

CAPÍTULO 4

Los Cefalópodos: Los Ammonites y sus Parientes

Christian Klug y Walter Etter

Los cefalópodos modernos son los animales invertebrados más inteligentes. El volumen del cerebro en relación al volumen del cuerpo de algunas especies de ocho o diez brazos que viven en los océanos de hoy es comparable al de muchos peces, lagartos o aves. Por ello no es sorprendente que los cefalópodos puedan aprender a nadar a través de un laberinto sencillo o a desenroscar la tapa de un frasco para acceder a un camarón o alguna otra presa dentro del frasco.

Superficialmente los cefalópodos no se parecen en absoluto a sus parientes más cercanos, los otros moluscos: en primer lugar los caracoles y también los bivalvos, los quitones, entre otros. Todos estos grupos tienen, sin embargo, algo en común: un órgano blando y muscular llamado manto que produce la concha y que en el caso de los calamares sirve para nadar. A diferencia de sus parientes, la mayoría de los cefalópodos son buenos a excelentes nadadores e incluso pueden saltar afuera del agua y volar más de 100 metros en el caso de *Ommastrephes bartamii*.

Otros moluscos como los caracoles y los mejillones, usan su pié (otro carácter que comparten todos los moluscos) para arrastrarse por el sedimento o para cavar en el mismo. En los cefalópodos vivientes, este pié forma los brazos. Éstos son ocho en el caso de los pulpos. En los Decabrachia, como por ejemplo los calamares y las jibias, hay ocho brazos más dos tentáculos mucho más delgados y sumamente estirables. En los cefalópodos de ocho y diez brazos, los brazos tienen ventosas. En los nautilida, hay 90

brazos que en lugar de ventosas tienen crestas pegajosas y surcos. Sólo en unos pocos grupos extintos de cefalópodos se han preservado restos de sus partes blandas, de manera que solamente podemos hacer conjeturas acerca del número y la forma de los brazos en estos grupos extintos.

Los brazos rodean la boca que tiene un poderoso pico. No está claro si todos los cefalópodos tenían un pico desde el comienzo de su evolución. En los calamares modernos el pico se parece al pico de un loro: consiste en un pico córneo superior y otro inferior, puntiagudos y con alas planas a ambos lados, en las cuales se insertan los músculos del pico. Estos picos pueden morder fuertemente y son capaces de cortar grandes pedazos de la presa. Entre los picos se encuentra la lengua que tiene varias hileras de dientes delgados y puntiagudos, la rádula o lengua rasposa. La rádula, un órgano que también se encuentra en otros grupos de moluscos salvo los bivalvos, sirve para reducir aun más el tamaño de los trozos de alimento y llevarlos al esófago.

Los cefalópodos se encuentran en hábitats diferentes, todos marinos. Muchos pulpos viven cerca del fondo del mar pero tam-



Figura 4.1. Nautilus pompilius Reciente, Sudeste Asiático. Diámetro = 18.5 cm. Ejemplar de las colecciones del Instituto de Paleontología y Museo de la Universidad de Zürich. Foto H. Lanz, Zürich.

bién pueden arrastrarse por tierra por distancias cortas. Un número sorprendentemente grande de formas, algunas de ellas con órganos bioluminescentes, vive en aguas profundas. Existen excelentes nadadores de mar abierto y nadadores rápidos pero también lentos como el *Nautilus*. Esta diversidad se reflejada también en los tamaños.

El tamaño de los cefalópodos: ¿existen los calamares gigantes?

Los cefalópodos se hicieron notorios hace algunos siglos porque los marineros diseminaban rumores asegurando que unos calamares gigantes habían atacado sus barcos. No hay pruebas de estos acontecimientos, pero sin lugar a dudas algunos cefalópodos alcanzan tamaños gigantes. En el pasado geológico debe haber habido algunos verdaderos gigantes de las profundidades. Por ejemplo en el Ordovícico, las conchas rectas y cónicas de los endocéridos (parientes distantes del *Nautilus*) han alcanzado un largo de 10 metros. Los actinocéridos, un grupo emparentado, que vivió desde el Ordovícico hasta el Carbonífero, alcanzaba los 5 m de largo. En cuanto a los ammonoideos, un grupo extinto de conchas externas espiraladas y con cámaras, el ejemplar más grande es del Cretácico y su concha medía más de dos metros de diámetro. Los cefalópodos modernos más grandes son el calamar gigante *Architeuthis dux* y el calamar colosal *Mesonychoteuthis hamiltoni*. *Architeuthis* llega a los 13 metros incluyendo los tentáculos (cuando está estirado, llega hasta los 18 m), que son muy largos y delgados. El *Mesonychoteuthis* más grande que se ha capturado tiene sólo cinco metros de largo pero es mucho más pesado, con 495 kg (a pesar de que es posible que *Mesonychoteuthis* haya llegado a medir más de 12 m). Estas dos especies son formas de diez brazos. Los pulpos más grandes son *Haliphron atlanticus*, que pesa hasta 70 kg, y *En-*

teoctopus dofleini, cuyos brazos tienen una envergadura de hasta nueve metros.

¿Cómo nadan los cefalópodos?

Los cefalópodos de hoy día usan varios medios de propulsión. Los calamares y algunos pulpos tienen eficientes aletas. El segundo medio de locomoción más común es la propulsión a chorro. La mayoría de los cefalópodos, son capaces de contraer la cavidad del manto. La cavidad del manto es una bolsa llena de agua rodeada del manto, un tejido muscular que rodea todos los órganos internos y que produce la concha en las formas que tienen una. Satisface muchas necesidades en la vida de un cefalópodo: es necesaria para respirar (las branquias se encuentran en la cavidad del manto), y en la misma se vierten los excrementos y los huevos de las hembras así también como los espermatozoides de los machos, y sirve para la locomoción. El manto circundante contiene tres capas de músculos. En los calamares, esta musculatura es fuerte y puede contraer la cavidad del manto. En los cefalópodos que tienen/tenían una concha como los ammonites y los *Nautilus*, la contracción de la cavidad del manto se logra por el retractor grueso de la cabeza. Cuando la cavidad del manto se contrae, se expulsa el agua fuera de la cavidad, a través del sifón. El sifón es un tubo muscular que se puede doblar en prácticamente cualquier dirección de manera de dirigir la corriente de agua. Usa el agua para hacer un chorro, permitiendo que el cefalópodo nade en dirección contraria por propulsión a chorro. La tercera forma de nadar es usando los brazos.

Los modos de nadar listados anteriormente son muy interesantes pero lo que es igualmente importante es la cuestión de cómo los cefalópodos controlan su flotabilidad. Los calamares y pulpos actuales logran esto con (i) bolsas llenas de aceite, (ii) vejigas llenas de una solución de amoníaco, (iii) conchas divididas en

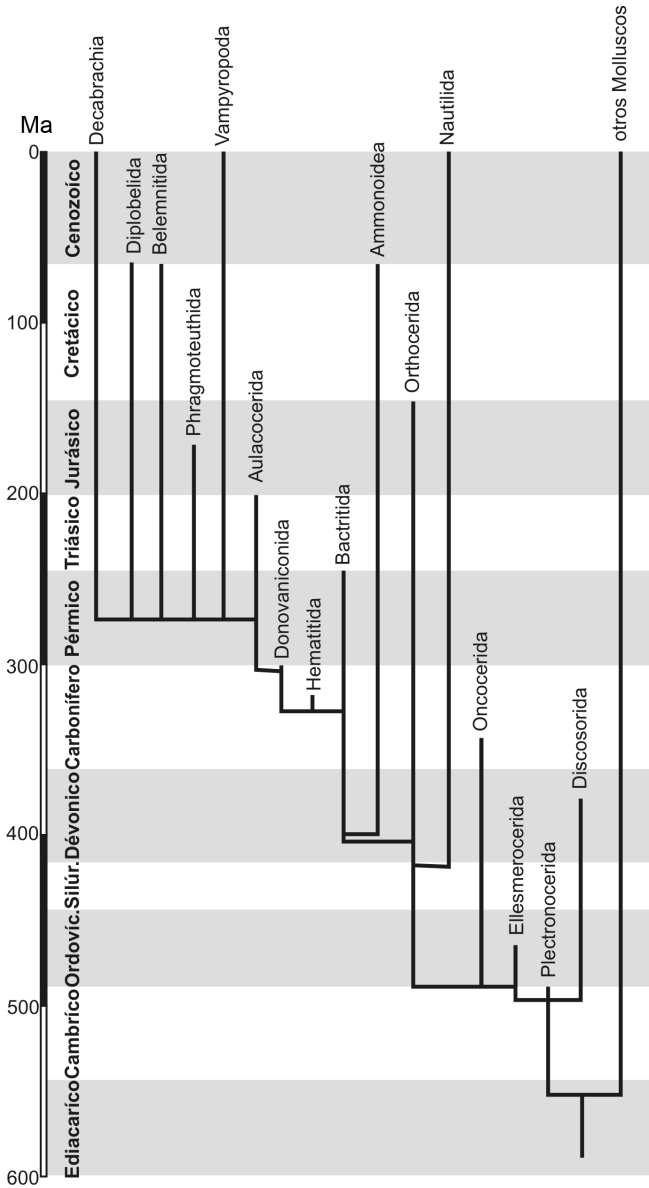


Figura 4.2. El árbol evolutivo de los cefalópodos en el tiempo geológico, modificado de Kröger y colaboradores (2011).

cámaras que contienen un gas (e.g. *Nautilus*), y (iv) una concha no dividida en cámaras que el cefalópodo llena de aire en la superficie del agua.

La mayoría de los cefalópodos extintos como los ammonites, los belemnites, los otocéridos, bacrítoideos, endocéridos, y los actinocéridos tenían una concha dividida en cámaras. Todas estas cámaras estaban conectadas por un tubo que estaba en parte mineralizado y que en parte era orgánico, y que contenía tejidos vivos. Las cámaras contenían un gas que muy probablemente era una mezcla parecida al aire como la que se encuentra en el *Nautilus*, que contiene menos oxígeno y más nitrógeno que el aire. Este gas compensa más o menos la alta densidad de la concha aragónica (CaCO_3), permitiéndole al cefalópodo obtener flotabilidad. Al nadar, casi no necesitaban energía para arrancar; simplemente flotaban por las aguas del océano.

¿Qué es un nautilído?

Los nautilídos son cefalópodos que tienen una concha externa. Unas seis o siete especies que difieren en la forma de la concha aún viven hoy día en la zona occidental del Pacífico y la zona oriental de Océano Índico, pero más antiguamente en la historia de la Tierra, eran mucho más diversos. Como los ammonites, tienen una concha en espiral con cámaras y viven a profundidades de hasta 700 m. Tienen 90 brazos, ojos, y una capucha carnosa que usan para proteger sus partes blandas de los depredadores. Se originaron hace alrededor de 400 millones de años, más o menos al mismo tiempo que los ammonoideos.

Existen diferencias importantes entre los nautilídos y los ammonites. Por ejemplo, los nautilídos tienen septos simples, es decir, paredes de las cámaras. Lo que es de mayor importancia es que tienen embriones grandes, y sus crías al nacer miden en general de 2 a 3 cm. En contraste, la mayoría de los ammonites

tenían crías que al nacer medían solo uno a dos milímetros. Esto tiene consecuencias ecológicas muy importantes: un ammonite hembra podía producir miles o incluso cientos de miles de huevos, mientras que las madres nautilíidas producen generalmente menos de diez huevos por año por un par de años. Debido a su mayor tamaño, las crías de los nautilíidos tienen una probabilidad de supervivencia más alta, mientras que los ammonites tenían tasas de evolución más altas debido a que las probabilidades de tener mutaciones positivas eran más altas. En cuanto a estas tasas reproductivas, los ammonites eran bastante similares a los calamares pelágicos (aquellos que viven alejados de la costa) actuales. Incluso hay indicios de que tanto los huevos de ammonites como sus crías recién nacidos tenían una flotabilidad neutra y por lo tanto flotaban.

Los ammonites

Debido a que conocemos sólo la concha de estos cefalópodos, no se sabe cuántos ni qué forma tenían los brazos, pero hay indicios que tenían diez brazos delgados. Como *Nautilus*, todos los ammonites tenían conchas cónicas, que estaban más o menos enrolladas. Las partes blandas del ammonite estaban ubicadas en la parte más ancha de la concha. Había muchas cámaras separadas por paredes (septos) plegadas en forma intrincada que llenaban la parte trasera y más angosta del cono de la concha.

Cuando el animal crecía, agregaba continuamente material a la concha en la apertura (la parte más ancha del cono de la concha) y periódicamente trasladaba sus partes blandas hacia adelante dentro de la concha. El vacío que quedaba entre el cuerpo blando y el último septo que se había formado, al principio se llenaba de agua. Posteriormente se formaba una pared (septo) nueva en la parte posterior del cuerpo blando. En cuanto este septo estaba suficientemente calcificado, el animal reemplazaba el agua de la

cámara nueva con un gas. Al mismo tiempo, el septo nuevo era suficientemente sólido para soportar la presión hidrostática (la presión de la columna de agua contra cualquier objeto sumergido) en el hábitat del ammonite. Basándose en el grosor y la forma de estos septos, se ha calculado su resistencia mecánica. El resultado ha sido que a profundidades mayores de 200 a 300 m de agua, las conchas y las estructuras internas de los ammonites habrían colapsado. Un estudio de isótopos estables de oxígeno y carbono del 2010 por Lukeneder y colegas apoya la conclusión de que la mayoría de los ammonites vivían a profundidades de menos de 300 m. Por ejemplo, *Baculites*, un ammonoide que tenía una concha recta, vivía aparentemente a profundidades menores a los 100 m, que en algunas zonas del océano posiblemente era muy lejos del fondo del mar.

La cuestión del hábitat está íntimamente ligada a la dieta. Se conoce el contenido estomacal de algunos ammonites. Estos estó-

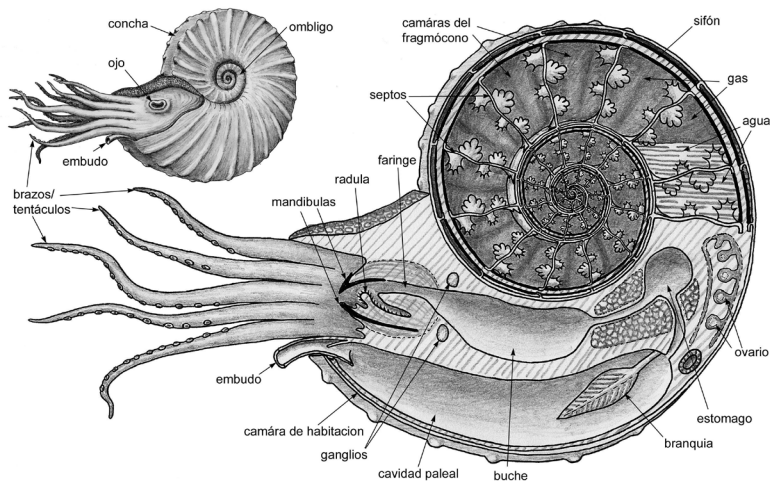


Figura 4.3. La anatomía de un ammonite, con importantes terminos técnicos. Dibujo Walter Etter y Christian Klug.

magos contienen pequeños crustáceos, bivalvos, restos de peces, picos de otros ammonites, lirios de mar y foraminíferos. Esta dieta variable concuerda bien con las partes variables de la boca. Éstos consistían en un pico superior quitinoso y un pico inferior quitinoso o quitinoso y calcítico. Como en otros cefalópodos, estos picos se parecían un poco al de los loros por fuera. Detrás del pico estaba la rádula, que tenía muchos dientes finos. El sistema digestivo era simple y consistía en el esófago, el buche, el estómago, y el intestino, que vertía los excrementos en la cavidad del manto.

Los ammonites de las Edades Jurásica y Cretácica con sus conchas enrolladas son parte de Ammonoidea, un grupo más grande. Los Ammonoidea se originaron hace 400 millones de años y se extinguieron al final de la Edad Cretácica, junto con los belemnites (también cefalópodos) y los dinosaurios.

Durante el transcurso de su evolución, los ammonoideos desarrollaron líneas de sutura cada vez más complejas (o sea el margen plegado del septo) y sus conchas embrionarias se enrollaron más. Los ammonoideos casi se extinguieron en tres ocasiones durante su evolución. Sólo muy pocas especies sobrevivieron las extinciones masivas del Devónico Tardío (alrededor de 375 a 360 millones de años atrás), la extinción en masa del Permo-Triásico (alrededor de 250 millones de años atrás) y la extinción masiva del Triásico-Jurásico (alrededor de 200 millones de años atrás).

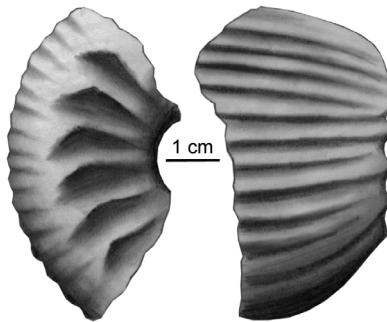


Figura 4.4. ? *Emileia ex gr. multiformis*, dibujo basado en Bartok et al. (1985, Fig. 5), Jurásico Medio, Siquisique, Lara.

Probablemente gracias a sus altas tasas de reproducción, el estilo planctónico de vida de sus crías y sus altas tasas de evolución, los ammonoideos se recuperaron rápidamente y formaron muchas especies nuevas después de cada una de estas extinciones en masa.

¿Qué cefalópodos fósiles se han encontrado en Venezuela?

Hasta ahora no se ha encontrado ningún cefalópodo anterior al Jurásico Medio en Venezuela. Aunque los primeros cefalópodos vivieron hace alrededor de 500 millones de años, los cefalópodos venezolanos más antiguos tienen “sólo” unos 170 millones de años de edad. Sorprendentemente, los ammonites más viejos fueron descubiertos más recientemente. Sólo se conocen unos pocos ammonites Jurásicos, los más viejos de los cuales son representantes de los géneros *Emileia*, *Skirroceras* y *Parkinsonia* del Jurásico Medio, pero también se pueden encontrar ammonites del Jurásico Tardío en Venezuela, aunque son muy poco frecuentes, como fue discutido por Macsotay y Peraza en una publicación del 1997.

Ya en 1849, el botánico alemán Hermann Karsten mencionó los depósitos Cretácicos fosilíferos de Venezuela. Él informó que había recolectado belemnites y ammonites en pizarras oscuras y concreciones en el Cerro de Los Pilonos en el Estado Sucre. Él había descubierto varios ejemplares cerca de Barbacoas y posteriormente los envió a Berlín, Alemania. Allí, Leopold von Buch (1850) describió el primer ammonite de Venezuela, al que llamó “*Ammonites tucuyensis*”, que fue asignado luego al género *Anapuzosia*. Von Buch también listó (siempre usando el nombre genérico “Ammonites”) las especies siguientes: *Mortoniceras inflatum*, *Hysterocheras varicosum*, *Neoharpoceras hugardianum*, *Puzosia mayoriana* y *Oxytropidoceras roissyanum*.

En 1925 el palentólogo británico Spath nombró un grupo de especies ammonoideas de la familia Brancoceratidae en honor a

Venezuela (*Venezoliceras*). Hasta hoy varios otros científicos han estudiado las faunas ricas de ammonoideos del Cretácico de Venezuela. Se ha hecho evidente que la diversidad de los ammonoideos venezolanos es muy grande y la calidad de su preservación es excelente. El último estudio exhaustivo en el cual se describieron e ilustraron todos los ammonoideos cretácicos conocidos fue publicado por el paleontólogo suizo Otto Renz en 1982. Su padre Carl ya era un experto en ammonoideos famoso, quien había concentrado su investigación en ammonoideos triásicos. La monografía de Otto Renz sobre Venezuela es un volumen con ilustraciones hermosas que revela la diversidad y belleza de los ammonoideos venezolanos.

El Cretácico se subdivide en las Edades Berriasiana, Valanginiana, Hauteriviana, Barremiana, Aptiana, Albiana, Cenomaniana, Turoniana, Coniaciana, Santoniana, Campaniana y Maastrichtiana. Se han descrito ammonites de Venezuela de Edades Aptiana a Coniaciana. El Aptiano ha arrojado principalmente ammonites muy ornamentados con un umbílico moderadamente an-

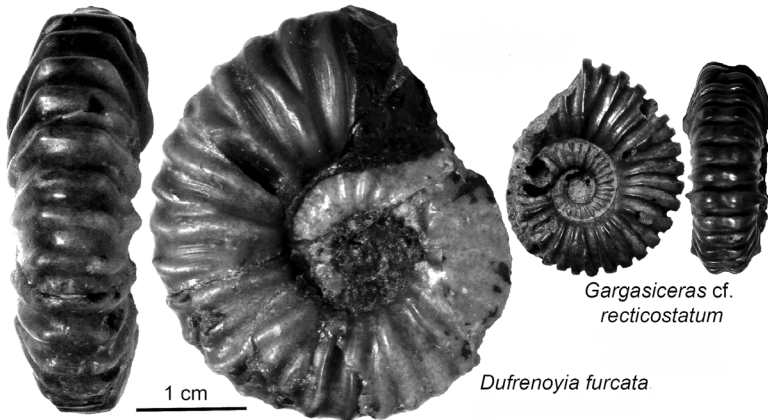


Figura 4.5. Ammonites del Aptiano (Cretácico) de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

cho. Los sedimentos del Albiano también contienen formas muy ornamentadas como *Venezoliceras*, que tiene tanto costillas fuertes como una quilla muy ancha. Además, aparecen ammonites angostos y con forma de disco como *Parengonoceras*.

Cerca del límite entre el Albiano y el Cenomaniano, se han encontrado varias especies heteromórficas. Entre los ammonites, "heteromórfico" significa que la espiral de la concha se desviaba

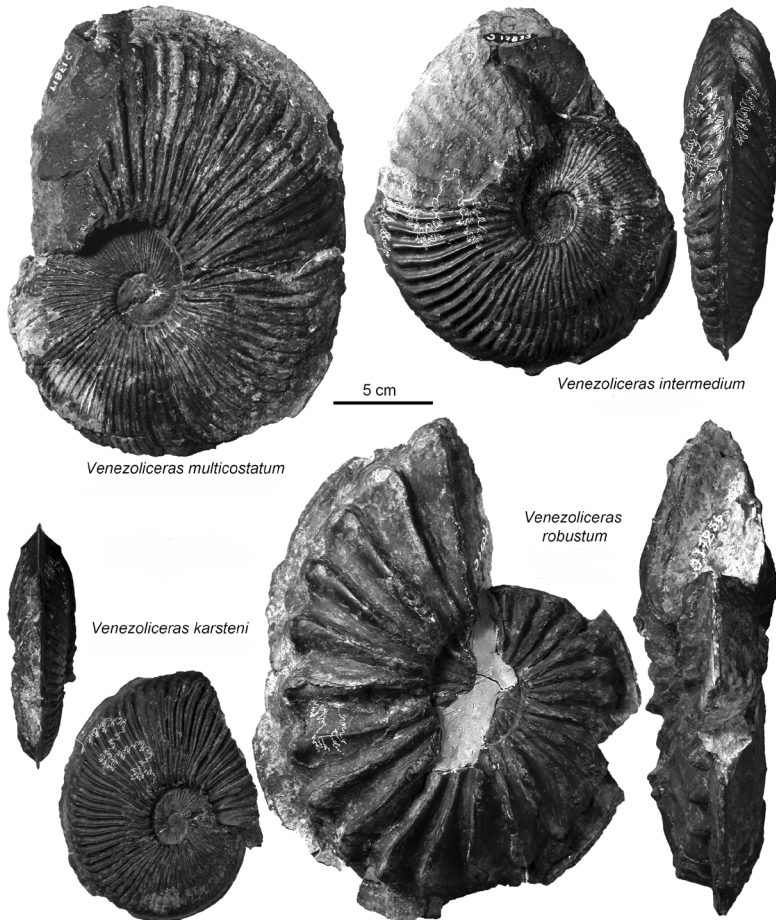


Figura 4.6. Ammonites del Albiano de Venezuela (*Venezoliceras*). Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

de alguna forma de una espiral logarítmica más o menos regular. En *Mariella*, la espiral no está dispuesta en un solo plano y la concha es helicospiral. En *Anisoceras*, la última vuelta forma un gran gancho ovalado. La Edad Cenomaniana está caracterizada por acantocerátidos muy ornamentados pero también aparecen ejemplares de concha lisa de *Anagaudryceras* y *Desmoceras*.

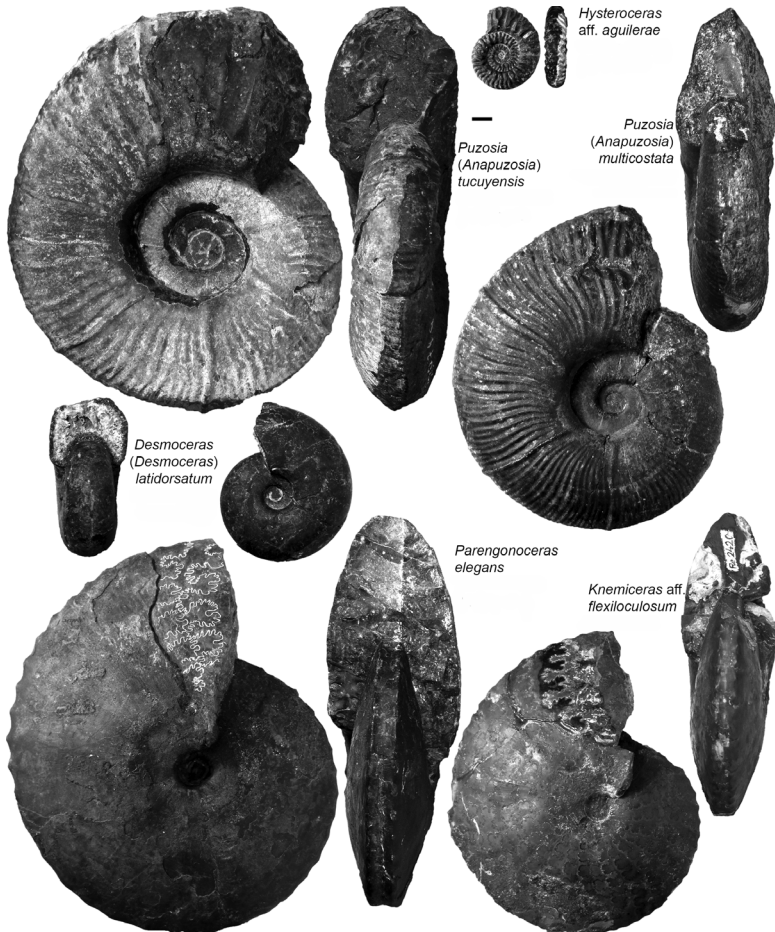


Figura 4.7. Ammonites del Albiano de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

El Turoniano de Venezuela también contiene heteromorfos, como *Glyptoxoceras*. También se encuentran ammonites grandes como *Hourcquia* y *Coilopoceras*. Algunas formas muy gruesas y casi esféricas como *Fagesia* y *Vascoceras* como así también formas espinosas del género *Mammites* son bastante típicas de este intervalo. Finalmente, los estratos del Coniaciano contienen una fauna diversa con muchas formas diferentes incluyendo heteromorfos (*Hyphantoceras*), formas espinosas (*Forresteria*), y ammonites lisos (*Coilopoceras*).

En los sedimentos cretácicos de Venezuela ocasionalmente se encuentran también otros cefalópodos fósiles como belemnites (*Neohibolites* cf. *semicanaliculatus*) y nautilidos (*Cymatoceras* cf. *neohispanicus*).

Aparte de los cefalópodos cretácicos, sólo se conoce un género de cefalópodo venezolano. El nautilido *Aturia* aparece en el Eoceno y Mioceno de Venezuela. Este género tenía varias caracte-

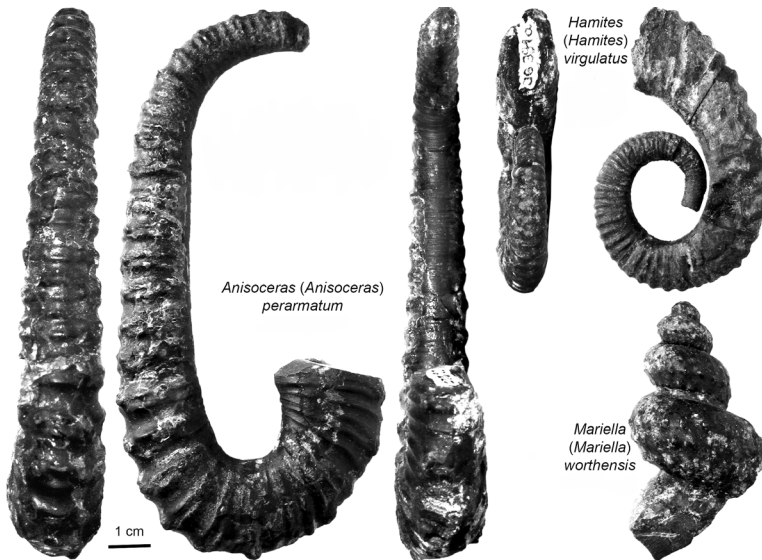


Figura 4.8. Ammonites del Albiano/ Cenomaniano de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

rísticas interesantes: su concha embrionaria era la más pequeña de todos los nautilíidos, tenía una de las líneas de sutura más complejas de todos los nautilíidos, crecía hasta un tamaño impresionante de unos 40 cm y tenía una distribución casi global.



Figura 4.9. Ammonites "gigantes" del Turoniano de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

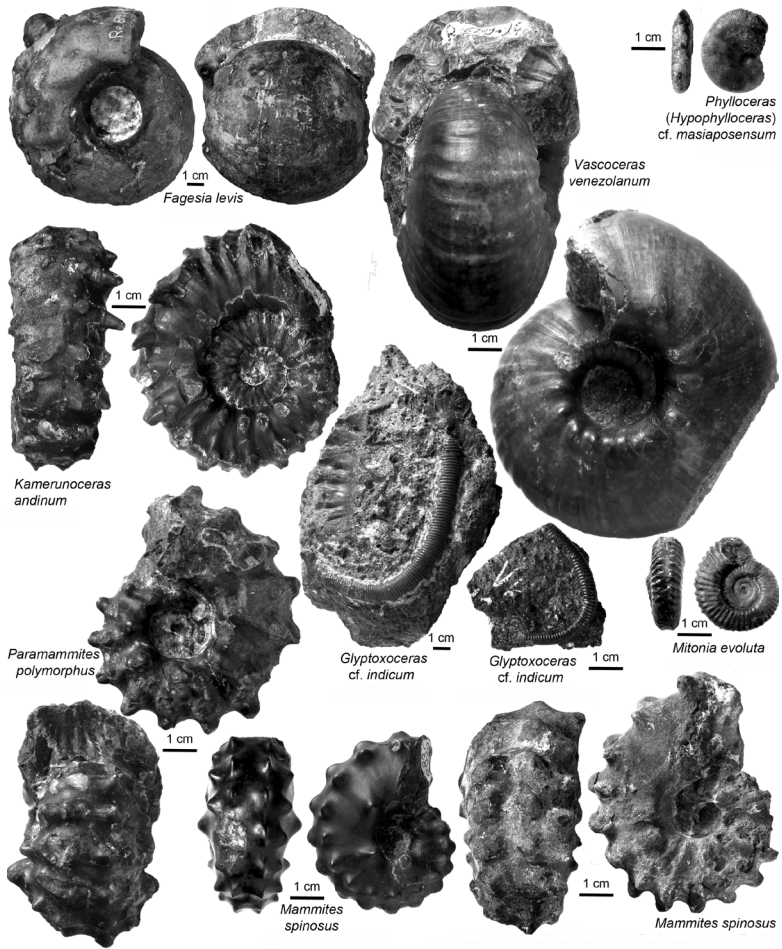


Figura 4.10. Ammonites del Turoniano de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

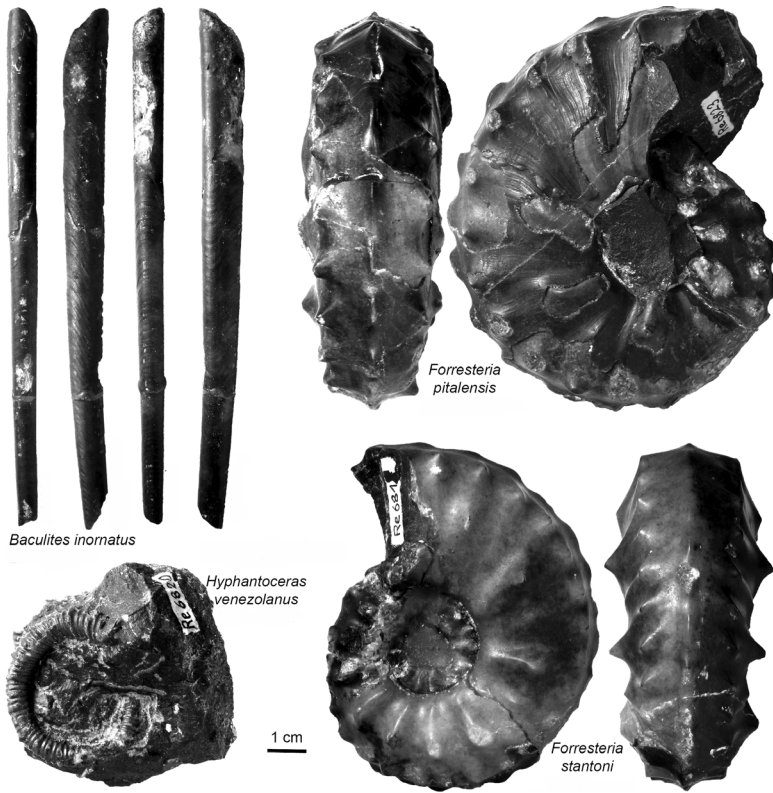


Figura 4.11. Amonites de Coniaciano de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

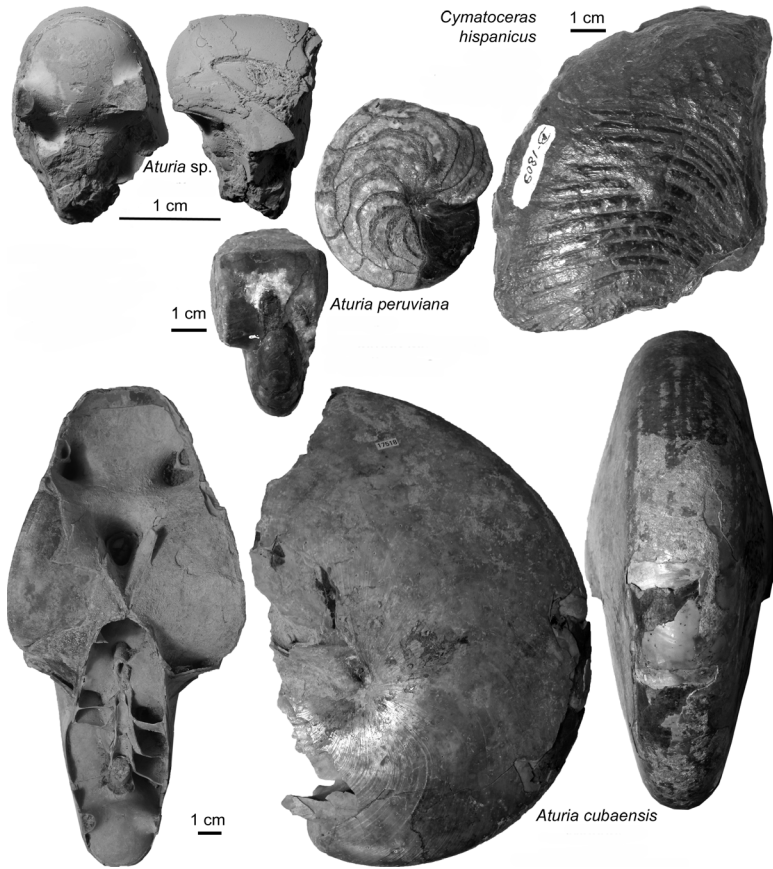


Figura 4.12. Nautilidos del Cretácico, Eoceno y Mioceno de Venezuela. Los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea, excepto aquel de *Aturia sp.* en las colecciones de la Alcaldía de Urumaco, Estado Falcón.