

MORFOLOGIA DE LA CONQUILLA DELS BALANOMORPHA (CRUSTACEA: CIRRIPIEDIA). GENERALITATS

Oriol Riba-Viñas *

Rebut: octubre de 1984

ABSTRACT

Shell morphology in Balanomorpha (Crustacea, Cirripedia)

This paper gives a theoretic summary of up to date knowledge of hard parts in Cirripedia and particularly of those in **Balanomorpha**. A glossary of Catalan terminology is added with French and English counterparts.

INTRODUCCIÓ

Els balànids són avui dia un grup abundant de crustacis, sobretot a la franja litoral on hi ha la majoria de les espècies vives. Ho són també en el registre fòssil (Cambrià mitjà —Actual), i molt especialment en els sediments d'aigües somes del Terciari.

Ara bé, la literatura paleontològica i zoològica de casa nostra ha fet poca atenció al grup. El present article intenta de fer-ne un resum actualitzat i proposa una terminologia de les parts dures que no existia fins ara en català, així com les seves equivalències a l'anglès i al francès (taula I).

ANTECEDENTS HISTÒRICS

Amb anterioritat al segle XIX, els naturalistes no relacionaven els Cirrípedes amb els altres crustacis, sinó que ho feien amb els grups que posseeixen conquilla calcària. Per exemple, Linné en el seu *Systema Naturae* (de mitjans del segle XVIII) els classificà dins els *Testacea*, juntament amb la majoria de molluscs. L'equívoc no fou desfet fins a principis del s. XIX, quan J. V. Thompson descobrí les formes larvàries d'alguns cirrípedes i llur metamorfosi, i Cuvier i Strauss assenyalaren les homologies de l'anatomia interna amb la d'altres crustacis.

* Departament de Paleontologia. Facultat de Geologia. Universitat de Barcelona. Granvia de les Corts Catalanes, 759. 08007 Barcelona.

TAULA I. Glossari de termes morfològics per als *Balanomorpha*. L'asterisc assenyala aquells termes nous que hom introdueix i proposa en el present treball.

CATALÀ	FRANÇÈS	ANGLÈS
Ala	aile	ala-ae
Anell de pertorbació		disturbance ring
Anell hivernal		winter ring
Apex	apex	apex
Aresta articular	arête articulaire	articular ridge
* Aresta múscul depressor		
Aresta múscul adductor	arête du muscle adducteur	adductor ridge
Bandes de creixement		growth bands
Banda de stress		stress band
Base	base	basis
Beina	gaine	sheath
Canal articular	sillon articulaire	articular furrow
Canal longitudinal	canal longitudinal	longitudinal tube
Carena	carène	carina
Carenolateral	caréno-lateral	carino-lateral
Cerra		seta-ae
Cordons de creixement		growth ridges
Corona		hirsute ridges
Corona	couronne	crown
Còstules	côtes longitudinales	ridges
* Crestes apicals		
* Crestes articulars		
Crestes del múscul depressor	crêtes du muscle dépressor	crests for depressor muscle
* Dents oclusals		
Escut	scutum/scuta	scutum/scuta
Esperó	éperon	spur
Estria de creixement		growth striae
Figura glandular	lame glandulaire	
Figura interlaminar	lame épithéliale	interlaminar figure
Figura intralaminar	lame épithéliale	intralaminar figure
Filet	filet	filet
Grànuls		
Impressió múscul adductor	cavité du muscle adducteur	pit for adductor muscle
Impressió múscul depressor lateral	fossette du muscle depresseur	pit for lateral depressor muscle
Impressió múscul depressor rostral		pit for rostral depressor muscle
Làmina exterior	couche externe	outer lamina
Làmina interior	couche interne	inner lamina
Lamelles	côtes transversales	prominent ridges
Lateral (placa)	latéral	lateral
Línia de creixement		growth line
Línia de sutura	ligne de suture	
Marge basal	bord basal	basal margin
Marge carinal	bord carénal	carinal margin
Marge escutal	bord scutal	scutal margin
Marge oclusal	bord ocluseur	occludent margin
Marge tergal	bord tergal	tergal margin
Mur		paries -etes
Muralla	muraille	
Obertura	orifice	orifice
Opercle	opercule	operculum
Paret externa	paroi externe	
Paret interna	paroi interne	
Placa	plaque	compartment/plate/shell plate
Prolongació lateral		lateral process
Prolongació secundària		secondary process
Radi	rayon	radius -ii
Rostre	rostre	rostre
Rostre primitiu		true rostrum
Rostrolateral	rostro-latéral	rostro-lateral
Septes transversals	planchers transversaux	secondary longitudinal septum
Solc	sillon	furrow
Solc de l'esperó	sillon du éperon	spur furrow
* Terga -gues	tergum -gae	tergum -gae
Valves operculars	valves operculaires	opercular valves
Xenomorfisme		xenomorphism

Charles Darwin (1851, 1854), amb dues publicacions considerades com a joies de la literatura zoològica, establí la nomenclatura morfològica i els conceptes sistèmatics bàsics del grup, en els quals ha estat basada la majoria dels treballs posteriors.

Les nombroses expedicions científiques al voltant del món que es feren a la fi del segle passat i a principis de l'actual, foren un material que contribuï a engrandir el coneixement que hom tenia del grup. D'aquí sorgiren els treballs de: ANNADALE (1909-1910), AURIVILLUS (1894), BROCH (1912-1931), GRUVEL (1899-1905), KRÜGER (1923, 1940), NILSSON-CANTELL (1912-1931), PILSBRY (1907-1916), WELTNER & UTOMI (1950-1962) (vegeu NEWMAN *et al.*, 1969).

Aquesta feina biològica de sistematització i classificació de les espècies vivents fou seguida, a partir dels anys cinquanta d'aquest segle, per estudis de caràcter teòric i experimental sobre el comportament dels balànids.

Els representants fòssils no reberen, però, les atencions de què eren mereixedors per llur abundància. Abans de la dècada dels cinquanta solament aparegueren els treballs monogràfics de: DARWIN (1854), BOSQUET (1857), SEGÜENZA (1873-76), D'ALESSANDRO (1895-1906) i WITHERS (1924-1953). Els anys cinquanta i seixanta apareixen treballs de catalogació de les espècies: DAVADIE (1952-1963), KOLOSVARY (1940-1964) i MENESINI (1963-1970). Fou, però, a partir dels anys setanta quan apareix un nombre creixent d'estudiosos dels cirrípedes fòssils, com són: Newman, Zullo, Yamaguchi, Ross, Weisbord, Pajaud, Tomlinson, Buckeridge, Schram, etc.

La informació aportada pels balànids com a fòssils no ha estat del tot treballada. Tal com diu ZULLO (1982), els cirrípedes posseeixen un gran potencial com a indicadors biostratigràfics, i poden ésser emprats per a fer correlacions intercontinentals, ateses les característiques peculiars de la subclasse: aconseguen una gran dispersió geogràfica durant l'etapa larvària i posteriorment adopten una vida totalment sèssil.

CLASSIFICACIÓ DELS CIRRÍPEDES

Actualment hom considera els cirrípedes com una subclasse pertanyent a la classe dels maxil·lopodes (mistacocàrides,

copèpodes, braquiürs i cirrípedes; BOWMAN & ABELE, 1982). La formen quatre ordres:

Ordre *Ascotoracica*

Són les espècies actuals de cirrípedes més primitives. Hom en coneix 45 espècies vives (10 gèneres), totes paràsites d'escleractínids i d'equinoderms. No hi ha cap resta fòssil esmentada. Llur existència en el passat és evidenciada solament per les cicatrius trobades en els esquelets dels coralls i dels equinoderms d'edat cretàica, hipotèticament atribuïdes a l'ordre. NEWMAN (1982), encara que situa els ascotoràcics dins els cirrípedes, considera que, ateses les diferències amb els altres cirrípedes, haurien de formar, potser, una subclasse independent dins els maxil·lopodes.

Ordre *Rhizocephala*

Són paràsits altament especialitzats de decàpodes i tunicats, fins al punt que, solament mercès als estadis larvaris, són reconeguts com a vertaders cirrípedes. Hom en coneix 230 espècies vives (31 gèneres), però no s'han trobat evidències de llur existència en el registre fòssil. L'origen de l'ordre podria ésser polifilètic: descendir de diversos ancestres toràcics o, més probablement, d'un ancestre urcirrípede (=pre-cirrípede).

Ordre *Acrothoracica*

Són cirrípedes perforants de vida no paràsita. La majoria de les espècies es troben adherides a les conques dels bivalves i gasteròpodes, a l'esquelet dels coralls vius o morts, i també a les roques calcàries. En el registre fòssil tan sols s'han trobat llurs cel·les perforades. Actualment, hom cita 50 espècies vives (12 gèneres).

Els acrothoràcics, juntament amb els toràcics, són considerats per NEWMAN (1982) com a cirrípedes *sensu stricto*.

Ordre *Thoracica*

La majoria dels toràcics són animals de vida no paràsita (comensals). S'aposenen al damunt d'una gran varietat de substrats

de tota mena, tant de vius (coralls, moluscs, altres crustacis, tortugues, cetacis, etcètera) com d'inanimats (roca, fusta, buc dels vaixells, conquilles abandonades, etc.). Hi ha al voltant de 700 espècies vives (150 gèneres), que habiten predominantment les aigües somes, encara que hom pot trobar-les en una ampla varietat de profunditats.

El toràcic fòssil més antic citat és un lepadomorf nu (sense esquelet): *Priscansermarinus barnetti* Collins & Rudkin (1981) del Cambrià mitjà de la Colúmbia Britànica (Canadà). Aquesta troballa ve a confirmar que els maxil·lopodes tingueren una radiació precoç, encara que el registre fòssil de tal edat solament inclou el cirrípede esmentat i els ostracodes Arqueocòpids.

Hom subdivideix els toràcics en quatre subordres: 1) Subordre *Lepadomorpha*: són toràcics amb un peduncle més o menys allargat i el capítol protegit per un nombre variable de plaques calcàries. Hi pertanyen les formes de cirrípedes més antigues. D'aquest subordre deriven els altres toràcics.

2) Subordre *Brachylepadomorpha*: són toràcics operculats simètrics extingits. Llur conquilla és formada per sis plaques principals: 1 rostre, 1 carena, 2 laterals, 2 escuts i 2 tergues (les quatre últimes formen l'opercle), i un seguit de petites plaques situades a la base de la muralla. La disposició de les plaques recorda la dels lepadomorfs. Hi ha dos gèneres descrits: *Pycnolepas* (Juràssic superior-Miocè superior) i *Brachylepas* (Cretaci superior).

3) Subordre *Verrucomorpha*: són formes operculats asimètriques. Dels tres gèneres coneguts: *Protoverruca*, *Eoverruca* i *Verruca*, apareguts al Cretaci superior, tan sols *Verruca* té representants actuals. La conquilla de *Verruca* és formada per sis plaques, dues de les quals (una terga i un escut) formen l'opercle i les altres quatre (una terga, un escut, el rostre i la carena) la muralla. Hom creu que l'asimetria devia establir-se per a millorar l'eficàcia en l'alimentació (NEWMAN *et al.*, 1969; NEWMAN, 1982).

4) Subordre *Balanomorpha*: són toràcics operculats i simètrics. Els exemplars més antics provenen del Cretaci superior, però no serà fins ben entrat el Cenozoic, a partir de l'Eocè inferior, que esdevindran abundants amb l'aparició del gènere *Balanus*.

NEWMAN & ROSS (1976, 1977) proposen de subdividir els balanomorfs en tres superfamílies que representarien una complexitat evolutiva creixent: *Chthamaloidea* (Cretaci superior-Actual), *Coronuloidea* (Paleocè-Actual) i *Balanoidea* (Eocè-Actual).

Els ctamàlids han ocupat durant el Cenozoic àrees marines marginals, com és la franja més superior de la zona intermareal o del rompent (hom hi troba 35 de les 51 espècies actuals), on cerquen un refugi de la competència o de la depredació (STANLEY & NEWMAN, 1980; PAINE, 1981; NEWMAN, 1982).

Pertanyen als coronúlids alguns dels gèneres més coneguts, com són *Tetraclita*, comensal de balenes i tortugues, *Chelonobia*, de tortugues, i *Coronula*, de balenes.

És un fet remarcable que tant els ctamàlids com els coronúlids tinguin actualment pocs representants a les zones intermareals i a les aigües pregones. Hom creu que la rica diversitat dels balànids en les aigües somes és per llur superior competitivitat enfront dels ctamàlids, als quals reemplaçaren de llur aparició ençà (NEWMAN & STANLEY, 1981; NEWMAN, 1982). En canvi, la majoria de coronúlids tenen nínxols ecològics no compartits per d'altres *Balanoidea*.

Els avantatges evolutius adquirits pels coronúlids i els balànids sobre els ctamàlids són evidents, ja bé sigui en el mecanisme per alimentar-se, com en l'estructura porosa de la muralla. Les conquilles poroses de balànids i coronúlids són més fàcils i ràpides d'edificar que les massisses dels ctamàlids. Els balànids van encara més lluny i construeixen també una base porosa, i en el cas dels *Megabalanus* fins i tot són poroses les prolongacions laterals de les plaques (ales i radis) que en els altres balànids són massisses. Prova de llur eficàcia i resistència són els nombrosos exemplars sencers que hom pot trobar en el registre fòssil.

APODES

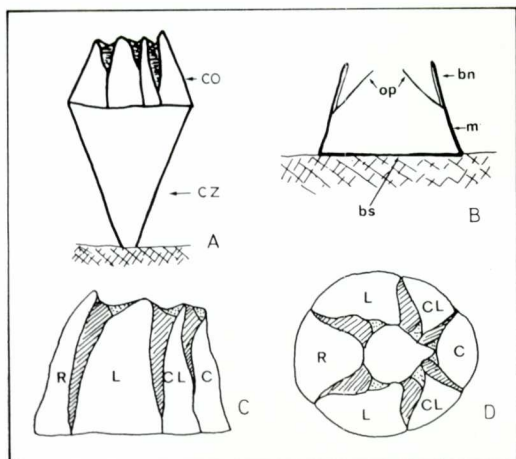
Darwin creà l'ordre dels àpodes per a emplaçar una espècie paràsita d'un lepadomorf: *Proteolepas bivineta* Darwin. Aquesta espècie era l'única representant de l'ordre, fins que BOCOQUET-VEDRINE (1972) descobrí la seva natura d'isòpodes. D'aquell moment ençà hom parla solament de quatre ordres de cirrípedes.

GENERALITATS DELS BALANOMORFS

Des del punt de vista paleontològic, tan sols l'ordre *Thoracica* té interès perquè el seu cos és recobert per un exosquelet calcari (l'ordre *Acrothoracica* té certa importància en icnologia, pel fet de crear cel·les excavades en substrats durs). Els balanomorfs són el subordre més abundant en el registre fòssil del Cenozoic, si més no a casa nostra. A continuació s'exposen les generalitats de llur esquelet.

La conquilla

Els balanomorfs, dits altrament cirrípedes operculars simètrics, es caracteritzen per posseir un exosquelet més o menys articulat que recobreix el cos de l'animal (no pedunculat). Un pla de simetria divideix el cos en dos costats iguals (d'aquí s'origina el nom de simètrics). La conquilla és formada per tres parts majors (figura 1): la muralla; l'aparell opercular amb les seves quatre valves; la base o el calze.



La muralla

La muralla és formada per un seguit de plaques calcàries capiculades les unes amb les altres. Llur nombre varia segons la família o el gènere (fig. 2).

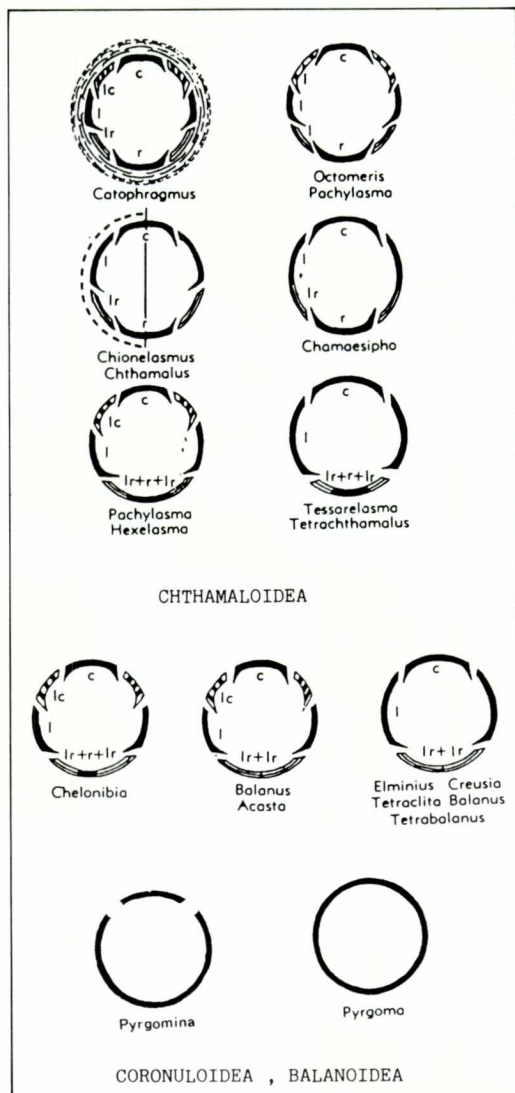


FIG. 1. A, esquema d'una conquilla amb calze: co corona, cz calze. B, secció vertical de la conquilla: bn beina, bs base, m muralla, op opercle (segons DAVADIE, 1963); C i D, model de la muralla: r rostre, l lateral, c carena, cl carenolateral; la zona puntejada correspon a les ales i la ratllada als radis (segons MENESINI, 1965).

FIG. 2. Diagrames de les seccions horitzontals dels diferents tipus de muralles dels *Chthamaloidea*, *Coronuloidea* i *Balanoidea*. Les plaques, llurs imbricacions i homologies: c corona, cl carenolateral, l lateral, r rostre (segons NEWMAN *et al.*, 1969, amb modificacions).

Cada placa és dividida en tres parts (fig. 3): el mur, de forma triangular, i dues expansions laterals primes i curtes que o bé fan de recobriment (radis) o bé són recobertes (ales).

En el cas dels *Chthamaloidea* i en el de nombrosos *Coronuloidea*, el mur i les expansions laterals són massisses. En els altres, però, el mur, i de vegades també les prolongacions laterals, es componen d'una làmina interior i una d'exterior. Les làmines (fig. 4) són separades pels septes longitudinals que conformen els canals parietals, i que, en algunes espècies, són encreuats per septes transversals, o bé reomplerts de carbonat de calci secundari. En unes quantes espècies es forma més d'un nivell de canals.

Dins la làmina interior hi ha les figures

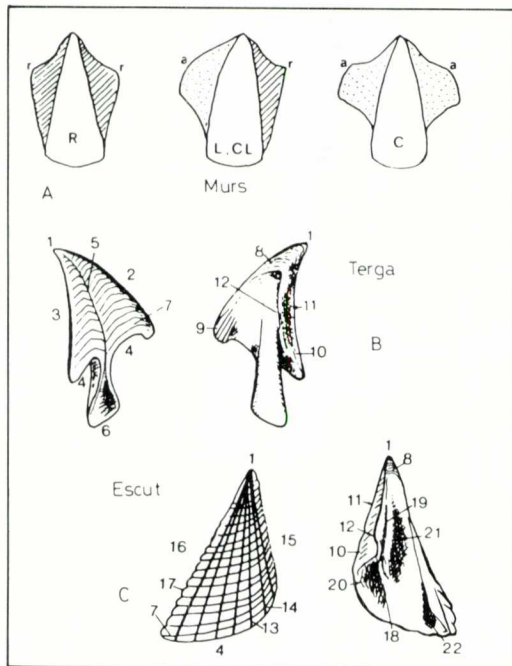


FIG. 3. A, les tres menes de plaques murals segons el tipus de prolongacions laterals: R rostre, L lateral, CL carenolateral, C carena, r radi, a ala; B, terga; C, escut: 1 àpex, 2 marge carenal, 3 marge escutal, 4 marge basal, 5 solc de l'esperó, 6 esperó, 7 lamelles, 8 crestes apicals, 9 crestes del múscul depressor, 10 crestes articulars, 11 canal articular, 12 aresta articular, 13 còstules, 14 grànuls, 15 marge tergal, 16 marge oclusal, 17 dents oclusals, 18 aresta múscul depressor, 19 múscul adductor, 20 impressió múscul depressor lateral, 21 impressió múscul adductor rostral, 22 impressió múscul depressor rostral.

interlaminars amb les seves prolongacions laterals en forma arborescent, i que hom utilitza per a la classificació específica. Dins la làmina exterior hi ha les figures glandulars en forma de sac lobulat, i les figures intralaminars que tenen forma de canalicle perpendicular a la paret exterior (fig. 4).

La configuració originària o primitiva de la conquilla devia ésser formada per 8 plaques principals (fig. 2): 1 rostre, 1 carena, 2 laterals, 2 carenolaterals i 2 rostrolaterals (ex.: *Octomoris*) i, en el seu cas, per un o més anells de petites plaques suplementàries a la base de la conquilla (ex.: *Cataphragmus*).

Totes les altres configuracions de la conquilla provenen de la fusió i/o reducció de les plaques (fig. 2). Això, en alguns casos, pot dur a unes interpretacions diverses o confuses. Per exemple, el pas de vuit a sis plaques en el gènere *Balanus* seria, per DAVADIE (1963), el resultat d'una fusió del rostre primitiu amb els rostrolaterals; però per a d'altres autors, com NEWMAN *et al.* (1969), el rostre primitiu hauria desaparegut i l'actual, secundari, seria format per la fusió dels rostrolaterals.

Els balànids posseeixen a l'extrem apical del mur un engruïment intern (fig. 1). Tot plegat forma un anell anomenat beina. La seva funció és la de donar suport a les valves operculars.

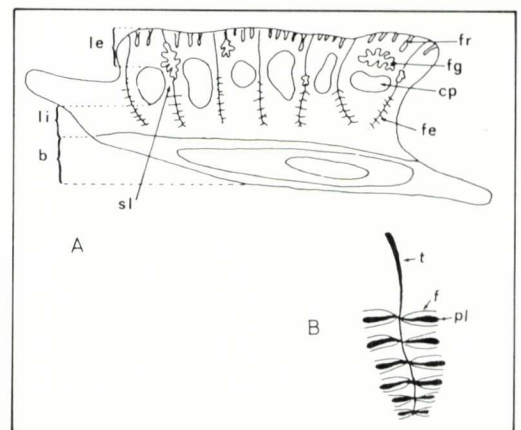


FIG. 4. A, esbós de la secció d'una placa de la muralla: le làmina externa, li làmina interna, sl septe longitudinal, cp canal parietal, b beina, fe figura interlaminar, fr figura intralaminar, fg figura glandular. B, model d'una figura interlaminar: t tija, pl prolongació lateral, f filet (segons MENE-SINI, 1976).

Ornamentació de la muralla

En el cas dels balanomorfs, l'ornamentació varia segons el gènere o l'espècie. Tanmateix, aquest no és pas un caràcter totalment singular de les espècies o gèneres, i sols s'empra com un element distintiu més.

En sentit vertical poden posseir una ornamentació formada per còstules i solcs de més o menys relleu.

En alguns gèneres de balanomorfs amb nombroses còstules, com és el cas de *Creusia* o de *Pyrgoma*, aquestes poden ésser agrupades per generacions de còstules d'aparició simultània a la conquilla: amb el creixement de l'animal i el consegüent engrandiment de l'alçària i de la base de la corona, aniran apareixent les generacions de còstules que ocuparan solament uns

quants dels espais intercostulars anteriors, car el creixement no és uniforme per a tots els solcs (espais intercostulars).

En sentit anular tots els balanomorfs tenen una lleu crenulació formada pels cordons i les estries de creixement. Així mateix apareixen cordons més gruixuts anomenats anells de pertorbació (fig. 6c) (vegeu Estructures de creixement).

Com que els balanomorfs són organismes sèssils i fixats sobre un substrat generalment dur, poden prendre, de vegades, una ornamentació que reproduïx parcialment o total el relleu del sòcol. Hom anomena aquest fenomen xenomorfisme.

La beina és ornamentada per fines clivelles, estries de creixement, que delimiten els cordons de creixement. Pot haver-hi en algunes espècies unes lamelles de

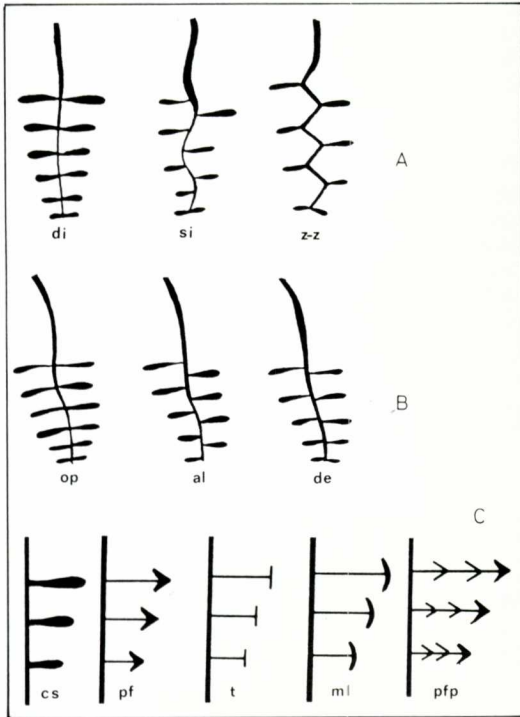


FIG. 5. Morfologies de la figura interlamellar: A, segons la forma de la tija: di directa, si sinuosa, z-z en ziga-zaga; B, segons la posició recíproca de les prolongacions laterals: op oposades, al alternades, de desfasades; C, segons la forma de les prolongacions laterals: cs en cul-de-sac, pf en punta de fletxa, t en forma de T, ml en mitja lluna, pfp en punta de fletxa amb prolongacions secundàries (segons MENESINI, 1965).

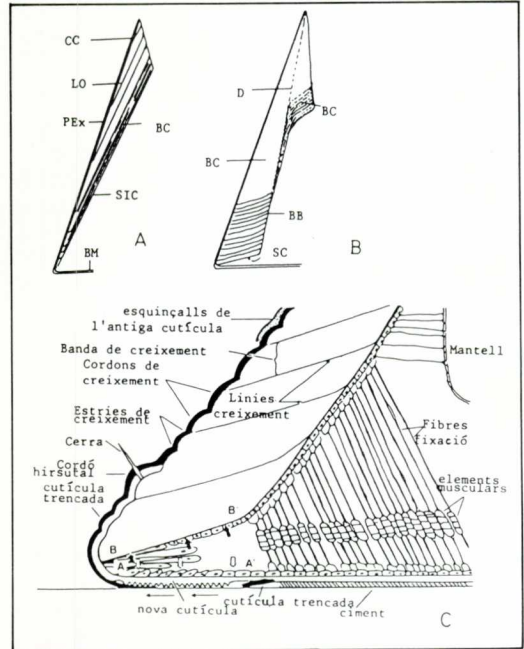


FIG. 6. Models de concrecència, en secció radial, de *Chthamalus* (A) i *Balanus* (B): CC cobertura cuticular, LO làmina orgànica, PEX paret exterior, BC bandes de creixement, SIC superfície interna de creixement, BM base membranosa, D discontinuïtat, BB base de la beina, SC superfície de creixement (segons BOURGET, 1980). C, esquema del creixement de la base de la placa: fletxes fines, direcció del moviment de la cutícula nova; fletxes grans blanques, regió de formació de la cutícula (A-A'); fletxes grans negres, regió de deposició del CaCO_3 (B-B') (segons BOURGET, 1980).

més relleu que no pas els cordons normals; aquestes s'associen amb les lamelles de l'escut opercular.

El color de l'exosquelet és emprat, en els *Balanoidea* actuals, per a la classificació de grups d'espècies. Diversos tons de roig i de roig-marró són els prevalents, encara que també se'n troben de blaus i de violetes. La coloració de la conquilla és confinada a l'exterior dels murs i dels opercles. Generalment, tot el mur té un mateix to, però d'altres tenen una variació anular de tonalitat o de color. Les bandes de color radials són molt comunes en alguns tàxons com *Megabalanus tintinnabulum* Linné. Poden ésser utilitzats com a caràcter de diagnosi. L'origen del color no és del tot conegut. Per als individus fòssils aquest criteri és d'aplicació difícil perquè sols en casos de conservació extraordinària es troben vestigis de la coloració original.

L'aparell opercular (fig. 1b)

L'aparell opercular dels balanomorfs es compon de dos parells de valves de calcita: 2 tergues i 2 escuts, articulats entre ells. Llur funció és la de regular la comunicació amb el medi exterior.

En alguns gèneres les valves operculars són tan reduïdes que no cobreixen tota l'obertura. Per a subsanar-ho tenen una membrana cuticular molt gruixuda que recobreix la resta de l'entrada.

L'escut és una peça triangular. Les seves arestes són el marge oclusal, per on s'encaixen els dos escuts; el marge tergal, per on s'articula l'escut amb la terga; i el marge basal, per on s'hostatja la valva damunt la beina o la muralla.

L'escut no és sempre una peça totalment plana sinó que pot posseir, vist des de la cara externa, una convexitat segons un eix d'encorbament àpico-basal que dona una forma semicònica a la valva escutal; o una concavitat o convexitat segons un eix perpendicular a l'anterior. Tots dos tipus d'encorbament poden ocórrer en una mateixa peça.

Cara interna: en el vèrtex, format pels marges oclusal i tergal, hi ha l'àpex ornat amb les crestes apicals. A l'altre vèrtex del marge oclusal hi ha, d'una manera més o menys palesa en certes espècies, un replec del marge oclusal i també de vegades una

depressió del marge basal que donen lloc a la impressió del múscul depressor rostral. És ben visible en els exemplars grans, com per exemple *Balanus concavus* Bronn. En el tercer vèrtex es troba la impressió del múscul depressor lateral; tal aresta és de recorregut curt i, en certes espècies, és gairebé inexistent. Al llarg del marge tergal hi ha el canal articular amb les seves crestes articulares, i recobrint-lo totalment o parcial, l'aresta articular. El canal i l'aresta articular fan joc de xarnera amb llurs homònims de la terga. En el si de la peça hi ha la impressió del múscul adductor que es prolonga des de la vora del marge basal fins a confluïr i desaparèixer com a element independent amb l'aresta articular.

Cara externa: pot ésser ornada per lamelles o cordons en sentit transversal, de còstules que radien de l'àpex i de grànuls en la confluència de les lamelles i de les còstules. Les còstules corresponen a la prolongació externa de les bandes de creixement internes de la valva; les lamelles, més notables, corresponen a períodes de muda (vegeu Estructures de creixement). Relacionat també amb el creixement hi ha les crestes apicals i articulares, i les dents oclusals.

La configuració de la terga (fig. 3b) és sagitada (en forma de sageta) o passeriforme (d'ocell), amb un esperó més o menys llarg i descentrat; i amb tres costats: el marge carinal, que uneix ambdues tergues de l'opercle; el marge escutal, que es relaciona amb el tergal de l'escut veí; i el marge basal, per on s'insereix l'esperó i s'articula la valva amb la beina.

Cara interna: com l'escut, hi ha aquí també un àpex amb les seves crestes apicals, i una aresta i canal articular sobre el marge escutal. En el vèrtex, creat pels marges carinal i basal, hi ha un crestell vertical que són les crestes del múscul depressor. L'esperó es prolonga pel cos de la peça, tot formant un llom que desapareix contra les crestes apicals i, lateralment, sota l'aresta articular.

Cara externa: la superfície externa és pràcticament llisa, amb l'excepció del solc de l'esperó, que recorre tota la peça des de l'àpex fins a l'extrem de l'esperó, on s'obre en un ventall. Les lamelles són aquí menys rellevants que en els escuts, però força més que els cordons de creixement, fins al punt de delimitar un fals bandejat.

Aquesta estructura és igual que la trobada a la beina. En alguns casos hi ha una costulació (vertical) molt fina i lleu.

La base

L'animal s'emplaça damunt el substrat per la seva base (fig. 1b). Generalment, en el cas dels balanomorfs, tota la superfície de la base pren contacte amb el sòcol i hi adapta la morfologia al seu relleu. Hom podria parlar d'ornamentació xenomòrfica, semblantment a la dels ostrèids (MOORE, 1971). En condicions no restrictives d'espai, la base tendeix a prendre una forma circular.

La base pot ésser membranosa, és a dir, un apilament de capes cuticulars; o de calcària que generalment és més gruixut que l'anterior. Les bases calcificades poden ésser massisses: una superposició de làmines calcificades; o poroses mercès a un sistema de canals radials.

El gruix d'una base porosa creix del centre cap a la perifèria fins a igualar-se amb la del mur. Els canals radials recorren la base a partir d'un punt central o subcentral. En algunes espècies de *Balanidae* hi ha setpes transversals que compartimenten els canals radials, igual que hom troba en els canals parietals de la muralla. Cada canal radial acaba a la perifèria de la base amb una obertura de forma i emplaçament característic per a cada espècie. Els canals radials són homòlegs als canals parietals, i cada canal parietal té el seu corresponent canal radial de la base.

La muralla i la base no es troben fusionades per tal de permetre el creixement de la conquilla.

Quan l'espai per a fixar la base és reduït, ja bé sigui per causes pròpies del substrat, o per haver-lo de compartir entre diversos individus de la mateixa generació (altrament els individus se superposen), o les condicions del medi marí són desfavorables i obliguen a elevar l'obertura, llavors la base pot prendre una forma cònica invertida anomenada calze.

L'estructura dels calzes continua essent la mateixa que a la base normal, tot i que els canals radials són verticals i hom els anomena canals longitudinals. Hom parla de corona quan es refereix al cos emmurallat per distingir-la del calze; els separa la línia de sutura de forma de serra.

De vegades és utilitzat com a terme descriptiu el de base de la corona per a fer referència al pla imaginari o no, que conté la línia de sutura. La base de contacte del calze amb el sòcol és generalment petita.

Hom no ha de confondre les muralles afuades amb les estructures de calze, ni les aturades del creixement, representades per una cicatriu, també en forma de serra, amb les línies de sutura.

Algunes espècies com *Balanus (s.s.) gregarius* (Conrad, 1856) tenen el calze omplert de partions horitzontals nombrosos i prims. Això dóna una estructura en celles que recorda la dels rudistes.

Tanmateix, en alguns gèneres epizònics, el calze és sempre present. Aquests són els de la família *Pyrgomatidae* (= *Creusidae*): *Creusia*, *Pyrgoma*, *Pyrgomina*, etc. Aquests calzes poden tenir una ornamentació semblant a la de la corona.

Creixement esquelètic

La conquilla dels balanomorfs creix en alçada per l'addició de material calcari al taló de la muralla, que forma el mur a prop de la base, i en circumferència per addició de material als marges de les ales i dels radis. Tanmateix, hi ha espècies que en completen la concrecència i, a partir d'aquest moment, el creixement s'esdevé tan sols per addició de conquilla al marge basal del mur, és a dir, en alçada. El nou material és segregat per l'epiteli del mantell situat al colze que formen les plaques amb la base.

Els toràcics són els únics crustacis que poden crear un exosquelet calcari i així mateix, com s'esdevé en tots els crustacis, tenen la capacitat de mudar periòdicament les parts quitinoses de llur cos.

Són dos els processos lligats al creixement de la conquilla, ambdós es relacionen amb l'activitat de l'epiteli i amb la formació de les estructures de creixement. El primer és la formació del teixit cuticular per l'epiteli en el colze de la conquilla; el segon és la secreció de carbonat càlcic dins de la nova cutícula formada. La nova cutícula es crea a cada cicle de muda per unes cèl·lules especialitzades situades sobre la base, prop del colze basal de la conquilla. La secreció del carbonat càlcic per part de l'epiteli és sincrònica amb el període de pre-muda. Durant el cicle de muda, la nova llenca de cutícula, encara plàs-

tica, és estirada cap a fora del marge, per a ésser, després, progressivament omplerta de calcita. La secreció és feta per les cèl·lules especialitzades de l'epiteli, situades a la regió inferior del mur de totes les plaques.

En els balanomorfs de creixement crescent (lateral de les plaques), l'obertura va guanyant progressivament d'àrea. Tanmateix, en alguns tàxons com *Pyrgoma* i *Creusia*, en què la concrescència de les plaques és aturada, l'expansió de l'obertura s'efectua parcialment per l'abrasió del marge de les plaques, bé sigui per l'erosió externa o bé per l'activitat de l'animal.

Estructures de creixement

Fins que la teoria sobre el creixement dels balanomorfs no fou completada, cap a finals dels anys seixanta i principis dels setanta, les estructures internes i externes de l'exosquelet no foren adequadament interpretades.

Bandes internes de creixement

Per norma general, a la literatura especialitzada són poc esmentades les bandes de creixement (fig. 6c), cosa que s'explica pel fet que, en part, solament són visibles en seccions primes.

Hi ha dos models de disposició de les bandes: en el primer (fig. 6a), les bandes s'estenen sense interrupció per tota la superfície interior de les plaques (per exemple, la superfamília *Chthamaloidea*). En les altres espècies (fig. 6b), que poden posseir beina (per exemple, la superfamília *Balanoidea*), l'activitat secretora no és contínua per tota la superfície interna de la conquilla. En aquest cas l'acrescència es produeix al marge basal del mur i a la part mitjano-superior de la placa quan hi ha una beina; al marge inferior del mur l'acrescència o és interrompuda o és excessivament fina.

Són molt nombrosos els estudis que cerquen la influència dels factors ambientals en la producció de les bandes de creixement:

La llum, o el cicle diürn, tenen una influència indirecta en el creixement de l'animal. El deuen afectar en la mesura que són responsables d'un augment de la temperatura de l'aigua i per tant de l'activitat

metabòlica de l'organisme. Per consegüent, el cicle diari de la llum no afecta gens la freqüència de les bandes de creixement.

La immersió està estretament relacionada amb l'alimentació, car la primera restringeix o limita la segona. Per això, l'alimentació es veu afectada pel cicle mareal, l'onatge i els corrents. Hom ha comprovat que aquest és el factor més important que controla el creixement de la conquilla. L'experimentació feta en aquest sentit, tot jugant amb diferents períodes de temps del cicle immersió-emersió, demostra que pels organismes permanentment submergits les bandes dipositades —dues per dia— són molt pobrament diferenciades; tot al contrari s'esdevé amb els que són sotmesos a cicles d'immersió-emersió, els quals formen una franja diferenciada per a cada immersió. Les conclusions assolides demostren que el nombre de bandes dipositades per dia és constant —control intern—, però que llur gruix és afectat pels cicles d'immersió-emersió. Les bandes de *stress* apareixen tot just després d'un període prolongat d'emersió, associat a una elevada temperatura de l'aire i a uns llargs períodes d'insolació.

La influència de l'edat és molt important. Les observacions efectuades amb *Balanus balanoides*, *B. crenatus* i *Elminius modestus* permeten d'establir una variació de la taxa de creixement durant l'ontogènia. Tot just després de la metamorfosi la taxa s'accelera, per a establitzar-se en la maduresa i decreixer amb la vellesa.

Amb la cria és molt probable que disminueixi la taxa de creixement.

Pel que fa a la muda, la taxa augmenta d'un 5 a un 10 % un cop finalitzada i decreix tot just abans de la nova muda.

Hom ha observat per als balànids d'aigües fredes un cicle estacional caracteritzat pel fet de tenir un màxim del creixement a la primavera, una reducció a l'estiu i una reducció més radical a l'hivern. Per tant, les bandes d'hivern són més primes que les d'estiu i de primavera, i aquestes darreres més gruixudes que les anteriors. Tenint present aquest fenomen, hom ha intentat de fer càlculs d'edat per a individus d'aigües fredes, fent un comptatge dels anells hivernals.

En un hàbitat no uniforme, la taxa de creixement pot ésser molt variable segons les condicions particulars de cada individu.

En els balànids sotmesos al cicle ma-

real, les bandes de creixement poden ésser emprades per a fer càlculs sobre el nombre de dies del cicle lunar o anyal, o per a fornir dades de les interferències entre els tipus de marea. La utilització de les bandes de creixement, però, és limitada per les aturades eventuals del creixement.

Els efectes causats a les bandes de creixement pels factors com l'alimentació, la cria, el clima i la muda són coneguts de manera incompleta i això obstaculitza una interpretació més acurada de les estructures de creixement en general.

Hom arriba a la conclusió que la freqüència de deposició de les bandes és un caràcter possiblement regulat per l'animal (caràcter intern) i reforçat pel cicle mareal. Tots els factors, com l'alimentació, l'orientació de la conquilla, la competència, la salinitat, la cria, l'edat, l'estació anual, la temperatura, la marea, els corrents, el clima, l'onatge, etc., solament afecten d'una manera més o menys important el gruix de les bandes de creixement.

Carenes de creixement extern

A la paret externa de la conquilla hi ha les estriacions i les carenes de creixement (fig. 6c), ja sigui a les plaques (murs, expansions laterals i beina), a l'aparell opercular o a la base. Totes segueixen una direcció de concrescència paral·lela al sentit del creixement de l'esquelet. Cada carena és formada per la cristallització de material esquelètic a la superfície interior de la capa quitinosa que cobreix les plaques de la conquilla.

Segons la mida, o l'origen, les carenes són denominades de manera diferent: cordons de creixement, lamelles, cordons hirsutals i anells de pertorbació (dels quals una varietat són els anells hivernals), i les estries de creixement que les separen.

Cordons de creixement: aquestes carenes fines (aproximadament mesuren de 8 a 10 μm) eren associades a les bandes de creixement intern, però hom va comprovar a mitjans dels anys setanta la gran diferència que hi havia entre ambdues estructures. En principi, *Balanus balanoides*, amb el qual es féu l'experiència, en condicions d'immersió permanent, produïa de 4 a 6 cordons per dia; per al nivell inferior de marea es reduïen a 3 per dia; i per al superior a 2 per dia.

Cordons hirsutals: són cordons més prominents que els anteriors i amb una sèrie de petites cerres o pèls; es formen associats amb les mudes, encara que no sempre se'n formen.

Lamelles: en trobem a les valves operculars i a la superfície de la beina. Poden atènyer els 100 μm i comprenen, generalment, un nombre de cordons de creixement. Són relacionades amb la muda però, d'una manera semblant com ocorre amb els cordons hirsutals, poden no formar-se en cada muda. Van apareixent al marge basal de les valves operculars i a la zona de xarnera de la beina.

Anells o carenes de pertorbació: en general són carenes més ostensibles que les descrites precedentment. Apareixen a la superfície exterior de la muralla i dels opercles. Són produïdes per algun esdeveniment que redueix dràsticament el creixement esquelètic. Aquest seria el cas dels anells hivernals dels balànids que viuen a les zones intermareals de les regions àrtiques i subàrtiques; aquests anells hivernals s'han utilitzat per a deduir l'edat de l'organisme quan mor. Ara bé, com que els animals vells posseeixen anells hivernals més petits i sovint els anells més antics (situats a prop de l'obertura de la conquilla) desapareixen per l'abradió del gel, l'edat calculada deu ser falsejada; també pot ésser estimada la taxa de mortalitat de les estacions anuals mitjançant l'avaluació del creixement de la conquilla a partir del darrer anell hivernal, que dona, aproximadament, l'estació de l'any en què es produí la mort.

AGRAÏMENTS

Al doctor Jordi Martinell pels seus suggeriments i el seu mestratge, i al doctor Oriol Riba per l'ajuda rebuda en la redacció d'un text més correcte.

BIBLOGRAFIA

BOUQUET-VÉDRINE, J. 1972. Suprèssion de l'ordre des Apodes (Crustacés, Cirripèdes) et rattachement de son unique représentant, *Protolepas bivincta*, à la famille des Crisoniscidae (Crustacés Isopodes, Cryptonisciens). *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D.*, 275: 2145-2148.

- BOURGET, E. 1980. Barnacle shell growth and its relationship to environmental factors. In: *Skeletal growth of aquatic organisms* (Rhoads & Lutz, Eds.): 469-491.
- COLLINS, D. & RUDKIN, D. M. 1981. *Priscanserarius barnetti*, a probable lepadomorph barnacle from the Middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia. *J. Paleontol.*, 55 (5): 1006-1015.
- DAVADIE, C. 1963. *Etude (systématique et structure) des balanes (fossiles) d'Europe et d'Afrique*. C.N.R.S. Paris.
- MENESINI, E. 1965. Caratteri morfologici e struttura microscopica di alcune specie di balani neogenici e quaternari. *Pal. Ital.*, 59: 85-129.
- MENESINI, E. 1976. Studio della variabilità di *Balanus perforatus* Brug. (Cl. Cirripedia, Ord. Thoracica) in popolazioni fossili e viventi. *Atti Soc. Tosc. Sc. Nat. Mem.*, ser. A, 83: 15-52.
- NEWMAN, W. A. 1982. Cirripedia (part 3). In: *The Biology of Crustacea* v. 1 (Systematics, the Fossil Record, and Biogeography) (Bliss & Able, Eds.): 197-221. Academic Press.
- NEWMAN, W. A., ZULLO, V. A. & WITHERS, T. H. 1969. Cirripedia. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part R (Arthropoda) v. 4 (1) (Moore, Ed.): R206-R295. Geol. Soc. Am. Univ. Kansas; Lawrence, Kansas.
- NEWMAN, W. A. & ROSS, A. 1976. Revision of the balanomorph barnacles, including a catalog of the species. *Mem. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 9: 1-108.
- NEWMAN, W. A. & ROSS, A. 1977. Superfamilies of the Balanomorph (Cirripedia, Thoracica). *Crustaceana*, 32 (1): 102.
- NEWMAN, W. A. & STANLEY, S. M. 1981. Competition wins out overall: Reply to Paine. *Paleobiology*, 7 (4): 561-569.
- PAINE, R. T. 1981. Barnacle ecology: is competition important? The forgotten roles of disturbance and predation. *Paleobiology*, 7 (4): 553-560.
- RIBA-VIÑAS, O. 1984. *Els Cirrípedes del Pliocè de l'Empordà*. Tesi de llicenciatura. Universitat de Barcelona.
- STANLEY, S. M. & NEWMAN, W. A. 1980. Competitive exclusion in evolutionary time: the case of the acorn barnacles. *Paleobiology*, 6 (2): 173-183.
- ZULLO, V. A. 1982. *Arcoscalpellum* Hoek and *Solidobalanus* Hoek (Cirripedia, Thoracica) from the Paleogene of Pacific County, Washington, with a description of a new species of *Arcoscalpellum*. *Contributions in Science*, 336: 1-9.