

Cecilia Laprida
Sara Ballent

INTRODUCCIÓN

Los ostrácodos constituyen una clase de crustáceos de hábitos acuáticos y morfológicamente muy conservadores, fácilmente identificables por su pequeña talla y la presencia de un exoesqueleto o **caparazón** bivalvo, de naturaleza quitinoso-calcárea, que cubre completamente las partes blandas. El tamaño de un ostrácodo adulto oscila entre los 0,15 y los 2-3 mm, si bien algunas especies de agua dulce alcanzan los 8 mm; las de *Gigantocypris* miden hasta 32 mm y algunas paleozoicas del género *Leperditia*, llegaron a los 50 mm.

El caparazón está compuesto por carbonato de calcio en forma de calcita con proporciones variables de magnesio, recubierto externamente por una capa de quitina. Lo integran piezas o **valvas** laterales, ubicadas a ambos lados del cuerpo y articuladas dorsalmente mediante una **charnela**. En caso de agresión o perturbación, el individuo se retrae completamente en el caparazón, el cual se cierra mediante la acción de **músculos aductores**.

En la actualidad son organismos frecuentes en todos los medios acuáticos. Se calcula que existen cerca de 33000 especies entre vivientes y fósiles, aunque algunos autores elevan esta cifra a 55000. De ellas, 5000 fueron descriptas viviendo en lagos, lagunas, humedales, charcos temporarios, ambientes subterráneos, marginales, marinos costeros y de mar abierto, hasta los lagos de los altiplanos de todo el mundo.

Los ostrácodos son los artrópodos más abundantes del registro fósil. Dada la calcificación y el pequeño tamaño, las valvas poseen un alto potencial de fosilización, y su hallazgo en las rocas sedimentarias y los sedimentos de grano fino (arenas y limos) es relativamente frecuente. El primer registro fehaciente de ostrácodos fósiles corresponde al Ordovícico, o sea, aproximadamente hace unos 500 m.a. En el Cámbrico Superior existen registros de artrópodos con un caparazón bivalvo de naturaleza fosfática, los **Phosphatocopina** y los **Bradoriida** que han

sido relacionados con los ostrácodos, pero los estudios morfológicos de las partes blandas de ejemplares preservados excepcionalmente, permitirían afirmar que no serían verdaderos ostrácodos (Hou *et al.*, 1996; Siveter *et al.*, 2001). Debido a sus reducidas dimensiones, los ostrácodos son objeto de estudio de la Micropaleontología. Esto implica técnicas especiales de muestreo, preparación y observación. Dentro de esta disciplina, conforman uno de los grupos de mayor importancia, por lo que numerosos investigadores están dedicados a su estudio. Históricamente, la importancia de estos artrópodos se basó en sus aplicaciones bioestratigráficas asociadas a la industria del petróleo pero, en la actualidad, la mayoría de las investigaciones se desarrollan en centros académicos y se hallan más relacionadas con estudios paleoecológicos, paleogeográficos y paleoclimáticos.

ANATOMÍA

PLANO CORPORAL

El cuerpo de los ostrácodos es alargado y comprimido lateralmente. Su pared consta de una capa externa quitinosa y otra interna epidérmica. No hay tagmatización evidente aunque sí un pequeño estrechamiento por detrás de la cabeza que marca el límite entre el céfalo y el tórax (Figura 21. 1). Los apéndices del céfalo y el tórax, constituidos por **podómeros**, son birrámeos (con **endopodito** y **exopodito**) a excepción de la anténula que es unirrámea. El abdomen, completamente reducido y fusionado al tórax, culmina mediante un par de **furcas** no articuladas, de gran importancia sistemática.

SISTEMA DIGESTIVO

Consta de la cavidad bucal flanqueada por un par de mandíbulas, el esófago que desem-

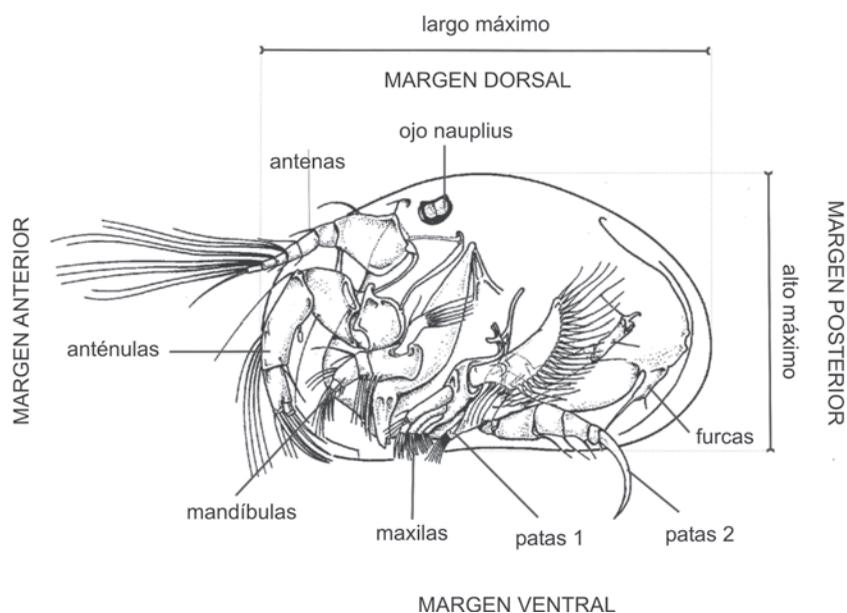


Figura 21. 1. Morfología interna de *Cypridopsis vidua* (Podocopida, Cypridoidea), no marino. Vista lateral interna de ejemplar femenino, valva izquierda removida (modificado de Van Morkhoven, 1959).

boca en un estómago alargado, al que siguen el intestino largo y musculoso y un recto que culmina en el ano. El alimento ingresa a la cavidad bucal luego de haber sido procesado físicamente por mandíbulas y maxilas. La mayor parte del proceso digestivo ocurre en el estómago, que recibe las secreciones de una glándula, el hígado, ubicado en la zona de duplicadura, en estrecha relación con las valvas.

SISTEMAS CIRCULATORIO Y RESPIRATORIO

La mayoría de los ostrácodos carece de un sistema circulatorio definido y tampoco presentan un sistema respiratorio diferenciado. El intercambio gaseoso se efectúa a través de la pared del cuerpo por simple difusión. Los exopoditos de las maxilas han sido interpretados como superficies de intercambio respiratorio. Algunos autores consideran que los tejidos blandos que ocupan el **vestíbulo**, un espacio interior situado cerca del margen de las valvas, participarían del proceso de intercambio gaseoso.

SISTEMA NERVIOSO

El órgano más conspicuo del sistema nervioso es un cerebro de posición subcentral. Adicionalmente existe un anillo circuncefálico y una cadena ventral de pares de ganglios fusionados que recorre longitudinalmente el

cuerpo. Ganglios más pequeños, conectados al sistema central por nervios secundarios, inervan a todos los apéndices cefálicos.

ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

Gran número de ostrácodos carece por completo de ojos, pero la mayoría posee 1 ojo simple de posición mediana, el **ojo nauplius**, situado entre las anténulas, justo por debajo del margen dorsal de las valvas. Además, todo el cuerpo está cubierto por pequeñas sedas cortas sensoriales que cruzan las valvas a través de poros y que son las encargadas de mantener el contacto con el medio exterior, aun cuando el caparazón se halle cerrado. Estas sedas son particularmente abundantes en la región anterior del cuerpo, es decir, en la extremidad cefálica.

APÉNDICES

El rasgo morfológico más prominente, y el que presenta mayor afinidad con el resto de los crustáceos, es la presencia de **apéndices pares articulados** (Figura 21. 1). Los ostrácodos portan apéndices tanto en el céfalo como en el tórax. Con excepción de la anténula, todos son birrámeos, aunque el exopodito puede estar reducido. La cabeza lleva 4 pares de apéndices: antenas I o anténulas (A1), antenas II (A2), mandíbulas (Md) y maxilas (Mx).

Las **anténulas** o primer par de apéndices cefálicos son estructuras largas y acintadas que cumplen funciones sensoriales y motoras, utilizándolas en la natación o en la reptación, dependiendo del hábito de vida. Las **antenas II** constituyen el órgano de locomoción más importante. Son empleadas coordinadamente con las A1 para nadar, o con el primer par de patas torácicas para reptar. Eventualmente, participan en la alimentación. En los machos, la A2 puede actuar como órgano de sujeción de la hembra en el proceso de cópula. Las **mandíbulas** se ubican a ambos lados de la cavidad bucal y tienen funciones exclusivamente masticatorias. El podómero basal del protopodito está muy quitinizado, y suele presentar fuertes crenulaciones que intervienen en la partición mecánica del alimento. El cuarto par de apéndices cefálicos, las **maxilas**, yace por detrás de las mandíbulas. Son apéndices fuertemente modificados: los artejos correspondientes al endopodito forman un palpo de funciones masticatorias, mientras que el exopodito cumple funciones respiratorias. Por ello está expandido como una amplia **placa branquial** con numerosas sedas en el margen posterior, que se extienden lateralmente al cuerpo y están constantemente en movimiento, asegurando la circulación del agua dentro del caparazón.

El tórax lleva 1 a 4 pares de patas, de funciones y morfologías variadas. El abdomen, fusionado al tórax, carece de apéndices y culmina en un par de furcas.

El **primer par de patas torácicas** presenta morfologías muy variadas en los distintos grupos. En algunos actúa como órgano de locomoción.

Otras veces se modifica para cumplir funciones alimenticias (**maxilipedios**) o, en los machos de algunas especies, para participar en la reproducción como órgano de sujeción de la hembra durante la cópula. El **segundo par de patas** es muy variable: puede ser idéntico al primer par y participar activamente en la locomoción, adoptar forma de una placa branquial interviniendo en la respiración, e incluso tener funciones sensoriales asociadas a la reproducción. En algunos grupos el segundo par de patas falta por completo. Del mismo modo, el **tercer par de patas** puede ser morfológicamente idéntico al segundo par, actuando igualmente en la locomoción pero, en otros grupos puede estar altamente modificado y contribuir en la limpieza del interior del caparazón. En algunos casos, al igual que el segundo par de patas, está completamente ausente. Un cuarto par de patas es identificable en un único grupo viviente, la superfamilia Puncioidea.

MÚSCULOS ADUCTORES

En la mitad anterior del cuerpo, existe un paquete de musculatura estriada que lo atraviesa de lado a lado: son los **músculos aductores**. Las fibras musculares son perpendiculares al plano de unión de las valvas y se unen a su cara interna por lo que, cuando se contraen, el caparazón se cierra (Figura 21. 2 A). Al distenderse los músculos, las valvas tienden a abrirse como consecuencia de la contracción de un ligamento elástico dorsal. En el punto de unión entre cada fibra muscular y el capara-

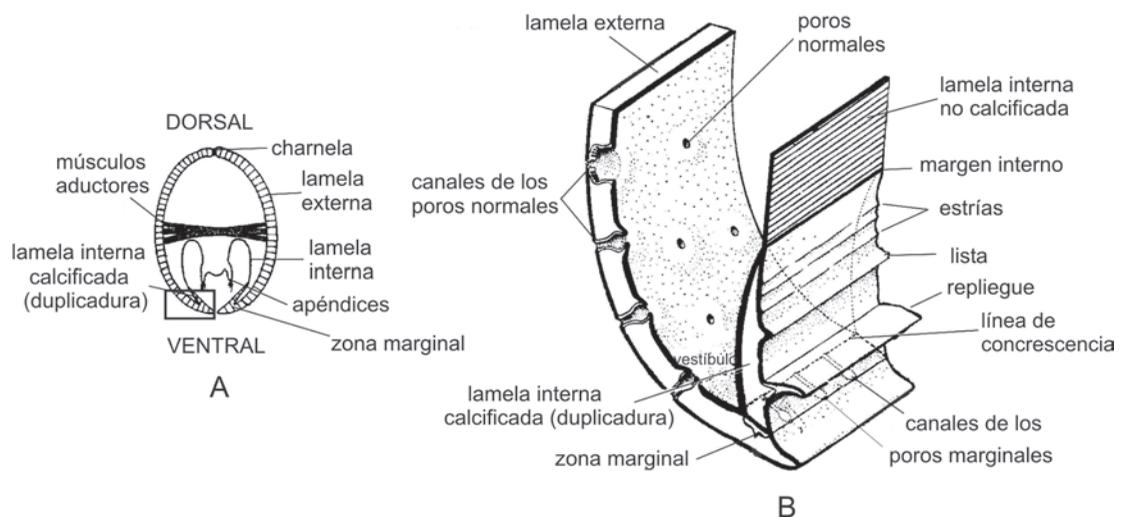


Figura 21. A. esquema del corte transversal de un ostrácodo al nivel de los músculos aductores; B. esquema de detalle de la región periférica anterior de la valva izquierda (modificado de Van Morkhoven, 1959).

zón, existe una pequeña hendidura que se conoce con el nombre de **impresión muscular**. El conjunto de las impresiones musculares del aductor, ubicado en la parte ántero-mediana valvar, presenta un diseño característico que refleja el número y disposición de las fibras musculares, constituyendo un rasgo de gran importancia sistemática y para la orientación de las valvas (Figura 21. 3).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

Los ostrácodos poseen sexos separados y fecundación interna. Los órganos reproductores

se hayan duplicados. En las hembras existen dos aberturas vaginales ubicadas por delante de las furcas y por detrás del tercer par de patas torácicas. Los órganos internos incluyen un par de ovarios y oviductos que concentran los huevos fecundados y los dirigen hacia un par de aberturas uterinas, a través de las cuales son eliminados al exterior. Los ovarios pueden observarse en el interior de las valvas, donde suelen dejar débiles impresiones. En los machos existe un complejo órgano copulatorio o pene de naturaleza quitinosa, ubicado entre el tercer par de patas torácicas. El pene es de gran tamaño y ocupa la mitad posterior del caparazón. Está formado por dos mitades idé-

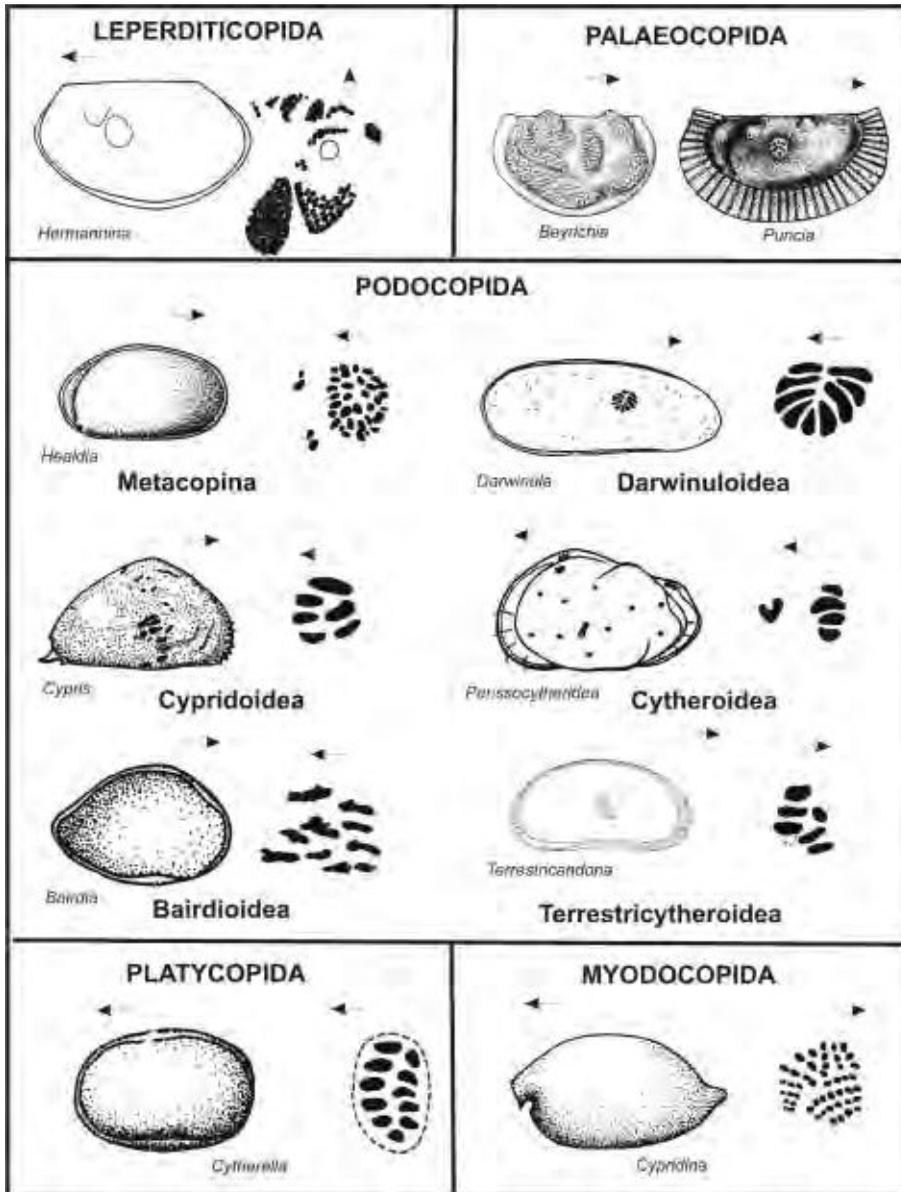


Figura 21. 3. Representantes de los órdenes de Ostracoda. Esquemas del aspecto general de los caparazones indicando su orientación y detalle de las impresiones musculares.

ticas, llamadas **hemipenes**, cuya compleja estructura es altamente diagnóstica. La conexión entre el órgano copulatorio y los testículos es un grupo complejo de espermiductos espiralados. En los Cypridoidea, los ductos eyaculatorios se modifican y forman una estructura muscular, el **órgano de Zenker**, que actúa como una bomba de esperma. En otros grupos (Cytheroidea), la bomba espermática está directamente incorporada a la estructura de los hemipenes.

Existen tres estrategias reproductivas en ostrácodos. La **reproducción bisexual** implica cópula y fertilización de las hembras por parte de los machos de una misma población. La mayor parte de las especies que habitan los ambientes marinos se reproducen exclusivamente de este modo. Esta reproducción tiene lugar también en ambientes continentales, en especial estables, tales como en la zona más profunda de los grandes lagos. La **reproducción partenogenética** (sin la participación de machos) es relativamente frecuente, y existe un grupo (Darwinuloidea) en el cual virtualmente se desconoce la existencia de individuos masculinos. La partenogénesis es una estrategia reproductiva común, aunque no exclusiva, en ambientes no marinos inestables. Un tercer tipo de estrategia es la **reproducción mixta**, en la cual una especie puede tener reproducción tanto bisexual como partenogenética, dependiendo de las condiciones imperantes.

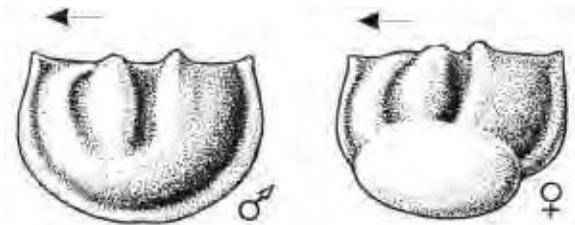


Figura 21. 4. Dimorfismo sexual en Palaeocopida (Beyrichoidea). Esquemas de caparazones masculino y femenino (con crúmina antero-ventral) (modificado de Van Morkhoven, 1959).

Muchos ostrácodos depositan en el medio los huevos fecundados, los que quedan a merced de predadores y expuestos a cambios del ambiente hasta que eclosionan. En otros casos, las hembras retienen los huevos e incluso los primeros estadios larvales. En las formas pospaleozoicas, la retención se produce en la parte posterior del caparazón, por lo que en las hembras dicha región está marcadamente ensanchada. En los extintos Beyrichoidea, las hembras de algunos géneros presentan abultamientos o lóbulos marcados en la parte

ántero-ventral de cada valva, conocidos con el nombre de **crúminas**, que han sido interpretados como cámaras de cría (Figura 21. 4).

Cuando el huevo eclosiona da lugar a una larva nauplius, que ya posee un caparazón bivalvo escasamente calcificado, de menor tamaño que el adulto. Luego sigue un crecimiento discontinuo; el caparazón es eliminado periódicamente y reemplazado por otro mayor, conforme a las nuevas dimensiones del cuerpo. Este proceso se denomina **muda** o **ecdisis**. Se han descrito hasta 8 estadios larvales entre la eclosión y la madurez sexual (Figura 21. 5). Dado que existen 8 caparazones juveniles (estadios A-8 a A-1) por cada individuo que llega a adulto, la presencia de valvas juveniles es relativamente frecuente en sedimentos de grano fino asociados a ambientes de baja energía.

En los medios no marinos, ciertas especies habitan charcas temporarias, sometidas a desecación periódica. Estas formas producen huevos resistentes capaces de soportar largos períodos (hasta años) de sequía, eclosionando solo

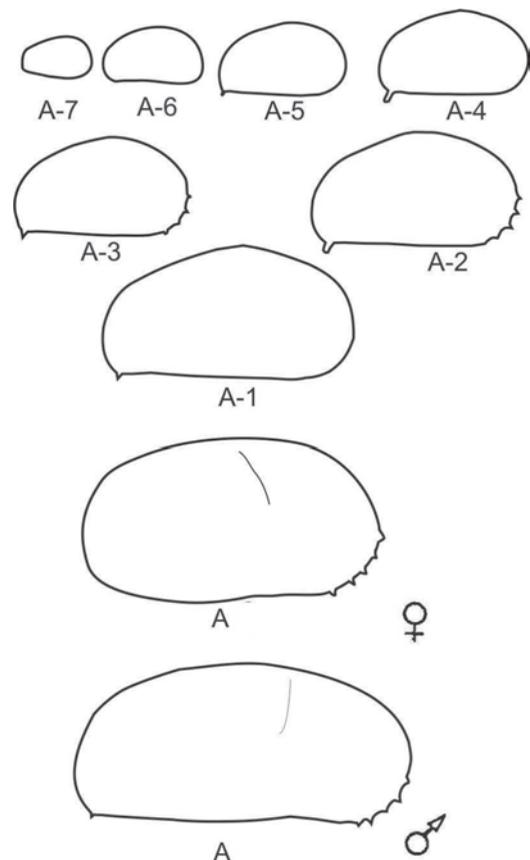


Figura 21. 5. Dimorfismo sexual y ontogenia en *Cyprideis riograndensis* (Podocopida, Cytheroidea), no marino. Cuaternario, cuenca del Salado. El estadio juvenil A-8 permanece retenido en el interior de la hembra.

después de que el ambiente se haya inundado nuevamente y la disponibilidad de agua esté asegurada. La formación de huevos de resistencia favorece la colonización de nuevos hábitats y la dispersión de los ostrácodos no marinos. Pueden ser transportados por el viento o por animales.

La existencia de huevos de resistencia y el cuidado de los estadios larvales en linajes exclusivamente partenogenéticos, representarían las estrategias de dispersión y colonización más significativas en hábitats no marinos. En términos generales, especies con reproducción partenogenética pueden colonizar nuevos cuerpos de agua con mayor facilidad que aquéllas que poseen exclusivamente reproducción bisexual. Sin embargo, la colonización involucra no solo capacidad de dispersión, sino también competencia con otras especies, circunstancia en la que la reproducción bisexual puede ser una ventaja.

CAPARAZÓN

El **caparazón** de los ostrácodos no es simplemente una cápsula protectora segregada externamente, sino que integra la cubierta quitinosa de la epidermis. Las partes blandas se adaptan, en forma y tamaño, al espacio disponible dentro del caparazón. Las llamadas partes duras son aquellas calcáreas segregadas por la epidermis, constituyendo prácticamente lo único que se conserva como fósil. Afortunadamente, el caparazón refleja muchos de los

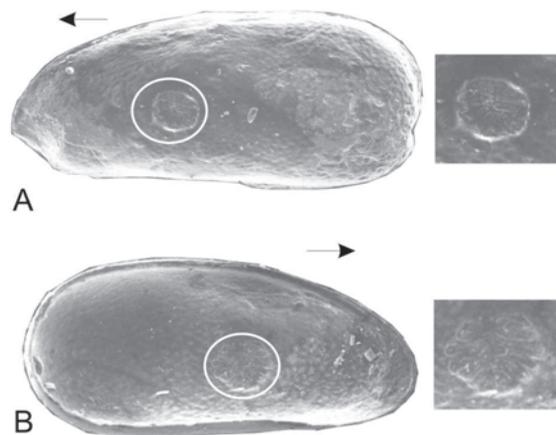


Figura 21. 6. *Penthesilenula* (Podocopida, Darwinuloidea), no marino. A. vista lateral izquierda de molde interno de caparazón, Jurásico, cuenca Neuquina; B. vista interna de valva izquierda, Holoceno, San Juan. En ambos, se observa el detalle de las impresiones musculares del aductor en roseta.

caracteres de la morfología de las partes blandas (Figura 21. 6).

El cuerpo queda incluido entre dos alas o expansiones laterales. Éstas, originadas en un punto cercano a la unión entre el céfalo y el tórax, próximo al área de la inserción muscular aductora, se extienden hacia adelante, abajo y atrás, de modo que lo rodean completamente. Cada ala consiste de 2 **lamelas**: una **externa** y otra **interna** (Figura 21. 2 B). La externa secreta carbonato de calcio en toda su extensión, en tanto que la interna solo se halla calcificada en la región periférica. Esta parte calcificada de la lamela interna también es conocida como **duplicadura**. La línea que marca su límite interno se llama **margen interno**. El desarrollo de la duplicadura es variable, desde muy ancha a difícil de percibir, pudiendo estar total o parcialmente fusionada a la lamela externa; esta zona fusionada se denomina **zona marginal**. El límite más interno de la zona fusionada se conoce como **línea de concrecencia**. El espacio que queda definido entre ambas lamelas es el **vestíbulo** y en él se ubican diversos órganos y tejidos blandos. La amplitud del vestíbulo es variable, dependiendo del grado de fusión entre ambas lamelas. Cuando la fusión es parcial, el vestíbulo se desarrolla entre la línea de concrecencia y el margen interno. En otros casos, cuando ambas lamelas están completamente fusionadas, la línea de concrecencia coincide con el margen interno y el vestíbulo está ausente.

En la duplicadura existen pequeñas crestas, paralelas al margen externo de las valvas, llamadas **estrías**, listas y repliegue, en orden ascendente de elevación, que participan en el cierre del caparazón al actuar como pestañas de encastramiento.

RASGOS EXTERNOS DE LAS VALVAS

En ciertos géneros puede apreciarse en vista externa, cerca del ángulo ántero-dorsal valvar, un sector algo más traslúcido que coincide con la posición del ojo. Cuando esta estructura sobresale del plano general de la valva se conoce con el nombre de **tubérculo ocular**. Otro tubérculo, pero de mayor tamaño, el **tubérculo subcentral**, situado en la región ántero-mediana y que es claramente observable en algunos géneros, coincide con la inserción, en la cara interior de las valvas, de los músculos aductores.

Existen ciertos rasgos externos, tales como **expansiones alares**, que modifican el contorno del caparazón. Son procesos huecos que suelen desarrollarse en la parte ventral y que, en vista dorsal, le dan un contorno subtriangular.

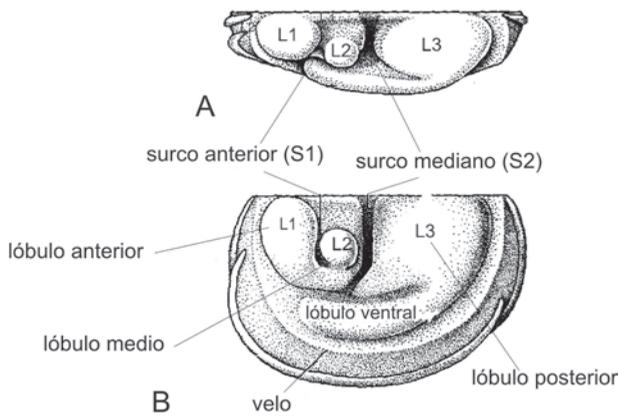


Figura 21. 7. Esquema de morfología externa de un Palaecopida, marino, valva izquierda, amplete. Se observan el borde dorsal recto, ventral ampliamente convexo y superficie externa con lóbulos y surcos. A. vista dorsal; B. vista lateral (modificado de Brasier, 1980).

Ciertos ostrácodos paleozoicos (Beyrichoidea) se caracterizan por la presencia de lóbulos y surcos (Figura 21. 7). Los **lóbulos** son elevaciones marcadas del caparazón que reflejan la anatomía interna. Existen hasta 4 que se designan L_1 , L_2 , L_3 , L_4 desde la parte anterior a la posterior, los que se hallan separados por surcos, depresiones elongadas denominadas S_1 , S_2 , S_3 . El surco S_2 corresponde al área de inserción de los músculos aductores y es el único que está siempre presente. El **velo** es una estructura amplia que se desarrolla a lo largo del margen libre de la valva.

Adicionalmente a la presencia de tubérculos, lóbulos, surcos, expansiones alares o velos, las valvas pueden ser lisas u ornamentadas. La ornamentación consiste de costillas, estrías, surcos, tubérculos, reticulaciones, pequeñas depresiones puntuales llamadas **punctas**, o

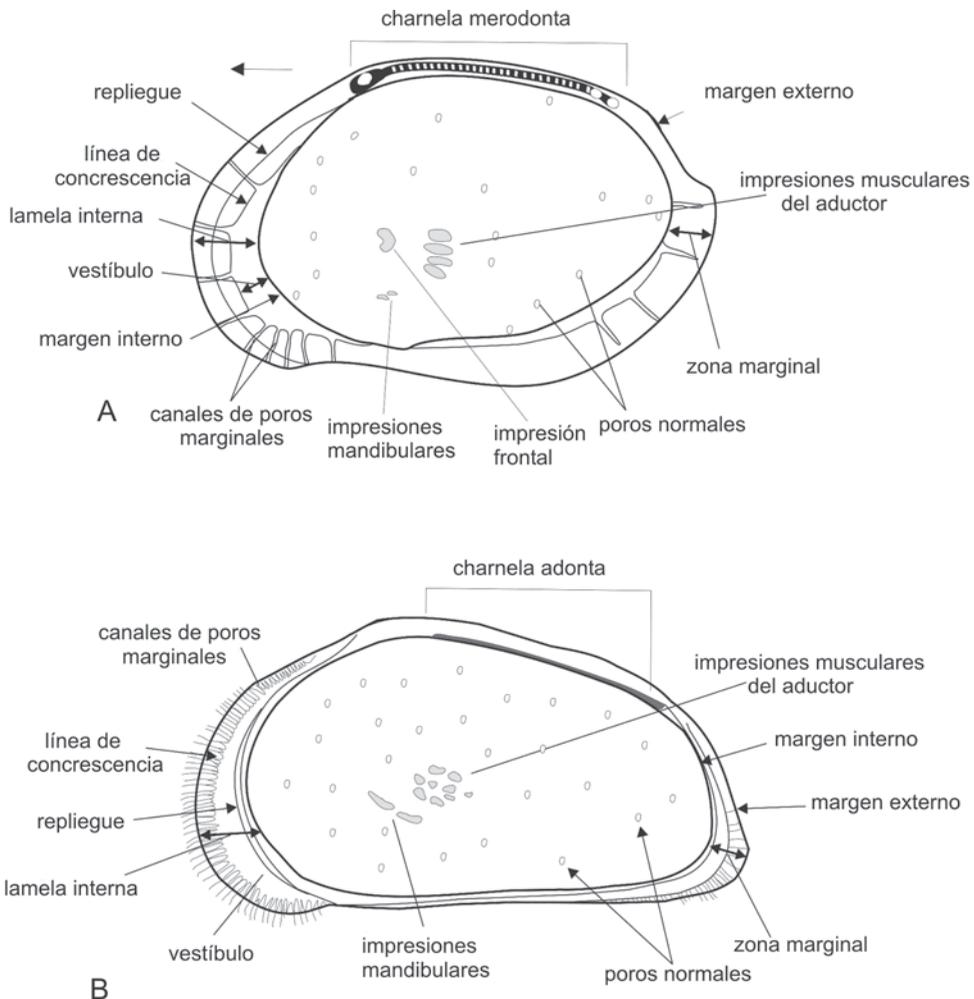


Figura 21. 8. Esquemas de morfología interna en Podocopida. A. valva derecha de *Loxoconcha paranensis* (Cytheroidea) marino. Holoceno, Buenos Aires; B. valva derecha de *Sclerocypris exserta* (Cypridoidea), no marino. Holoceno, Namibia, África (A. modificado de Bertels y Martínez, 1997; B. modificado de Horne *et al.*, 2002).

combinación de ellas. En las valvas de un mismo individuo suele ser idéntica, y es un carácter específico.

RASGOS INTERNOS DE LAS VALVAS

La superficie interna de las valvas también presenta gran cantidad de rasgos que si bien no tan conspicuos como aquéllos de la cara externa, son de gran importancia sistemática. Se trata de una serie de pequeñas marcas observables por transparencia (Figura 21. 8). En el área subcentral, en ubicación levemente anterior, se destacan las **impresiones del músculo aductor**, marcas pequeñas que corresponden a la inserción de las fibras musculares. Cada fibra, al unirse a la cara interna de la valva, deja una pequeña muesca o cicatriz. También existe otro tipo de impresiones asociadas a la inserción de músculos que mueven las mandíbulas (**impresiones mandibulares**) y las antenas (**impresiones musculares dorsales**).

ORIENTACIÓN, FORMA Y DIMENSIONES DE LAS VALVAS

En los ostrácodos se definen una **valva derecha** y otra **valva izquierda**. Cada una presenta 4 márgenes (dorsal, ventral, anterior y posterior), los que coinciden con la ubicación del organismo dentro del caparazón (Figura 21. 1). Las valvas se articulan a lo largo del margen dorsal, el cual es levemente convexo. Allí se ubican un **ligamento interior elástico**, de naturaleza orgánica, que las mantiene abiertas, y la **charnela**, que las articula e impide su desplazamiento relativo. El margen ventral, que suele ser flexuoso y levemente cóncavo en su parte media, es subparalelo al margen dorsal. El margen anterior, generalmente redondeado, corresponde a la ubicación de la cabeza. Cuando el caparazón está abierto, las antenas se proyectan al exterior a través de él. El margen posterior, variablemente redondeado o acuminado, corresponde a la culminación del abdomen.

El **alto** de la valva es la máxima distancia que existe entre el margen dorsal y el margen ventral, medida perpendicularmente al largo; el **largo** es la máxima distancia entre el margen anterior y el posterior, perpendicularmente al alto. Las valvas suelen ser más largas que altas, presentando un contorno subelíptico, reniforme o subrectangular, aunque las formas planctónicas son, en vista lateral, típicamente subcirculares.

Como regla, si una valva, en vista lateral externa, presenta el borde dorsal hacia la parte superior y la región anterior hacia la izquierda, se considera valva izquierda. Si la parte anterior está situada hacia la derecha, es una valva derecha. La correcta ubicación e identificación de las mismas es de enorme importancia para la adecuada descripción y clasificación sistemática.

Los ostrácodos paleozoicos presentan morfología levemente diferente, por lo que una terminología y criterios especiales son usados en la orientación de las valvas. A diferencia de los ostrácodos pospaleozoicos, el borde dorsal suele ser recto y el ventral ampliamente convexo. Las valvas se caracterizan por poseer **ángulos cardinales** bien marcados y pueden distinguirse por la posición de la mayor altura respecto a la longitud de las mismas. Se las denomina **preplete**, **posplete** o **amplete** según que la máxima altura esté por delante, detrás o sea coincidente con la mitad de la longitud, respectivamente. Muchos taxones paleozoicos presentan **lóbulos** y **surcos** marcados. En estos casos, el **surco S**, que indica la posición del músculo aductor, tiene una posición media anterior y su parte inferior está dirigida hacia adelante; el lóbulo más desarrollado indica generalmente la parte posterior del caparazón, mientras que el **velo** es siempre ventral (Figura 21. 7).

En las formas pospaleozoicas fósiles, la parte anterior del caparazón es generalmente redondeada; las impresiones musculares del aductor están situadas en la parte media anterior de la valva, y las impresiones mandibulares (cuando se observan) tienen una posición ántero-ventral; el tubérculo ocular es ántero-dorsal y las espinas destacadas y expansiones alares ventro-laterales están dirigidas hacia atrás; asimismo, en vista dorsal, el caparazón es más comprimido hacia la parte anterior.

En el material fósil, sobre todo en caparazones donde no pueden observarse los rasgos internos, la distinción entre valva derecha e izquierda es a veces difícil, por lo cual se recurre exclusivamente a los rasgos externos.

CANALES DE POROS MARGINALES Y POROS NORMALES

La zona marginal suele estar atravesada por una serie de canales largos a través de los cuales se proyectan hacia el exterior sedas sensitivas. Los mismos, desarrollados en el plano de fusión de ambas lamelas, reciben el nombre de **canales de los poros marginales**. Si las lamelas no están fusionadas, los canales de los poros

marginales son muy cortos y se desarrollan en el margen mismo de las valvas pudiendo ser rectos o curvos, simples o bifurcados, de diámetro constante o ensancharse en algún punto de su recorrido (Figura 21. 8). En el margen anterior, donde la duplicadura generalmente es más ancha, los canales de los poros marginales suelen ser más largos y numerosos, lo que constituye una ayuda adicional para la determinación del margen anterior.

Existe otro tipo de poros que atraviesa la lamela externa: los **poros normales**, que son canales cortos perpendiculares al plano de las valvas. A través de ellos se libera la secreción de ciertas glándulas y se proyectan hacia el exterior sedas sensitivas cortas que el animal posee en la superficie del cuerpo.

CHARNELA

Las valvas están articuladas dorsalmente mediante una **charnela**. Ésta consta de una serie de elementos calcificados diferenciados (ba-

rras y surcos, dientes y fosetas) dispuestos a lo largo del margen dorsal, que actúan como bisagra. Los elementos charnelares de ambas valvas son complementarios: si en la izquierda hay una foseta y una barra, en la misma ubicación de la derecha habrá un diente y un surco. Se reconocen tres tipos básicos de charnela (Figura 21. 9), de acuerdo al número y naturaleza de elementos que la conformen. En la **charnela adonta**, existe un único elemento alargado, una barra o surco, que puede o no estar crenulado. La **charnela merodonta** lleva 3 elementos: anterior (diente o foseta), mediano alargado (barra o surco) y posterior (diente o foseta), los cuales pueden ser lisos o crenulados. En la **charnela anfidonta** se reconocen 4 elementos constitutivos, como consecuencia de la modificación del extremo anterior del elemento mediano. Charnelas más complejas pueden considerarse variantes de esta última.

En algunos grupos (por ejemplo Myodocopida) la articulación se realiza simplemente por un ligamento elástico situado en el margen dorsal de las valvas.

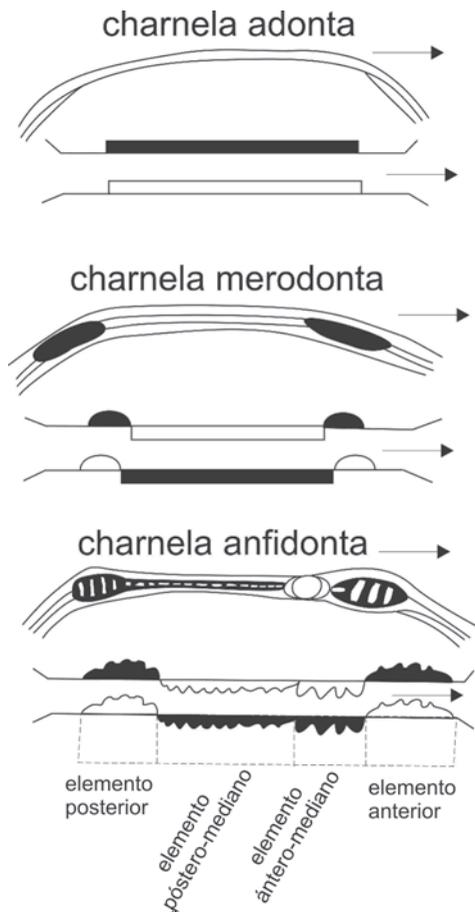


Figura 21. 9. Esquemas en vista lateral y dorsal de diferentes tipos de charnela (modificado de Brasier, 1980).

DIMORFISMO SEXUAL

En muchas especies, los caparazones de machos y hembras son diferentes en forma y tamaño. Estas diferencias, notables ya en los últimos estadios ontogenéticos, se deben al desarrollo de los órganos reproductores en los machos, y a la presencia de cámaras o espacios de cría en las hembras. En algunos ostrácodos paleozoicos, como los Beyrichoidea, este dimor-

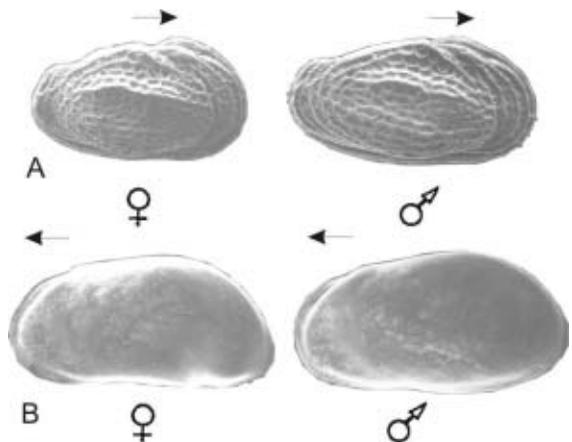


Figura 21. 10. Dimorfismo sexual en Podocopida. A. *Huantraiconella prima* (Cytheroidea), marino, vista externa de valvas derechas. Paleoceno, cuenca Neuquina; B. *Amphicypris argentinensis* (Cypridoidea), no marino, vista externa de valvas izquierdas. Holoceno, Buenos Aires.

fismo sexual es muy notorio debido a la presencia de crúminas en las hembras (Figura 21. 4). En las especies en las que no existen cámaras de cría diferenciadas, los huevos y los primeros estadios larvales son retenidos en la parte posterior del caparazón de las hembras, por lo que dicha zona es más abultada y ancha que en los machos. Ésto es particularmente evidente en vista dorsal. Por su parte, los caparazones machos suelen ser más elongados que los femeninos, como consecuencia del gran tamaño relativo de los hemipenes (Figura 21. 10).

VARIABILIDAD INTERESPECÍFICA E INTRAESPECÍFICA

La mayor parte de las especies de ostrácodos son identificables a partir de los rasgos morfológicos del caparazón. Sin embargo, algunas muestran gran **plasticidad fenotípica**. Este tipo de variabilidad morfológica, asociada a condiciones ambientales, se expresa básicamente como variaciones en la intensidad de la ornamentación, la presencia de tubérculos y el desarrollo de reticulación. Las especies polimórficas suelen ser euritópicas, habitantes de aguas salobres en ambientes de transición, donde las condiciones, en especial la salinidad, suelen ser muy variables.

Existe adicionalmente una variabilidad intraespecífica relacionada con el desarrollo ontogenético. El crecimiento se realiza mediante 8 mudas sucesivas, siendo el noveno estadio el adulto. Cuando el huevo eclosiona, el primer estadio larval ya está provisto de un caparazón subtriangular. Los ejemplares juveniles tempranos, que son de menor tamaño, poseen valvas delgadas, lisas, escasamente calcificadas. Las impresiones musculares son poco evidentes, la charnela es rudimentaria, y la lamela interna no se calcifica o está poco desarrollada. El tamaño y la calcificación de las valvas, así como el grado de la ornamentación, van aumentando a medida que se suceden las mudas. Las valvas de los últimos estadios suelen reflejar los patrones generales de la ornamentación del adulto. Los órganos sexuales no se desarrollan hasta los últimos estadios, por lo cual el dimorfismo sexual no es apreciable sino hasta ese momento (Figura 21. 5).

SISTEMÁTICA

Las partes blandas suelen destruirse como consecuencia de los procesos bioestratinómicos, preservándose casi exclusivamente valvas

y caparazones. Existen casos de preservación de partes blandas, como el de un myodocópido del Silúrico del Reino Unido (Siveter *et al.*, 2003) o de los apéndices fosfatizados de un cypridoideo cretácico del Brasil (Bate, 1972), pero ellos son casos excepcionales. Dado que la sistemática de las formas actuales se basa principalmente en la morfología de las partes blandas, en particular de los apéndices pares, esto representa un inconveniente en la confección de una sistemática natural para fósiles sin representación actual. Sin embargo, las valvas que conforman el caparazón están integradas con las partes blandas del organismo, y muchos de sus rasgos reflejan la morfología de estas últimas. Por ello, el conocimiento de las partes blandas y de su relación con las duras permite interpretar filogenéticamente ciertos rasgos morfológicos que se encuentran en las valvas fósiles.

El primero en utilizar el término Ostracoda fue Latreille (1806) para reunir a un grupo de organismos hoy ubicados en la clase Ostracoda, y que Van Morkhoven (1959) caracterizó por la posesión de un caparazón más o menos calcificado formado por 2 valvas perforadas, articuladas dorsalmente y sin líneas de crecimiento.

Los ostrácodos han sido considerados una subclase de la clase Maxillopoda por la presencia y morfología del ojo *nauplius*, lo que ha sido motivo de crítica por otros autores, basándose en interpretaciones de índole morfológica y molecular. También fueron incluidos en los Entomostraca.

Actualmente, los ostrácodos son considerados una clase del subphylum Crustacea, teniendo en cuenta las características del cuerpo y el caparazón. Adicionalmente, la forma general de este último y la posición y diseño de las im-

Cuadro 21. 1. Sistemática de la Clase Ostracoda

Phylum Arthropoda
Subphylum Crustacea
Clase Ostracoda
Orden Leperditicopida
Orden Palaecopida
Orden Podocopida
Suborden Metacopina
Suborden Podocopina
Superfamilia Darwinuloidea
Superfamilia Cypridoidea
Superfamilia Cytheroidea
Superfamilia Bairdioidea
Superfamilia Terrestricytheroidea
Orden Platycopida
Orden Myodocopida

presiones musculares sirven para subdividirlos en 5 órdenes, que se detallan a continuación (Cuadro 21. 1).

PHYLUM ARTHROPODA

SUBPHYLUM CRUSTACEA

CLASE OSTRACODA

Crustáceos de cuerpo lateralmente comprimido, contenido en un caparazón bivalvo más o menos calcificado y perforado; cabeza indiferenciada, presencia de 4 pares de apéndices cefálicos, 1 a 3 (excepcionalmente 4) pares de apéndices torácicos y 1 par de furcas. Ordovícico-Holoceno.

Orden Leperditicopida

Caparazón grande, grueso y fuertemente calcificado, generalmente liso. Margen dorsal horizontal, largo y recto, con ángulos cardinales bien marcados. Charnela adonta. Tubérculo ocular en posición ántero-dorsal frecuentemente bien desarrollado. Margen ventral convexo. Borde anterior de menor altura que el posterior. Diseño de las impresiones musculares consistente en un complejo compacto de numerosas cicatrices redondeadas (más de 200) ubicadas en la parte media anterior de la valva. Tubérculo subcentral o un surco pueden indicar su ubicación en vista externa. Valvas fuertemente desiguales, la derecha recubriendo a la izquierda. El caparazón liso, margen ventral ampliamente convexo y destacado tubérculo ocular sugieren un modo de vida pelágico. Asimismo su gran tamaño indica una dieta carnívora como los recientes Myodocopida. Exclusivamente marinos. Ordovícico-Devónico (Figura 21. 3).

Orden Palaeocopida

Caparazón grande (entre 0,5 y 50 mm) fuertemente calcificado. Margen dorsal largo y recto, y el ventral ampliamente convexo podía presentar adicionalmente un lóbulo ventral o un velo. Tubérculo ocular prominente y usualmente con un profundo surco vertical (S_2) en posición media-anterior, que corresponde al área de inserción muscular. Impresiones musculares desconocidas. Lisos u ornamentados por lóbulos y surcos. Pronunciado dimorfismo sexual, incluyendo el desarrollo de crúminas en posición ántero-ventral. Lamela interna no calcificada. Charnela, cuando conocida, adonta. Una superfamilia de palaeocópidos, los Beyrichoidea (Figura 21. 4), fueron na-

dadadores, probablemente cerca del fondo, en aguas poco profundas y con hábitos detritívoros o filtradores en su alimentación. Otros fueron reptadores y cavadores en fondos arenosos y fangosos. Exclusivamente marinos. Ordovícico-Pérmico, ?Triásico-Holoceno.

Las formas lisas y robustas, carentes de surcos y lóbulos y con el borde dorsal recto y muy corto en relación al largo total del caparazón, han sido separados en el orden *Leiocopida* (Ordovícico-Pérmico) por Schallreuter (1973). Asimismo, Adamczak (1961) reunió en *Eridostracoda* a formas primitivas del Ordovícico con valvas multilaminadas, es decir, integradas por la superposición de numerosas láminas retenidas después de la muda (aunque esta característica puede no estar presente, según Schallreuter, 1993). Actualmente la posición de estos ostrácodos es controversial; algunos autores los incluyen en los Palaeocopida mientras que otros los consideran branquiópodos marinos extinguidos.

Los Palaeocopida constituyen el grupo dominante entre los ostrácodos paleozoicos y están diversamente representados en el Ordovícico de la Precordillera argentina.

Se incluye en este orden a los vivientes *Puncioidea* (Mioceno-Holoceno, Figura 21. 3) (Horne *et al.*, 2002), una superfamilia de ostrácodos marinos, extremadamente raros con características exclusivas: poseen valvas con el margen dorsal recto y el ventral ampliamente convexo con velo, y las valvas son capaces de extenderse lateralmente (amplia hiancia) de modo que sus márgenes se apoyan horizontalmente sobre el sustrato. Asimismo sus primeros estadios ontogenéticos son univalvos.

Orden Podocopida

Caparazón generalmente inequivalvo, con el borde dorsal variablemente convexo y el ventral ligeramente convexo, cóncavo o recto. Valvas lisas o diversamente ornamentadas. Dimorfismo sexual a veces presente. Charnela de diferentes tipos. Lamela interna calcificada de variable desarrollo; zona marginal con canales de poros marginales. Su separación en categorías sistemáticas menores (subórdenes, superfamilias) se basa en el diseño de las impresiones musculares. Este orden agrupa a la mayoría de los ostrácodos actuales bentónicos, ocupando una amplia gama de hábitats. La morfología de los apéndices, la forma de las valvas, su ornamentación y el tipo de charnela están en relación directa con el hábito de vida. Ordovícico-Holoceno.

El suborden Metacopina (Figura 21. 3), un grupo marino extinguido, posee impresiones mus-

culares en un conjunto circular compacto de aproximadamente 20-25 cicatrices; su hábito filtrador les permitió poblar ambientes marinos con niveles mínimos de oxígeno. Silúrico-Jurásico Temprano (Toarciano).

Dentro del suborden Podocopina, los Darwinuloidea de hábitos caminadores, tienen valvas lisas o débilmente ornamentadas, generalmente charnela adonta e impresiones musculares en una roseta de 9-12 cicatrices. Típicos de agua dulce, aunque se encuentran excepcionalmente en ambientes de mezcla. Carbonífero (?Devónico)-Holoceno (Figuras 21. 3 y 6).

Los Cypridoidea incluyen formas no marinas y unas pocas marinas. A menudo tienen caparazón débilmente calcificado, liso o con una tenue ornamentación, charnela adonta o raramente merodonta y las impresiones musculares forman un grupo de 5-6 cicatrices alargadas e irregulares. Son caminadores o activos nadadores a escasos centímetros del sustrato. En este grupo se incluye el género *Cypridea* (Jurásico Tardío-Cretácico), de utilidad bioestratigráfica, que posee un característico «pico» ántero-ventral. ?Devónico, Triásico-Holoceno (Figura 21. 3).

Los Cytheroidea son los más variables morfológicamente, habitando ambientes marinos y de transición, y más raramente de agua dulce. Poseen un característico diseño de 4-5 impresiones aductorales en una hilera vertical, y por delante de las mismas, impresiones mandibulares y dorsales. La charnela es adonta, merodonta o anfidonta, y la duplicadura y zona marginal están bien desarrolladas, con canales de los poros marginales destacados. Ordovícico-Holoceno (Figura 21. 3).

Los Bairdioidea son exclusivamente marinos, lisos o variablemente ornamentados, con charnela usualmente robusta y simple, y músculos aductores en un grupo de 7-12 impresiones alargadas e irregulares. Ordovícico-Holoceno (Figura 21. 3).

Los Terrestricytheroidea comprenden a los ostrácodos con hábitos semiterrestres. Holoceno (Figura 21. 3).

Los Podocopida están ampliamente representados en Argentina a través de los distintos períodos geológicos.

Orden Platycopida

Caparazón liso o con costillas, fuertemente inequivalvo; valva derecha usualmente mayor que la izquierda. Carecen de ojos y de lamela interna calcificada. Filtradores, con apéndices anteriores adaptados a hábitos cavadores. Dimorfismo sexual marcado. Impresiones mus-

culares con numerosas cicatrices en las formas paleozoicas; menor número, aproximadamente 11, en dos hileras verticales (diseño «en pluma») en las pospaleozoicas (Figura 21. 3). Dos géneros vivientes de platycópidos, *Cytherella* y *Cytherelloidea*, forman asociaciones altamente diversificadas en mares de aguas templado-cálidas cercanas a la costa; asimismo, el grupo se adapta a vivir en ambientes con niveles mínimos de oxígeno debido a su hábito alimentario filtrador. Exclusivamente marinos. Ordovícico-Holoceno.

Orden Myodocopida

Caparazón grande, débilmente calcificado. Charnela adonta o reemplazada por un ligamento elástico. Impresiones musculares variables en número, forma y diseño, y con menor valor taxonómico que en otros grupos de ostrácodos. Antenas birrámeas adaptadas a la natación. Formas paleozoicas, como los entomozoideos, poseen caparazón oblongo, **ornamentación dactilar** (*fingerprint*) y un profundo surco dorsal medio. Los recientes (*Cypridina*) tienen el **rostro** anterior con una incisión ántero-ventral, por donde salen las antenas, llamada **incisión rostral**. Formas planctónicas y pelágicas de mar abierto. Ordovícico-Holoceno (Figura 21. 3).

Los myodocópidos están escasamente representados en el registro fósil dada su débil calcificación, lo que disminuye el potencial de fosilización.

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

HÁBITATS Y HÁBITOS

Los ostrácodos habitan todo tipo de ambientes acuáticos, marinos y no marinos (ríos, arroyos, lagos y lagunas). Como casos extremos, podemos mencionar la existencia de ostrácodos en acuíferos confinados y otros que presentan hábitos semiterrestres, pudiendo vivir en los microambientes húmedos que se generan en el humus y entre las hojas del follaje caído en selvas y bosques subtropicales.

Dado que los ostrácodos muestran claras preferencias ambientales, en cada tipo de ambiente va a existir una asociación característica: mientras que los darwinuloideos y cypridoideos dominan los ambientes no marinos, los cytheroideos, platycópidos y myodocópidos lo hacen en los marinos (Figura 21. 11).

Los ostrácodos bentónicos pueden ser tanto infaunales como epifaunales, e incluso compor-

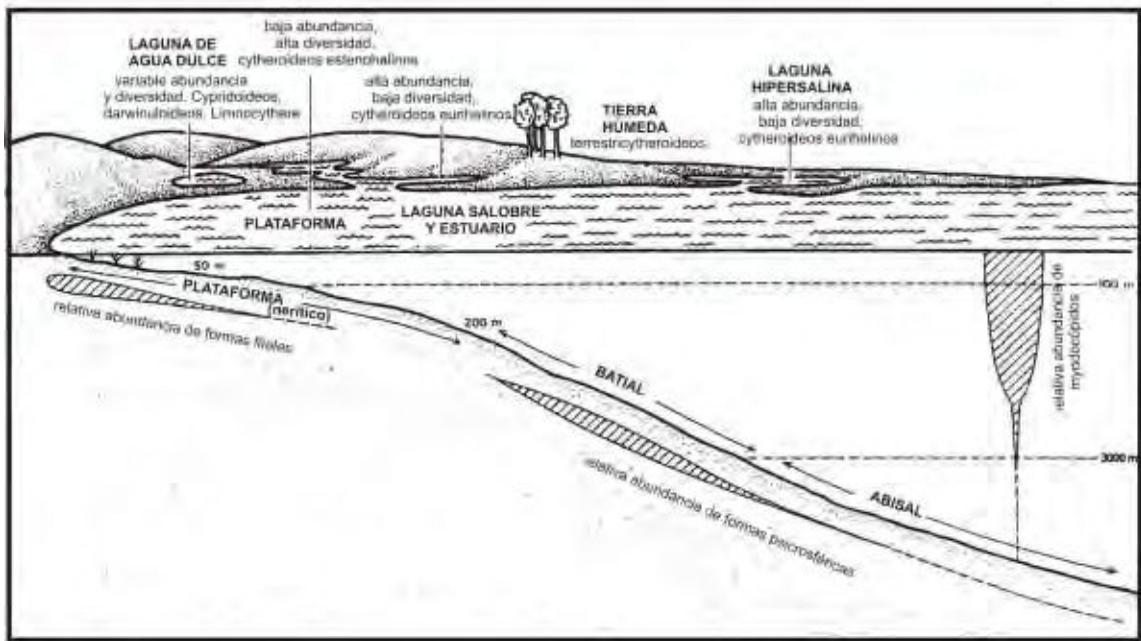


Figura 21. 11. Diagrama de la distribución de ostrácodos vivos en distintos ambientes marinos y no marinos (modificado de Brasier, 1980).

tarse como bentos vagabundo, viviendo parte del tiempo dentro del sustrato, pero nadando cortas distancias por encima de la interfase agua-sedimento. Los infaunales se desplazan utilizando las antenas y las patas para abrirse camino y propulsarse entre los granos del sedimento, que a veces son mayores que el propio caparazón. Las especies epifaunales viven apoyadas sobre la interfase, pudiendo nadar cortas distancias con ayuda de las antenas, o trepando a los objetos con las antenas y las patas. Suelen presentar el margen ventral plano y ensanchado e incluso procesos alares (*Cytheropteron*) que constituyen un soporte adicional en fondos fangosos.

Algunas formas epifaunales son fitales: viven sobre la superficie de algas y plantas acuáticas, de las cuales succionan alimento a través de los apéndices cefálicos altamente modificados. Aquéllos que habitan en ambientes marinos de alta energía cercanos a la costa, suelen poseer valvas fuertemente calcificadas y ornamentadas, y un prominente tubérculo ocular (*Cornucoquimba*). Las formas psicoféricas viven a profundidades entre 2000 y 3000 m y a temperaturas constantes menores a 4°C, son ciegas, poseen superficie externa comúnmente reticulada, aunque también puede ser lisa o hispida, con el borde dorsal recto, alerones laterales y proceso caudal posterior.

ALIMENTACIÓN

Los ostrácodos son omnívoros oportunistas, consumiendo, en función de la oferta alimenticia, protistas, algas, crustáceos de pequeño tamaño, larvas o materia orgánica disuelta. También se han descrito especies comensales y parásitas. Poseen hábitos filtradores, detritívoros y depositívoros. Otros suelen tomar el alimento a partir de conductas activas de caza o ramoneo en las que participan la mayor parte de los apéndices cefálicos. Los ostrácodos filtradores se alimentan pasivamente de partículas que ingresan al caparazón con las corrientes generadas por el movimiento sincronizado de los apéndices cefálicos.

PARÁMETROS AMBIENTALES

Los parámetros con mayor influencia en la distribución de los ostrácodos son la estabilidad del ambiente, la salinidad, la naturaleza del sustrato, la temperatura y el contenido de oxígeno. Sin embargo, dado que los mismos están interrelacionados, es difícil establecer vinculaciones univalentes entre ellos y los patrones de distribución y riqueza.

Estabilidad. Los ambientes marinos son más estables que los continentales, con la excepción

de algunos lagos profundos de origen tectónico. Su estabilidad, en combinación con otros factores tales como disponibilidad de nutrientes y saturación de oxígeno, crean ambientes propicios para el establecimiento de asociaciones ricas y diversas. En los ambientes marinos marginales suelen darse importantes gradientes. Incluso ambientes temporalmente muy estables, tales como un estuario, con frecuencia son inestables en términos de los parámetros físico-químicos.

Salinidad. Constituye uno de los factores que mayor control ejerce sobre la distribución de los ostrácodos. Es una de las propiedades más estables en el ambiente marino, y allí las asociaciones alcanzan su máxima diversidad. La transición entre las condiciones marinas y no marinas se refleja en una disminución de la diversidad.

Los ambientes marinos marginales mixohalinos (estuarios y lagunas costeras), son habitados por géneros típicos de aguas salobres, como también por géneros de afinidades marinas y no marinas que toleran respectivamente reducción e incrementos notables en la salinidad. En los ambientes salobres, las especies suelen desarrollar poblaciones supernumerarias y las asociaciones son poco diversas.

En ambientes acuáticos continentales, el número de especies vuelve a incrementarse, aunque asociaciones pobres en número de especies y de individuos se verifican en aguas ácidas con escasos nutrientes. En las proximidades del punto de precipitación de la calcita (aproximadamente 1400 mg/l), la diversidad alcanza valores elevados, declinando con el aumento de la salinidad. En lagos y lagunas continentales, la relación entre la evaporación y el aporte de aguas meteóricas determina la permanencia y estabilidad del hábitat, lo que se refleja en la abundancia y diversidad de las asociaciones (Figura 21. 12). El límite superior de tolerancia para los ostrácodos es 300g/l, por lo que, ambientes hipersalinos no son aptos para su desarrollo. Cabe destacar que la composición iónica del agua y no solo la salinidad total, debe ser considerada en los ambientes no marinos como parámetro determinante en la composición taxonómica de las asociaciones.

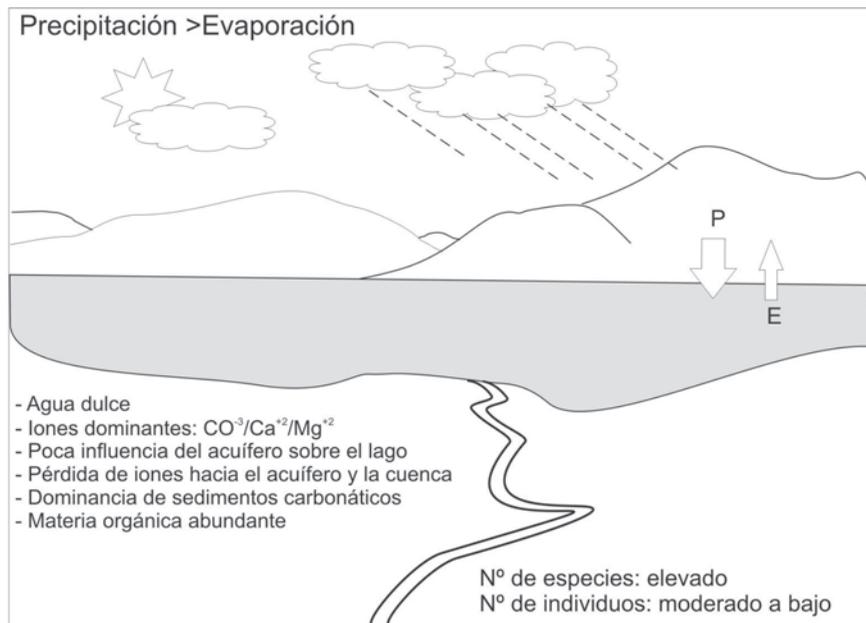
Naturaleza del sustrato. Este parámetro juega un papel primario en la distribución de los ostrácodos bentónicos. Los condicionamientos mayores se relacionan con la energía del medio, la circulación del agua intersticial y la dis-

ponibilidad de materia orgánica. Habitan sedimentos arenosos, limosos y limo arcillosos, pero su abundancia se reduce drásticamente al aumentar la cohesividad del sustrato, lo que implica problemas adicionales de desplazamiento, limitación en la circulación intersticial y la difusión del oxígeno. Los ostrácodos infaunales suelen vivir en los 2-3 cm inmediatamente por debajo de la interfase agua-sedimento. Más profundamente, el establecimiento de ambientes anóxicos y la disminución de nutrientes son factores limitantes para el desarrollo de la meiofauna en su conjunto.

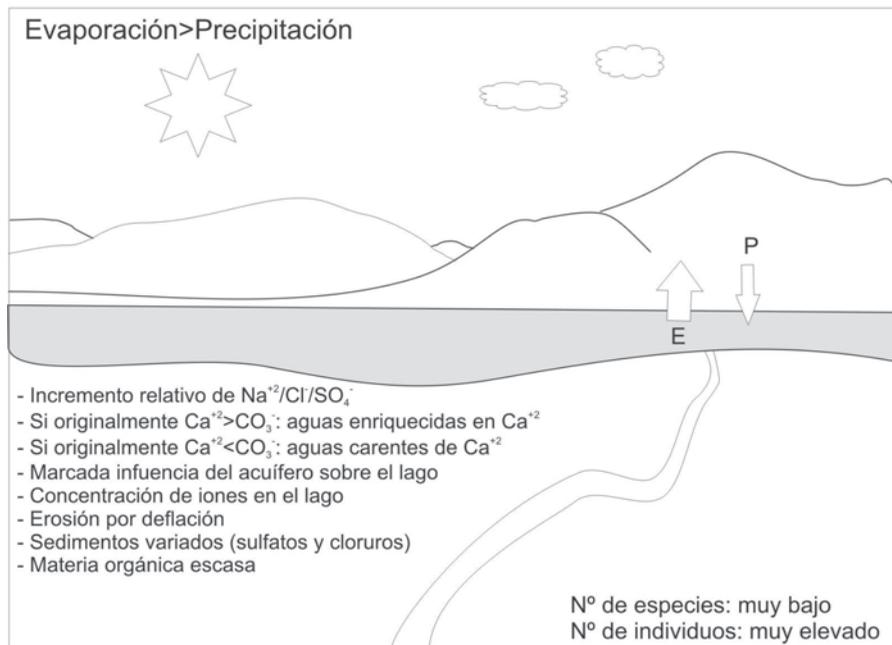
Temperatura. También es un factor importante en términos de distribución, aunque no parece determinar los patrones de riqueza y diversidad. Hay especies euritéricas capaces de vivir en ambientes que presentan una gran amplitud térmica, tales como ambientes no marinos de latitudes medias y altas, o en áreas desérticas. Sin embargo, la mayoría de las especies posee claras preferencias por rangos relativamente estrechos de temperatura. En los ambientes marinos de plataforma, el gradiente latitudinal de la temperatura superficial oceánica es el principal factor que determina la existencia de provincias faunísticas. Este gradiente limita la expansión hacia el ecuador de las especies criofílicas, o sea aquellas con preferencia por las aguas frías, así como también la expansión hacia latitudes polares de las especies termofílicas, aquellas con preferencia por aguas cálidas. Por ello, el provincialismo biogeográfico de ostrácodos en ambientes de plataforma guarda íntima relación con las zonas climáticas, pudiéndose definir asociaciones polares, subpolares, subtropicales y tropicales.

La distribución vertical está determinada por la temperatura pero también por el contenido de *oxígeno*. Las especies psicrosféricas habitan el talud continental y las planicies abisales, en donde la temperatura es menor a 4°C. El establecimiento de la psicrosfera a partir del Eoceno y de la circulación oceánica mundial favoreció su migración entre las distintas cuencas oceánicas, dando origen a las actuales faunas panabisales de distribución mundial.

Oxígeno. La presión parcial del oxígeno constituye un parámetro fundamental en el control de la distribución de los ostrácodos. En ambientes marinos y continentales, el oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento está en equilibrio con el de la columna de agua suprayacente, pero pocos centímetros por debajo de la interfase el oxígeno disuelto descien-



A



B

Figura 21. 12. Diagrama de las diferencias entre lagos bajo dos regímenes climáticos diferentes. A. la precipitación es mayor que la evaporación ($P > E$); B. la evaporación es mayor que la precipitación ($E > P$). En ambos casos, esta relación controla la salinidad del agua del lago, la naturaleza del sedimento y la disponibilidad de nutrientes, y por ende, la composición de la fauna de ostrácodos.

de abruptamente. Como consecuencia de ello, la mayoría de los ostrácodos bentónicos habita en los primeros 2-3 cm del sedimento. Sin embargo, algunos ostrácodos son capaces de sobrevivir con niveles sorprendentemente bajos de oxigenación. En los ostrácodos de hábitos filtrantes, como los *Platycopida*, las placas branquiales están particularmente bien desarrolladas y mantienen una corriente de agua permanente en el interior del caparazón, por lo cual este tipo de hábito alimenticio favorece el intercambio gaseoso y la oxigenación. Como consecuencia de ello, asociaciones poco diversas de *Platycopida* son indicadoras de ambientes disaeróbicos.

UTILIDAD DE LOS OSTRÁCODOS

Las características ecológicas de los ostrácodos han motivado que, con frecuencia, sean utilizados en interpretaciones paleoambientales, paleoclimáticas, paleoceanográficas y aun en problemas vinculados con la contaminación ambiental y la tafonomía.

RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL

Desde el punto de vista de sus aplicaciones en la **interpretación de los ambientes fósiles**, el potencial de los ostrácodos se basa en tres pilares: habitan todo tipo de ambientes acuáticos, abarcan casi todo el Fanerozoico y suelen ser ecológicamente muy sensibles. Como consecuencia, constituyen excelentes fósiles faciales, permitiendo la caracterización de los paleoambientes de depositación y de sus principales parámetros ecológicos a nivel local (paleosalinidad, paleotemperatura, paleobati-metría), el reconocimiento de eventos ecológicos de gran escala y la reconstrucción paleo-geográfica.

En los ambientes lacustres, la **interpretación paleoecológica** de la fauna de ostrácodos continentales tiene importantes **aplicaciones paleoclimáticas**. Los ostrácodos reflejan la salinidad, la composición iónica, el pH y la temperatura del agua entre otras variables climáticamente controladas. La naturaleza química del agua depende del equilibrio entre la precipitación y la evaporación. Un cuerpo de agua en un ambiente donde la evaporación excede a la precipitación, sufrirá un incremento de la salinidad. A medida que la salinidad aumenta, tendrá lugar la precipitación de ciertos minerales, lo que originará variaciones en la composición iónica relativa del agua como re-

sultado de la remoción preferencial de ciertos iones (Figura 21. 12). La calcita precipita en primer lugar, lo que provocará un aumento en la relación Mg/Ca por remoción del Ca. Dado que la composición de los solutos y no solo la salinidad determinan la presencia de ciertos ostrácodos lacustres, el estudio de la naturaleza y evolución de las asociaciones permite caracterizar químicamente las aguas y la evolución de la cuenca. Análisis de la relación Mg/Ca, Sr/Ca o de otros elementos traza, constituyen estudios de rutina en investigaciones paleolimnológicas ya que permiten caracterizar paleohidrológicamente las aguas.

Los ostrácodos son una fuente importante de carbonato autigénico, por lo que su potencial como indicadores paleoambientales se ha visto incrementado a partir del desarrollo de estudios geoquímicos e isotópicos (principalmente $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$). La relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ de las valvas, controlada principalmente por la temperatura del agua y la composición isotópica en la interfase agua-sedimento, puede ser interpretada en términos paleoclimáticos y como variaciones en la relación precipitación/evaporación, mientras que la relación $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ puede ser analizada en términos de paleoproduktividad.

PALEOCEANOGRAFÍA

En el ambiente marino, el reconocimiento de asociaciones de plataforma, batiales y abisales permite la reconstrucción paleobatimétrica y de las variaciones relativas del nivel del mar asociadas a fenómenos eustáticos, tectónicos y sedimentarios.

Las diferentes masas de agua de los océanos están caracterizadas por su temperatura, salinidad y contenido de oxígeno. Siendo los ostrácodos particularmente sensibles a estos parámetros, hay cierta relación entre la distribución de los bentónicos y la de las masas de agua que componen la estructura hidrológica de los océanos.

Los ostrácodos son utilizados también como indicadores de las **condiciones de oxigenación** de los fondos oceánicos. Ya mencionamos la capacidad de los filtradores para sobrevivir en ambientes disaeróbicos, de modo que la dominancia de *Platycopida*, aunque con baja diversidad en una asociación, estaría indicando este tipo de ambientes. Adicionalmente, ciertos ostrácodos de hábitos no filtradores han sido utilizados como indicadores de oxigenación de las aguas intersticiales. Así, según al-

gunos autores, existiría una relación positiva entre el tamaño del vestíbulo en *Krithe*, un género cosmopolita común en las profundidades batiales, y las condiciones de oxigenación de la interfase.

CONTAMINACIÓN AMBIENTAL

Los ostrácodos son utilizados en estudios de **contaminación ambiental**, dado que las especies euritópicas se tornan dominantes a medida que la polución se incrementa. No obstante, cabe aclarar que, al igual que el resto de la meiofauna, no soportan niveles de alta polución, y son incapaces de vivir en medios fuertemente contaminados. Un claro ejemplo lo constituyen las faunas del Mar Aral, que han sufrido un incremento de salinidad de 10‰ a 35‰ en solo 30 años como consecuencia del impacto antropogénico y de las condiciones climáticas que determinan una fuerte evaporación. Bajo estas condiciones, de las 11 especies presentes en 1960 solo *Cyprideis torosa* sobrevive en la actualidad. En Argentina, Kaesler *et al.* (1979) analizaron el efecto de la polución por hidrocarburos sobre la fauna de ostrácodos en el Estrecho de Magallanes.

TAFONOMÍA

También puede destacarse el valor de los ostrácodos en estudios de índole **tafonomía**. La morfología de valvas y caparazones, que facilita su transporte aun por corrientes débiles, y el crecimiento discontinuo, que da lugar a la presencia de juveniles, les otorga un gran potencial para los estudios bioestratinómicos. La presencia de selección por tamaño y el estudio de la relación entre adultos y juveniles permite inferir la presencia de transporte aun cuando no existan otras evidencias que lo indiquen (Browers, 1988; Whatley, 1988). La distinción, algunas veces dificultosa, entre sedimentos pelágicos y turbidíticos puede ser dilucidada en base a la abundancia y preservación de los ostrácodos. Asimismo, se ha sugerido que la longitud de las valvas puede ser usada para estimar el tamaño de grano original en rocas sedimentarias recristalizadas. También se ha demostrado su utilidad en la estimación de velocidad de sedimentación y energía y dirección de las paleocorrientes.

LOS OSTRÁCODOS Y LA PALEOBIOGEOGRAFÍA DE AMÉRICA DEL SUR

La Paleobiogeografía, establecida con independencia de los datos geológicos y geofísicos, ayuda no solamente a la reconstrucción paleogeográfica, sino también a la datación de las etapas de desplazamiento de las masas continentales, al conocimiento de la evolución topográfica de los fondos marinos, de los cambios climáticos y al establecimientos de corrientes oceánicas.

Las microfaunas de ostrácodos ordovícicos de la Precordillera de San Juan evidencian cierto grado de endemismo, al que no son ajenos otros grupos de invertebrados. Sin embargo, la presencia de los géneros *Berdanellina*, *Saccolatia*, *Ningulella* y *Ordovizona* indica afinidad con las regiones boreales de Báltica y Laurentia, mientras que los registros de *Pilla* y *Eodominina* muestran una relación con Australia, afinidad observada también en trilobites y braquiópodos. La ocurrencia de un importante número de taxones pandémicos entre los podocópodos podría estar relacionado con la preferencia de este grupo, durante el Paleozoico Temprano, por las aguas de mayor profundidad de la plataforma y del talud (Siveter, 1984).

En el Mesozoico, las profundidades oceánicas constituyeron una barrera física prácticamente infranqueable para los ostrácodos; el factor tectónico tuvo asimismo una influencia de peso en la distribución del grupo. Acompañando al desmembramiento de Gondwana se produjeron sistemas de fracturas afectando, por un lado, el nordeste de América del Sur y el centro-oeste de África y por el otro, los extremos australes de América del Sur (en particular Argentina) y África (en particular Sudáfrica). En el norte la fracturación inicial produjo estructuras tipo graben paralelas a las actuales costas; en el extremo austral, las fracturas mayores son perpendiculares a los márgenes y de rumbo este-oeste. Como consecuencia de ello los continentes migraron a lo largo de la fractura de Malvinas de manera tal que, la comunicación física entre ambas regiones australes continuó hasta tiempos albianos, no existiendo, hasta ese momento, barreras oceánicas entre ambos (Dingle, 1984). Sin embargo, la dorsal de Río Grande-Walvis representó en algunos casos una barrera física efectiva para impedir la migración de los ostrácodos. Así, la distribución de *Procytherura* durante el Jurásico Temprano y Medio (Ballent y Whatley, 2000) con registros boreales y austra-

les, incluidos aquellos de Argentina, indican el carácter cosmopolita del taxón, avalando diversas rutas de migración hacia el sur a través del Tethys y del Corredor Hispánico (vía Protoatlántico, que comunicaba el Tethys occidental y el Pacífico oriental). Este género se volvió eminentemente austral durante el Jurásico Tardío y Cretácico Temprano con registros en varias localidades gondwánicas, evidenciando una conexión, a través de Sudáfrica, entre el este de África e India y el extremo austral de América del Sur. La presencia de *Procytherura* en el oeste de África (Gabón) en tiempos posalbianos indica una conexión entre el Atlántico sur y norte a partir del Albiano, en dirección sur-norte, señalando también que la dorsal de Río Grande-Walvis, aunque efectiva para faunas de aguas profundas, permitió el pasaje de las de aguas someras.

Las similitudes entre las faunas de ostrácodos del Jurásico Tardío y Cretácico Temprano de varias áreas gondwánicas, tales como el extremo sur de América del Sur, la Plataforma de Malvinas, Sudáfrica, Tanzania, Madagascar, India y el oeste de Australia, refuerzan la teoría de la cercanía de estas masas continentales, ya que los ostrácodos involucrados fueron habitantes de plataformas marinas poco profundas

Durante el Jurásico Tardío y el Cretácico Temprano, en el nordeste del Brasil (cuenca Sergipe/Alagoas) y en África occidental (Gabón), las cuencas petrolíferas contienen asociaciones con taxones no marinos comunes (*Cypridea* y otros cypridoideos), lo que evidencia la contigüidad de ambos continentes (Colin y Dépêche, 1997). En las mismas regiones, las similitudes en base a especies marinas del Cretácico alto estudiadas por Viviers *et al.* (2000) avalan la migración a través del Atlántico sur.

En el Cretácico alto (Campaniano), los registros de las mismas especies de *Majungaella* en las cuencas del oriente brasileño, Patagonia argentina y Antártida (Fauth *et al.*, 2002) apoyan la presencia de vías de comunicación hacia el norte demostrando la existencia del océano Atlántico sur, y hacia el sur, vía el Pasaje de Drake. Por otro lado, *Majungaella* fue un taxón termófilo exclusivamente de distribución austral, de manera que su presencia en el Cretácico terminal del continente antártico indica temperaturas más elevadas que las actuales en esas altas latitudes.

La distribución de las especies del género marino bentónico *Brachyocythere*, característico del Cretácico, constituye otro ejemplo de la utilidad de los ostrácodos en paleogeografía. El re-

gistro de *B. sapucariensis* y formas afines en calizas del Cretácico Superior bajo (Cenomaniano-Turoniano) en el oriente ecuatoriano, noroeste peruano y sudoeste boliviano evidencia una conexión marina desde el norte – a través del actual territorio peruano – por medio de un brazo de mar de poca profundidad y aguas templadas, que permitió la formación de calizas (Rodrigo *et al.*, 1990). La presencia de *Brachyocythere cf. rhomboidalis* en Cuba central y en las cuencas africanas y brasileñas vinculadas al dominio atlántico, está indicando una comunicación marina durante el Cretácico Tardío entre el Caribe y los mares que se desarrollaron a partir de la apertura del Atlántico sur (Díaz-Collell *et al.*, 1998).

Las similitudes de ostrácodos de ambientes marinos neógenos profundos y del psicrosférico *Abyssocythere* en Cuba, Trinidad, norte de Italia y Cárpatos occidentales muestran la presencia de facies profundas en ambas márgenes del Tethys y su comunicación con la región del Caribe hacia fines del Mesozoico.

BIOESTRATIGRAFÍA

El hecho de que los ostrácodos sean organismos en su gran mayoría bentónicos y sensibles a los cambios ambientales, limita en cierta medida el potencial bioestratigráfico de los mismos. Sin embargo, la amplia distribución espacio-temporal que los caracteriza permite su desarrollo en casi todo tipo de facies marinas y continentales, incluso en aquéllas en las que otros tipos de fósiles no se encuentran.

Es así como, en ausencia de organismos planctónicos, los ostrácodos constituyen una buena herramienta bioestratigráfica, útil para establecer esquemas zonales que se han aplicado con éxito en la resolución de problemas paleobiogeográficos, de tectónica de placas y exploración de hidrocarburos, entre otros. Como ejemplo podemos mencionar al cypridoideo *Cypridea*, clásicamente utilizado en la delimitación estratigráfica de las entidades salobres y dulceacuícolas del norte de Europa conocidas bajo los nombres de *Purbeck* (Jurásico Superior) y *Wealden* (Cretácico Inferior) (Anderson, 1985).

Otra aplicación de ostrácodos marinos bentónicos a la estratigrafía es aquella referida a especies del género *Majungaella* a través del Cretácico en las cuencas Neuquina de Argentina y Austral del sur de Argentina y Chile (Figura 21. 13).



Figura 21. 13. Distribución estratigráfica de *Majungaella* (Podocopida, Cytheroidea), marino. Cretácico, cuenca Neuquina, Argentina y cuenca Austral del sur de Argentina y Chile (modificado de Ballent *et al.*, 1998).

BIOESTRATIGRAFÍA DE LOS OSTRÁCODOS EN LA ARGENTINA Y OTROS PAÍSES DE AMÉRICA DEL SUR

Los primeros registros de ostrácodos para la Argentina corresponden al Ordovícico de la Precordillera de San Juan. Los mismos han sido objeto de estudios taxonómicos por parte de Rossi de García (1975) y Rossi de García y Proserpio (1978), entre otros. Posteriormente, fueron revisados y actualizados (Schallreuter, 1996, Salas 2002 a, 2002 b, 2003) demostrando la gran diversidad del grupo en esos tiempos y aportando a su vez nuevos elementos de juicio en estudios paleogeográficos (Figura 21. 14). Se han descrito especies de Palaeocopida y Podocopida que componen dos asociaciones bien diferenciadas: la inferior se correlaciona bioestratigráficamente con la zona de *Paraglossograptus tentaculatus* (parte superior) de edad llanvirniana temprana, y la superior con la zona de *Nemagraptus gracilis* del Caradociano inferior. Las mismas permiten afinadas corre-

laciones entre secciones estratigráficas de la cuenca precordillerana (Salas, 2002 c). Los estudios sobre ostrácodos del Paleozoico Superior de la cuenca Tepuel-Genoa en Patagonia son escasos, aun cuando es frecuente su mención en trabajos sistemáticos de otros grupos de invertebrados. Se cuenta con el registro pionero de Rossi de García (1972) y más recientemente con el de Díaz Saravia y Jones (1999), pero su estudio es todavía incipiente, siendo un campo de investigación muy interesante con excelentes perspectivas futuras.

Para el Mesozoico (Triásico terminal, Jurásico y Cretácico) de la cuenca Neuquina, las faunas de ostrácodos marinos están compuestas básicamente por cytheroideos y cypridoideos subordinados. En el Jurásico Inferior (Hettangiano) se mencionan faunas de metacopinos. Existe una refinada calibración entre las microfau- nas provenientes de secciones estratigráficas de superficie y niveles de subsuelo con zonas amonitíferas, de otros invertebrados y de foraminíferos bentónicos (Riccardi *et al.*, 1999).



Figura 21. 14. Ostrácodos marinos. En todos los casos se ilustran en vista lateral externa. A-C. Palaeocopida, Ordovícico, Precordillera. A. *Chattertonella corrugata*, valva izquierda, amplete, unisurcada, borde dorsal recto, dos nódulos, superficie corrugada; B. *Cribobolbina* cf. *C. cribata*, valva derecha, amplete, ángulos cardinales bien definidos, velo, superficie con débil reticulación; C. *Cribobolbina cribata*, valva izquierda, levemente preplete, unisurcada, borde dorsal recto, superficie reticulada y con pequeñas papilas. D-F. Platycopida, cuenca Neuquina. D. *Cytherelloidea circumscripita*, Jurásico Inferior, caparazón, vista lateral derecha, costilla paralela a los bordes dorsal, posterior y ventral; E. *Cytherella australoamericana*, Paleoceno, valva derecha, superficie con puntuaciones; F. *Cytherella spirocostata*, Paleoceno, valva derecha, costilla en espiral; G. *Bairdiodea. Bythocypris* sp., Paleoceno, cuenca Neuquina, caparazón, vista lateral izquierda, superficie lisa; H-U. Cytheroidea. H. *Procytherura transversiplicata*, Jurásico Medio, cuenca Neuquina, valva derecha, costilla longitudinal media, reticulado intercostal, tubérculo ocular; I. *Sondagella theloides*, Cretácico Inferior, cuenca Neuquina, caparazón, vista lateral izquierda, costillas longitudinales, pequeñas papilas, tubérculo ocular; J. *Echinocythereis* sp., Holoceno, Atlántico sudoccidental, valva izquierda, superficie con pequeñas espinas; K. *Buntonia rocanortensis*, Paleoceno, cuenca Neuquina, valva izquierda, costillas longitudinales; L. *Trachyleberis weiperti*, Paleoceno, cuenca Neuquina, caparazón, vista lateral izquierda, superficie con tubérculos y tubérculo ocular; M. *Ambostracon bertelsae*, Plioceno, Atlántico sudoccidental, valva izquierda, tubérculo subcentral y ocular; N. *Austroaurila theeli*, Plioceno, Atlántico sudoccidental, valva derecha, superficie con retículo y tubérculo subcentral; O. *Cativella bensoni*, Plioceno, Atlántico sudoccidental, valva derecha, costillas longitudinales, retículo y tubérculo ocular; P-S. Holoceno, cuenca del Salado. P. *Hemicytherura chuiensis*, valva derecha, tubérculo ocular, costilla submarginal ventral marcada, superficie ornamentada por hoyuelos y punctas; Q. *Cytheretta punctata*, valva derecha con costillas longitudinales chatas y anchas, espacios intercostales con reticulación, tubérculo subcentral marcado; R. *Cornucoquimba lutziana*, valva izquierda con tubérculo subcentral, tubérculo ocular y costilla marginal que recorre los extremos anterior y ventral; S. *Oculocytheropteron micropunctatum*, valva derecha, superficie ornamentada por costillas cortas que forman un reticulado subpoligonal, costillas marginales subparalelas a los márgenes ventral y anterior, espacios intercostulares con punctas; T-U. Holoceno, golfo de Vizcaya, Francia. T. *Cytheropteron alatum*, proceso alar subtriangular muy marcado y proceso caudal medial agudo; U. *Krithe* sp., proceso caudal ventral subredondeado.

Las microfaunas marinas del Cretácico Superior y Terciario de Patagonia son numerosas y han sido estudiadas ininterrumpidamente desde 1970, estableciéndose correlaciones con zonas bioestratigráficas de foraminíferos planctónicos y nanofósiles. Estos datos fueron resumidos por Echevarría (1984). Los ostrácodos del límite Cretácico-Terciario se hallan exhaustivamente estudiados (Bertels, 1995), distinguiéndose taxones endémicos tales como *Neoveenia*, *Rocaleberis* y *Wichmannella* y otros que reflejan claras conexiones gondwánicas, como *Togoina*, *Nigeria* y *Afranticythereis*. Delimitan el pasaje Cretácico-Terciario, entre otras, las especies *Togoina cretacea*, *T. seminornata*, *Nigeria punctata*, *Wichmannella cretacea*, *W. magna*, *Rocaleberis araucana* y *Afranticythereis venusta* del Maastrichtiano, y *Togoina argentinensis*, *Wichmannella meridionalis*, *Rocaleberis nascens* y *Afranticythereis schilleri* del Daniano inferior (Figura 21. 14).

Marengo (2000) caracterizó los depósitos terciarios relacionados con la transgresión Entrerriense-Paranense (Mioceno Medio-Tardío) en la cuenca Chacoparanense y noroeste argentino, en base a microfósiles calcáreos, incluidos los ostrácodos.

Es abundante la bibliografía sobre los ostrácodos cuaternarios y recientes de la plataforma continental atlántica del Brasil, Argentina e islas Malvinas (Whatley y Cusminsky, 2002; Whatley et al., 1997, 1998). Los ostrácodos de ambientes transicionales recuperados de depósitos cuaternarios en la costa de la provincia de Buenos Aires han permitido la caracterización paleoecológica de los ambientes asociados a los

últimos eventos transgresivos. Bertels y Martínez (1997) y Bertels-Psotka y Laprida (1998) estudiaron los depósitos relacionados con las transgresiones Querandinense y Platense en el ámbito del estuario de Bahía Blanca y la cuenca del Salado, respectivamente.

A lo largo del borde atlántico brasileño las variadas microfaunas de ostrácodos cretácicos también han demostrado ser elementos útiles para caracterizar las asociaciones bentónicas (Viviers et al., 2000).

Los ostrácodos provenientes de las cuencas intracratónicas del Cretácico y Terciario Inferior del centro-oeste de América del Sur (Bolivia, Ecuador, Perú), también han sido objeto de estudio, en muchos casos estableciéndose correlaciones locales con los foraminíferos planctónicos acompañantes (Durán y Salazar, 1990; Rodrigo et al., 1990, Musacchio, 1990). Respecto a las áreas caribeñas, cuyos ostrácodos del Cretácico Tardío y Neógeno son conocidos desde mediados del siglo pasado merced a los trabajos de Van der Bold, merecen especial atención las recientes investigaciones sobre los ostrácodos de Cuba, los que tienen importantes implicancias paleogeográficas debido a sus afinidades con otras cuencas caribeñas y del nordeste del Brasil y África occidental.

Una mención aparte merecen los ostrácodos no marinos dada la ubicuidad de los mismos. Hasta el momento no hay registros de éstos en el Paleozoico de Argentina, siendo las microfaunas del Paleozoico Superior de la cuenca de Paraná las mejor representadas en territorios del Brasil (Sohn y Rocha Campos, 1990), Para-

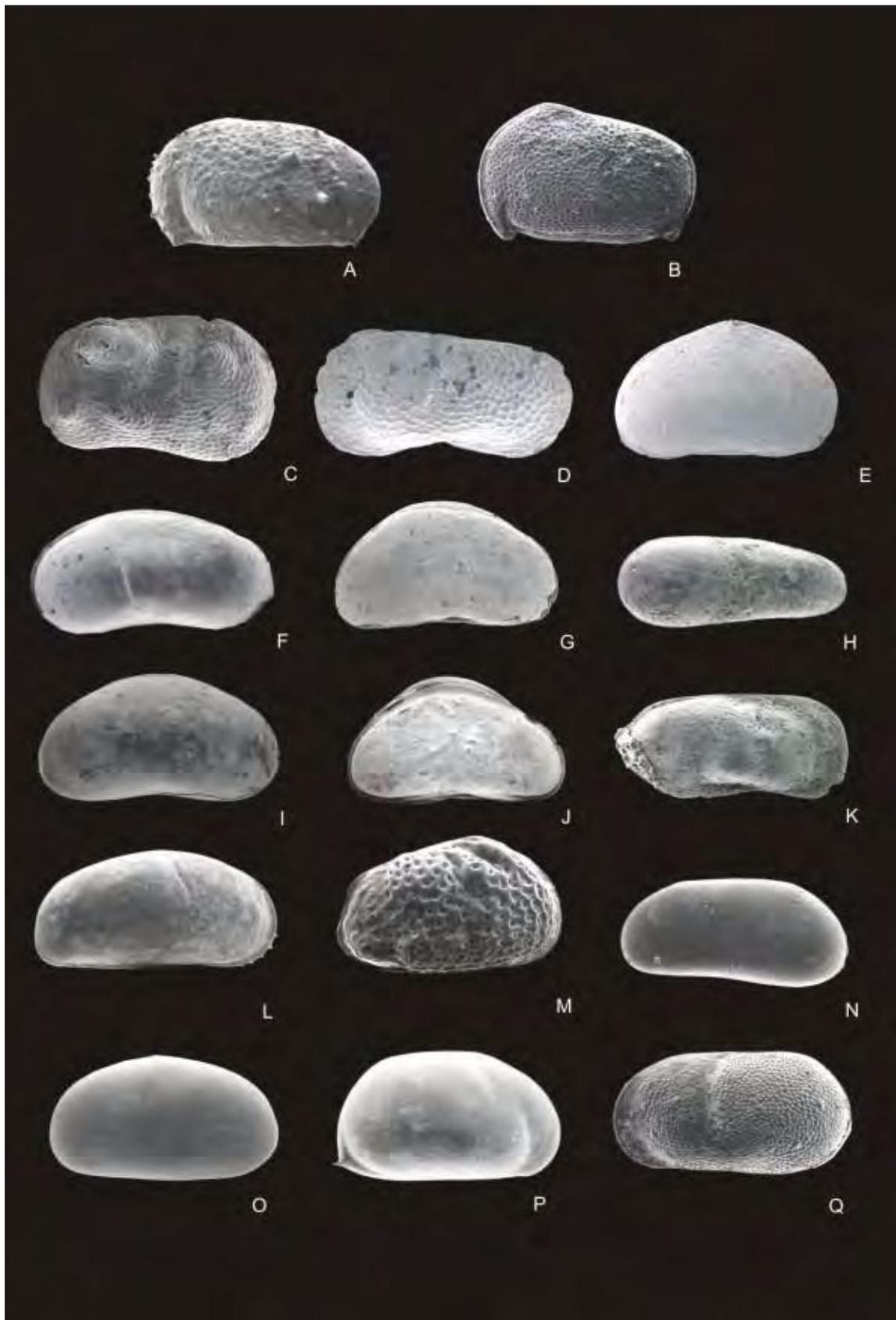


Figura 21. 15. Ostrácodos no marinos de la República Argentina. En todos los casos se ilustran en vista lateral externa. A-B. Cretácico Inferior, Patagonia. A. *Cypridea craigi*, valva izquierda, espinas cónicas, papilas y puntuaciones, pico bien desarrollado; B. *Cypridea australis*, valva izquierda, puntuaciones fuertes, subpoligonales y papilas de tamaños variados, pico fuerte y moderadamente agudo; C-E. Paleógeno, cuenca Neuquina. C. *Ilyocypris* sp., superficie reticulada con tubérculos expandidos; D. *Limnocythere* sp., valva izquierda, superficie con reticulado subpoligonal; E. *Cypridopsis (Prionocypris)* sp., caparazón, vista lateral derecha, mayor altura en la parte media; F-H. Oligoceno. F. *Candonaa? mapuche*, caparazón, vista lateral derecha, margen dorsal muy convexo, anterior muy oblicuamente redondeado; G. *Eucandona? patagonica*, caparazón, vista lateral derecha, margen dorso-posterior muy oblicuo; H. *Alicenula?* sp., caparazón elongado, vista lateral derecha, borde charnelar subrecto, ventral sinuoso; I-K. Mioceno, Patagonia. I. *Candonaa? sp. aff. C? mapuche*, caparazón, vista lateral derecha, mayor altura coincidente con la mitad del largo; J. *Cyprinotus australis*, molde interno de caparazón, vista lateral derecha, margen dorsal muy convexo; K. *Limnocythere colloncurensis*, molde interno, vista lateral derecha, margen dorsal recto, superficie reticulada; L-M. Pleistoceno, cuenca del Salado. L. *Cyprideis multidentata*, valva derecha, superficie externa con punctas poco marcadas y denticulación en el margen ántero-ventral; M. *Perissocytheridea krommelbeini*, valva derecha, superficie tuberculada, con tubérculo ocular bien diferenciado e incipiente proceso alar, superficie externa con hoyuelos subcirculares marcados y finas costillas marginales subparalelas al margen anterior; N-Q. Holoceno, provincia de Buenos Aires. N. *Candonopsis brasiliensis*, valva izquierda; O. *Heterocypris* sp., valva izquierda; P. *Chlamydotheca* sp., valva derecha con espina póstero-ventral; Q. *Cytheridella ilosvayi*, valva izquierda con marcado surco ántero-dorsal y superficie con punctas marcadas.

guay (Zabert, 1985) y Uruguay (Díaz Saravia y Herbst, 2001).

Durante el Cretácico, los depósitos continentales, a veces con leve influencia marina, están ampliamente distribuidos en el territorio argentino, ya como cuerpos de agua dulce o salobre desligados de acontecimientos marinos, o como una etapa preliminar o remanente de ingresiones marinas, que se inician o finalizan con depósitos hipohalinos. Se citan ostrácodos en las cuencas del noroeste, del Neuquén y Mendoza y de San Jorge. Especies de *Cypridea*, *Ilyocypris* y cytheroideos junto a algas caráceas han sido utilizadas para caracterizar bioestratigráficamente y correlacionar las cuencas continentales mesozoicas de la Argentina (Musacchio, 1989, 1990) (Figura 21. 15). Especies de cypridoideos son utilizadas en China y Brasil para establecer correlaciones locales entre las extensas cuencas continentales mesozoicas en cada uno de esos países (Pang Qiqing y Whatley, 1990; Dias Brito *et al.*, 2001).

Más escasos son los registros de ostrácodos continentales en el Terciario argentino, si bien faunas del Oligoceno (Bertels-Psotka y Cusminsky, 1999) y del Mioceno (Bertels-Psotka, 2000) fueron descriptas para la región patagónica (Figura 21. 15).

En el Cuaternario, cabe mencionar los trabajos pioneros de Zabert (1981) y Zabert y Herbst (1986) sobre ostrácodos pleistocenos del noreste argentino; mientras que los cuaternarios de ambientes continentales están recibiendo creciente atención, como consecuencia de su aplicabilidad en estudios paleoclimáticos, en particular en las regiones patagónica (Cusminsky y Whatley, 1996; Whatley y Cusminsky, 1999) y pampeana (Laprida *et al.*, 2004) (Figura 21. 15).

EVOLUCIÓN

Las primeras valvas y caparazones calcificados asignables indudablemente a ostrácodos datan del Ordovícico. A partir de ese momento y a lo largo de su historia evolutiva estos artrópodos han sufrido una espectacular radiación y su registro en la columna geológica ha sido constante.

El Ordovícico Temprano se caracteriza por una gran diversidad de ostrácodos probablemente asociada con un período transgresivo, el desarrollo de las plataformas continentales y la consecuente aparición de nichos apropiados. Es así como ya en estos momentos, hace unos 500 m.a., están presentes los grandes leperditicópodos y aparecen los primeros palaeocópodos, que van a dominar hasta el Devónico, además de los primeros podocópodos y myodocópodos pelágicos (entomozoideos). A fines del Paleozoico disminuyen los palaeocópodos y aparecen los primeros ostrácodos no marinos (darwinuloideos y cypridoideos). Hacia el Triásico se extinguen casi por completo los Palaeocopida, y algunos podocópodos sobreviven a la extinción permotriásica. Aparecen entonces nuevos linajes de podocópodos, más precisamente de cytheroideos, constituyéndose en el grupo dominante durante el Mesozoico y todo el Cenozoico. Las asociaciones marinas del Triásico Tardío y Jurásico Temprano son poco diversificadas y están representadas por los extinguidos metacopinos. Las facies lacustres y salobres mesozoicas, ampliamente distribuidas como consecuencia de la regresión triásica, contienen mayormente cypridoideos no marinos, darwinuloideos y cytheroideos no marinos. La preferencia de estos grupos por tales ambientes se mantiene aún en la actualidad. Los

myodocópidos decayeron durante el Mesozoico y Cenozoico, siendo actualmente habitantes pelágicos de mar abierto. Las faunas psicrosféricas de ambientes marinos profun-

dos se han desarrollado a partir del Cretácico Tardío coincidente con una etapa de expansión de fondos oceánicos y la apertura del océano Atlántico.

BIBLIOGRAFÍA

- Adamczak, F. 1961. «Eridostraca»- A new Suborder of ostracods and its phylogenetic significance. *Acta Palaeontologica Polonica* 6: 29-94.
- Anderson, F. W. 1985. Ostracod faunas in the Purbeck and Wealden of England. *Journal of Micropalaeontology* 4: 1-68.
- Ballent, S. C. y Whatley, R. 2000. The distribution of the Mesozoic ostracod genus *Procytherura* Whatley: palaeogeographical implications with special reference to Argentina. *Alcheringa* 24: 229-242.
- Ballent, S.C., Ronchi, D.I. y Whatley, R. 1998. The ostracod genus *Majungaella* Grekoff in Argentina. *Revista Geológica de Chile* 25: 45-55
- Bate, R. 1972. Phosphatized ostracods with appendages from the Lower Cretaceous of Brazil. *Palaeontology* 16: 379-393.
- Bertels, A. 1995. The Cretaceous-Tertiary boundary in Argentina and its ostracodes. En: J. Ríha (ed.), *Ostracoda and Biostratigraphy*, Balkema, Rotterdam, Brookfield. *Proceedings of the Twelfth International Symposium on Ostracoda* (Praga, 1994). pp. 163-170.
- Bertels, A. y Martínez, D. 1997. Ostrácodos holocenos de la desembocadura del Arroyo Napostá Grande, sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 29: 29-69.
- Bertels-Psotka, A. 2000. Ostrácodos (Arthropoda, Crustacea) de hábitat límnic de la Formación Collón-Curá, provincia del Chubut. *Ameghiniana* 37 (1): 39-45.
- Bertels-Psotka, A. y Cusminsky, G.C. 1999. Nuevas especies de ostrácodos de la Formación Ñirihuau (Oligoceno) en su área tipo (alrededores de San Carlos de Bariloche), provincia de Río Negro, República Argentina. *Ameghiniana* 36 (1): 71-81.
- Bertels-Psotka, A. y Laprida, C. 1998. Ostrácodos y paleoambientes holocenos del nordeste de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 35 (2): 151-162.
- Brasier, M. 1980. *Microfossils*. Allen & Unwin, Londres. 194 pp.
- Browsers, E. M. 1988. Palaeobathymetry on the continental shelf based on examples using ostracods from the Gulf of Alaska. En: P. De Dekker y J-P. Peypouquet (eds.), *Ostracoda in the Earth Science*. Elsevier. pp. 55-76.
- Colin, J. P. y Dépêche, F. 1997. Faunes d'ostracodes lacustres des bassins intra-cratoniques d'âge albaïen en Afrique de l'Ouest (Cameroun, Tchad) et au Brésil: considérations d'ordre paléoécologique et paléobiogéographique. *Africa Goescience Review* 4: 431-450.
- Cusminsky, G. C. y Whatley, R. 1996. Quaternary non-marine ostracods from lake beds in Northern Patagonia. *Revista Española de Paleontología* 11: 143-154.
- Díaz Brito, D., Musacchio, E. A., de Castro, J. C., Maranhão, M.S., Suárez, J. M. y Rodrigues, R. 2001. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil- concepções basadas en dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. *Revue de Paléobiologie* 20: 245-304.
- Díaz-Collell, M. L., Viviers, M. C. y Sánchez-Arango, J. P. 1998. Estudios taxonómicos y bioestratigráficos de las asociaciones de ostrácodos de formaciones del Cretácico tardío en Cuba central. Reunión conjunta de los proyectos PICG/UNESCO 362 y 381, Correlaciones Mesozoicas en el Atlántico sur, Cretácico Boreal y Tethysiano (La Habana, 1998). *Geología y Minería '98, Memorias* 2: 277-279.
- Díaz Saravia, P. y Herbst, R. 2001. Ostrácodos dulceacuícolas de la Formación Yaguari, Pérmico Superior, R. O. del Uruguay. *Ameghiniana* 38 (2): 213-218.
- Díaz Saravia, P. y Jones, P. J. 1999. New Carboniferous (Namurian) glaciomarine ostracods from Patagonia, Argentina. *Journal of Micropalaeontology* 18: 97-109.
- Dingle, R. V. 1984. Mid-Cretaceous Ostracoda from Southern Africa and the Falkland Plateau. *Annals of the South African Museum* 93: 97-211.
- Durán, G. y Salazar, E. 1990. Estudio bioestratigráfico del Cretácico Superior en el Ecuador. En: W. Volkheimer (ed.), *Bioestratigrafía de los sistemas regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, (Mendoza) 2: 553-567.
- Echevarría, A. E. 1984. B-Ostrácodos. En Capítulo II-7, Los microfósiles. *Relatorio del Noveno Congreso Geológico Argentino* (S. C. de Bariloche, 1984): 502-513.
- Fauth, G., Seelig, J., Luther, A. y Bengtson, P. 2002. Ostracodes do Cretáceo Superior da Bacia de James Ross, Antártica. *Boletim do 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil/2º Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur*: 187-190.
- Horne, D.J., Cohen, A. y Martens, K., 2002. Taxonomy, morphology and biology of quaternary and living Ostracoda. En: J. Holmes y A. R. Chivas (eds.), *The Ostracoda Applications in Quaternary Research*. American Geophysical Union, Washington D.C. Geophysical Monograph 131: 5-36.
- Hou, X., Siveter, D.J., Williams, M., Waloszek, D. y Bergström, J. 1996. Appendages of the Arthropod *Kumingella* from the Early Cambrian of China: its bearing on systematic position of the Bradoriida and the fossil record of Ostracoda. *Philosophical Transactions Royal Society of London B* 351: 1131-1145.
- Kaesler, R. L., Smith S. y Whatley R. C. 1979. Ostracoda and petroleum pollution in the Strait of Magellan. En: N. Krstic (ed.), *Taxonomy, biostratigraphy and distribution on Ostracoda. Proceedings 7º International Symposium on Ostracoda. Serbian Geological Society Belgrade*. pp. 237-247.

- Laprida, C., Gómez, A., Rosemblat, A. y Castañeda, E. 2004. Cambios ambientales en la Laguna de Chascomús mediante el análisis de ostrácodos y datos históricos: estudio preliminar. *22ª Reunión Científica de la Asociación Argentina de Geofísicos y Geodestas* (Buenos Aires, Septiembre 2004). Resúmenes: 82-83.
- Latreille, P. A. 1806. *Genera crustaceorum et insectorum*. Volumen 1. Paris et Argentorati, Amand Koenig, bibliopolarumum. 303 pp.
- Marengo, H. G. 2000. Rasgos micropaleontológicos de los depósitos de la trasgresión Entrerriense-Paranense en la cuenca Chaco-Paranense y Noroeste Argentino. En: F. G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina*. Instituto Superior de Correlación Geológica (INSUGEO), Serie de Correlación Geológica 14. pp. 29-45.
- Moore, R.C. y Pitrat C. W. (eds.). 1961. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q Arthropoda 3. Crustacea. Ostracoda*. Geological Society of America and University of Kansas Press. 442 pp.
- Musacchio, E. A. 1989. Biostratigraphy of the non-marine Cretaceous of Argentina based on calcareous microfossils. En: J. Wiedmann (ed.), *Cretaceous of the Western Tethys. Proceedings of the Third International Cretaceous Symposium* (Tübingen, 1987). pp. 812-850.
- Musacchio, E. A. 1990. Non-marine Cretaceous ostracods from Argentina and their palaeobiogeographical relationships. En: R. Whatley y C. Maybury (eds.), *Ostracoda and Global Events*, British Micropalaeontological Society Publication Series and Chapman & Hall. pp. 557-569.
- Pang Qiqing y Whatley, R. 1990. The biostratigraphical sequence of Mesozoic non-marine ostracod assemblages in northern China. En: R. Whatley y C. Maybury (eds.), *Ostracoda and Global Events*. British Micropalaeontological Society Publication Series and Chapman & Hall. pp. 239-250.
- Riccardi, A.C., Damborenea, S. E., Manceñido, M. O. y Ballent, S. C. 1999. El Jurásico y Cretácico de la Precordillera Principal y la cuenca Neuquina. 3. Biostratigrafía. En: R. Caminos (ed.), *Geología Argentina*. Subsecretaría de Minería de la Nación, Servicio Geológico Minero Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 29. pp. 419-432.
- Rodrigo, L. A., Branisa, L. y Musacchio, E. A. 1990. Las cuencas de los Grupos Puca y Tacurú (Cretácico-Terciario Inferior) de Bolivia. En: W. Volkheimer (ed.), *Biostratigrafía de los sistemas regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur*, (Mendoza) 2. pp. 569-623.
- Rossi de García, E. 1972. Ostrácodos del Carbonífero del Sistema de Tepuel. *Revista Española de Micropaleontología* 4: 27-29.
- Rossi de García, E. 1975. Cuyanocopina, un nuevo suborden de Ostracoda paleozoico. *Primer Congreso de Paleontología y Biostratigrafía* (Tucumán, 1975), Actas 1: 59-76.
- Rossi de García, E. y Proserpio, C. 1978. Ostrácodos ordovícicos de la Precordillera de San Juan (Hoja 18c, San José de Jáchal). *Ameghiniana* 15 (3-4): 391-405.
- Salas, M. J. 2002 a. Ostrácodos binodicopas del Ordovícico de la Precordillera de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 39 (1): 41-58.
- Salas, M. J. 2002 b. Ostrácodos podocopas del Ordovícico de la Precordillera de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 39 (2): 129-149.
- Salas, M. J. 2002 c. Análisis bioestratigráfico de la fauna de ostrácodos llanvirmanianos y caradocianos de la Precordillera de San Juan, Argentina. En: C. A. Cingolani, N. Cabaleri, E. Linares, M. G. López de Luchi, H. O. Otera y H. O. Panarelo (eds), *Actas 15 Congreso Geológico Argentino* (Calafate, 2002), Artículo breve, tomo 1: 566-571.
- Salas, M. J. 2003. Ostrácodos palaeocopas, leicopas y eridostracas del Ordovícico de la Precordillera de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 40 (3): 345-360.
- Schallreuter, R. E. L. 1973. Die Ostracodengattung *Hyperchilarina* und das *Aparchites*-Problem. *Geologiska Föreningens Stockholm Förhandlingar* 95: 37-49.
- Schallreuter, R. E. L. 1993. Ostrakoden aus ordovizischen Geschieben II. *Geologie und Paläontologie Westfalen* 27 (Beiträge Zur Geschiebekunde Westfalens II). 273 pp.
- Schallreuter, R. E. L. 1996. Ordovizische Ostracoden Argentinien II. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 79. pp. 139-169.
- Siveter, D. 1984. Habitats and mode of life of Silurian ostracodes. *Special Paper of Palaeontology* 32: 71-85.
- Siveter D. J., Williams, M. y Waloszek D. 2001. A phosphatocopid crustacean with appendages from the Lower Cambrian. *Science* 293: 479-481.
- Siveter, D. J., Sutton, M., Briggs, D.E.G. y Siveter, D. J. 2003. An ostracode crustacean with soft parts from the Lower Silurian. *Science* 302: 1747-1751.
- Sohn, I. G. y Rocha Campos, A. G. 1990. Late Palaeozoic (Gondwanan) ostracodes in the Corumbataí Formation, Paraná Basin, Brazil. *Journal of Paleontology* 64 (1): 116-128.
- Van Morkhoven, F.P.F.M. 1959. *The morphology, taxonomy and economic use of post-Paleozoic ostracoda. Part 1: General*. Bataafse Internationale Petroleum Maatschappij N.V. Exploration and Production. Paleontological Section. Shell. La Haya. 204 pp.
- Viviers, M. C., Koutsoukos, E. A. M., da Silva-Telles Jr., A. y Bengtson, P. 2000. Stratigraphy and biogeographic affinities of the late Aptian-Campanian ostracods of the Potiguar and Sergipe basins in northeastern Brazil. *Cretaceous Research* 21: 407-455.
- Whatley R. C. 1988. Population structure in ostracods: some general principles for the recognition of palaeoenvironments. En: P. De Dekker y J-P. Peypouquet (eds.), *Ostracoda in the Earth Science*. Elsevier. pp. 245-256.
- Whatley, R. C. y Cusminsky, G. C. 1999. Lacustrine Ostracoda and late Quaternary palaeoenvironments from the Lake Cari-Laufquen region, Río Negro province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 151: 229-239.
- Whatley, R. C. y Cusminsky, G. 2002. Upper Pliocene Ostracoda from the Burdwood Bank, SW Atlantic. *Revista Española de Micropaleontología* 34: 53-80
- Whatley, R., Moguilevsky, A., Chadwick, J., Toy, N. y Feijó Ramos, M. I. 1998. Ostracoda from the south west Atlantic. Part III. The Argentinian, Uruguayan and southern Brazilian Continental Shelf. *Revista Española de Micropaleontología* 30: 89-116.

- Whatley, R., Moguevsky, A., Toy, N., Chadwick, J. y Feijó Ramos, M. I. 1997. Ostracoda from the south west Atlantic. Part II. The littoral fauna from between Tierra del Fuego and the Río de La Plata. *Revista Española de Micropaleontología* 29: 5-83.
- Zabert, L. L. 1981. Ostrácodos cuaternarios de Taco Pozo (provincia del Chaco, Argentina) con algunas consideraciones paleoecológicas. *FACENA* 4: 77-87.
- Zabert, L. L. 1985. Ostrácodos de agua dulce del Pérmico Superior de Colonia Independencia (Depto Guaira), Paraguay. *Ameghiniana* 22 (1-2): 121-131.
- Zabert, L. L. y Herbst, R. 1986. Ostrácodos pleistocénicos del arroyo Perucho Verna, provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 23 (3-4): 213-224.