombre de **rabde** y las barras externas que conectan las actinas son los **clados**. Éstos se dividen en **proclados**, **opistocladados** y **sinclados**. Los proclados están orientados hacia el extremo anterior y se conectan a través de los sinclados para formar un anillo denominado **nuclear**. Los opistocladados están dirigidos hacia el extremo posterior y se proyectan desde las actinas. Algunos ebridianos también presentan en el extremo anterior, por fuera del esqueleto, una estructura en forma de cámara y con superficie reticulada denominada **lóriga** (Figura 6. 8). Si bien en un comienzo presenta dos aberturas, una basal y otra apical, la que permanece abierta es la última. En cuanto a su función, podría ser una estructura generada frente a condiciones ambientales desfavorables.

SISTEMÁTICA

Algunos autores opinan que, por las características del núcleo y los flagelos, estarían emparentados con los dinoflagelados (clase

Cuadro 6. 1. Biozonas de silicoflagelados.

BIOZONAS DE SILICOFLAGELADOS	
Zona de <i>Lyrarnula furcula</i>	Campaniano-Maastrichtiano
Zona de <i>Corbisema hastata</i>	Paleoceno Temprano-Paleoceno Tardío
Zona de <i>Naviculopsis constricta</i>	Paleoceno Tardío tardío-Eoceno Temprano temprano
Subzona de <i>Naviculopsis constricta</i>	Paleoceno Tardío tardío
Subzona de <i>Naviculopsis danica</i>	Paleoceno Tardío tardío-Eoceno Temprano temprano
Subzona de <i>Dictyocha elongata</i>	Paleoceno Tardío tardío-Eoceno Temprano temprano
Subzona de <i>Corbisema naviculoidea</i>	Eoceno Temprano temprano
Subzona de <i>Naviculopsis aspera</i>	Eoceno Temprano temprano
Zona de <i>Naviculopsis foliacea</i>	Eoceno Temprano-Eoceno Medio temprano
Subzona de <i>Naviculopsis robusta</i>	Eoceno Temprano
Subzona de <i>Dictyocha spinosa</i>	Eoceno Temprano-Eoceno Medio temprano
Zona de <i>Dictyocha hexacantha</i>	Eoceno Medio tardío-Eoceno Tardío temprano
Subzona de <i>Naviculopsis vemae</i>	Eoceno Tardío
Subzona de <i>Naviculopsis punctilia</i>	Eoceno Tardío
Zona de <i>Corbisema apiculata</i>	Eoceno Tardío tardío-Oligoceno Temprano
Zona de <i>Naviculopsis biapiculata</i>	Oligoceno Tardío
Subzona de <i>Corbisema triacantha mediana</i>	Oligoceno Tardío
Subzona de <i>Distephanus speculum haliomma</i>	Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano
Zona de <i>Naviculopsis lata</i>	Oligoceno Tardío-Mioceno Temprano
Zona de <i>Naviculopsis quadrata</i>	Mioceno Temprano
Zona de <i>Naviculopsis ponticola</i>	Mioceno Temprano tardío
Zona de <i>Corbisema triacantha</i>	Mioceno Temprano tardío-Mioceno Medio temprano
Subzona de <i>Cannopilus schulzii</i>	Mioceno Temprano tardío-Mioceno Medio temprano
Subzona de <i>Distephanus stauracanthus</i>	Mioceno Medio temprano
Zona de <i>Dictyocha brevispina</i>	Mioceno Medio tardío-Mioceno Tardío temprano
Zona de <i>Dictyocha fibula</i>	Mioceno Tardío tardío-Plioceno Temprano
Subzona de <i>Dictyocha neonautica</i>	Límite Mioceno-Plioceno
Subzona de <i>Dictyocha aspera aspera</i>	Plioceno Temprano
Zona de <i>Dictyocha stapedia stapedia</i>	Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano
Subzona de <i>Dictyocha perlaevis ornata</i>	Plioceno Tardío
Subzona de <i>Dictyocha perlaevis delicata</i>	Pleistoceno Temprano
Zona de <i>Mesocena quadrangula</i>	Pleistoceno Tardío
Zona de <i>Dictyocha aculeata</i>	Pleistoceno Tardío-Holoceno

Dinophyceae, división Pyrrophyta), mientras que otros basados en el tipo de esqueleto, los vinculan con los radiolarios.

H. Tappan (1980) reconoce en el orden Ebriales de la clase Ebriophyceae, cuatro familias.

Familia Ammodochiaceae

Espícula inicial trirradial, atrofiada o ausente; proclados y opistocladados paralelos o divergentes, simples o bifurcados, conectados por sinclados para formar anillos nucleares y antapicales respectivamente; pueden tener mesocladados. Esqueleto a veces reemplazado por una conchilla perforada. Algunos presentan esqueletos dobles, lórigas y quistes. Paleoceno-Plioceno.

Familia Ebriaceae

Espícula inicial trirradial; proclados simples perpendiculares a la tríada, conectados por sinclados anteriores al anillo nuclear redondo;

opistocladados simples o bifurcados, conectados por sinclados posteriores; los sinclados opuestos pueden estar conectados por una varilla. ?Paleoceno-Holoceno.

Familia Ditripodiaceae

Espícula inicial trirradial; proclados simples divergentes conectados por sinclados para formar un anillo nuclear triangular o redondeado; opistocladados divergentes que terminan libres, punteagudos o en forma de horquilla; pueden presentar mesocladados y esqueletos dobles; se conoce un quiste de *Parathranium* sp. Mioceno-Plioceno.

Familia Hermesinaceae

Esqueleto con una espícula tetraaxial dotada de un rayo que difiere de los demás (*triaene*), o espina axial (rabde) atrofiada que resulta en una tríada. Espina axial (rabde) visiblemente excéntrica; proclados simples o bifurcados, co-

Cuadro 6. 2. Zonación bioestratigráfica para el océano Pacífico sudoccidental, utilizando ebridianos y dinoflagelados endoesqueletales, y su comparación con las biozonas de nannoplancton calcáreo (modificado de Lipps, 1993).

EPOCA	ZONAS DE EBRIDIANOS Y DINOFLAGELADOS ENDOESQUELETALES	ZONAS DE NANNOPLANCTON
Plioceno Tardío	?	NN16
		NN15
Plioceno Temprano	Zona de <i>Ebriopsis cornuta</i>	NN14
		NN12
Mioceno Tardío	Zona de <i>Hermesinum obliquum</i>	NN11B
		NN11A
	Zona de <i>Thranium crassipes</i>	NN10
Mioceno Medio	Zona de <i>Hermesinella cornata</i>	NN9
		NN8
		NN7
	Zona de <i>Actiniscus elongatus</i>	NN6
		NN5
	?	NN4/5

nectados por sinclados para formar un anillo nuclear; sin opistocladados u opistocladados simples. Esqueletos dobles o múltiples. Paleoceno-Holoceno (Figura 6. 7).

ECOLOGÍA

Los ebridianos son organismos planctónicos y mayormente neríticos, pero también se los encuentra en mares internos salinos, estuarios y en la desembocadura de los ríos, lo que refleja su tolerancia a la salinidad. Con respecto a la temperatura, si bien prefieren aguas templadas a frías, distintos grupos exhiben un amplio rango de tolerancia para este parámetro.

BIOESTRATIGRAFÍA

El biocrón de los ebridianos se extiende desde el Paleógeno hasta la actualidad, aunque a partir del Mioceno han experimentado una considerable declinación y solo cuentan con tres especies vivientes.

Los ebridianos carecen de los caracteres necesarios para ser utilizados como indicadores bioestratigráficos. En el Pacífico norte se ha reconocido la zona de *Ebriopsis antiqua* (forma no espinosa) para el Plioceno Temprano tardío, y la zona de *Ammodoichium rectangulare* para el Plioceno Tardío. En el Pacífico sudoeste se identificaron cinco zonas basadas en actinístidos (dinoflagelados) y ebridianos (Cuadro 6. 2).

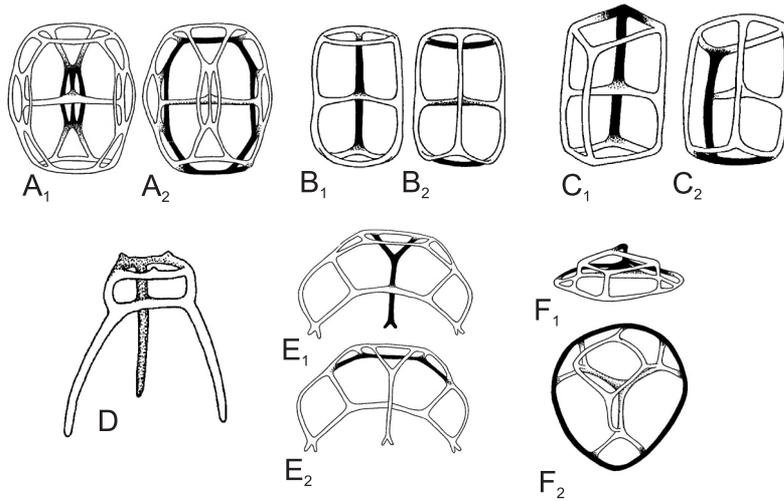


Figura 6. 6. Algunos ebridianos con espícula inicial trirradial. A₁, vista frontal y A₂ vista posterior de *Ammodochium speciosum*. B₁, vista frontal y B₂ vista posterior de *Ammodochium rectangularare*. C₁, vista frontal y C₂ vista posterior de *Ebrinula paradoxa*. D. *Parathranium*. E₁, vista frontal y E₂ vista posterior de *Ditripodium fenestratum*. F₁, vista oblicua y F₂, vista superior de *Ebria tripartita* (modificado de Lipps, 1993).

TINTÍNIDOS

BIOLOGÍA

Los ciliados lorigados del suborden Tintinnina, comúnmente denominados **tintínidos**, son organismos unicelulares, planctónicos y heterótrofos, cuyo tamaño oscila entre 30 μm y 300 μm, por lo que se los considera globalmente pertenecientes al microplancton (20 μm -200 μm). Se caracterizan por presentar una célula altamente contráctil adherida por un fino pedúnculo a un esqueleto o **lóriga**, de naturaleza quitinosa y estructura compleja que les sirve de protección.

Como la mayoría de los ciliados, los tintínidos poseen una célula con dos tipos de núcleos (macro y micronúcleo) y una organización ciliar que es típica de cada especie. Presentan un único citostoma ubicado en el extremo anterior asociado a una ciliatura oral o **zona adoral de membranelas**, característica del suborden, y una ciliatura somática que puede cubrir la totalidad de la superficie celular o bien, reducirse a un anillo ciliar próximo al extremo oral. Los cilios contribuyen en la locomoción, la alimentación y la reproducción; esta última es asexual (por fisión binaria) o sexual (por conjugación) (Laval-Peuto 1981, 1983).

Su ciclo de vida comprende la formación de quistes, proceso que ha sido descrito solo para 30 especies (Reid y John, 1978, 1983; Davis, 1985;

Krisinic, 1987 a y b) y que presentaría una doble función: un mecanismo de defensa ante condiciones ambientales desfavorables y la reorganización del núcleo luego de un intenso período reproductivo (Paranjape, 1980). Los quistes pueden ser ovoides o tener forma de matraz (Figura 6. 9 B), y presentan la ventaja de permanecer adheridos a la pared interna de la

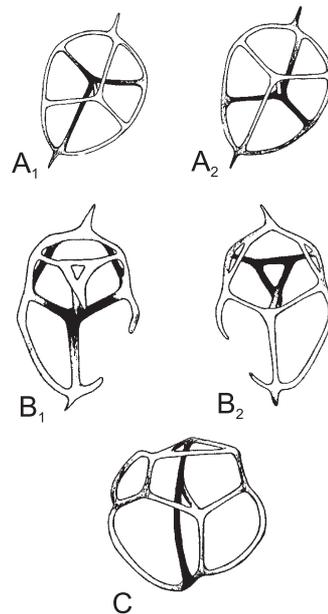


Figura 6. 7. Algunos ebridianos con espícula inicial tetraaxial. A₁, vista frontal y A₂ vista posterior de *Ebripsis antiqua*. B₁, vista frontal y B₂ vista posterior de *Hermesinum adriaticum*. C. *Podamphora tenuis* (modificado de Lipps, 1993).

lórige, facilitando la determinación taxonómica. El tamaño de las partículas y/u organismos que pueden consumir es muy amplio, pero generalmente corresponde a 25-50% del diámetro oral de la lórige (Dolan *et al.*, 2002). La dieta de los tintínidos incluye materia orgánica particulada o en agregados, bacterias, flagelados, ciliados desnudos, dinoflagelados y otros organismos microplanctónicos.

ESQUELETO

La forma de la lórige es variable a nivel intraespecífico y depende de la acción de diversos factores ambientales durante su formación. Puede ser totalmente hialina o, por el contrario, adherir partículas de origen mineral y/o biogénico (Figura 6. 9 A₁), característica que contribuye a su preservación y mineralización, por lo que los Tintinnina constituyen el único suborden de los Ciliophora con capacidad para dejar registros fósiles.

La similitud morfológica de la lórige y de la célula enquistada de los tintínidos, con las de ciertos grupos extintos (calpionélidos y Chitinozoa, respectivamente) ha potenciado su importancia como herramienta paleontológica de identificación relativamente simple.

La forma general de la lórige se asemeja a la de una campana, de allí el nombre del suborden Tintinnina. Presenta un **extremo anterior** u **oral** siempre abierto y un **extremo posterior** cerrado en la mayoría de las especies (Figura 6. 9 A). La parte anterior del cuerpo de la lórige puede llevar un **cuello** y éste a su vez, adicionar epilórigas (o cuellos superpuestos) durante la etapa no reproductiva (trófica) de la célula, mientras que la posterior puede rematar en un apéndice muy variable en longitud, grosor y morfología. Estos rasgos conducen a que la

lórige de los tintínidos presente una pronunciada variación intraespecífica, siendo la mayoría de sus caracteres morfológicos de escaso valor diagnóstico, excepto el diámetro oral de la lórige, que es relativamente constante para cada especie.

Muchas formas aglutinan partículas de origen biogénico (frústulos de diatomeas, coccolitofóridos, silicoflagelados) o mineral sobre sus lórigas, cubriéndolas parcial o totalmente. Algunas exhiben siempre una lórige totalmente hialina, mientras que otras adhieren partículas según la disponibilidad de éstas en el medio.

SISTEMÁTICA

Conjuntamente con los elementos morfológicos que provee la lórige, las principales herramientas con valor diagnóstico para la clasificación de las especies son: la disposición de los cilios y el número y localización de las membranelas.

Entre las sistemáticas más utilizadas de este suborden, se hallan las de Kofoid y Campbell (1929, 1939), que incluyen la descripción de más de 1000 especies de tintínidos recientes sobre la base de las características morfológicas de la lórige. Posteriormente, Alder (1995, 1999) ha publicado una revisión de las mismas, con elaboración de un esquema más simple que comprende una importante reducción en el número total de taxones. Si bien los sistemas de clasificación vigentes al momento no indican relaciones filogenéticas entre los taxones descritos, se reconoce que el suborden Tintinnina incluye a los organismos más evolucionados del phylum Ciliophora (Laval Peuto y Brownlee, 1986).

A continuación, se resume el esquema de clasificación, levemente modificado de Alder (1999), basado en el reordenamiento de todas las especies y géneros descritos hasta el momento. El mismo consta de cuatro grupos principales de géneros reunidos según las características predominantes de la lórige (Figura 6. 9 A).

Para las especies comprendidas en cada género se sugiere consultar la revisión citada, la que también incluye una clave convencional para su identificación. No obstante la mención de tres géneros cuya validez taxonómica es dudosa (indicados con un signo de interrogación), puede concluirse que la riqueza genérica es bastante más elevada en los grupos con lórigas hialinas que en aquéllos que adhieren partículas (27-30 géneros contra 8-11 géneros y un complejo de especies, respectivamente).

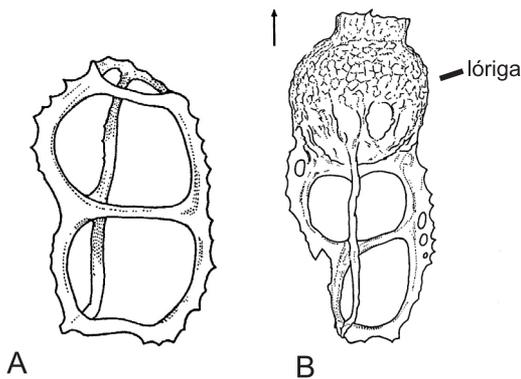


Figura 6. 8. *Podamphora elgeri* (ebridiano). A, sin lórige y B con lórige (modificado de Lipps, 1993).

PHYLUM CILIOPHORA
CLASE POLYMENOPHOREA
SUBCLASE SPIROTRICHIA
ORDEN OLIGOTRICHIDA
SUBORDEN TINTINNINA

1. Lóriga sin ventanas (salvo excepciones), con cuello y cuerpo claramente diferenciados, o cubierta por partículas adheridas de origen biogénico y/o mineral.

1 A. Rasgos morfológicos de la lóriga ocultos por la elevada densidad de partículas adheridas: *Codonella*, *Codonaria*, *Tintinnidium*, *Poroecus*, *Stylicauda*, Complejo *Tintinnopsis*.

1 B. Lóriga con cuello y cuerpo claramente diferenciados, normalmente con partículas de origen biogénico y/o mineral localizadas casi exclusivamente sobre el cuerpo: *Laackmanniella*, *Codonellopsis*, *Stenosemella*.

1 C. Lóriga con cuello y cuerpo claramente diferenciados, la presencia de partículas es excepcional (*Helicostomella*) o nula (*Metacylis*).

2. Lóriga con ventanas

2 A. Ventanas prominentes en el cuello y en el cuerpo; excepcionalmente adhieren partículas de origen biogénico: *Dictyocysta*.

2 B. Una o dos filas de pequeñas ventanas localizadas en el pre-cuello y en el medio del cuerpo, lóriga hialina: *Petalotricha*.

3. Loriga sin ventanas, con crestas longitudinales y un anillo suboral, cubierta por una membrana gelatinosa: *Brandtiella*.

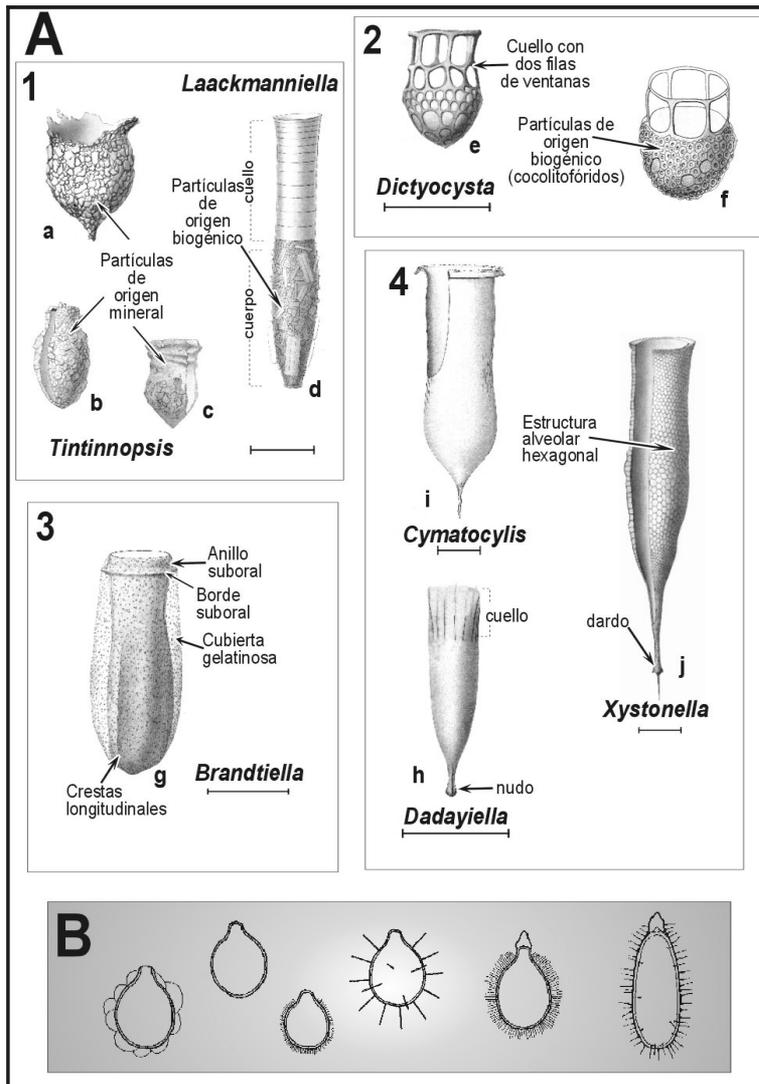


Figura 6. 9. A. Ejemplo de las cuatro categorías morfológicas de los tintinidos (según Alder, 1999) organizados en base a las características generales de la lóriga de todas las especies descritas hasta el presente. (a-c, e, g, h, j, modificado de Brandt, 1906-1907; d, f, i, modificado de Laackmann, 1910). Barra = 50 μ m. B. Morfología de los quistes de tintinidos (modificado de Reid y John, 1981).

4. Lóriga siempre hialina

4 A. Pared de la lóriga usualmente con escasas crestas longitudinales: *Stelidiella*, *Amphorellopsis*, *Ormosella*, *Amphorides*, *Steenstrupiella*.

4 B. Lóriga abierta en ambos extremos: *Salpingella*, *Eutintinnus*, *?Clevea*, *Daturella*.

4 C. Lóriga con rasgos morfológicos adicionales en el extremo oral (cuello interno y/o externo, banda oral, facetas): *Acanthostomella*, *Ascampbelliella*, *Favella*, *Cymatocylis*, *Dadayiella*.

4 D. Lóriga con pared translúcida, generalmente con dos láminas conspicuas: *Undella*, *Amplectella*, *Undellopsis*, *Parundella*, *?Albatrossiella*

4 E. Pared de la lóriga con conspicuas, escasas a muchas estrías verticales (dextrógiras, levógiras o ambas), ramificadas o anastomosadas: *Rhabdonella*, *?Protorhabdonella*

4 F. Pared de la lóriga con textura reticular anastomosada sobre la mitad posterior: *Epiplocylis*, *Epiplocyloides*, *Epicancellula*, *Cyttarocylis*.

4 G. Lóriga con textura reticular anastomosada y con ensanchamientos en los extremos suboral y adoral: *Ptychocylis*.

4 H. Pared de la lóriga con textura totalmente alveolada regular y hexagonal: *Climacocylis*, *Parafavella*, *Xystonella*, *Xystonellopsis*.

ECOLOGÍA

Los tintínidos se encuentran ampliamente distribuidos en todos los ambientes oceánicos y en estuarios, existiendo registros incluso en cuerpos de aguas continentales. La riqueza específica se incrementa desde aguas neríticas hacia aguas oceánicas aunque numéricamente, la relación es inversa: en aguas estuariales o de escasa profundidad, donde dominan las especies con lórigas que aglutinan partículas, se alcanzan niveles de abundancia del orden de 10^5 células por litro siendo mínimos en aguas oceánicas, caracterizadas por la presencia de especies con lórigas hialinas (las excepciones son aquellos taxa que adhieren coccolitofóridos). Las especies más tolerantes a las fluctuaciones de salinidad y temperatura, suelen presentar como respuesta a estas variaciones, un marcado polimorfismo intraespecífico. Los quistes se registran en la columna de agua, pero sus máximas concentraciones se hallan en los sedimentos (Reid y John, 1981; Krisinic, 1987 a y b) y durante el período invernal.

Debido a sus elevadas abundancia y tasa de recambio, el rol ecológico de los tintínidos en los ambientes acuáticos es destacado: 1) en las tramas tróficas, actuando como nexos entre los

componentes de las fracciones menores del plancton (picoplancton y nanoplancton) y los consumidores mayores del zooplancton e ictioplancton; 2) en los procesos de remineralización de nutrientes; 3) como indicadores de la circulación de las masas de agua; 4) como trazadores biológicos del origen de los depósitos sedimentarios y como fuente de información complementaria proveniente de otros microfósiles (diatomeas, silicoflagelados, coccolitofóridos, etc.) por su capacidad de adherir partículas no biogénicas y biogénicas y 5) en el transporte de carbono hacia el fondo oceánico, mediante la sedimentación de lórigas que llegan en su mayoría intactas a profundidades próximas a los 4000 m.

BIOESTRATIGRAFÍA

Las revisiones más importantes sobre la eventual importancia de los tintínidos como herramienta paleontológica son las de Remane (1969, 1971), quien centró sus investigaciones en los calpionélidos, organismos extintos de posición sistemática incierta pero que presentan una notable similitud morfológica con las lórigas de los tintínidos. Sin embargo, dicha similitud no es suficiente para relacionar filogenéticamente ambos grupos, dado que la lóriga de los calpionélidos habría estado constituida por calcita y no existen estudios sobre los posibles mecanismos de mineralización de la quitina y su eventual calcificación *postmortem*. Por otra parte, un grupo de microfósiles del Paleozoico, ubicados con incertidumbre en el orden Chitinozoa (Reid y John, 1981, 1983) es morfológicamente semejante al de los quistes de los tintínidos recientes, pudiéndose inferir que los tintínidos podrían ser los representantes actuales de un grupo que habría formado quistes como parte de su ciclo de vida.

Los tintínidos presentan un tamaño similar al de otros microfósiles, como los foraminíferos y radiolarios. Los foraminíferos (bentónicos) se registran desde el Cámbrico Temprano, diversificándose en el Cámbrico Medio, mientras que los tintínidos y principalmente los radiolarios, ambos exclusivamente planctónicos, son grupos más conocidos a partir del Ordovícico, cuando ocurrió su diversificación (Lipps, 1993). Su aplicación en la bioestratigrafía se halla más limitada que la de los foraminíferos y radiolarios, posiblemente por presentar una lóriga cuya estructura es menos resistente que la de dichos microfósiles. No obstante hay datos que indican la relación de los tintínidos del Cretácico con taxones actuales, principalmente con especies comprendi-

das en el Complejo *Tintinnopsis* y en el género *Codonella*, así como con especies que predominaron en dicho período (*Dicloeopella borealis*) sin representantes actuales (Eicher, 1965).

De acuerdo a su distribución actual, la presencia en los sedimentos de especies del Complejo *Tintinnopsis*, por ejemplo, serían indicadoras del dominio de aguas de escasa profundidad (estuarios o franja litoral). *Codonella*, en cambio, tiene una distribución netamente oceánica y está representada por un bajo número de especies.

Ambos casos reflejan que: 1) son aquellos taxones que adhieren partículas de origen mineral (Complejo *Tintinnopsis*) o biogénico (colitofóridos en el caso de *Codonella*), los que potencialmente pueden servir como herra-

mientas bioestratigráficas; 2) por tratarse de organismos planctónicos, al igual que varios otros microfósiles, los tintínidos están sometidos a las fluctuaciones del ambiente, principalmente a la dinámica de las corrientes marinas, indicando que lo que se registra en los sedimentos no necesariamente reflejaría su patrón de distribución en la columna de agua; 3) las imágenes contrapuestas que pueden obtenerse al analizar determinadas especies, generarían incertidumbres respecto del origen (ya sea oceánico o nerítico) de los depósitos sedimentarios indicando que deberían examinarse asociaciones de microfósiles comprendiendo diferentes phyla, a fin de complementar y validar la información proveniente de los tintínidos exclusivamente.

BIBLIOGRAFÍA

- Alder, V. 1995. (Ecología y sistemática de *Tintinnina* (Protozoa, Ciliata) y microzoopláncteres asociados de aguas antárticas. Tesis Doctoral (inérita), Universidad de Buenos Aires, Argentina. 322 pp.)
- Alder, V. 1999. Tintinnoinea. En: D. Boltovskoy (ed), *South Atlantic zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, Vol 1. pp. 321-384.
- Arz, J.A., 2004. Diatomeas y silicoflagelados. En: E. Molina (ed.), *Micropaleontología*. Colección Textos Docentes. Prensas Universitarias de Zaragoza. pp. 352-359.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J., Gray, L., Meyer-Reil, R. y Thingstad, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263
- Bignot, G. 1985. Siliceous Microfossils. En: Graham and Trotman (eds.), *Elements of Micropaleontology*. Microfossils-Their Geological and Paleobiological Applications. pp. 94-98.
- Brandt, K. 1906. Die Tintinnodeen del Plankton-Expedition, Tafelerklaurungen nebst kurzer Diagnose der neuen Arten. *Plankton-Exp. Humboldt Stiftung, Ergebnisse* 3 (L.a.). pp. 1-33.
- Brandt, K. 1907. Die Tintinnodeen der Plankton-Expedition. Systematischer Teil. *Plankton-Exp. Humboldt Stiftung, Ergebnisse* 3 (L.a.). pp. 1-499.
- Davis C.C. 1985. *Acanthostomella norvegica* (Daday) in insular Newfoundland waters, Canada (Protozoa: Tintinnina). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 70: 21-26.
- Deflandre, G., 1934. Nomenclature du squelette des Ebriacées et description de quelques formes nouvelles. *Annales Protistologie* 4: 75-96.
- Dolan, J., Claustre, H., Carlotti, F., Plounevez, S. y Moutin, T. 2002. Microzooplankton diversity: relationship of tintinnid ciliates with resources, competitors and predators from the Atlantic Coast of Morocco to the Eastern Mediterranean. *Deep-Sea Research Part I* 49: 1217-1232.
- Dumitrica, P. 1973. *Paleocene, late Oligocene and post-Oligocene silicoflagellates in southwestern Pacific sediments scored on DSDP Leg. 21*. Init. Repts. DSDP, 21: 837-883.
- Eicher, D.L. 1965. Cretaceous tintinnids from the western interior of the United States. *Micropaleontology* 11: 449-456.
- Ernissee, J.J. y Mc Cartney, K. 1993. Ebrideans. En: J. H. Lipps (editor), *Fossil Prokaryotes and Protists*. Blackwell Scientific Publications. pp. 131-140.
- Haq, B. 1978. Silicoflagellates and Ebridians. En: B. Haq y A. Boersma (ed.), *Marine Micropaleontology*. Elsevier. pp. 267-275.
- Kofoid, C.A. y Campbell, A.S. 1929. A conspectus of the marine and freshwater Ciliata belonging to the suborder Tintinnoinea, with description of new species principally from the Agassiz Expedition to the Eastern Tropical Pacific 1904-1905. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 34: 1-403.
- Kofoid, C.A. y Campbell, A.S. 1939. Reports on the scientific results of the expedition to the Eastern Tropical Pacific. The Ciliata: the Tintinnoinea. *Bulletin Museum Comparative Zoology Harvard* 34: 1-473.
- Krisinic, F. 1987 a. On the ecology of tintinnines in the bay of Mali Ston (Eastern Adriatic). *East Coast Shelf Science* 24 (4): 401-418.
- Krisinic, F. 1987 b. Tintinnines (Ciliophora, Oligotrichida, Tintinnina) in eastern Adriatic bays. *East Coast Shelf Science* 24 (4): 527-538.
- Laackmann, H. 1910. Die Tintinnideen der deutschen Südpolar Expedition 1901-1902. *Deutsch. Südpolar-Expedition 1901-1923*, 11 (Zool. III): 340-496.
- Laval Peuto, M. 1981. Construction of the lorica in ciliata tintinnina. In vivo study of *Favellae Ehrenbergii*: variability of the phenotypes during the cycle, biology, statistics, biometry. *Protistology* 17 (2): 249-272.
- Laval Peuto, M. 1983. Sexual reproduction in *Favella ehrenbergii* (Ciliophora, Tintinnina). Taxonomical implications. *Protistology* 29 (4): 503-512.

- Laval Peuto, M. y Brownlee, D.C. 1986. Identification and systematics of the Tintinnina (Ciliophora): Evaluation and suggestions for improvement. *Anales Insitute Oceanographie* 62 (1): 69-84.
- Levine, N.D., Corliss, J.O., Cox, F.E.G, Deroux, G., Grain, J., Honigberg, B.M., Leedale, G.F., Loeblich, A.R., Lom, J., Lynn, D., Merinfeld, E.G., Page, F.C., Poljansky, G., Sprague, V., Vavra, J. y Wallace, F.G. 1980. A newly revised classification of the Protozoa. *Journal Protozoology* 27 (1): 37-58.
- Lipps, J.H. (Editor). 1993. *Fossil Prokaryotes and Protists*. Blackwell Science. Cambridge. 342 pp.
- Lipps, J.H. y Mc Cartney, K. 1993. Chrysophytes. En: J. H. Lipps (editor), *Fossil Prokaryotes and Protists*. Blackwell Scientific Publications. pp. 143-154.
- Paranjape, M. 1980. Occurrence and significance of resting cysts in a hyaline tintinnid *Helicostomella subulata* (Ehre.) Jorgensen. *Journal Experimental Marine Biology Ecology* 48: 23-33.
- Paranjape, M. 1987. Seasonal cycle and vertical distribution of tintinnids in the Bedford Basin, Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal Zoology* 65 (1): 41-48.
- Perch-Nielsen, K. 1985. Silicoflagellates. En: Bolli, Saunders y Perch-Nielsen (eds.), *Plankton Stratigraphy Vol II: Radiolaria, diatoms, silicoflagellates, dinoflagellates and ichthyoliths*. Cambridge University Press. pp. 811-846.
- Pierce, R. y Turner, J. 1993. Global biogeography of marine tintinnids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 94: 11-26.
- Reid, P.C. y John, A.W.G. 1978. Tintinnid cysts. *Journal Marine Biology Ass. U. K.* 58 (3): 551-557.
- Reid, P.C. y John, A.W.G. 1981. A possible relationship between Chitinozoa and tintinnids. *Review Paleobotany and Palynology* 34 (2): 251-262.
- Reid, P.C. y John, A.W.G. 1983. Resting cysts in the ciliate class Polyhymenophorea: phylogenetic implications. *Journal Protozoology* 30 (4): 710-713.
- Remane, J. 1969. Nouvelles donnees sur la position taxonomique des Calpionellidea Bonet (1956) et leurs rapports avec les Tintinnina actuels et les autres groupes de "Tintinnoidiens" fossiles. *Proceeding 1st International Conference Planktonic Microfossils, Genova, 1967*, 2: 574-587.
- Remane, J. 1971. Les calpionelles, protozoaires planctoniques des mers mésogéennes de l'époque secondaire. *Ann. Guebhard* 47: 1-25.
- Spaulding, S. 1992. Silicoflagellate Special Issue. *INA Newsletter* 14 (2): 41-99.
- Tappan, H. 1980. *Paleobiology of Plant Protists*. W.H. Freeman. San Francisco. 1028 pp.