ROBERT D. BARNES

ZOOLOGIA DE LOS INVERTEBRADOS

Universidad del Valle

DIVISION BIBLIOTECAS
VENCE
Día Mes Año
23 02
09 12 10

DIVISION BIBLIOTECAS

DIVISION BIBLIOTECAS
VENCE
Día Mes Año
27 04 11

DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS
UNIVERSIDAD DEL VALLE
0333271

Segunda Edición

ZOOLOGIA de los INVERTEBRADOS

DR. ROBERT D. BARNES

Profesor de Biología
Gettysburg College

Traducido al español por el
DR. FERNANDO COLCHERO ARRUBARRENA

Editorial Interamericana, S.A.

México - Argentina - España - Brasil - Colombia - Chile - Perú - Uruguay - Venezuela

16 NOV. 2005
UNIVERSIDAD DEL VALLE

hellsdiscos.blogspot.com



El Conocimiento es Open Source

El Conocimiento es Libre!





@Siriox



BMC/CG
592
0333271

Zoología
Invertebrados

copiar del índice ✓

Propiedad de Editorial Interamericana, S. A. — Cedro núm. 512. México 4, D. F., México

Este libro no puede ser reproducido, total o parcialmente, sin autorización escrita del editor

Todos los derechos reservados

Edición en español

© 1969 por EDITORIAL INTERAMERICANA, S. A.

SEGUNDA EDICION

Traducido de la edición original de la obra

Invertebrate Zoology, by Robert D. Barnes

COPYRIGHT UNDER THE INTERNATIONAL COPYRIGHT UNION

© 1968, by W. B. SAUNDERS COMPANY, PHILADELPHIA

Impreso en México — Printed in Mexico

PREFACIO

En esta revisión se ha centrado el esfuerzo principal en poner al día y perfeccionar en lo posible la calidad y amplitud del material incluido. Se ha conservado el enfoque y la organización general utilizados en la primera edición. Sin embargo, hemos introducido agunos cambios con la esperanza de mejorar la presentación. En efecto, se ha añadido un capítulo a modo de introducción relativo a caracteres generales de los metazoarios (capítulo 3). Nos ha parecido oportuno abandonar la posición filogenética fija, al mismo tiempo que hemos tratado de inculcar en el alumno, siempre que ha sido posible, los principales puntos de vista contemporáneos. El último capítulo, "Filogenia animal", se basa en la exposición de las teorías referentes al origen de los metazoarios, evolución de la simetría, del celoma, del metamerismo, y de otros caracteres de este grupo, así como en las relaciones filogenéticas entre los principales filos de metazoarios. Cree el autor que se facilita la comprensión de todos estos temas si el alumno obtiene primero un conocimiento general de los invertebrados.

En respuesta a peticiones reiteradas hemos incluido un capítulo, el 15, sobre insectos, y algunas secciones relativas a los grupos más importantes de animales parasitarios: esporozoarios, trematodos, cestodos y nematodos. En la inteligencia de que muchos cursos de zoología de invertebrados no incluyen los parásitos, y a veces ni los protozoarios, hemos incorporado de tal manera estos grupos en la organización del texto, que pueden estudiarse u omitirse, según el plan de estudios correspondiente, sin detrimento alguno de la continuidad de la exposición.

La tarea de revisar un libro de zoología de los invertebrados, cuyo campo se acrecienta sin cesar, no será nunca sencilla. En los cinco años transcurridos desde que se publicó la primera edición de esta obra ha sido enorme el volumen de literatura acumulada sobre invertebrados. Interesa señalar como significativo que esta literatura no ha quedado restringida en modo alguno a trabajos de investigación. Se han publicado también muchos libros sobre diferentes grupos de invertebrados, así como revisiones de temas diversos. Nos depara buen ejemplo al respecto la literatura sobre moluscos. El volumen *Molluscs* de Morton se publicó poco después de terminar el capítulo dedicado a estos animales en la primera edición de esta obra, y en aquel tiempo era la única fuente de información general sobre este tema en idioma inglés. En la actualidad, no solamente hay una edición revisada del libro de Morton, sino otros cuatro volúmenes disponibles en inglés, y dos en francés, además de un número importante de trabajos en revistas.

El gran caudal de literatura acumulado sobre invertebrados, que aumenta continuamente, en cierto sentido facilita la revisión, pero en otros la hace más difícil. La información que en un tiempo se hallaba ampliamente diseminada es ahora accesible en unas cuantas revistas. Por otra parte, el gran volumen de nueva literatura sobre inver-

tebrados, complica el ya difícil problema de consagrar descripciones a muchos grupos, no habiendo manera de evitar que el texto sea cada vez más extenso. Salta a la vista la imposibilidad de estudiar con cierta profundidad en un solo curso todo el material incluido en las páginas de este volumen. Confiamos en que el maestro haga una selección cuidadosa de las secciones que componen la obra para lograr el equilibrio que mejor convenga a su enfoque de la zoología de los invertebrados.

Sirvieron de gran ayuda en la ardua tarea de revisión las muchas sugestiones y comentarios útiles recibidos por el autor de parte de maestros y alumnos que utilizaron la primera edición. El autor expresa su profunda gratitud a todos ellos y espera que su interés y generosidad se reflejen en un texto netamente mejorado.

He contraído una gran deuda de gratitud con los especialistas que examinaron diversas secciones ya revisadas y formularon sugestiones y críticas, al mismo tiempo que corrigieron errores; ellos no tienen responsabilidad alguna en los que puedan haber quedado. El capítulo sobre protozoarios fue revisado por John Mohr de la Universidad Southern California, Los Angeles; las esponjas por Claude Lévi, de Meudon, Francia; los celentéreos por Cadet Hand de la Universidad Berkeley, California; los quinorrincos y tardígrados por Robert Higgins, Universidad Wake Forest, North Carolina; los poliquetos por R. Phillips Dales del Colegio Bedford, Universidad de Londres; los oligoquetos por Ralph Brinkhurst de la Universidad de Toronto; las sanguijuelas por K. H. Mann del Instituto Bedford de Oceanografía, Nueva Escocia; los moluscos por John Morton de la Universidad Auckland, Nueva Zelandia; los seudoalacranes por Peter Weygolt de la Universidad Libre de Berlín, Alemania Occidental; los crustáceos por William Newman del Instituto Scripps de Oceanografía de la Universidad de California; los insectos por Mont Cazier de la Universidad del Estado de Arizona, Tempe; los miriápodos por S. M. Manton del Museo Británico; la clasificación de diplópodos por Nell Causey de la Universidad del Estado de Louisiana; los briozoarios por Frank Maturo de la Universidad de Florida, Gainesville; la filogenia de los equinodermos por David Nichols de la Universidad de Oxford; y el capítulo final sobre filogenia animal por R. B. Clark de la Universidad de Bristol, Inglaterra. Aprecio mucho la amabilidad e interés del Dr. Herbert Levi del Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard, quien contribuyó con sugestiones muy útiles durante el proceso de revisión.

Testimonio también gratitud imperecedera a mi esposa por el gran número de fotografías nuevas, por la mayor parte del capítulo sobre insectos, y por otras muchas tareas inherentes a la revisión. Los nuevos dibujos fueron ejecutados por Ellen Cole y Kay Reinhardt de W. B. Saunders Company, Philadelphia.

ROBERT D. BARNES

Gettysburg, Pennsylvania

INDICE

Capítulo 1

INTRODUCCION 1

Capítulo 2

PROTOZOARIOS 5

Subfilo Sarcomastigophora 7
Superclase Mastigophora 7
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA SUPERCLASE MASTIGOFORA 18
Superclase Sarcodina 20
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA SUPERCLASE SARCODINA 30
Esporozoarios: subfilo Sporozoa y Cnidospora 32
Subfilo Ciliophora; clase Ciliatea 36
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE CILIATEA 52

Capítulo 3

INTRODUCCION A LOS METAZOARIOS 56

Organización de las metazoarios 58
Embriogenia de los metazoarios 60
Tipos de segmentación y desarrollo embrionario 61
Sinopsis de los filos de metazoarios 64

Capítulo 4

ESPONJAS 67

Clases de esponjas 72

Fisiología y reproducción 74
Posición filogenética de las esponjas 79

Capítulo 5

CELENTEREOS 81

Histología y fisiología de la hidra 81
Clase Hidrozoa (hidrozoarios) 88
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE HYDROZOA 98
Clase Scyphozoa 100
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE SCYPHOZOA 106
Clase Anthozoa (antozoarios) 106
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE ANTHOZOA 118
Filogenia de los celentéreos 118

Capítulo 6

CTENOFOROS 120

RESUMEN SISTEMATIZADO 125

Capítulo 7

PLATELMINTOS 127

Clase Turbellaria (turbeláridos) 127
Acoela (acelos) 127
Turbeláridos superiores 132
Orígenes de los turbeláridos 148
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE TURBELLARIA 148
Clase Trematoda (trematodos) 149
Evolución de los trematodos 158
Clase Cestoda (Cestoidea) 159
Subclase Eucestoda 159
Subclase Cestodaria 163
Origen de los cestodos 163
Relaciones huésped-parásito 163
Filo Mesozoa (mesozoos o mesozoarios) 164

Capítulo 8

NEMERTINOS 167

RESUMEN SISTEMATIZADO DEL FILO RHYNCHOCOELA 176

Capítulo 9

SEUDOCELOMADOS 177

Aschelminthes (asquelmintos) 177
Filo Rotifera (rotíferos) 178
Filo Gastrotricha (gastrotricos) 189
Filo Kinorhyncha (quinorrincos) 192
Filo Nematoda (nematodos) 194
Filo Nematomorpha (nematomorfos) 209
Filo Acanthocephala (acantocéfalos) 210
Filo Entoprocta (endoproctos) 211

Capítulo 10

ANELIDOS 216

Clase Polychaeta (poliquetos) 217
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE POLYCHAETA 262
Clase Oligochaeta (oligoquetos) 263
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE OLIGOCHAETA 279
Clase Hirudinea (hirudíneos) 280
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE HIRUDINEA 292

Capítulo 11

MOLUSCOS 294

Clase Gastropoda (gastrópodos o gasterópodos) 299
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE GASTROPODA 330
Clase Amphineura (anfineuros) 331
Clase Monoplacophora (monoplacóforos) 338
Clase Bivalvia, o Pelecypoda (bivalvos o pelecípodos) 340
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE BIVALVIA O PELECYPODA 366
Clase Scaphopoda (escafópodos) 368
Clase Cephalopoda (cefalópodos) 369
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE CEPHALOPODA 385
Origen de los moluscos 385

DIVISION BIBLIOTECAS Universidad del Valle

Capítulo 12

INTRODUCCION A LOS ARTROPODOS; TRILOBITES 389

Artrópodos 389
SINOPSIS DE LAS CLASES DE ARTROPODOS 397
Trilobites 397

Capítulo 13

QUELICERADOS 402

Clase Merostomata (merostomados) 402
Subclase Xiphosura 402
Subclase Eurypterida (euriptéridos) 407
Clase Arachnida (arácnidos) 408
Estructura general y fisiología de los arácnidos 408
Resumen de las tendencias evolutivas en los arácnidos 414
Orden Scorpiones 414
Orden Pseudoscorpiones 419
Orden Solifugae 421
Orden Palpigradi 421
Orden Uropygi 424
Orden Amblypygi 425
Orden Araneae 426
RESUMEN SISTEMATIZADO DEL ORDEN ARANEAE 437
Orden Ricinulei 438
Orden Opiliones 439
Orden Acarina 441
RESUMEN SISTEMATIZADO DEL ORDEN ACARINA 447
Clase Pycnogonida o Pantopoda 447

Capítulo 14

CRUSTACEOS 452

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE CRUSTACEA ... 463
Subclase Cephalocarida 464
Subclase Branchiopoda 464
Subclase Ostracoda 472
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA SUBCLASE OSTRACODA 475
Subclase Copepoda (copépodos) 476
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA SUBCLASE COPEPODA 483
Subclase Mystacocarida (mistacocáridos) y subclase Branchiura (branquiuros) .. 483
Subclase Cirripedia (cirrípedos) 485
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA SUBCLASE CIRRIPEDIA .. 495
Subclase Malacostraca (malacostráceos) 495
Serie Leptostraca (leptostráceos); orden Nebaliacea (nebaliáceos) 496
Serie Eumalacostraca (eumalacostráceos); superorden Syncarida (sincáridos); órdenes Anaspidacea (anaspidáceos) y Bathynellacea (batineláceos) 498
Superorden Hoplocarida (hoplocáridos) y orden Stomatopoda (estomatópodos) 499
Superorden Peracarida (peracáridos) 501
Orden Mysidacea (misidáceos) 501
Orden Cumacea (cumáceos) 503
Orden Tanaidacea (tanaidáceos) 504
Orden Isopoda (isópodos) 505
RESUMEN SISTEMATIZADO DEL ORDEN ISOPODA 510
Orden Amphipoda (anfípodos) 511

RESUMEN SISTEMATIZADO DEL ORDEN AMPHIPODA 517
Superorden Eucarida (eucáridos) 517
Orden Euphausiacea (eufausiáceos) 517
Orden Decapoda (decápodos) 519
RESUMEN SISTEMATIZADO DEL ORDEN DECAPODA 543
Migración vertical en los crustáceos 544
Cromatóforos, hormonas, ritmos fisiológicos y autotomía 545
Filogenia de los crustáceos 549

Capítulo 15

INSECTOS 552

Morfología externa 552
Anatomía interna y fisiología 556
Reproducción y desarrollo 563
Conducta de los insectos 567
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE INSECTA O HEXAPODA .. 571

Capítulo 16

ARTROPODOS MIRIAPODOS: ONICOFOROS; FILOGENIA DE LOS ARTROPODOS 580

Clase Diplopoda (diplópodos) 580
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE DIPLOPODA 587
Clase Pauropoda (paurópodos) 587
Clase Symphyla (sínfilos) 588
Clase Chilopoda (quilópodos) 589
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE CHILOPODA 594
Filo Onychophora (onicóforos) 594
Filogenia de los artrópodos 598

Capítulo 17

PROTOSTOMADOS MENORES 601

Filo Sipunculida (sipuncúlidos) 601
Filo Echiurida (equiúridos) 604
Filo Priapulida (priapúlidos) 607
Filo Tardigrada (tardígrados) 609
Filo Pentastomida o Linguatulida (pentastómidos, linguatúlidos) 612

Capítulo 18

LOFOFORADOS 615

Filo Phoronida (forónidos) 615

Filo Bryozoa (briozoos o briozoarios) 618
RESUMEN SISTEMATIZADO DEL FILO BRYOZOA 628
Filo Brachiopoda (braquiópodos) 628

Capítulo 19

EQUINODERMOS 634

Clase Asteroidea (asteroideos) 636
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE ASTEROIDEA 650
Clase Ophiuroidea (ofiuroideos) 651
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE OPHIUROIDEA 657
Clase Echinoidea (equinoideos) 658
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE ECHINOIDEA 672
Clase Holothuroidea (holoturoideos) 672
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE HOLOTHUROIDEA 682
Clase Crinoidea (crinoideos) 682
RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE CRINOIDEA 689
Relaciones ecológicas y distribución 690
Equinodermos fósiles y filogenia de los equinodermos 690

Capítulo 20

DEUTEROSTOMADOS MENORES 700

Filo Hemichordata (hemicordados) 700
Clase Enteropneusta 700
Clase Pterobranchia 707
Filogenia de los hemicordados 709
Filo Pogonophora (pogonóforos) 709
Filo Chordata (cordados) 711
Subfilo Urochordata 711
Clase Ascidiacea 711
Clase Thaliacea (taliáceos) 722
Clase Larvacea (larváceos) 723
Filogenia de los urocordados 723
Filo Chaetognatha (quetognatos) 724

Capítulo 21

FILOGENIA ANIMAL 728

INDICE ALFABETICO 739

Zoología de los invertebrados

Capítulo 1

INTRODUCCION

Han sido descritas más de un millón de especies de animales, de las cuales el 5 por 100 aproximadamente poseen columna vertebral, por lo que se designa a sus componentes con el nombre de vertebrados. Las especies restantes, que comprenden el 95 por 100 del reino animal, son invertebrados. Estos últimos animales constituyen el tema de esta obra.

La división del reino animal en vertebrados e invertebrados es artificial y refleja la parcialidad humana en favor del hombre y especies afines. Una característica de un subfilo único de animales es utilizada como base para la separación de la totalidad del reino animal en dos grupos. Cabría, con la misma lógica, dividir los animales en moluscos y no moluscos o artrópodos y no artrópodos. Esta última clasificación podría justificarse, cuando menos desde el punto de vista del número, ya que el 75 por 100 aproximadamente de todos los animales son artrópodos.

Resalta en forma manifiesta la artificialidad del concepto de invertebrado cuando se considera el vasto y heterogéneo conjunto de grupos que se incluyen en esta categoría. No existe una sola característica positiva que los invertebrados ostenten en común. Son enormes las diferencias en tamaño, en diversidad estructural, y en adaptación a diferentes modos de existencia. Unos invertebrados tienen orígenes filogenéticos comunes, otros sólo guardan entre sí relaciones muy remotas. Algunos de ellos tienen relaciones más estrechas con los vertebrados que con otros grupos de invertebrados.

Es evidente que no puede considerarse la zoología de los invertebrados como un campo especial de esta ciencia, por lo menos no en el mismo sentido que la protozoología o entomología. Un campo que abarca todos los aspectos biológicos —morfología, fisiología, embriología y ecología— del 95 por 100 del reino animal no puede considerarse como una sección aparte de la zoología, ya que virtualmente representa el objeto mismo de esta disciplina. Por el mismo motivo, ningún zoólogo puede calificarse en puridad como zoólogo de los invertebrados. Puede ser un protozoólogo, un malacólogo, un acarólogo, o dedicarse al estudio de algún aspecto de la fisiología, embriología, o ecología de uno o más grupos animales. Más allá de áreas tan limitadas, el número y diversidad de los invertebrados es demasiado grande para permitir mucho más que un buen conocimiento general del tema.

Se cree en términos generales que el reino animal tuvo su origen en los océanos arqueozoicos, mucho antes de la aparición del primer fósil registrado. La concentración salina del protoplasma y de los líquidos tisulares era casi idéntica a la del agua del mar (quizá esta última un poco más salada). Todos los filos importantes de animales tenían por lo menos algunos representantes marinos; algunos grupos, como los celentéreos y equinodermos, son casi exclusivamente marinos. Desde el ambiente marino ancestral, diferentes grupos de animales han emigrado al agua dulce, y algunos se han desplazado a la tierra.

Si lo comparamos con el agua dulce y la tierra, el mar representa un ambiente relativamente uniforme, si bien la vida en el mismo no se halla uniformemente distribuida a través de las profundidades e inmensas amplitudes de los océanos del mundo. Las orillas de los continentes se inclinan gradualmente hacia el mar en forma de bancos de arena subacuáticos hasta profundidades de 60 a 180 m, para precipitarse después en forma escalonada a profundidades de 3 600 m o más. La anchura de las diferentes plataformas continentales varía considerablemente. El borde de la plataforma atlántica occidental es de unos 100 Km desde el litoral, mientras que a lo largo de la costa norteamericana del Pacífico dicha plataforma es muy estrecha. La más ancha se halla en la costa de Siberia y se extiende unos 1 000 Km en el Océano Artico.

Las aguas que bañan la plataforma continental comprenden la zona litoral * de los océanos en

* Empleamos aquí la vieja definición del término *litoral* en ausencia de un vocablo moderno general para referirnos a las aguas superficiales que cubren la plataforma continental. El término *litoral* en oceanografía moderna alude a la zona intermedia entre las líneas de marea alta y baja.

la cual hay una población mucho mayor de vida marina que la existente en aguas de las grandes profundidades. La abundancia de la fauna litoral depende del aporte ininterrumpido de nitratos, fosfatos, y otras substancias esenciales vertidas en las aguas costeras por ríos y corrientes. Este material proporciona un medio sumamente rico a las algas fotosintéticas ("las hierbas del mar"), el cual forma la base de la cadena alimenticia de la vida animal. El ascenso de las aguas del fondo del océano, que mezcla los detritos acumulados en el mismo con las aguas superficiales, crea zonas productivas análogas como los grandes bancos de Terranova.

En aguas tropicales, donde el recambio del nitrato es extraordinariamente rápido, la población vegetal y animal es menor que en los océanos templados. Sin embargo, los mares tropicales y semitropicales poseen mayor número de especies que las aguas tibias. Una de las faunas marinas más ricas del mundo, en cuanto a número de especies se refiere, se halla en las Indias Orientales (Indonesia). Las islas de esta región, Borneo, Sumatra, Célebes y otras, representan todo lo que resta de la gran masa de tierra sumergida que alguna vez unió Australia con Asia meridional. Los mares circundantes desde el Golfo de Siam al Mar de Arafura entre Nueva Guinea y Australia, son muy superficiales y forman el centro de la rica fauna Indo-Pacífica.

La distribución vertical de los organismos marinos es controlada en gran medida por las profundidades de penetración de la luz. Según la turbiedad del agua puede penetrar luz suficiente para fotosíntesis hasta unos 200 m. Debajo de esta zona superior, iluminada, se encuentra la zona sombría o crepuscular, donde no llega luz bastante para fotosíntesis, si bien la obscuridad en la misma no es todavía completa. Desde esta zona hasta el fondo del océano la obscuridad es total. Esta región constituye la llamada zona afótica. Los animales que habitan con carácter permanente las zonas sombría y afótica son carnívoros o devoradores de detritos y dependen en última instancia de la actividad fotosintética de las algas microscópicas de las regiones superiores iluminadas. Como dato curioso cabe señalar que los animales de la zona sombría ostentan diversos matices de rojo; mientras en la zona afótica predominan el púrpura y negro.

Se observa una estratificación similar en las profundidades de los lagos de agua dulce, si bien aquí la temperatura constituye factor primario de control. El agua dulce alcanza su mayor densidad a 4°C, y así, cuando en la primavera y verano se entibian grandes volúmenes de agua, la más caliente permanece en la superficie, mientras el agua fría, más pesada, se halla en el fondo. Entre las capas de agua superiores e inferiores la circulación es muy escasa, de modo que no solamente se halla en el fondo la zona obscura, sino que también las aguas del mismo están relativamente estancadas y su fauna sumamente restringida. Al aparecer los primeros fríos, el agua de las capas superiores se torna más pesada y se sumerge, dando origen a un intercambio general entre la superficie y el fondo. Durante el invierno se estabilizan de nuevo las condiciones, pero con estratificación invertida de la temperatura, ya que ahora el agua más iluminada y fría se encuentra en la superficie en forma de hielo flotante, y la más pesada y caliente (4°C) reside en el fondo. En la primavera, después de la fusión de los hielos invernales, se observa otro intercambio como en el otoño.

Tanto los océanos como los lagos de agua dulce poseen un gran conjunto de organismos microscópicos o macroscópicos diminutos que nadan libremente o que permanecen suspendidos en el agua. Estos organismos comprenden el plancton e incluyen vegetales (fitoplancton) y animales (zooplancton). Si bien muchos organismos del plancton son capaces de locomoción, su tamaño demasiado exiguo les impide desplazarse con independencia de las corrientes en que flotan. El fitoplancton está compuesto de enorme número de diatomeas, y algas microscópicas; además, el plancton marino incluye etapas reproductivas de las algas más voluminosas rojas y pardas.

El zooplancton marino incluye representantes de todos los grupos de animales virtualmente, tanto adultos como en etapas diversas de desarrollo. Es más reducido el número de los animales que constituyen el plancton del agua dulce. Posee el plancton importancia primordial, sobre todo el marino, en la cadena alimenticia acuática. El fitoplancton fotosintético forma el primer eslabón de la cadena, y sirve como alimento al zooplancton, el cual a su vez constituye el sustento de animales más voluminosos. Como era lógico esperar, el plancton alcanza su mayor densidad en la zona superior iluminada; y en aguas productivas los organismos del plancton pueden concurrir en tan enorme número que el agua aparezca turbia. Muchos organismos habitan espacios microscópicos intersticiales e intercomunicados entre las partículas de arena y lodo en los centímetros más superficiales de los lagos y en los fondos marinos, sobre todo en la zona litoral. La fauna intersticial, o los organismos que residen en este hábitat, han comenzado a ser investigados más intensamente en los últimos años. Incluyen representantes de casi todos los filos de animales, habiendo sido descubierto buen número de grupos importantes de animales hasta ahora desconocidos.

En los capítulos siguientes se estudian las historias evolutivas de diversos filos de animales. Con frecuencia se utiliza la evolución como base para comprender la diversidad adaptativa dentro del filo o clase. En el último capítulo se hace

referencia a los diferentes esquemas y teorías propuestos para explicar las relaciones filogenéticas entre los filos. Al estudiar dichas relaciones es conveniente recurrir a términos como *primitivo, avanzado, inferior, superior* y *especializado*. Por desgracia, estos términos no son siempre bien comprendidos por los alumnos y tienden a crear la impresión errónea de que evolución ha progresado de un grupo a otro hacia algún estado ideal u objetivo de perfección. Términos como *primitivo* y *avanzado* son relativos y poseen sobre todo importancia al estudiar la evolución en un grupo determinado de animales. Por ejemplo, se denominan *especies primitivas* aquellas que poseen muchas, o el mayor número, de características que se cree poseyó el tronco ancestral del cual descienden los miembros del grupo que viven actualmente. Se califican como *especies avanzadas* aquellas que han experimentado cambios considerables si se comparan con las primitivas, casi siempre como resultado de diversas situaciones ambientales o por adopción de un modo de existencia diferente. El término *especializado* suele referirse a características de especies adaptadas en forma específica a un nicho ambiental determinado. Sin embargo, los términos *especializado* y *avanzado* no significan en modo alguno *mejor* o *más perfecto*, por virtud de que las condiciones ambientales para las cuales se adaptó una especie particular especializada pueden no preponderar en las formas primitivas. Ahora bien, mientras ciertas especies poseen algunas características primitivas, con frecuencia estas mismas especies están especializadas en otros aspectos.

Los términos *primitivo* y *avanzado* pueden ser particularmente engañosos cuando se comparan diferentes filos, ya que en términos generales solamente se alude a una, o a unas cuantas características. Por ejemplo, como los animales multicelulares evolucionaron a partir de formas unicelulares, los protozoos son, en cuanto a estas características, primitivos si los comparamos con los filos multicelulares. Ahora bien, si prescindimos de esta característica, el término *primitivo* tiene poca aplicación a los protozoos, ya que los mismos han experimentado a nivel unicelular un gran desarrollo evolutivo que los ha llevado a una especialización intracelular no igualada por las células de ningún animal metazoario.

Los términos *superior* e *inferior* suelen referirse a los niveles de origen de ciertos grupos o especies a partir de líneas principales de evolución. Así vemos que las esponjas y celentéreos son a menudo considerados como filos *inferiores*, ya que se fija su origen cerca de la base del árbol filogenético del reino animal. Tal hecho no implica que tanto las esponjas como los celentéreos sean primitivos en todos los aspectos, ya que unas y otros, como todos los restantes grupos de animales, han seguido ciertas líneas independientes de especialización. Además, esto no quiere decir en forma obligada que los grupos superiores hayan evolucionado *directamente* a través de esponjas y celentéreos.

ERAS	PERIODOS		EPISODIOS DE FORMACION DE MONTAÑAS	VIDA	AÑOS TRANSCURRIDOS
Cenozoica	Cuaternario	Reciente	Alpina-Cascadiana	Edad del hombre	15 000
		Pleistoceno			1 500 000
	Terciario	Plioceno		Edad de los mamíferos y angiospermas	
		Mioceno			30 000 000
		Oligoceno			
		Eoceno	Himalaya		
Mesozoica	Cretáceo		Laramie	Edad de los reptiles y gimnospermas	
	Jurásico		Sierra Nevada		180 000 000
	Triásico				225 000 000
Paleozoica	"Carbonífero"	Pérmico	Apalaches Hercinianos	Edad de los peces y pteridofitas	
		Pensilvánico			
		Misisipiense			370 000 000
	Devónico		Caledoniano-Acadiense	Edad de los invertebrados y talofitas	
	Silúrico				
	Ordovícico				500 000 000
	Cámbrico				
Proterozoica	"Precámbrico"		Gran cañón Laurentinos jóvenes		
Arqueozoica			Laurentinos viejos		2 500 000 000 (?)

FIG. 1-1. Subdivisiones del calendario geológico. (Según Darrah, W. C., 1960: *Principles of Paleobotany*. 2a. ed. Ronald Press, Nueva York.)

Ningún estudio de los invertebrados es completo, ni puede lograrse comprensión cabal de la filogenia de los mismos, sin una consideración previa de las formas fósiles y grupos extintos. Se han incluido nociones de paleontología de los invertebrados en la extensión que ha permitido el espacio disponible. De cuando en cuando se harán referencias a diferentes periodos y eras geológicas. El alumno que sólo posee nociones de geología encontrará útil el cuadro de los tiempos geológicos que se reproduce en la figura 1-1.

La bibliografía al final de cada capítulo no pretende ser una selección de títulos recomendados para lectura ulterior. La literatura sobre invertebrados es enorme si consideramos la amplia zona de la biología que incluye. La mayor parte de esta literatura consta de trabajos de investigación diseminados en centenares de revistas de biología publicadas en todo el orbe durante los últimos ochenta años. Es evidente que cualquier lista de tales trabajos que pudiéramos incluir aquí sería tan limitada en número, y su selección tan arbitraria, que su valor resultaría sumamente dudoso. En consecuencia, la bibliografía en esta obra es de índole muy distinta, e incluye dos categorías. Una, que comprende la literatura citada en el texto, y otra de mucha mayor importancia para el alumno integrada por trabajos de gran valía referentes al grupo de invertebrados que se estudia en el capítulo correspondiente. Casi todas estas citas bibliográficas se completan con una breve exposición relativa a las características específicas del trabajo. Gran parte de estos trabajos de investigación contienen amplia bibliografía que el alumno debe consultar para información adicional sobre temas determinados.

No consideramos útil incluir una relación de revistas con trabajos sobre zoología de invertebrados por el gran número de las mismas ya existentes, y además porque casi ninguna se dedica exclusivamente a invertebrados. Unas cuantas horas en una buena biblioteca, provisto de la bibliografía recomendada en los trabajos de referencia a que antes aludimos, tiene seguramente mucho más valor para iniciar al alumno en la índole de las revistas de biología.

Hay, sin embargo, algunos trabajos de tipo general con los cuales debe familiarizarse el alumno. Cada uno de ellos consta de cierto número de volúmenes y estudia los filos de invertebrados en todo el reino animal. Cuatro de ellos están escritos en lengua inglesa. *The Invertebrates* (Los invertebrados) de L. H. Hyman consta en la actualidad de seis volúmenes (1940-1967). El primer volumen de A. Kaestner, *Invertebrate zoology* (Zoología de los invertebrados) apareció en 1967. Se trata de una traducción y revisión de un trabajo original alemán que se publicará en tres volúmenes. Dos volúmenes sobre *Structure and function of the nervous system of invertebrates* (Estructura y función del sistema nervioso de los invertebrados) publicados en 1965 por T. H. Bullock y G. A. Horridge brindan una descripción muy completa de este sistema. El tercer trabajo en inglés es *Treatise on invertebrate paleontology* (Tratado sobre paleontología de los invertebrados) está dedicado por completo a fósiles de invertebrados. Dirigido por R. C. Moore, el primer volumen apareció en 1952; la serie está todavía incompleta.

Un notable trabajo francés es el *Traité de zoologie* (Tratado de zoología), dirigido por P. Grassé. Esta obra, que se inició en 1948, estudia tanto vertebrados como invertebrados, pero aún permanece incompleta.

Entre los trabajos alemanes destaca el *Handbuch der zoologie* (Tratado de zoología), dirigido por W. Kukenthal y T. Krumbach, publicado en 1923; es una obra completa que estudia el reino animal en su totalidad. Otro trabajo de importancia fundamental es el titulado *Klassen und ordnungen des tierreichs* (Clases y órdenes del reino animal), de H. G. Bronn (director), que fue publicado en 1873; en la actualidad todavía se publican nuevas secciones. Se trata de una obra monumental que abarca todo el reino animal con descripciones extensísimas de muchos grupos animales.

Capítulo 2

PROTOZOARIOS

Los protozoarios constituyen un grupo heterogéneo de organismos microscópicos unicelulares que poseen estructura celular típica. Se ha considerado clásicamente a este conjunto de animales como un filo único dentro del reino animal, el filo Protozoa, siendo utilizado todavía este enfoque por la inmensa mayoría de los protozoólogos contemporáneos.

A pesar de su uso, el concepto de Protozoa como un filo animal plantea varios problemas. En primer término, el nivel unicelular de organización es la única característica por la cual puede describirse el filo; en todos los demás aspectos el filo despliega enorme diversidad. En los protozoarios se observan todos los tipos de simetría, una amplia gama de complejidad estructural, y adaptaciones para todos los tipos de condiciones ambientales. Como organismos, los protozoarios han permanecido a nivel unicelular, pero han evolucionado a lo largo de muchas líneas por especialización de partes del protoplasma. Es decir, se ha producido especialización a través de la evolución de los organitos. La evolución de los protozoarios es análoga a la de los animales multicelulares, en los cuales la especialización ha dependido de la diferenciación de células dentro de un cuerpo multicelular. Así, la simplicidad y complejidad en los protozoarios se manifiesta en el número y naturaleza de sus organitos, y de la misma forma la simplicidad y complejidad en los animales multicelulares se refleja en el desarrollo de los sistemas de tejidos y órganos.

Un filo, como cualquier otro grupo taxonómico, debe ser monofilético, habiendo evolucionado sus miembros a partir de un antepasado común no demasiado remoto. Los protozoarios quizá no puedan considerarse monofiléticos, y ello plantea el segundo problema importante relacionado con el concepto Protozoa. Virtualmente todos los organismos unicelulares móviles han sido incorporados a un solo filo, sin prestar demasiada atención a las relaciones evolutivas, y es precisamente entre los protozoarios flagelados que esta decisión de los protozoólogos ha producido los errores de más volumen. La mayor parte de los flagelados de vida libre son organismos autotróficos, parecidos a plantas que cuando se agrupan constituyen una mezcolanza de formas que no guardan relación recíproca alguna. Casi todos representan organismos de tipo de alga que han sido clasificados en diferentes filos por los ficólogos. En muchos casos es neta la evidencia de su afinidad con otros miembros de los filos de algas. Por ejemplo, algunos "protozoarios" flagelados verdes guardan relación más estrecha con las algas multicelulares verdes, muchas de las cuales producen incidentalmente zoosporas móviles, que con otros flagelados.

Se han propuesto varias soluciones para soslayar las dificultades originadas por el concepto tradicional del filo Protozoa. Una de ellas consiste en renunciar a este filo como tal y elevar cada una de las clases de protozoarios al rango de filo. De esta manera se corrige la ausencia de caracteres de unificación en el conjunto que tanto resalta cuando se consideran como una sola entidad. Sin embargo, tal solución no resuelve el problema de los flagelados, lo cual podría lograrse mediante restricción de dicho grupo a formas de tipo animal.

Semejante restricción, y la eliminación de los protozoarios del reino animal, la encontramos en la clasificación de los organismos vivos en cuatro reinos, concepto que ha sido bien acogido por muchos biólogos. Las algas verdeazul y las bacterias que poseen núcleos mal definidos y pocos organitos se sitúan en el reino Monera. Los organismos multicelulares autotróficos que forman embriones constituyen el reino vegetal Metafita. Los organismos multicelulares holozoicos formadores de embriones integran el reino animal Metazoa. El resto de los organismos constituye el reino Protista. Estos últimos poseen células típicas y pueden ser unicelulares o multicelulares, aunque los gametos son siempre producidos en células únicas y no en órganos multicelulares. No se forma embrión a partir del cigoto. Con esta definición, las clases de protozoarios se convierten

en filos del reino Protista, junto con los grupos de algas y hongos. Los "protozoarios" flagelados autotróficos son separados de los flagelados heterotróficos y situados entre los diferentes protistas de tipo alga.

Como todavía muchos protozoólogos siguen fieles al concepto clásico que también continúa vigente en buen número de libros de protozoología, en la siguiente exposición consideraremos los protozoarios como representantes de un solo filo. Para la clasificación del filo nos atendremos a la publicada por la Sociedad de Protozoólogos en 1964.

Los protozoarios se encuentran siempre en lugares donde haya humedad, en el mar, todos los los tipos de agua dulce y suelo. Son comensales, simbióticos, y muchas especies parásitas. De hecho, los esporozoarios son enteramente parásitos.

Si bien la mayor parte de los protozoarios viven como individuos solitarios, otros muchos forman colonias. Destaca entre estos últimos *Volvox*, que alcanza tal grado de interdependencia celular que se aproxima a un nivel de verdadera estructura multicelular (fig. 2-2, *C*). Tanto las especies en colonia como las solitarias pueden aparecer como formas sésiles o de movimiento libre.

La inmensa mayoría de los protozoarios son microscópicos. *Plasmodium*, el parásito del paludismo, es tan pequeño que solamente ocupa la cuarta o quinta parte de un eritrocito humano. En el otro extremo, el ciliado de agua dulce *Spirostomum*, puede alcanzar una longitud de 3.0 mm y observarse por lo tanto a simple vista. Las colonias de algunas especies son aún más grandes. *Nummulites*, un fósil foramínifero de comienzos de la era Cenozoica, tenía 19 cm, probablemente el mayor tamaño alcanzado por un protozoario.

Fisiología general y organitos de los protozoarios. Poseen los protozoarios todas las estructuras celulares típicas, y en los mismos tienen lugar todos los procesos básicos de las células. Ahora bien, un protozoario representa bastante más que el equivalente de una sola célula en un animal multicelular. En otros términos, un protozoario, aunque unicelular, debe reconocerse como un organismo completo, en cuya estructura se llevan a cabo todas las funciones propias de un animal multicelular. Muchas de estas funciones se consuman por medio de organitos, o partes especializadas del protoplasma. La célula del protozoario puede alcanzar gran complejidad. Sonneborn afirmó en 1950 que *Paramecium*, organismo utilizado con frecuencia como ejemplo de animal "simple", es "más complicado en morfología y fisiología que cualquier célula del cuerpo humano".

El cuerpo del protozoario suele estar limitado por una sola membrana celular que posee la ultraestructura típica en tres láminas de las células en general. La rigidez o flexibilidad del cuerpo del protozoario depende en gran medida de la naturaleza del citoplasma subyacente. Este citoplasma cortical suele ser gelatinoso y recibe el nombre de ectoplasma, en oposición al citoplasma interno más fluido llamado endoplasma. Tanto ectoplasma como endoplasma son tan sólo estados coloidales diferentes del protoplasma y son reversibles. En muchos grupos distintos se observan cubiertas o láminas externas carentes de vida. Tales cubiertas pueden ser simplemente envolturas de celulosa o gelatina, láminas específicas compuestas de diversos materiales orgánicos e inorgánicos o partículas extrañas unidas por cemento.

El núcleo es casi siempre vesicular y contiene buena cantidad de nucleoplasma y uno o más nucléolos, llamados a veces endosomas; en ocasiones, el núcleo puede ser compacto con material cromatínico densamente aglomerado. No debe sorprender, en un grupo tan diverso como el de los protozoarios, que el núcleo ostente caracteres más o menos extraños. Los organitos locomotores de los protozoarios pueden ser flagelos, cilios, o prolongaciones móviles del cuerpo celular llamadas seudópodos. Como el tipo de organito locomotor es importante en la clasificación del filo, dejaremos para más tarde la descripción de su estructura.

Constituye característica de muchos protozoos la presencia de un organito llamado vacuola contráctil (fig. 2-13, *B*). Estas vacuolas son estructuras que brindan equilibrio hídrico al actuar como bombas que extraen el exceso de agua del citoplasma. Suelen tener forma esférica y se colapsan periódicamente liberando su contenido líquido al exterior. La vacuola se desarrolla inicialmente a partir de la confluencia de pequeñas gotas. La membrana de la vacuola, como todas las membranas intracelulares, tiene la misma ultraestructura que la membrana celular. El protoplasma que rodea la membrana de la vacuola contráctil se halla repleto de túbulos y vesículas. El contenido de esta estructura se vierte en la vacuola principal durante la etapa de repleción de su ciclo (fig. 2-42). El animal puede poseer una o varias vacuolas contráctiles, variando su posición y estructura en los diferentes grupos. Se encuentran vacuolas contráctiles con más frecuencia en protozoarios de agua dulce con citoplasma hipertónico al agua del medio, aunque también se hallan en ocasiones en grupos marinos.

En los protozoarios se observan todos los tipos de nutrición. Unos son autotróficos, otros saprozoicos; muchos son holozoicos, y la digestión ocurre intracelularmente en el interior de las vacuolas alimenticias. Este tipo de digestión intracelular se ha estudiado muy especialmente en amibas y cilados. Las vacuolas alimenticias experimentan cambios definidos en concentración de ion hidrógeno (pH) y en tamaño durante el curso de la digestión. Después de la ingestión se reduce el contenido de la vacuola, al mismo tiempo que

se torna intensamente ácido. Después de la fase ácida inicial pasan del citoplasma a la vacuola enzimas en medio alcalino, y ésta aumenta de volumen y adquiere alcalinidad. Llegado este momento es digerido el contenido de la vacuola, los productos absorbidos, y los residuos no digeribles expulsados al exterior. Roth (1960) estudió las diversas fases de la digestión intracelular valiéndose de microscopia electrónica. Durante la fase en que la vacuola recibe líquido alcalino y se agranda, la membrana se halla muy plegada y hace protrusión hacia el interior de la cavidad. En el curso de la fase de digestión y absorción, el lado externo o citoplásmico de la membrana de la vacuola se encuentra rodeado de vesículas diminutas. Estas vesículas se originan por evaginación y pellizcamiento de la membrana vacuolar (pinocitosis) y probablemente representen la transferencia de material de la vacuola al citoplasma.

Se produce el intercambio de gases por difusión del oxígeno a través de la membrana celular. Los protozoarios que viven en el agua donde hay descomposición activa de materia orgánica, o en el aparato digestivo de otros animales, pueden existir sin oxígeno o con volúmenes mínimos de este gas. Algunos protozoarios son anaerobios facultativos, ya que utilizan el oxígeno cuando está presente, pero son capaces también de respiración anaerobia.

Los productos metabólicos terminales son difundidos hacia el exterior. El amoniaco es el principal desecho nitrogenado, y la cantidad eliminada varía con la de proteína consumida.

Reproducción. Los procesos reproductivos y ciclos vitales de los protozoarios son muy variados, habiéndose creado una terminología copiosísima para describir las peculiaridades de los diferentes grupos. Aquí haremos referencia solamente a algunos de los términos más frecuentemente usados.

En todos los protozoarios la reproducción es de tipo asexual, siendo el único modo de reproducción en algunas especies. La división del animal en dos o más células hijas recibe el nombre de fisión. Cuando este proceso da origen a dos células hijas similares se denomina fisión binaria; cuando una célula hija es mucho más pequeña que la otra, el proceso se llama gemación. En algunos protozoarios es la regla la fisión múltiple o esquizogonia, en la cual, después de un número variable de divisiones nucleares, la célula se divide en varias células hijas. Con pocas excepciones la reproducción asexual implica cierto grado de rediferenciación de organitos ausentes después de la fisión.

La reproducción sexual puede involucrar fusión (singamia) de gametos idénticos (llamados isogametos), o de gametos que difieren en tamaño y estructura. Estos últimos, conocidos como anisogametos, fluctúan desde tipos que difieren solamente en tamaño a espermatozoos y óvulos bien diferenciados. Con frecuencia se observa meiosis en el curso de la formación de gametos, pero en muchos protozoarios flagelados, autotróficos, dicha meiosis es postcigótica, es decir, se produce después de la formación del cigoto, como en la mayor parte de las algas. En los protozoarios ciliados no hay formación de gametos distintos, sino que se establece la unión de dos animales en un proceso llamado de conjugación, e intercambian sus núcleos. Cada núcleo emigrante se fusiona con un núcleo estacionario en el conjugado opuesto para formar un núcleo de cigoto (sincarion). Se observa con menos frecuencia el proceso denominado autogamia, en el cual dos núcleos, cada uno de ellos representante de un gameto, se fusionan para formar un cigoto, ocurriendo todo en el interior de un solo individuo.

El enquistamiento constituye característica del ciclo vital de muchos protozoarios, incluyendo la mayor parte de las especies de agua dulce. Para formar el quiste, el protozoario segrega una envoltura espesa alrededor de sí mismo, y se torna inactivo. Según la especie, el quiste protector es resistente a la desecación o a las bajas temperaturas, y el enquistamiento capacita al animal para superar condiciones desfavorables del ambiente. El ciclo vital más sencillo incluye solamente dos fases: una activa, y otra enquistada o protectora. Sin embargo, los ciclos vitales más complejos se caracterizan a menudo por cigotos enquistados o por formación de quistes especiales reproductores, en los cuales tienen lugar fisión, gametogénesis, y otros procesos de tipo reproductivo.

Los protozoarios pueden ser dispersados a grandes distancias, tanto en la etapa móvil como en la enquistada. Son agentes comunes de dispersión las corrientes de agua y los vientos, siendo también importantes medios de transporte el lodo de las patas y picos de las aves marinas. Los insectos y otros animales pueden actuar también como medios de dispersión.

SUBFILO SARCOMASTIGOPHORA

Los protozoarios amiboides y flagelados se incluyen en el subfilo Sarcomastigophora. Salvo raras excepciones los núcleos son de un solo tipo, monomórfico, aunque puede haber más de uno. No se forman esporas, y cuando existe reproducción sexual, implica singamia.

Superclase Mastigophora

La superclase Mastigophora (mastigóforos) o Flagellata (flagelados) incluye aquellos protozoarios que poseen flagelos como organitos locomotores adultos; se consideran como los más primitivos de los grupos importantes de protozoarios.

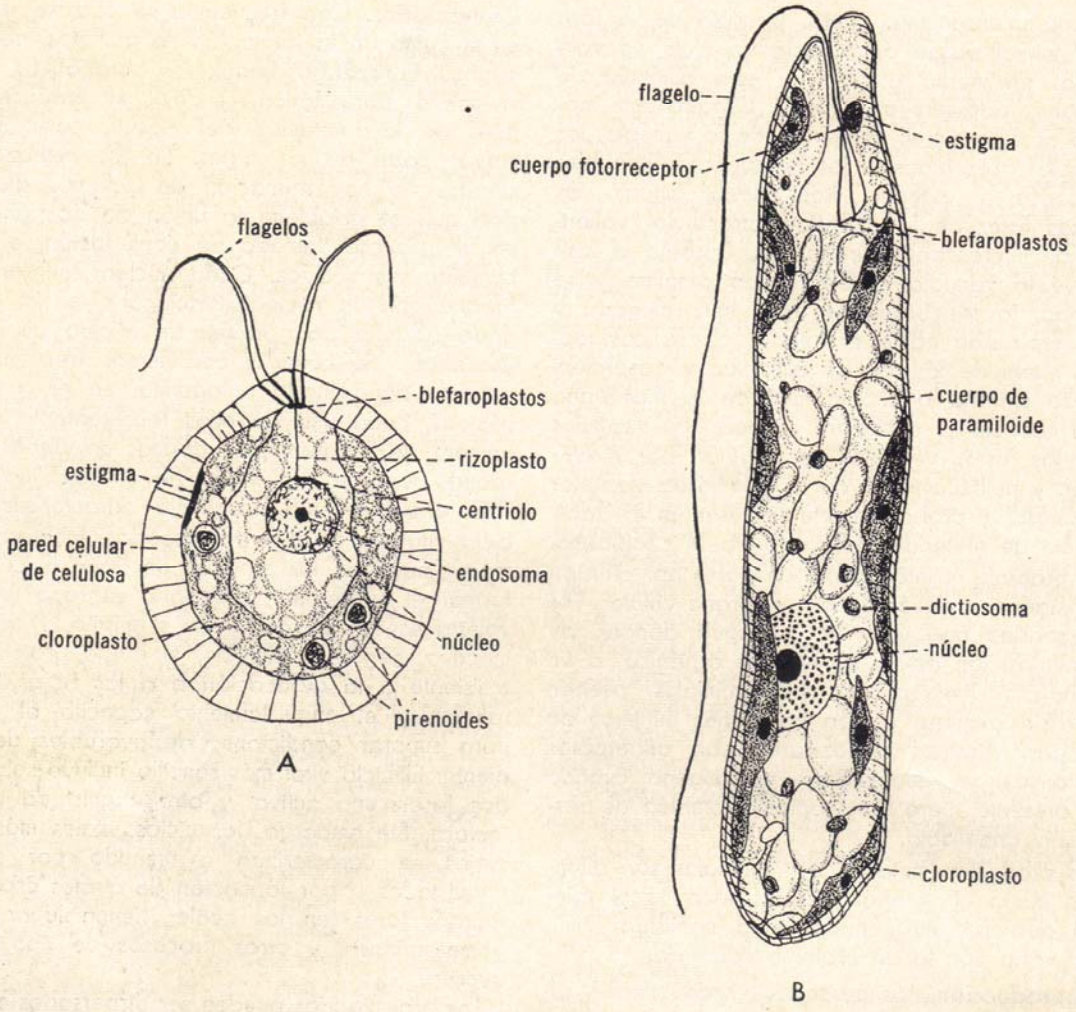


FIG. 2-1. A, *Haematococcus*, fitoflagelado con cloroplasto único en forma de copa. (Según Elliot, tomado de Hyman.) B, *Euglena gracilis*. (Según Hollande.)

Los mastigóforos se dividen en fitoflagelados y zooflagelados.

Los fitoflagelados (clase Phytomastigophorea) suelen estar provistos de uno o dos flagelos, y como carácter típico poseen cromoplastos, generalmente llamados cromatóforos,* y que en esencia son cuerpos que poseen los pigmentos necesarios para la fotosíntesis (fig. 2-1, *A* y *B*). En consecuencia, estos protozoarios se parecen mucho a las plantas y son por lo tanto holofíticos. De hecho, los ficólogos estudian casi todas estas especies como algas. La división fitoflagelados incluye la mayor parte de los miembros de vida libre de esta clase y comprende formas tan comunes como *Euglena*, *Chlamydomonas*, *Volvox* y *Peranema*.

* Aunque *cromatóforo* es el término más correcto, hemos preferido emplear aquí el de *cromoplasto* para evitar confusión con las células pigmentarias especiales de los animales multicelulares que se llaman también cromatóforos.

Los zooflagelados (clase Zoomastigophorea) poseen uno o más flagelos, carecen de cromoplastos y son holozoicos o saprozoicos. Algunos gozan de vida libre, pero casi todas las especies son comensales, simbióticas, o parásitas de otros animales, sobre todo artrópodos y vertebrados. Muchos grupos han adquirido gran especialización. Se acepta en términos generales que esta división no representa una unidad filogenética estrechamente relacionada. Con toda probabilidad los zooflagelados han evolucionado a partir de cierto número de grupos holofíticos diferentes por pérdida de pigmentos.

Forma y estructura. Casi todos los flagelados poseen extremidades anteriores y posteriores definidas, pudiendo presentar cualquier plan de simetría. Existe buen número de especies de flagelados en colonias, y en el orden fitoflagelados, Volvocida, que posee muchos representantes de agua dulce, alcanza una organización colonial de nivel muy elevado. Estas colonias se encuentran en

forma de placas curvas o planas o de esferas huecas. Una envoltura gelatinosa rodea cada célula o envuelve a toda la colonia como una vaina. *Gonium* consta de 4 a 16 células en una placa cuadrangular (fig. 2-2, *A*). Las colonias de *Pandorina* (fig. 2-2, *B*) y de *Eudorina* tienen forma esférica u ovoidal con cavidades internas de tamaños variables; constan de 4 a 64 células. Las más grandes colonias de volvocidas, que se observan en especies de *Volvox* (fig. 2-2, *C*) y *Pleodorina*, son esferas huecas voluminosas. Cada una de estas colonias presenta un latido flagelar sincronizado, y nadan con un polo anterior definido que se dirige hacia delante. En *Pleodorina* y *Volvox*, existe incluso cierto grado de especialización celular. Algunas de estas células son estrictamente somáticas, mientras otras son reproductoras. Estas últimas son más grandes y localizadas lejos del polo anterior.

Los coanoflagelados, grupo de zooflagelados de agua dulce, que poseen cierto número de formas interesantes en colonia, se caracterizan por la presencia de un collar cilíndrico alrededor de la base de cada flagelo (fig. 2-3, *A*). La mayor parte de estas colonias son sésiles y se fijan al substrato directamente o valiéndose de un tallo. Sin embargo, en *Proterospongia* la colonia consta de una masa gelatinosa en cuyo interior se encuentran enclavadas las células de collar en cada flagelo.

La membrana de la célula puede formar el único elemento de cubierta, como en euglenoides, algunos dinoflagelados, y en la mayor parte de los zooflagelados; esta disposición puede permitir algún cambio de forma, como combamiento, incurvación, o incluso movimiento amiboide. En los euglenoides, a menudo se modifica la membrana celular formando una película gruesa, que puede ser estriada (fig. 2-1, *B*). Por examen con microscopio electrónico se aprecia que las estriaciones tienen forma de surcos profundos que alternan con crestas, las cuales contienen fibrillas tubulares longitudinales. Algunos de los zooflagelados más complejos tienen también una superficie surcada profundamente (fig. 2-9).

Buen número de fitoflagelados se hallan provistos de cubiertas inertes que adoptan gran variedad de formas. Las especies del orden Chrysomonadida pueden tener cubierta gelatinosa, o estar dotadas de un esqueleto silíceo o de carbonato cálcico en forma de escamas o placas, a las cuales se hallan adheridas con frecuencia largas espinas (fig. 2-3, *B*). Todos los volvocidas, que incluyen *Volvox*, *Pandorina*, *Haematococcus* (fig. 2-1, *A*), *Polytomella*, y otras formas verdes parecidas a plantas, tienen una pared de celulosa de espesor variable por fuera de la membrana celular.

Uno de los grupos más interesantes de los fitoflagelados que poseen cubierta inerte es el de los

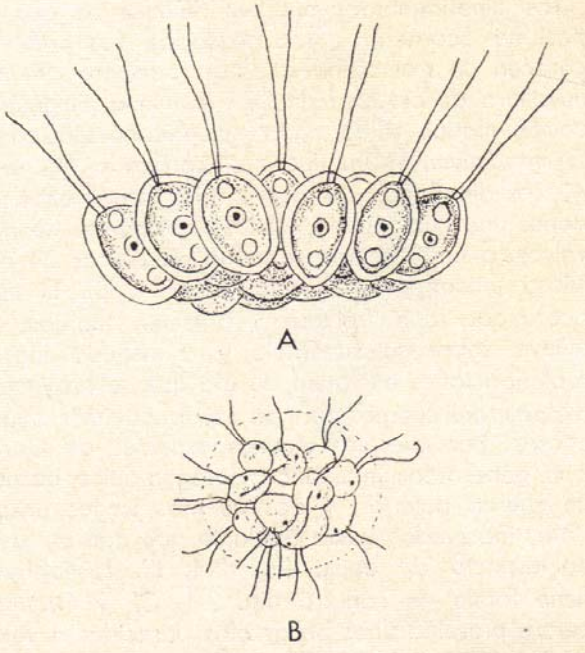


FIG. 2-2. Colonia de volvocidas. A, Vista lateral de *Gonium pectorale*. (Según Stein, tomado de Pavillard). B, *Pandorina morum*. (Según Smith, tomado de Hall.) C, *Volvox*. Nótense las colonias hijas en el interior de las progenitoras. (Cortesía de *General Biological Supply House, Inc.*)

dinoflagelados marinos y de agua dulce. El cuerpo del dinoflagelado primitivo es aproximadamente ovoide, pero asimétrico (fig. 2-4, *A*). Los dinoflagelados típicos poseen dos flagelos; uno, adherido detrás de la mitad del cuerpo a poca distancia de la misma, se dirige en dirección posterior y se halla en un canal longitudinal llamado *sulcus*. El otro, en dirección transversal, se encuentra localizado en un surco anular en torno al cuerpo o que forma varias vueltas de espiral. Este último recibe el nombre de cinturón, si es un simple anillo, o *annulus*, si es espiral.

DIVISION BIBLIOTECAS

Los dinoflagelados pueden dividirse en dos tipos: no acorazados y acorazados. Los primeros carecen de membrana o están rodeados de una envoltura de celulosa simple y continua. El género común marino y de agua dulce conocido como *Gymnodinium*, es un tipo no acorazado (fig. 2-4, *A*). Los dinoflagelados acorazados tienen en ocasiones una cubierta de celulosa compuesta de dos valvas, o una cubierta formada de placas de celulosa unidas por cemento (fig. 2-4, *B*). El tipo acorazado con frecuencia presenta marcas en relieve sobre su superficie y a menudo largas prolongaciones en forma de ala que se proyectan a partir del cuerpo creando las formas más caprichosas. Por ejemplo, algunas especies de *Ceratium*, género común marino y de agua dulce, poseen un cuerno anterior, y dos cuernos largos posteriores incurvados hacia adelante que dan al cuerpo aspecto de ancla (fig. 2-4, *E*). *Histiophysis* tiene forma de cántaro (fig. 2-4, *C*), y *Ornithocercus* presenta unas bellas alas parecidas a velas marinas (fig. 2-4, *D*). Otro género interesante es el denominado *Polykrikos*, grupo colonial, caracterizado por la unión permanente de 2, 4, 8 ó 16 individuos (fig. 2-4, *G*). La voluminosa y anormal *Noctiluca* (fig. 2-4, *F*), y algunos de los géneros comunes más pequeños son fosforescentes, y cuando se hallan en gran número pueden producir en el mar una luminiscencia sorprendente durante la noche.

El plancton marino posee dinoflagelados en número incontable y algunas formas se hallan en abundancia también en el agua dulce. De las especies marinas depende la aparición de las llamadas "mareas rojas" en las costas de Florida, California, y en otras partes. En condiciones ideales aumentan en enorme número las poblaciones de algunas especies. Riegel y otros (1949) describieron un brote de "marea roja" en la Bahía de Monterrey, California, haciendo notar que la causa, el dinoflagelado *Gonyaulax*, alcanzó una densidad de 20 a 40 millones de organismos por centímetro cúbico de agua de mar. Como consecuencia, el agua presentaba color rojo durante el día y luminiscencia brillante durante la noche. Por otra parte, las concentraciones de algunas substancias metabólicas llegaron a niveles tan elevados que produjeron la muerte de otros orga-

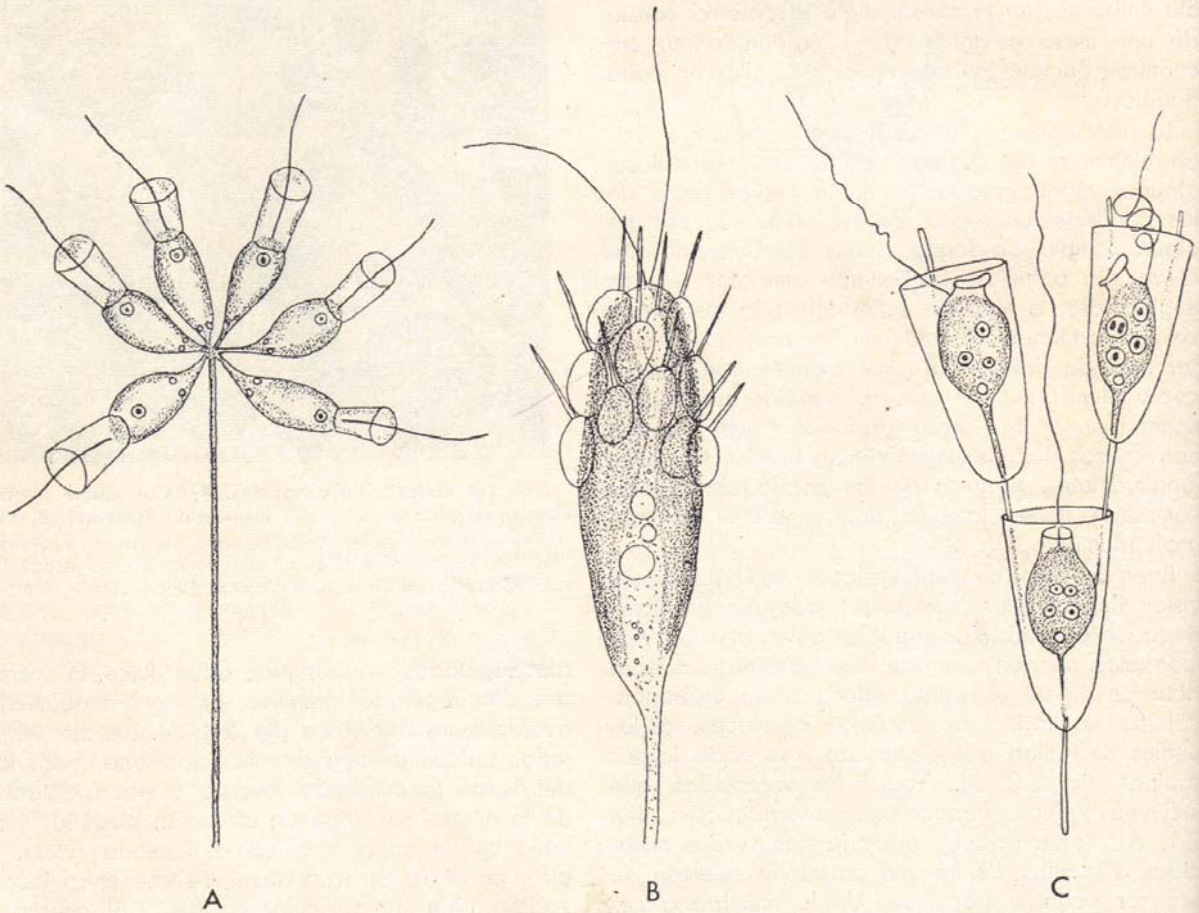


FIG. 2-3. A, Colonia del coanoflagelado, *Codosiga botrytis*. (Según Stein, tomado de Manwell.) B, *Synura splendida* con escamas y espinas. (Según Korschikov, tomado de Hollande.) C, *Poteriodendron*. Ejemplar del género zooflagelado con cubierta protectora y tallo en colonias del orden Bicosoecida. (Según Stein, tomado de Kudo.)

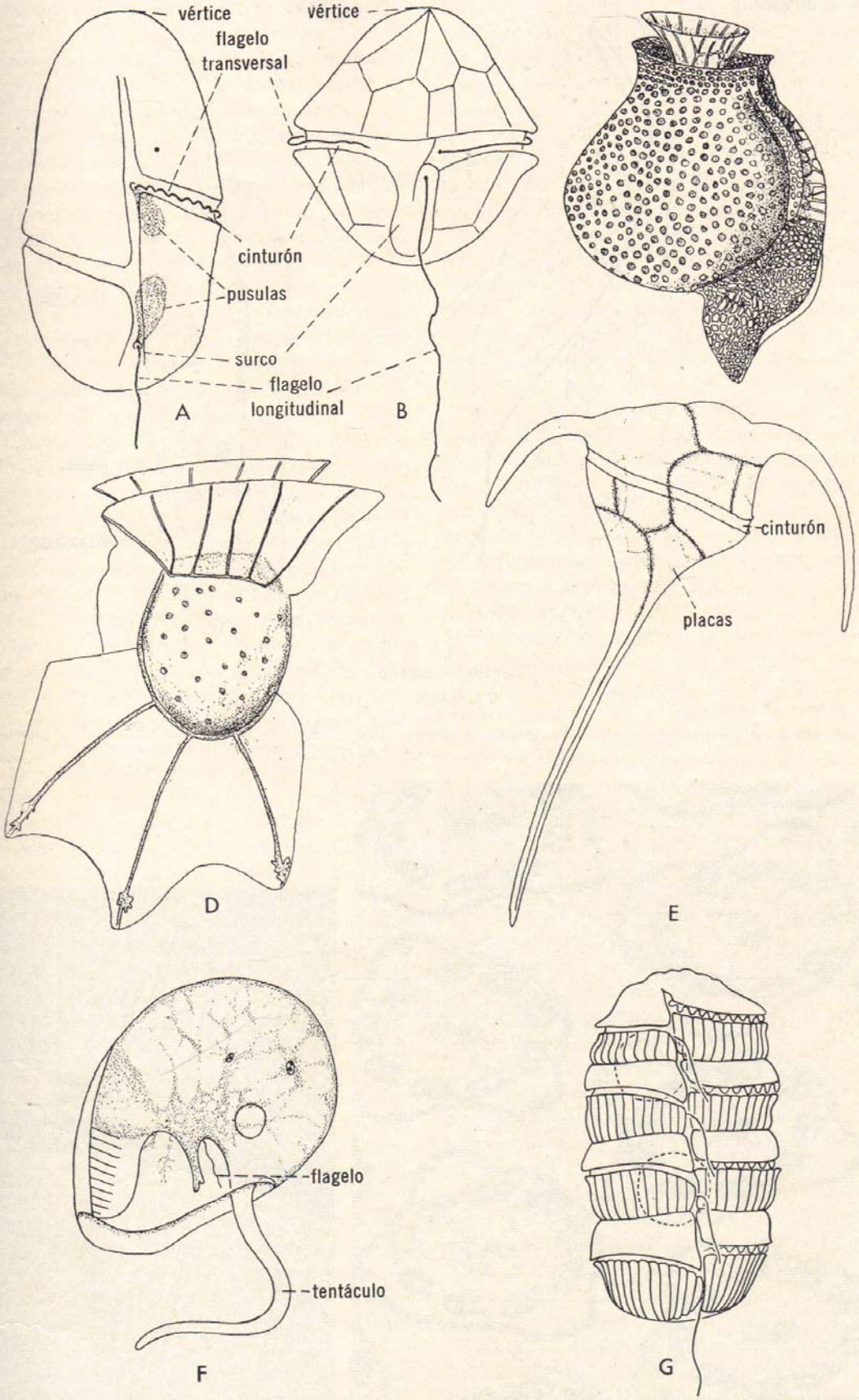


FIG. 2-4. Dinoflagelados. *A*, Dinoflagelado, *Gymnodinium* sin cubierta protectora. (Según Kofoid y Swezy, tomado de Hall.) *B*, Dinoflagelado acorazado de agua dulce, *Glenodinium cinctum*. (Según Pennak.) *C*, *Histiophysis rugosa*. Los flagelos están ocultos. *D*, *Ornithocercus*. (*C* y *D*, según Kofoid y Skogsberg, tomado de Chatton.) *E*, *Ceratium*. (Según Jörgenson, tomado de Hyman.) *F*, *Noctiluca*. Dinoflagelado fosforescente anómalo. Solamente es visible uno de los pequeños flagelos en el interior de la depresión "bucal". (Según Robin, tomado de Kudo.) *G*, *Polikrikos kofoidi*. Dinoflagelado colonial compuesto de cuatro individuos. (Según Kofoid y Swezy, tomado de Kudo.)

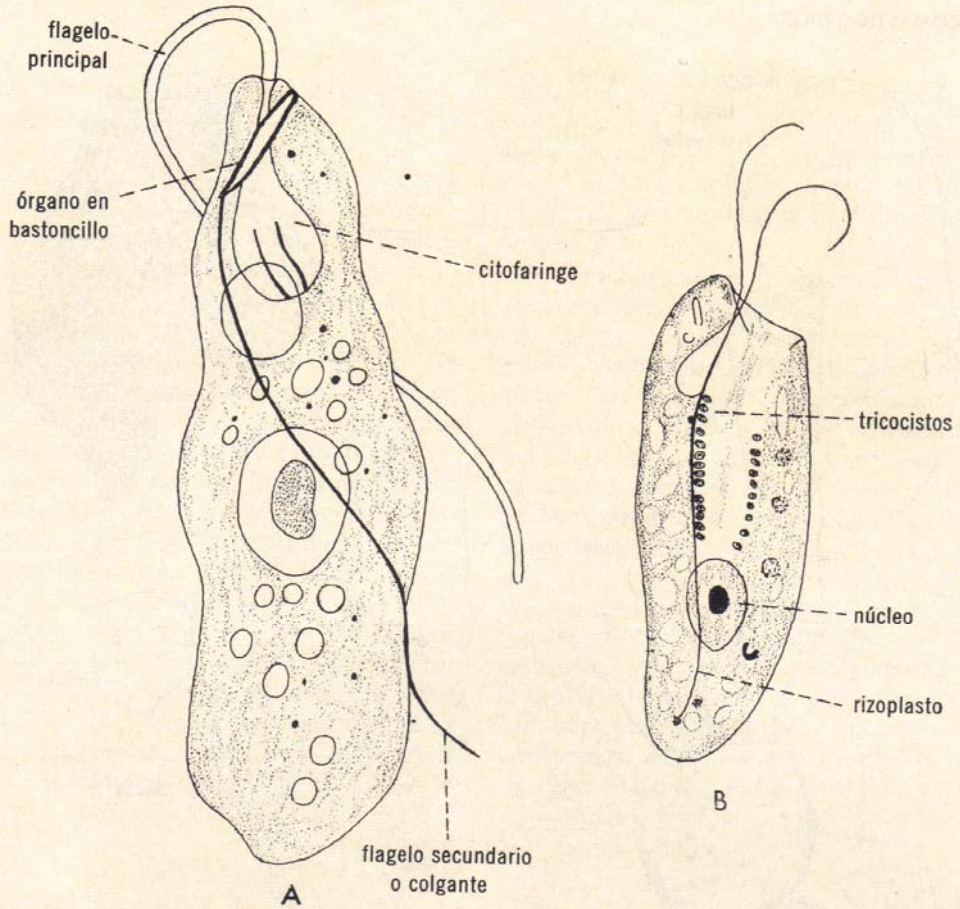


FIG. 2-5. *A*, *Peranema trichophorum*, euglenoide holozoico. (Según Chen.) *B*, *Chilomonas paramecium*, criptomonada. (Según Prowazek, tomado de Hyman.)

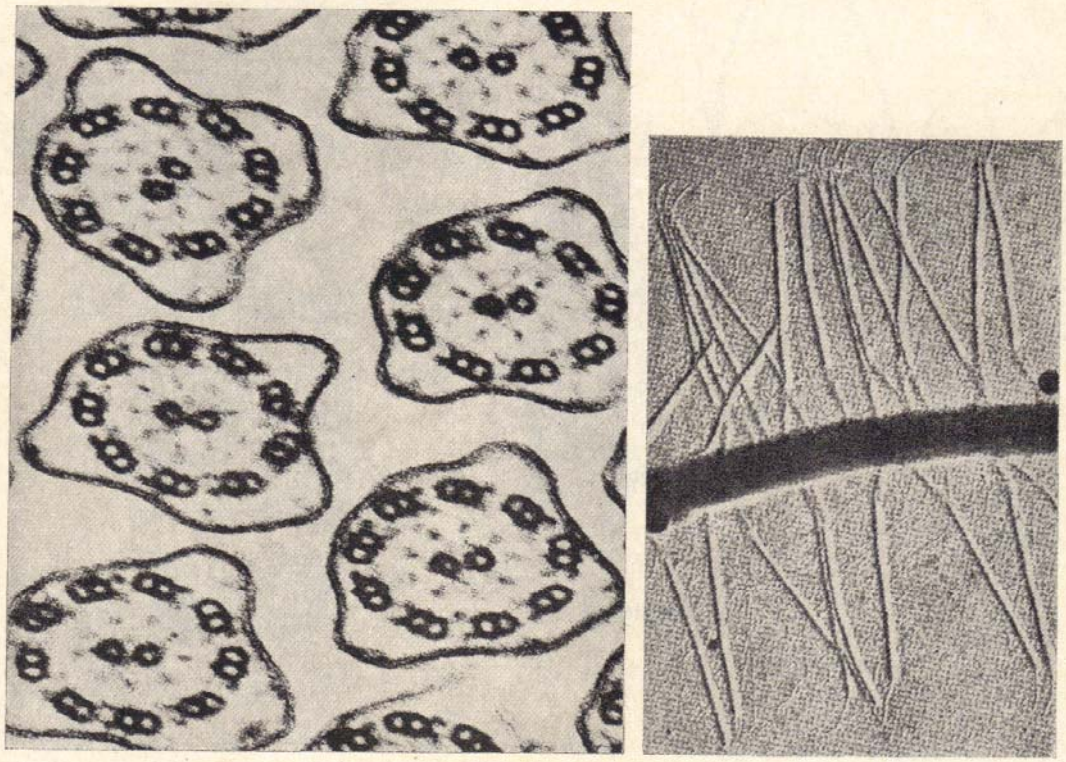


FIG. 2-6. *A*, Microfotografía electrónica de cortes transversales de algunos flagelos de zooflagelados. Las dos fibrillas centrales están rodeadas de nueve fibrillas dobles. La membrana externa limitante se continúa con la membrana corporal superficial. (Cortesía de I. R. Gibbons.) *B*, Mastigonemas de flagelo de *Ochromonas*. (Cortesía de D. R. Pitelka.)

mismos marinos. La "marea roja" de 1948 en Florida que provocó la destrucción de millones de peces, cangrejos, camarones, y otros animales, fue producida por diferentes especies, y dio al agua un aspecto aceitoso de color amarillo.

Entre los zooflageladps, es característica del orden Bicosoecida (fig. 2-3, *C*) una cápsula o cubierta protectora carente de vida en forma de vaso. Las especies de este amplio grupo de agua dulce pueden ser solitarias o formar colonias, permanecer adheridas o nadar libremente.

Entre los flagelados se observa la mayor complejidad en cuanto a la estructura de sus organitos en ciertos zooflagelados simbiontes y parásitos (fig. 2-12). Al ocuparnos de la nutrición estudiaremos estos aspectos con más detalle.

Locomoción. El desplazamiento de estos organismos se efectúa en forma típica por medio de flagelos. Los fitoflagelados suelen tener uno o dos flagelos; los zooflagelados, de uno a muchos. Cuando hay dos flagelos o más, pueden tener la misma o diferente longitud, y ser uno principal y otro posterior secundario o colgante, como en *Peranema* (fig. 25, *A*) y dinoflagelados. Los flagelos generalmente se hallan adheridos al extremo anterior en forma característica, con excepción de los dinoflagelados y algunos zooflagelados. En criptomonadas (fig. 2-5, *B*) y euglenoides (figs. 2-1, *B*, y 2-5, *A*) los flagelos se originan en una depresión u hoyo anterior, que cuando es profundo y en forma de vaso recibe el nombre de citofaringe o reservorio.

El microscopio electrónico ha revelado que las estructuras de flagelos y cilios son esencialmente idénticas en los reinos animal y vegetal. La composición o estructura de un flagelo o cilio es muy parecida a la de un cable. Dos fibras centrales forman el alma o núcleo, las cuales se hallan a su vez rodeadas por otras nueve fibras; cabe señalar que las fibras externas son en realidad dobles (fig. 2-6, *A*). El haz de fibras en su totalidad está envuelto en una vaina que se continúa con la membrana celular. El flagelo siempre procede de un cuerpo basal o cinetosoma (llamado también blefaroplasto en los flagelados), que se encuentra inmediatamente debajo de la superficie. El cinetosoma puede actuar como centriolo; en caso contrario, una conexión fibrilar llamada rizoplasto discurre entre el cinetosoma y el centriolo o núcleo (figs. 2-1, *A*, y 2-5, *B*). Asociado al aparato flagelar de algunos zooflagelados simbióticos existe un bastoncillo o filamento intracelular llamado axostilo (fig. 2-12, *C*). El axostilo suele conectar en la parte anterior con el cinetosoma y corre a lo largo de toda la longitud del cuerpo. Los flagelos de muchas especies de fitoflagelados ostentan una serie de fibrillas laterales delicadas, llamadas mastigonemas, las cuales no pueden verse con el microscopio ordinario de luz (fig. 2-6, *B*). Manton (1959) cree que las mastigonemas se originan a partir de dos de las nueve fibrillas envolventes. Con cierta frecuencia sólo uno de los dos flagelos posee mastigonemas, siendo simple el menos activo, es decir, el colgante o secundario.

El impulso flagelar en la mayor parte de los mastigóforos sigue esencialmente el mismo principio que el de los aviones de propulsión. El flagelo experimenta ondulaciones espirales con paso siempre invariable de las ondas de la base al vértice. Un solo latigazo o latido describe una espira; la fuerza del latido impulsa el agua hacia atrás y empuja al animal hacia delante. En su progresión, el cuerpo describe un curso espiral y, al mismo tiempo, gira. La rotación ocurre de tal manera que siempre se enfrenta al eje central de la espiral la misma superficie del cuerpo. La rapidez de los latidos flagelares es muy variable, y depende no sólo de la especie involucrada, sino también de las condiciones del medio. Por ejemplo, los flagelos de *Polytomella uvella* y *Euglena viridis* laten unas 29 y 67 veces por minuto, respectivamente, en condiciones normales. Las mastigonemas probablemente actúen aumentando el área de la superficie del flagelo.

El mecanismo de la propulsión flagelar que acabamos de describir quizá no brinde explicación del movimiento en todos los flagelos. Algunas especies nadan con el flagelo (extremo anterior) dirigido hacia atrás del cuerpo y no delante del mismo. *Peranema*, y otros flagelados de agua dulce que nadan profundamente no giran, y su flagelo anterior solamente ejecuta ondulaciones laterales.

Los dinoflagelados suelen nadar en posición vertical con el flagelo longitudinal colgante paralelo al eje anterior del movimiento. El flagelo transversal produce rotación e impulsa al animal hacia arriba y adelante. El latido del flagelo longitudinal da origen a una espiral más grande y así determina generalmente la dirección del movimiento.

Todavía no se ha dado una explicación del movimiento flagelar (o ciliar) que guarde relación con la ultraestructura del organito. Sin embargo, parece evidente que tal relación existe dada la uniformidad de estructura entre todos los organismos, si exceptuamos las moneras. El punto de vista que en la actualidad prevalece sostiene que el movimiento depende de la contracción de las fibras periféricas del organito. Kinosita y Murakami (1967) han llevado a cabo una revisión al respecto.

Los mastigóforos que poseen películas flexibles y delgadas son a menudo capaces de movimiento amiboide; algunas formas, como crisomonadas, pueden prescindir de los flagelos y adoptar un tipo enteramente amiboide de locomoción.

Nutrición. Los fitoflagelados son primariamente holofíticos, si bien algunos son saprozoicos, holo-



FIG. 2-7. *Peranema* deglutiendo a *Euglena*. (Según Chen.)

zoicos, o combinan cualquier de estos tres modos de nutrición. Las especies coloreadas poseen cromoplastos, los cuales contienen clorofila, y también algo de xantofila. Cuando la clorofila no está enmascarada por otros pigmentos, el flagelado aparece de color verde como las fitomonadas y los euglenoides. Si predomina la xantofila el color es rojo, anaranjado, amarillo, o pardo, como se observa en los dinoflagelados.

La nutrición de los flagelados ha despertado considerable interés en los últimos años, siendo ya enorme el volumen de la literatura al respecto. Se ha recurrido a los cultivos como medio más frecuente para abordar estos estudios. Una especie se desarrolla en un medio preparado, y el ritmo de crecimiento de la población sirve como índice de utilización de los constituyentes del medio en cuestión. Tales estudios indican que muchos flagelados no pueden clasificarse como holofitos o saprófitos estrictos (el término *saprófito* empleado con referencia a formas de tipo vegetal se considera aquí como sinónimo de *saprozoico*) y que existen condiciones intermedias entre estos dos tipos de nutrición. Algunas especies, como *Euglena gracilis* son estrictamente fotoautotróficas y pueden sintetizar compuestos orgánicos a partir de fuentes inorgánicas. Sin embargo, muchos fitoflagelados requieren para síntesis fuentes orgánicas de carbono y nitrógeno.

Aunque todos los fitoflagelados coloreados son capaces de fotosíntesis, cierto número de los mismos son también saprófitos facultativos. Por ejemplo, *Haematococcus* es holofítico en la luz y saprofítico en la obscuridad (fig. 2-1, *A*). *Euglena* también se convierte en saprófita en ausencia de luz e incluso pierde sus pigmentos. Buen número de crisomonadas y algunos dinoflagelados son holozoicos y holofíticos.

Se han llevado a cabo muchos estudios en relación con los requerimientos de vitaminas y metales por parte de los flagelados. En la obra *Biochemistry and physiology of protozoa* de Hutner y Lwoff se presenta un excelente resumen de muchos de estos estudios sobre nutrición.

Se observa nutrición holozoica en fitoflagelados incoloros y en zooflagelados, aunque despliegan cierta tendencia holozoica algunos fitoflagelados coloreados, como crisomonadas, y ciertos dinoflagelados. Son todavía muy obscuros los mecanismos de ingestión y los procesos de digestión. Las crisomonadas engloban las partículas de alimentos en una especie de copa o cúpula, exactamente lo mismo que muchas amibas (pág. 20). Los dinoflagelados utilizan también seudópodos para capturar el alimento. *Ceratium* forma un seudópodo neto, que se extiende en la teca a través de poros. Algunos dinoflagelados marinos poseen también dos vacuolas, llamadas pusulas que se abren al exterior (fig. 2-4, *A*). Dichas vacuolas atraen líquido y quizá se utilicen para ingerir partículas.

Chen (1950) ha descrito con algún detalle el modo de ingestión en *Peranema*, euglenoide incoloro de agua dulce. La parte anterior de este euglenoide posee dos filamentos paralelos, que constituyen el llamado órgano en bastoncillo, localizado en las inmediaciones del reservorio (fig. 2-5, *A*). El extremo anterior de este órgano en bastoncillo termina en el citostoma, situado inmediatamente por debajo de la abertura externa del conducto que lleva al reservorio. *Peranema* se alimenta de una amplia variedad de organismos vivos, incluyendo *Euglena;* el citostoma puede distenderse mucho para permitir el englobamiento de presas voluminosas. Durante la ingestión de alimento el órgano en bastoncillo hace protrusión y se utiliza como ancla para empujar la presa que es deglutida entera; otras veces el órgano en bastoncillo puede penetrar en la víctima cuyo contenido es succionado (fig. 2-7). Después de la ingestión la presa es digerida en las vacuolas alimenticias.

Entre los zooflagelados, los coanoflagelados podrían describirse como alimentadores con filtro. El collar en torno al flagelo posee una ultraestructura de fibras contráctiles paralelas. El latido del flagelo crea una corriente de agua desde el exterior a través del collar (fig. 2-8, *A* y *B*). Las partículas son atrapadas en la superficie externa de la red o malla del collar desde donde son desplazadas hacia abajo hasta una vacuola receptora situada detrás de la base del collar.

Entre los zooflagelados se hallan la mayor parte de los mastigóforos parásitos, pero hay algunos dinoflagelados que son ectoparásitos en las branquias de los peces o sobre anélidos y crustáceos marinos, o endoparásitos en el aparato digestivo de diferentes invertebrados. Se observan con profusión zooflagelados parásitos en artrópodos y

vertebrados, y con frecuencia sus ciclos vitales son sumamente complejos, ya que implican la presencia de dos huéspedes. *Leishmania* y *Trypanosoma* son los parásitos más notables de este grupo. Entre los zooflagelados parásitos no todos se limitan a residir en un huésped animal; algunos atacan a ciertas familias de plantas de flor.

Hay muchos flagelados comensales y simbióticos. Entre los más interesantes destacan los simbiontes intestinales de las cucarachas y termites. Estos flagelados comprenden miembros de diversos órdenes, sobre todo de Hypermastigida y muchos son extraordinariamente complejos (fig. 2-9, *A*). Los hipermastigidos son todos multiflagelados con cuerpo alargado o en forma de bolsa, provistos generalmente de una prolongación en forma de pico o *rostrum* y una caperuza. El complejo cinetosoma a partir del cual se originan los flagelos recibe el nombre de mastigonte. La ultraestructura de *Trichonympha*, que posee millares de flagelos, y que realmente desafía todo intento de descripción, ha sido estudiada por Pitelka y Schooley (1958), Gibbons y Grimstone (1960), y Grimstone (1959, 1961) (fig. 2-9, *A* y *B*).

En termites y cucarachas de la madera el huésped depende de su fauna flagelada para la digestión de la madera. Según Cleveland (1925, 1928, 1934 y 1960), la madera consumida por la cucaracha o termite es ingerida por los flagelados, y los productos de la digestión son también utilizados por el insecto. La ingestión de las partículas de madera tiene lugar en el extremo posterior del flagelado por englobamiento a favor de seudópodos. El huésped pierde su fauna con cada muda, pero adquiere otra nueva al lamer a otros individuos, por alimentación rectal, o al ingerir quistes procedentes de las haces (en el caso de las cucarachas). En la cucaracha de la madera el ciclo vital de los flagelados guarda relación estrecha con la producción de hormonas de muda por la larva del insecto en fase tardía.

Otro grupo comensal, los opalínidos, radican en el intestino de ranas y sapos. Tienen interés estos protozoarios sin boca parecidos a hojas por estar uniformemente cubiertos de hileras longitudinales de cilios y no de flagelos. Sin embargo, poseen núcleos monomórficos y se reproducen igual que los flagelados. Los opalínidos suelen situarse en una superclase separada, Opalinata, dentro de los sarcomastigóforos. De esta manera son elevados al mismo rango que los flagelados y los miembros amiboides del subfilo.

Los fitoflagelados almacenan reservas alimenticias como, por ejemplo, aceites o grasas; pueden también almacenar carbohidratos en forma de almidón vegetal típico (como en fitomonadas), paramilo (en euglenoides [fig. 2-1, *B*]), o leucosina. Entre los zooflagelados figura el glucógeno como producto alimenticio normal de reserva.

Equilibrio hídrico, excreción y organitos sensoriales. Disponemos de poca información respecto a excreción y balance del agua en los flagelados, aunque pueden observarse vacuolas contráctiles, generalmente una, en las especies de agua dulce. Los euglenoides tienen una o dos vacuolas contráctiles que se abren en un reservorio (figura 2-5, *A*).

Se observan manchas oculares o estigmas, compuestas de gránulos de un pigmento de carotina llamado hematocromo, en fitomonadas, euglenoides verdes, y dinoflagelados. En *Euglena* el estigma está compuesto de una cúpula de pigmento que matiza un material sensible a la luz, o cuerpo fotorreceptor, localizado cerca de la base del

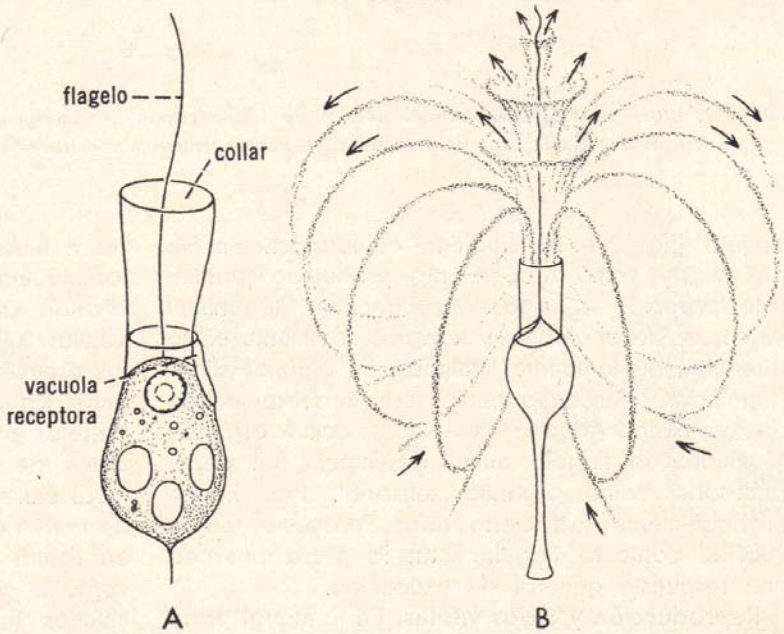


FIG. 2-8. A, Coanoflagelado *Codosiga*. B, Corrientes de agua producidas por el latido o vibración del flagelo de *Codosiga*. (Según Dogiel.)

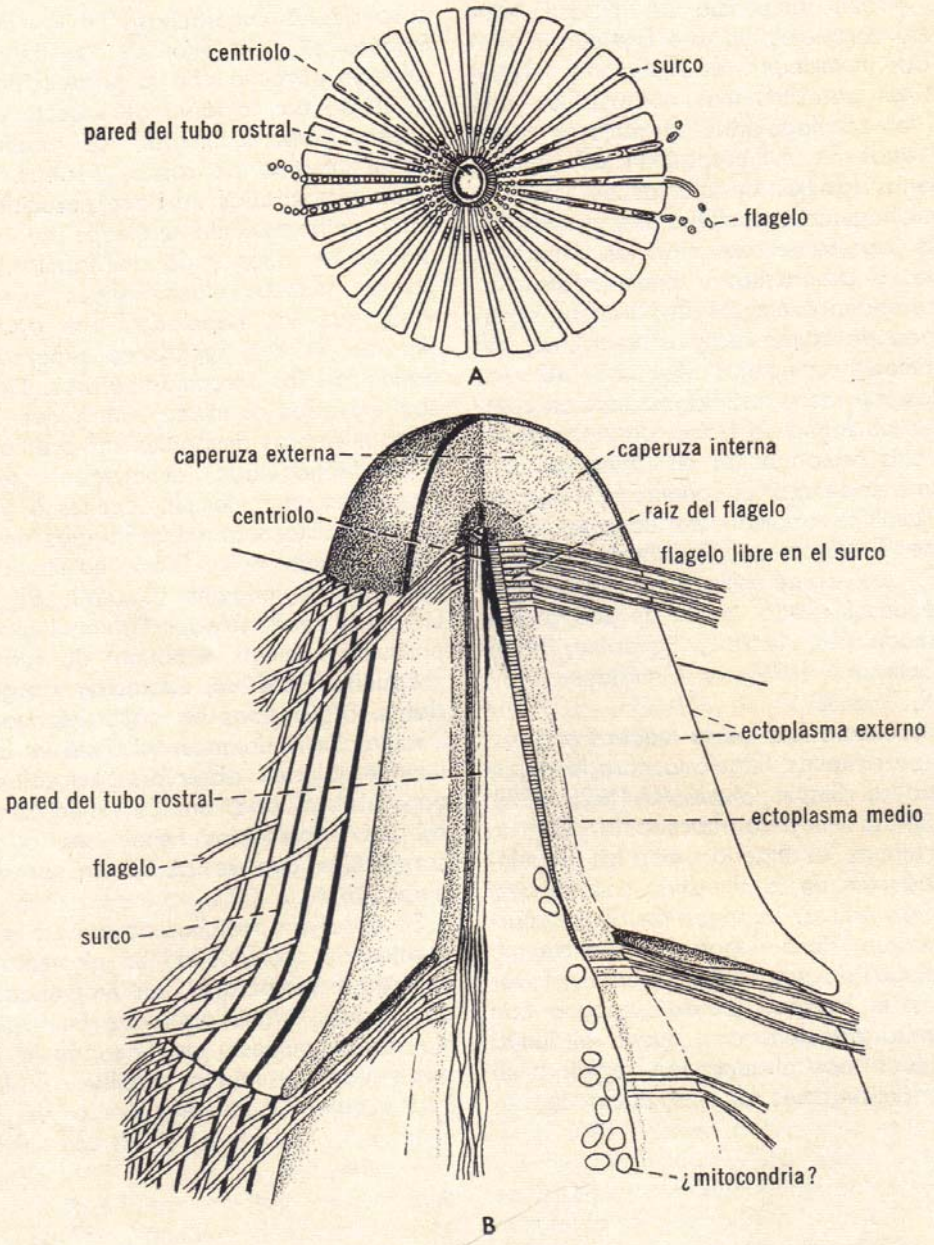


FIG. 2-9. Ultraestructura del extremo anterior de *Trichonympha*. A, Emergen numerosos flagelos de los surcos longitudinales profundos de la superficie corporal. B, Corte transversal a través del *rostrum*. (Según Pitelka y Schooley.)

flagelo (fig. 2-1, *B*). *Euglena* es fototácticamente positiva, y como el pigmento producido permite fotorrecepción en una sola dirección, el animal es capaz de orientarse y moverse solamente en la dirección de la fuente luminosa. En algunos dinoflagelados la mancha ocular está provista incluso de cristalino. Además de actuar como organito locomotor el flagelo quizá desempeñe un papel accesorio como organito sensorial. Este hecho probablemente sea cierto para *Peranema*, en el cual el contacto flagelar con la presa provoca una respuesta general de excitación.

Reproducción y ciclos vitales. En la mayor parte de los flagelados la reproducción es asexual por fisión binaria, dividiéndose casi siempre el animal longitudinalmente. Se dice en estos casos que la división es simetrogénica, es decir, que produce células hijas en imagen especular (fig. 2-10). En las especies multiflageladas los flagelos se dividen entre las células hijas. En las que poseen pocos flagelos puede duplicarse uno o varios de ellos antes de la división celular, repartiéndose por igual entre cada célula hija, resorberse y formarse de nuevo en cada célula hija, o incluso distribuirse en forma desigual. Cabe aplicar el mismo concepto a otros organitos. Así, pues, la división en muchos flagelados no es perfectamente simetrogénica.

En los dinoflagelados la división es oblicua. En las especies acorazadas los dos productos de la fisión regeneran las placas faltantes; pero en unas cuantas especies, como *Glenodinium*, la división ocurre dentro de la envoltura progenitora original, la cual se rompe más tarde para permitir la salida de las células hijas desnudas. En algunos dinoflagelados la fisión es incompleta, como en las especies *Ceratium* y *Gymnodinium*, y resulta como consecuencia una cadena de individuos. La fisión múltiple es típica de algunos dinoflagelados.

La reproducción asexual en las colonias volvocidas puede ser compleja. En *Volvox*, por ejemplo, cualquiera de las escasas células en la parte posterior de la colonia puede experimentar fisión para formar una colonia hija. A medida que la fisión progresa las células hijas se disponen en forma de una bola hueca, llamada plaquea, en la cual los extremos flagelados de las células se dirigen hacia el interior. La plaquea entonces se invierte, o voltea de dentro afuera, a través de una abertura en un lado de la esfera. Después de la inversión, se recupera la forma esférica, pero ahora los extremos flagelados de las células se dirigen hacia el exterior en posición normal. Las colonias hijas generalmente escapan a favor de una rotura de la pared progenitora.

Rara vez se ha observado reproducción sexual en los flagelados, si exceptuamos la familia Volvocida y el orden simbiótico Hypermastigida. La primera despliega todas las gradaciones de reproducción sexual desde isogamia o heterogamia altamente desarrollada. Algunas especies de *Chlamydomonas* forman isogametos que no son más que miniaturas de los adultos. En otras especies se advierte el comienzo de diferenciación sexual

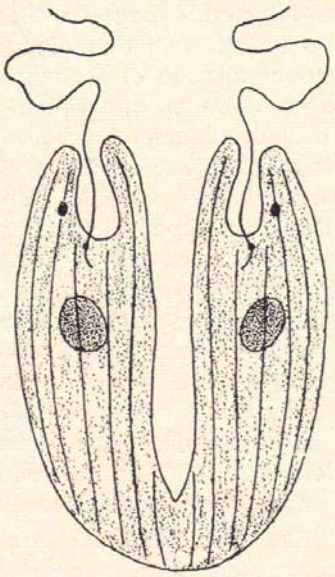
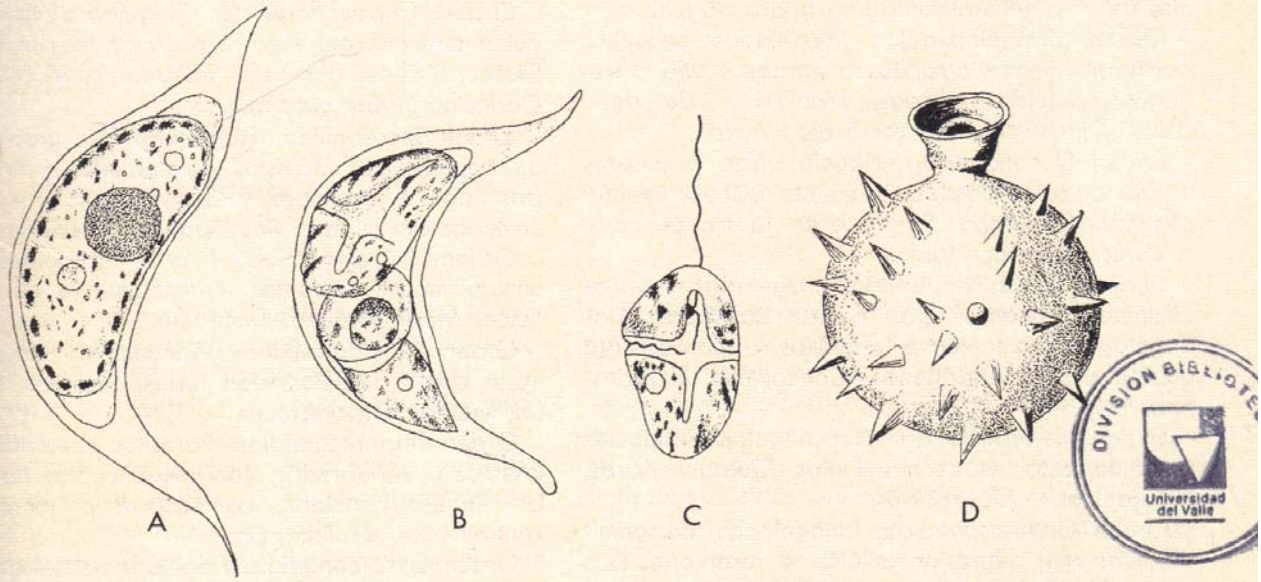


FIG. 2-10. División simetrogénica o de imagen en espejo. (Según Corliss.)

al comprobarse diferencias de tamaño siquiera mínimas en sus gametos. En *Platydorina* está bien desarrollada la heterogamia, pero los grandes macrogametos todavía conservan flagelos y nadan libremente. Por último, en *Volvox* se producen óvulos y espermatozoos verdaderos a partir de células reproductoras especiales en la parte posterior de la colonia. El óvulo es estacionario y experimenta fecundación en el interior de la colonia progenitora. Las colonias volvocidas pueden ser monoecias y dioecias o dioicas. La meiosis en dichas colonias es postcigótica y no precigótica.

Los ciclos vitales de los fitoflagelados y zooflagelados de vida libre son generalmente simples.



DIVISION BIBLIOTE
Universidad del Valle

FIG. 2-11. A a C, Etapas del ciclo vital del dinoflagelado *Cystodinium steinii*. A, Etapa palmella. B, Fisión, o formación de espora, en el interior de un quiste. C, Dinospora, o etapa flagelado. (Según Klebs, tomado de Chatton.) D, Quiste silíceo de la crisomonada *Ochromonas fragilis*. (Según Conrad, tomado de Hollande.)

Las etapas no flageladas (palmella) bien conocidas son características de los fitoflagelados más notorios. En la etapa palmella el organismo pierde su flagelo, y se convierte en una célula esférica, inmóvil, casi siempre flotante, y relativamente indiferenciada, localizada en el interior de la envoltura progenitora original, cuando dicha envoltura existe (fig. 2-11, *A*). Con relativa frecuencia se produce fisión de manera que la pamella consiste en un acúmulo de células (fig. 2-11, *B*). Muchas especies, entre ellas los dinoflagelados, pueden permanecer durante largo tiempo en etapa palmella, haciendo de esta etapa la dominante en el ciclo vital. El simbiótico Zooxanthellae, "algas" unicelulares pardo-amarillas que ocurren en algunos invertebrados, son en realidad la etapa palmella de algunos dinoflagelados.

En cierto número de diferentes grupos de fitoflagelados se forman quistes característicos. Los quistes de crisomonadas (fig. 2-11, *D*) tienen paredes silíceas típicas; los de dinoflagelados (fig. 2-11, *A*) presentan con frecuencia forma de media luna. En *Volvox* el cigoto segrega una pared quística gruesa sembrada de tubérculos. Después de la desintegración de la colonia progenitora, el cigoto se sume en el fondo donde puede permanecer en etapa enquistada durante muchos meses.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA SUPERCLASE MASTIGOFORA

Presentan estas especies uno o muchos flagelos. Su reproducción es asexual por fisión binaria más o menos simetrogénica. Son autotróficos, heterotróficos o ambos.

Clase Phytomastigophorea. Flagelados parecidos a vegetales, la mayor parte de vida libre con cromoplastos y generalmente uno o dos flagelos.

Orden Chrysomonadida. Flagelados pequeños con cromoplastos amarillos o pardos y uno a tres flagelos. Quistes silíceos. Marinos y de agua dulce. *Chromulina, Ochromonas, Synura.*

Orden Silicoflagellida. Flagelo único o ausente y cromoplastos pardos. Esqueleto silíceo interno. Marinos. *Dictyocha.* Se conocen la mayor parte a partir de formas fósiles.

Orden Coccolithophorida. Flagelados marinos diminutos, cubiertos por placas calcáreas. Dos flagelos y cromoplastos amarillos o pardos. No quístes silíceos endógenos. *Coccolithus, Rhabdosphaera.*

Orden Heterochlorida. Dos flagelos desiguales y cromoplastos verdeamarillentos. Quistes silíceos. *Heterochloris, Myxochloris.*

Orden Cryptomonadida. Biflagelados, comprimidos, con una depresión anterior o reservorio. Dos cromoplástidas amarillas, pardas o incoloras. Marinos y de agua dulce. *Chilomonas* es un género común incoloro en aguas contaminadas (fig. 2-5, *B*); suelen usarse como alimento especies de este orden en cultivos de *Paramecium.*

Orden Dinoflagellida. Presentan un flagelo longitudinal posterior y otro ecuatorial localizados en surcos. El cuerpo aparece sin protección alguna o cubierto por placas o valvas de celulosa, o por una membrana de celulosa. Generalmente ostentan cromoplastos pardos o amarillos y estigmas. Son casi todos marinos; algunos parásitos incluyen los géneros marinos: *Gonyaulax, Noctiluca, Histiophysis, Ornithocercus;* los géneros marinos y de agua dulce son: *Glenodinium, Gymnodinium, Ceratium* y *Oödinium.*

Orden Ebriida. Biflagelados, sin cromoplastos; esqueleto silíceo interno. Principalmente fósiles. *Ebria.*

Orden Euglenida. Flagelados alargados verdes o incoloros, con uno o dos flagelos que nacen de un nicho o fosa anterior. Presentan estigmas en formas coloreadas. Primariamente de agua dulce. *Euglena, Phacus, Peranema, Rhabdomonas.*

Orden Chloromonadida. Pequeños flagelados, aplanados en sentido dorsoventral, con abundantes cromoplastos verdes. Dos flagelos, uno secundario o colgante. *Gonyostomum.*

Orden Volvocida. Cuerpo que posee casi siempre un cromoplasto verde en forma de copa, estigmas, y a menudo dos a cuatro flagelos apicales por célula. Muchas especies forman colonias. La mayor parte de las formas son de agua dulce. *Chlamydomonas, Polytomella, Haematococcus, Gonium, Pandorina, Platydorina, Eudorina, Pleodorina, Volvox.*

Clase Zoomastigophorea. Flagelados sin cromoplastos ni leucoplastos. Uno a muchos flagelos, en casi todos los casos con gránulos basales complejos. Muchos comensales, simbiontes y parásitos.

Orden Choanoflagellida. Flagelados de agua dulce con un solo flagelo rodeado de un collar. Sésiles, a veces con tallo; solitarios o en colonias. *Codosiga, Proterospongia.*

Orden Bicosoecida. Flagelados, en gran parte de agua dulce, provistos de cubierta protectora. Dos flagelos, uno libre, y el otro unido al extremo posterior del cuerpo. *Salpingoeca, Poteriodendron.*

Orden Rhizomastigida. Formas amiboides con uno o muchos flagelos. Principalmente de agua dulce. *Mastigamoeba, Dimorpha.*

Orden Kinetoplastida. Básicamente uno, pero hasta cuatro flagelos; casi todos parásitos. *Bodo, Leishmania, Trypanosoma.*

Orden Retortamonadida. Parásitos intestinales de insectos o vertebrados, con uno a cuatro flagelos. Un flagelo asociado con citostoma localizado ventralmente. *Chilomastix.*

Orden Diplomonadida. Flagelados simétricos bilaterales, con dos núcleos, y cada núcleo asociado con cuatro flagelos. Casi todos parásitos (fig. 2-12, *C*). *Hexamita, Giardia.*

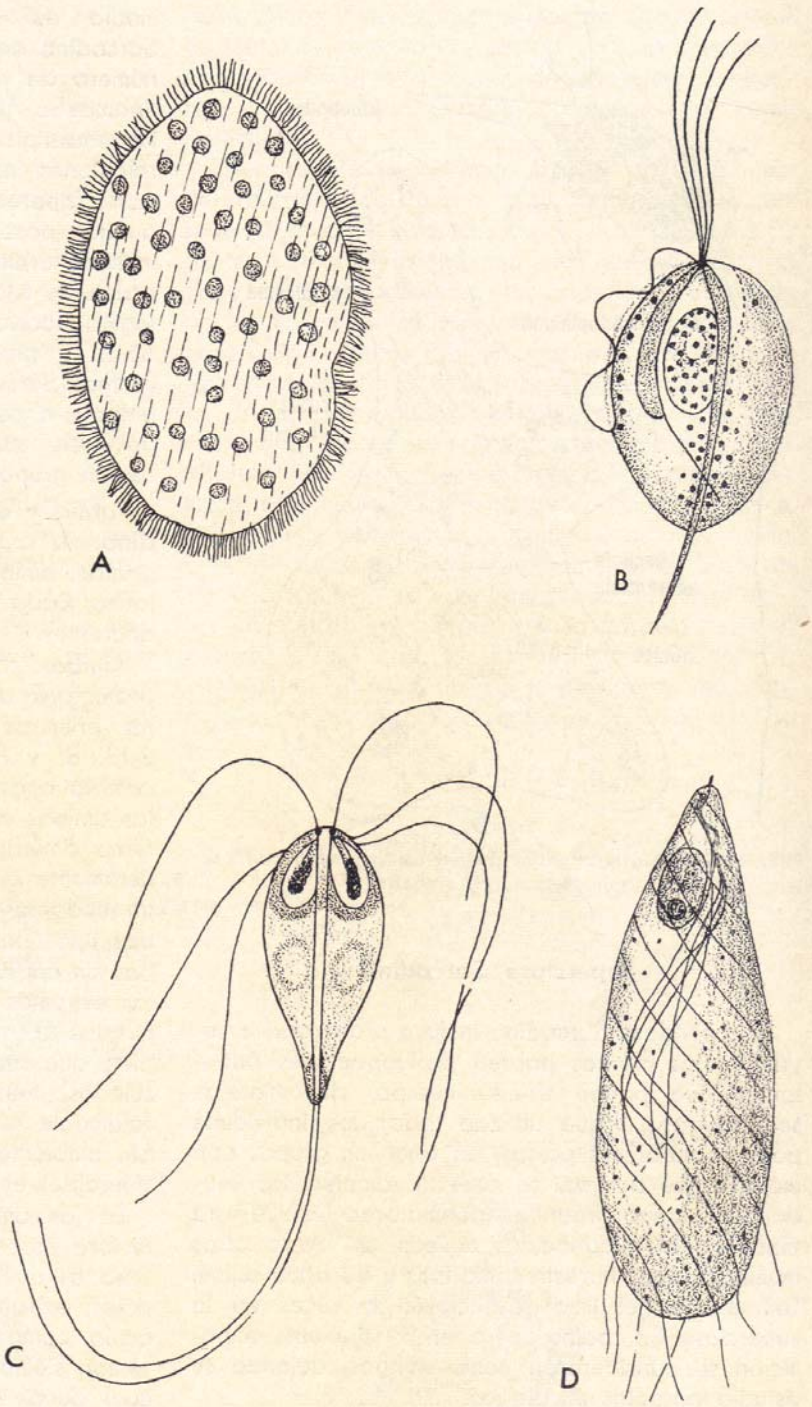


FIG. 2-12. A, *Opalina*, flagelado comensal encontrado en el intestino de los anfibios. (Según Corliss.) B, *Trichomonas vaginalis*, tricomonada, parásito de la vagina humana, y del aparato reproductor del varón. Además de los cuatro flagelos anteriores, posee un flagelo secundario o flotante contiguo a la membrana ondulante. Una estructura de sostén en forma de bastoncillo, el axostilo, se extiende posteriormente a partir del blefaroplasto. (Según Wenrich, tomado de Cheng.) C, *Hexamita salmonis*, diplomonada, parásito del intestino de los peces. Cada uno de los dos núcleos guarda relación con cuatro flagelos. (Según Davis, tomado de Kudo.) D, *Pyrsonympha*, comensal encontrado en el intestino de termites. (Según Powell, tomado de Hyman.)

Orden Oxymonadida. Flagelados multinucleados parásitos, cada núcleo con cuatro flagelos, algunos de los cuales se sitúan posteriormente y se adhieren a la superficie corporal. *Oxymonas, Pyrsonympha.*

Orden Trichomonadida. Flagelados parásitos. Cuatro a seis flagelos, uno de ellos secundario o colgante. *Trichomonas* (fig. 2-12, *B*).

Orden Hypermastigida. Muchos flagelos con cinestosomas dispuestos en círculo, placa o hileras espirales o longitudinales. Simbiontes y comensales en el intestino de termites, cucarachas, y cucarachas de la madera. *Lophomonas, Trichonympha, Barbulanympha.*

Superclase Opalinata. Cuerpo cubierto por hileras oblicuas o longitudinales de cilios que nacen en las filas subterminales anteriores. Presentan dos o muchos núcleos monomórficos. Reproducción por fisión binaria, generalmente simetrogénica. La reproducción sexual implica singamia con gametos flagelados. Comensales intestinales de anúridos; con menos frecuencia de peces, salamandras y reptiles. *Opalina, Zelleriella.*

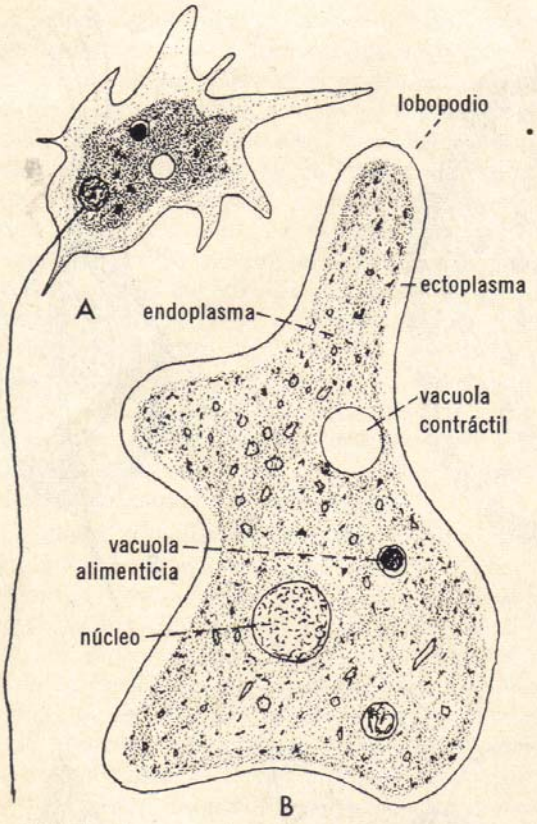


FIG. 2-13. *A, Mastigamoeba.* (Según Calkins, modificada según Hyman.) *B, Amoeba.*

Superclase Sarcodina

La superclase Sarcodina incluye protozoarios cuyas formas adultas poseen prolongaciones ondulantes que parten de su cuerpo, denominadas seudópodos, y que utilizan todos los individuos para capturar sus presas; en aquellos grupos con movimientos activos, se utilizan también los seudópodos como organitos locomotores. Incluye esta clase las bien conocidas amibas, así como otras muchas formas terrestres, marinas y de agua dulce. Los mohos del limo se incluyen a veces en la superclase Sarcodina, pero en la siguiente exposición se considerarán como hongos, dejando su estudio para los micólogos.

Los individuos de la clase Sarcodina son asimétricos o tienen simetría esférica, poseen relativamente pocos organitos, y en este sentido son quizá los protozoarios más sencillos. Sin embargo, las estructuras esqueléticas, que se encuentran en la mayor parte de las especies, alcanzan una complejidad y belleza que realmente pocos animales sobrepasan.

Se dispone de buen número de pruebas que abonan por la existencia de estrechas relaciones filogenéticas entre Sarcodina y Mastigophora. Como ya se indicó, muchos mastigóforos experimentan fases amiboides caracterizadas por pérdida del flagelo y ejecución de movimientos por medio de seudópodos. Algunas especies de Sarcodina tienen etapas flageladas. Un pequeño número de protozoarios interesantes, como *Mastigamoeba* (fig. 2-13, *A*), situados en el orden Rhizomastigida, ilustran de manera elocuente las relaciones íntimas entre las dos clases. Estos animales aparecen a la vista como amibas típicas, aunque poseen también un largo flagelo. Se ha incluido arbitrariamente a Rhizomastigida como un orden de Mastigophora; pero siguiendo la misma lógica podrían considerarse también como Sarcodina. La presencia de gametos flagelados entre muchas Sarcodinas y la tendencia de muchos flagelados a perder sus flagelos durante alguna fase del ciclo vital, quizá indique que Mastigophora sea el grupo ancestral.

Forma y estructura en los órdenes de Sarcodina. La superclase Sarcodina comprende cuatro grupos: amibas, foraminíferos, heliozoos, y radiolarios, cada uno de ellos con forma y estructura diferentes.

Amibas. Las amibas pueden carecer de cubierta protectora o estar provistas de la misma. Entre las primeras figuran los géneros *Amoeba* (fig. 2-13, *B*) y *Pelomyxa* asimétricos, y cuyo cuerpo cambia constantemente de forma. Por otra parte, las amibas encapsuladas poseen una cubierta externa simétrica. El citoplasma en las amibas está netamente dividido en un ectoplasma, externo, y un endoplasma, interno. Los seudópodos son de dos tipos: lobopodios, característicos de las amibas sin cápsula o desnudas, que son grandes, con los extremos redondeados o romos, y están compuestos de ectoplasma y endoplasma, y filopodios, que suelen observarse en las amibas encapsuladas, tienen extremos puntiagudos y poseen solamente ectoplasma. Ahora bien, las condiciones ambientales pueden imponer variaciones considerables en la estructura de los seudópodos.

En las amibas encapsuladas, la cubierta protectora es segregada por el citoplasma, en cuyo caso es quitinoide, silícea o compuesta de materiales extraños enclavados en una matriz que actúa como cemento. Este tipo de amibas presentan siempre una gran abertura a través de la cual puede producirse protrusión de los seudópodos o del cuerpo. Su forma es a menudo similar a la de un vaso o un yelmo. En *Arcella* (fig. 2-14, *A* y *B*), una de las amibas más comunes de agua dulce, la cubierta quitinoide parda o de color pajizo tiene forma de cúpula aplanada con la abertura en la porción media de la parte inferior. Cuando se ve desde arriba, pueden observarse las puntas de los filópodos proyectar por fuera de la periferia de la cápsula. En *Euglypha* la cubierta, también producto de secreción, está formada de escamas silíceas redondeadas, que a veces toman aspecto de espinas (fig. 2-14, *C*). *Difflugia* tiene una cubierta compuesta de partículas minerales que son ingeridas por el animal y

enclavadas en una matriz que es también segregada (fig. 2-14, *D*). La forma de la cápsula o cáscara es en ocasiones como la de un huevo con una abertura localizada en un extremo. En *Difflugia* y formas afines dicha cápsula suele ser incolora, pero también puede aparecer teñida de rojo, azul, o violeta por el hierro, manganeso o cobalto existente en los granos de arena.

FORAMINIFEROS. El orden Foraminiferida es primariamente marino; sus miembros existen en gran número en el mar. Los seudópodos tienen aspecto filamentoso, ramificado, suelen unirse entre sí, y se denominan reticulopodios (fig. 2-15, *B*). Segregan estas especies una cápsula comúnmente compuesta de carbonato de calcio y pequeñas cantidades de otros compuestos inorgánicos como sílice y sulfato de magnesio. La estructura de la cápsula es completamente distinta de la correspondiente a las amibas capsuladas. Algunas especies viven en el interior de una cápsula con una sola cámara y se llaman uniloculares; pero la mayor parte son multiloculares, es decir, poseen cápsulas provistas de muchas cámaras. Las formas multiloculares comienzan su vida en una sola cámara, el prolóculo, pero a medida que el animal aumenta de tamaño, el protoplasma se desborda por rebosamiento a través de una amplia abertura de la primera cámara y segrega otro compartimiento.

Este proceso se continúa durante toda la vida del animal y da origen a la formación de una serie de muchas cámaras, cada una mayor que la anterior. Como la adición de nuevas cámaras sigue un patrón simétrico, las cápsulas o cubiertas de los foramíniferos multiloculares tienen formas y ordenación distinta de sus cámaras. En algunas formas las cámaras están dispuestas en línea recta, de manera que la cubierta aparece a la vista como una cuerda de cuentas cada vez más voluminosas (fig. 2-15, *A*). En otras, cada nueva cámara casi encierra a la anterior dando lugar a una cubierta con cámaras múltiples, algo parecida a la estructura de una cebolla (fig. 2-15, *D*). Con cierta frecuencia se van agregando nuevas cámaras en espiral, de manera que la cápsula tiene el aspecto de un caracol planorbido (fig. 2-15, *C*). *Globigerina* es uno de los foramíniferos más frecuentes en el plancton marino (fig. 2-15, *B*). Las

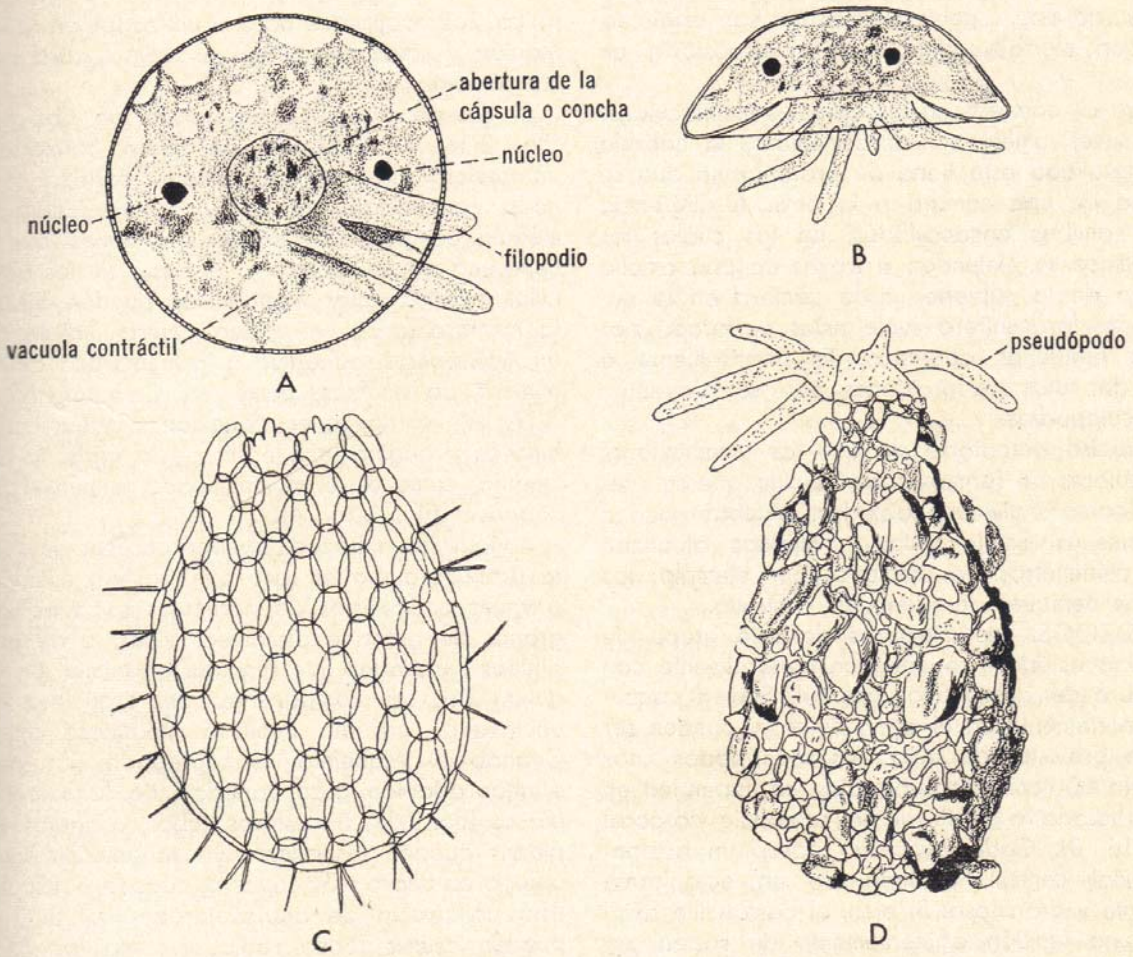


FIG. 2-14. Amibas encapsuladas. *A*, *Arcella vulgaris*, vista apical; *B*, vista lateral. (*A* y *B* según Deflandre.) *C*. *Cubierta* o concha de *Euglypha strigosa*, compuesta de escamas y espinas silíceas. (Según Wailes, tomado de Deflandre.) *D*, *Difflugia oblonga* con cubierta de partículas minerales. (Según Deflandre.)

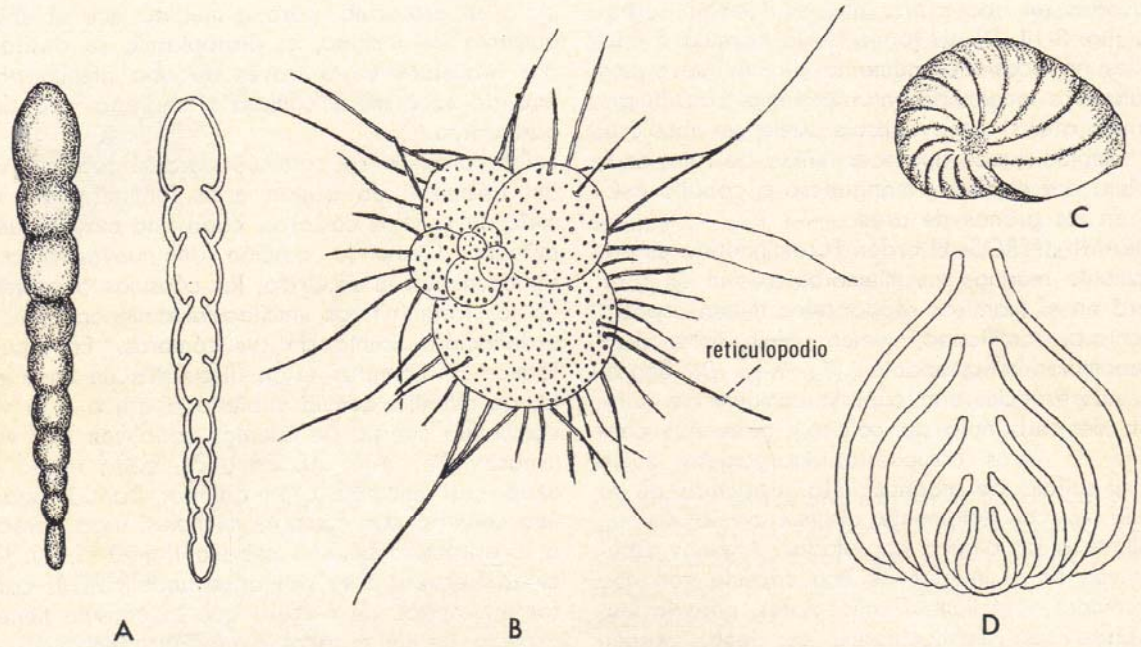


FIG. 2-15. Foraminíferos. *A*, Cubierta o concha de *Rheophax nodulosa* (entera, y en corte). (Según Brady, tomado de Calvez.) *B*, *Globigerina viva*. (Según Hyman.) *C*, Cubierta de *Nonion incisum*. (Según Cushman, tomado de Calvez.) *D*, Cubierta de un foraminífero elipsoidínido (en corte). (Según Hyman.)

cámaras de esta especie multilocular son esféricas, pero con cierta tendencia a la disposición en espiral.

Todas las cámaras en las especies multiloculares abren sucesivamente en otra cámara; la cápsula en su totalidad está llena de protoplasma que se continúa de una cámara a la otra. A diferencia de las amibas encapsuladas, en las cuales los seudópodos se extienden a través de una amplia abertura de la cubierta, cada cámara en la cubierta del foraminífero suele estar perforada por muchas pequeñas aberturas. Es precisamente a través de estas perforaciones que se proyectan los reticulopodios.

Es preciso percatarse de que los foraminíferos multiloculares no forman colonias sino que se presentan como individuos aislados. Muchos pueden apreciarse a simple vista, y algunos alcanzan varios centímetros de diámetro; por ejemplo, los llamados peniques de sirena de Australia.

HELIOZOOS. Los miembros de este grupo de Sarcodina esféricas se conocen generalmente con el nombre de animálculos del sol. Suelen concurrir primariamente en el agua dulce, y pueden ser libres o provistos de tallo. Los seudópodos finos y aciculares, llamados axopodios, se expanden en forma radiada a partir de la superficie corporal (fig. 2-16, *B*). Cada axopodio posee un bastoncillo axial central, cubierto de un ectoplasma adherente y granuloso. Si bien, el bastoncillo axial posee una función eminentemente de sostén, no es un esqueleto permanente, sino un haz protoplasmático de fibras o tubos, el cual puede acortarse, doblarse o incluso "fundirse" en citoplasma típico. Los axopodios no son utilizados en la locomoción y solamente sirven al animal para capturar alimento.

El cuerpo del heliozoo consta de dos partes (figs. 2-16, *A* y 2-17, *C*), una externa formada por una esfera citoplásmica, llamada corteza, a menudo repleta de vacuolas, y otra interna, o médula, compuesta de endoplasma denso, que contiene uno o más núcleos y las bases de los bastoncillos axiales. Estos bastoncillos pueden fijarse a la membrana de un núcleo central único, como en *Actinophrys;* adherirse a la membrana de buen número de núcleos, como en *Camptonema* (fig. 2-17, *A*); o no tener conexión alguna con los núcleos y originarse a partir de la periferia de la médula, como en el multinucleado común *Actinosphaerium* (fig. 2-16, *A*).

Aunque los heliozoos pueden carecer de cubierta protectora, no es raro que posean esqueletos, a veces compuestos de partículas extrañas, como granos de arena o diatomeas vivas, o de piezas silíceas separadas que segrega el animal. En cualquier caso los componentes del esqueleto están enclavados en una cubierta gelatinosa externa. Cuando el esqueleto es segregado, las piezas silíceas adoptan gran variedad de formas, como placas (fig. 2-17, *B*), esferas, tubos, o agujas. Estas piezas pueden disponerse ya tangencialmente al cuerpo en una o más capas o, cuando el esqueleto está compuesto de agujas largas (fig. 2-17, *C*), pueden asumir forma radiada como los axopodios. En algunos casos el esqueleto está compuesto de tectina y en forma de bella esfera enrejada. Sea cual sea la estructura y disposición del es-

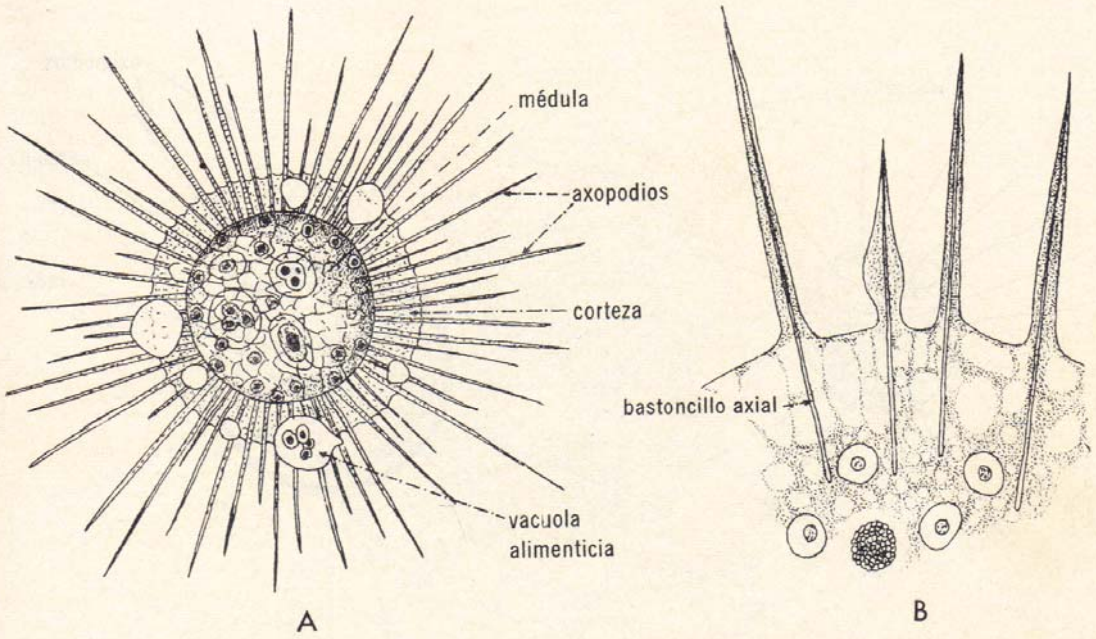


FIG. 2-16. Heliozoo multinucleado, *Actinosphaerium eichorni*. A, Animal entero. (Según Doflein, tomado de Trégouboff.) B, Sección de corteza con axopodios adyacentes. (Según Bütschli, tomado de Trégouboff.)

queleto, existen siempre aberturas a través de las cuales se proyectan los axopodios.

RADIOLARIOS. Entre los más bellos de los protozoarios destacan los miembros de las subclases Radiolaria y Acantharia. Son enteramente marinos y constituyentes del plancton. Los radiolarios son protozoarios relativamente grandes; algunas especies tienen varios milímetros de diámetro, y ciertas formas coloniales alcanzan diámetros de varios centímetros. Como los heliozoos, los cuerpos de los radiolarios son generalmente esféricos y se dividen en una parte interna y otra externa (fig. 2-18). La región interna, que contiene de uno a varios núcleos, está limitada por una cápsula central. En la subclase Radiolaria, en la cual está muy desarrollada la cápsula central, la membrana capsular quitinoide se halla perforada por aberturas múltiples, a veces uniformemente distribuidas (fig. 2-19, *A*), y otras circunscritas a tres regiones (llamadas campos de poros) de la membrana. Las perforaciones permiten que el citoplasma de la cápsula central (o citoplasma intracapsular) se continúe con el citoplasma de la parte externa del cuerpo. Este citoplasma extracapsular forma una amplia corteza, llamada calimma, que rodea la cápsula central.

En muchas especies la calimma contiene gran número de dinoflagelados simbióticos (Zooxanthellae) en etapa palmella, así como muchas vacuolas, lo cual da al citoplasma aspecto espumoso. Los seudópodos son filopodios, reticulopodios o axopodios, y radian a partir de la superficie del cuerpo. Se originan de la cápsula central o inmediatamente por fuera de la misma, y se extienden a través de la calimma en forma de citoplasma denso.

Los radiolarios poseen casi siempre esqueleto, generalmente silíceo; en la subclase Acantharia contiene sulfato de estroncio. Se observan dos tipos de disposición del esqueleto. Uno se caracteriza por su estructura radiada y por estar compuesto de espinas o agujas largas que parten del centro de la cápsula central y se extienden más allá de la superficie externa del cuerpo (fig. 2-18, *B*). Los puntos en que los bastoncillos esqueléticos abandonan la superficie del cuerpo están rodeados de fibrillas contráctiles. La acción de estas fibrillas facilita el movimiento de las espinas pudiendo hacer que se contraiga la calimma en su totalidad. El segundo tipo de esqueleto aparece en forma de esfera enrejada (fig. 2-19, *B*). Es muy variable el número de esferas dispuestas concéntricamente dentro y fuera del cuerpo. Además, la red en forma de reja está a menudo surcada y ornamentada con púas y espinas de número y tamaño variables, y en algunas especies se observan incluso proyecciones ramificadas. Por último, en ocasiones no es esférico el esqueleto enrejado, pudiendo observarse muchos tipos de esqueletos de las formas más caprichosas (fig. 2-20).

En los radiolarios que forman colonias hay muchas cápsulas centrales enclavadas en una masa común. Cada cápsula puede estar rodeada de un esqueleto, como por ejemplo en *Sphaerozoum*, donde las cápsulas centrales están rodeadas de espículas laxas.

Locomoción. El movimiento amiboide ondulante queda limitado a los individuos de la superclase Sarcodina, que poseen lobopodios o filopodios, y se halla mejor desarrollado en las amibas no capsuladas. En estos animales, la locomoción puede implicar la presencia de un lobopodio grande

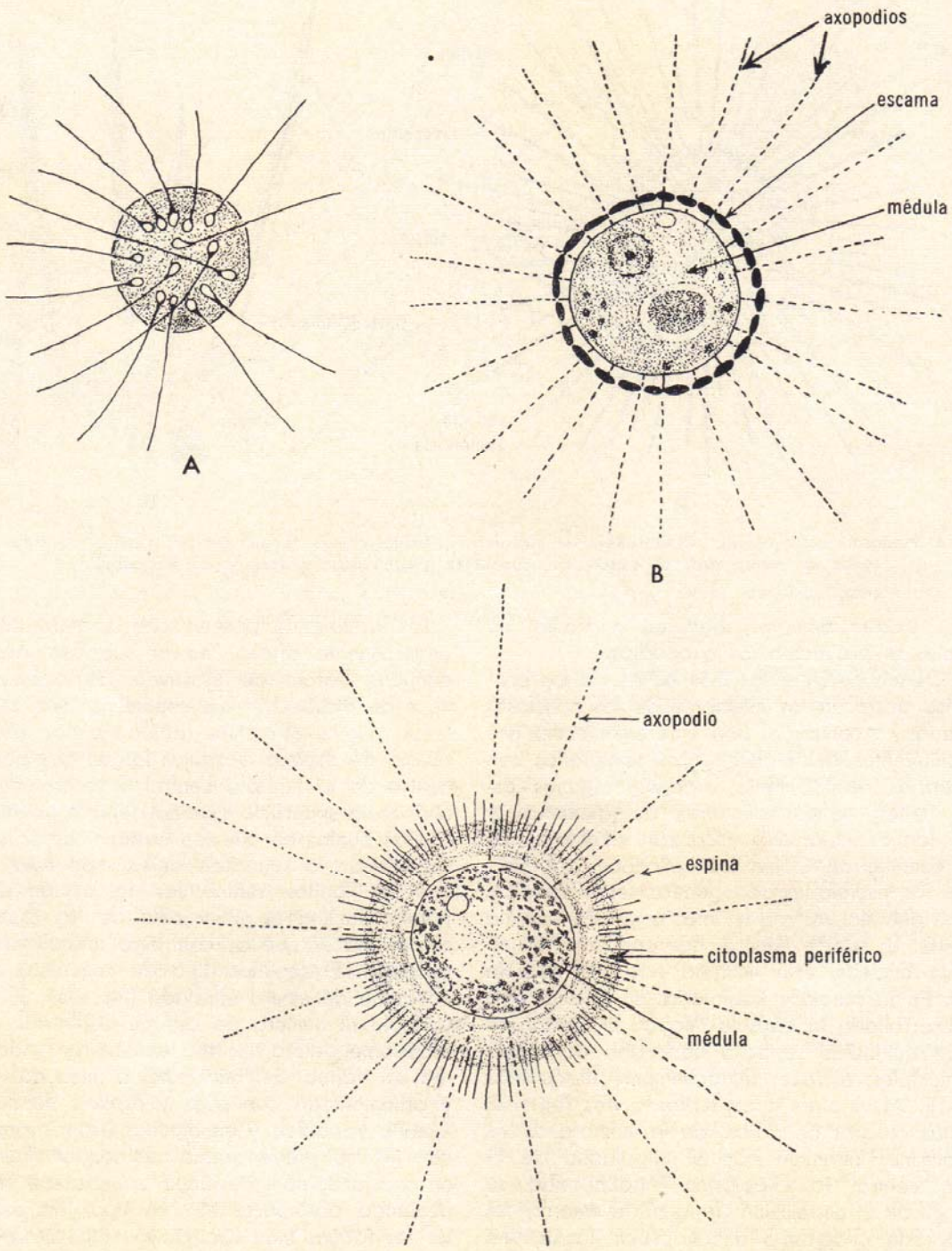
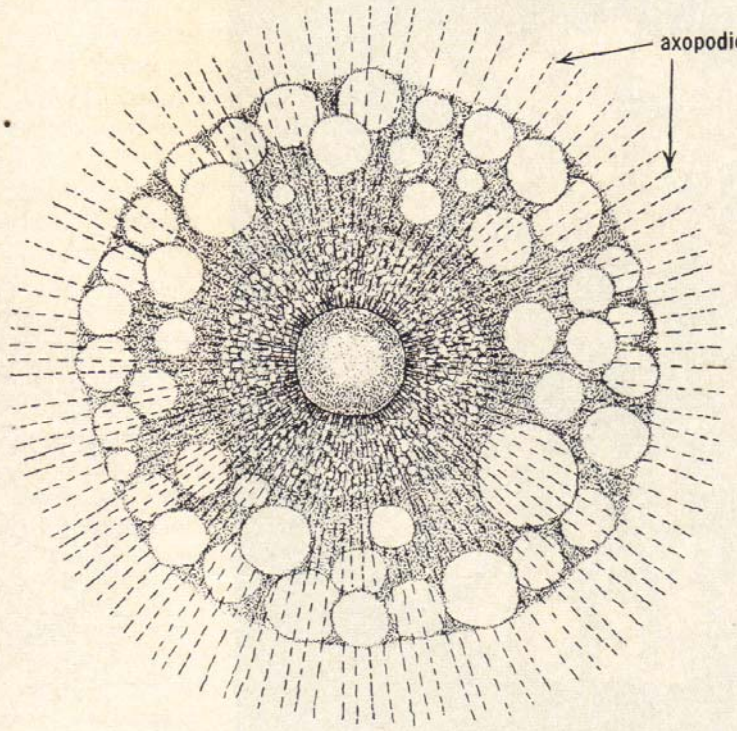
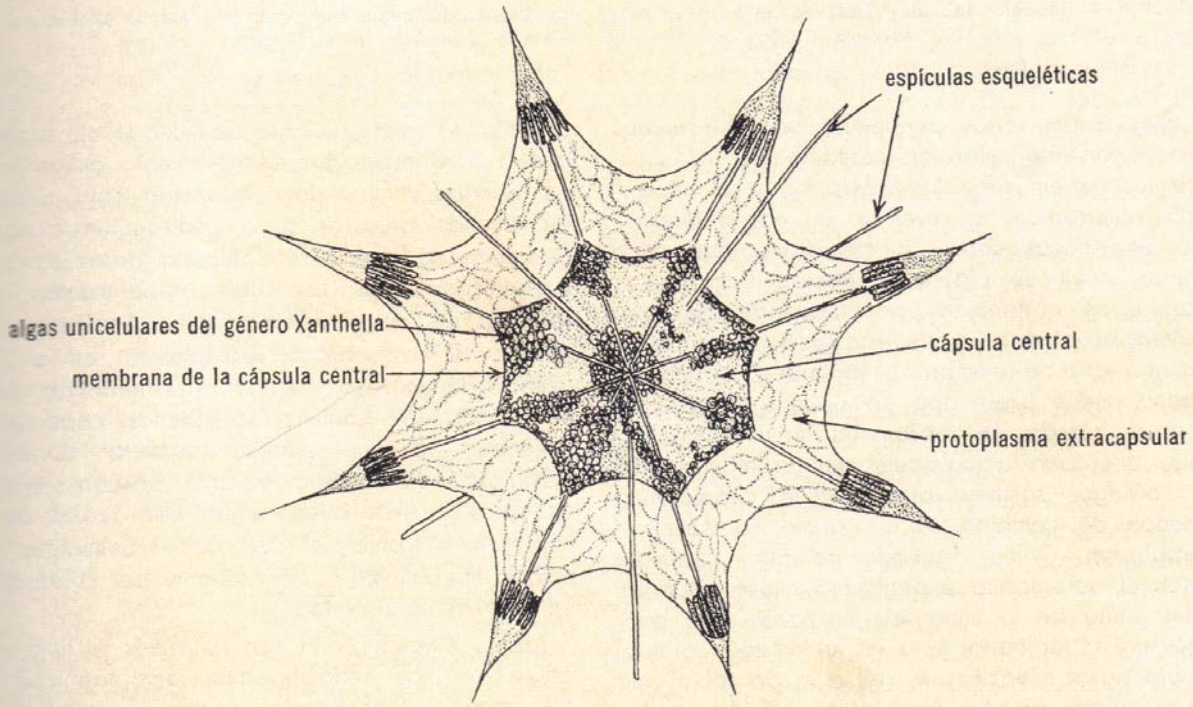


FIG. 2-17. Heliozoos. A, *Camptonema nutans* con axopodios unidos a membranas nucleares. (Según Schaudinn, tomado de Trégouboff.) B, *Pinaciophora fluviatilis* con esqueleto de escamas. C, *Heterophrys myriopoda* con esqueleto en forma de espinas. (B y C según Penard, tomado de Hall.)



A



B

FIG. 2-18. A, *Thalassicolla nucleata*, radiolario sin esqueleto. (Según Huth, tomado de Hall.) B, *Acanthometra*, radiolario con esqueleto de piezas radiadas. (Según Moroff y Stiasny, tomado de Hyman.)

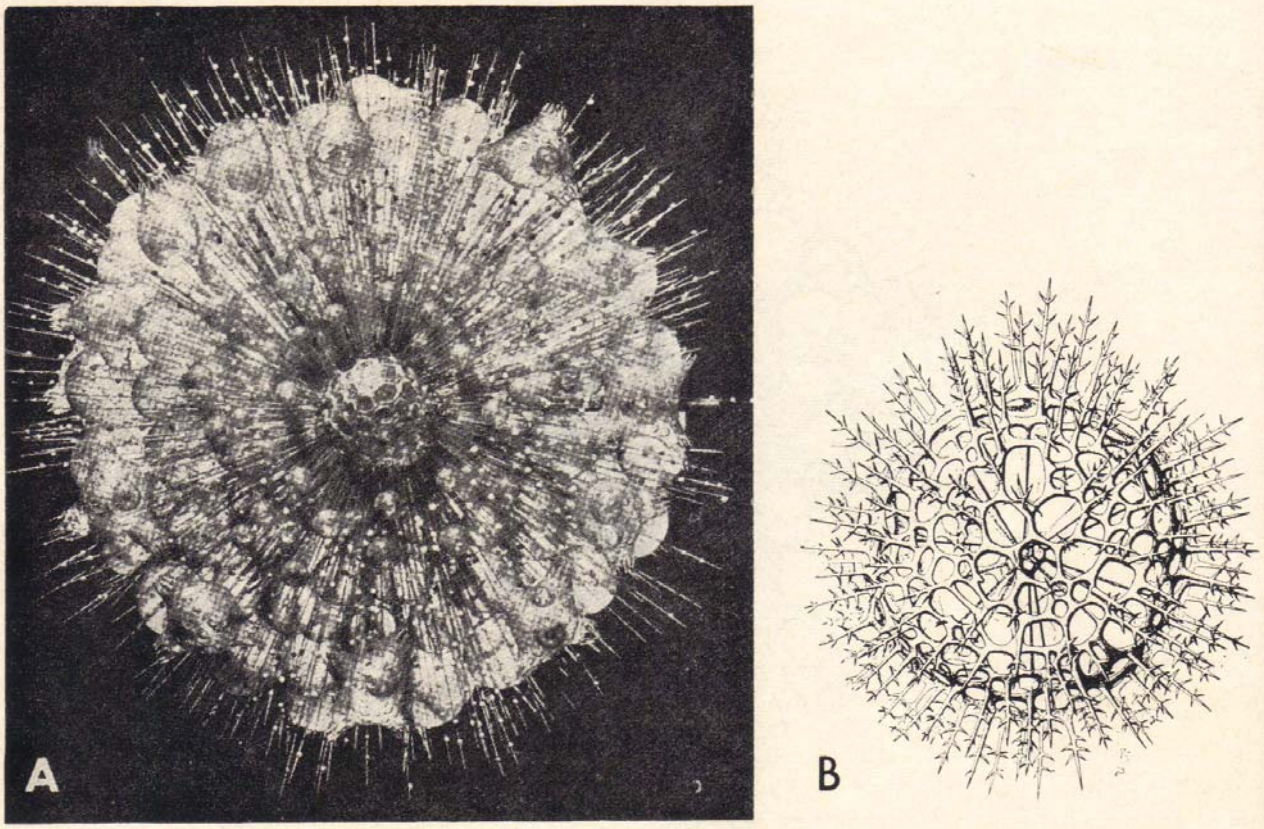


FIG. 2-19. A, Modelo de vidrio del radiolario, *Trypanosphaera regina*. (Cortesía del American Museum of Natural History.) B, Esqueleto silíceo interno de un radiolario. (Cortesía de E. Giltsch, Jena.)

y único o de varios pequeños, pero en ambos casos solamente están en contacto con el substrato los extremos de los seudópodos. El microscopio electrónico ha revelado un borde filamentoso con flecos sobre la membrana plasmática externa móvil de algunas especies. Estos flecos quizá estén constituidos por mucoproteínas que faciliten la adherencia al substrato. Se ha sugerido asimismo que la membrana plasmática altamente plástica posee algún tipo de sistema de autoduplicación rápida. La teoría del movimiento amiboide aceptada actualmente por la mayoría de los zoólogos sostiene que el flujo citoplásmico depende de cambios en el estado coloidal del protoplasma. Como resultado de algún estímulo inicial, el ectoplasma experimenta licuefacción en algún punto de la superficie corporal y se convierte en endoplasma; esto es, el estado coloidal cambia de la situación de gel a la de sol. Como consecuencia de este cambio, la presión interna hace que el citoplasma fluya en este punto formando un seudópodo.

En el interior del seudópodo, el líquido endoplásmico circula hacia adelante a lo largo de la línea de progresión; en torno a la periferia el endoplasma se convierte en ectoplasma, formando y extendiendo así los lados del seudópodo como un manguito. Se supone que en la parte posterior del cuerpo el ectoplasma se convierte en endoplasma. Las investigaciones de Allen (1962) sugieren que a nivel molecular el movimiento amiboide es en realidad un tipo de contracción lenta, análoga en muchos aspectos a la contracción muscular. Se sospecha que el endoplasma posee cadenas proteínicas largas, las cuales experimentan contracción en el extremo anterior. Aquí el endoplasma se convierte en ectoplasma, en el cual (estado de gel) las cadenas de proteínas se hallan en estado de contracción. Dichas cadenas se extienden hasta el extremo posterior donde el ectoplasma es licuado durante su conversión a endoplasma. Así, pues, según esta teoría de la contracción frontal, el cuerpo del animal es empujado literalmente hacia adelante por contracción en el extremo anterior.

Jahn y Rinaldi (1959) han estudiado el flujo amiboide en los reticulopodios ectoplásmicos de *Allogromia*, considerada como foraminífero o como amiba encapsulada. Sus estudios se aplicarían también a los filopodios. *Allogromia* extiende un reticulopodio rígido en forma neta hasta alguna distancia del cuerpo del animal. Las partículas que se adhieren a la superficie pueden observarse fácilmente con el microscopio de luz, y comprobar cómo un reticulopodio se mueve hacia arriba y el otro hacia abajo. Así, pues, en cada seudópodo existen dos corrientes citoplás-

micas opuestas. Se ha postulado un tipo de efecto cortante o de deslizamiento de los haces o unidades citoplásmicas opuestas que no se opondría totalmente a la teoría de la contracción frontal de Allen del lobopodio. Quizá actúe también en los axopodios un movimiento similar de fuerza cortante.

Aunque algunos foraminíferos son pelágicos y se adhieren a una superficie, la mayor parte de los mismos residen en las profundidades y se arrastran lentamente sobre el substrato. El cuerpo es impelido o acarreado por los reticulopodios.

Los radiolarios y los heliozoos están adaptados para vivir en el plancton y utilizan sus seudópodos para capturar alimento y no como organitos de locomoción. Ahora bien, los radiolarios pueden moverse verticalmente en el agua extendiendo y contrayendo para ello la calimma y axopodios, o aumentando o disminuyendo las vacuolas de la calimma, en ambos casos, mediante cambio de densidad.

Nutrición. Los miembros del grupo Sarcodina son enteramente holozoicos con excepción de algunas especies parásitas. Su alimento está formado de todo tipo de pequeños organismos, bacterias, algas, diatomeas, protozoarios, e incluso animales multicelulares diminutos, como rotíferos y nematodos. La presa es capturada y englobada por medio de seudópodos.

En las amibas, los seudópodos se extienden alrededor de la presa formando a modo de una copa, para finalmente envolverla por completo con citoplasma. La inclusión del organismo capturado en citoplasma da origen a la formación de una vacuola alimenticia en el interior de la amiba (fig. 2-13, *B*). En términos generales, los seudópodos no están en contacto íntimo con la presa durante el englobamiento, ya que queda incluida una considerable cantidad de agua en la vacuola alimenticia junto con el organismo capturado. Este tipo de englobamiento recibe el nombre de circunvalación.

Puede producirse también englobamiento por un proceso llamado de circunfluencia caracterizado porque los seudópodos envolventes mantienen siempre contacto con la superficie de la presa, y la vacuola resultante se halla siempre repleta de alimento. La muerte de la presa se produce en tres a seis minutos y depende fundamentalmente de falta de oxígeno. El englobamiento en las amibas capsuladas sigue esencialmente la misma pauta que en las formas sin cápsula, aunque en las especies con filopodios la vacuola alimenticia está formada en gran medida por circunfluencia. Dicha vacuola es entonces desplazada a través de la abertura de la cápsula hacia el interior del cuerpo.

En foraminíferos, heliozoos, y radiolarios los numerosos seudópodos radiantes (principalmente reticulopodios o axopodios) actúan primariamente como trampas en la captura de la presa. Todo organismo que se pone en contacto con los seudópodos queda adherido a la superficie granulosa y adherente de estos organitos. Salta netamente a la vista en la superficie de los reticulopodios de los foraminíferos una película mucoide granulosa que cubre completamente la superficie de la presa capturada. Esta película posee secreciones proteolíticas, que ayudan a paralizar la presa y a iniciar su digestión incluso durante la captura. En los tres grupos el alimento es finalmente incluido en la vacuola, y dirigido hacia el interior del cuerpo. Los bastoncillos axiales de los heliozoos llevan la presa al interior de la corteza ectoplásmica; también los axopodios pueden rodear y licuar el alimento formando una vacuola en el sitio de la captura, la cual posteriormente se desplaza hacia adentro.

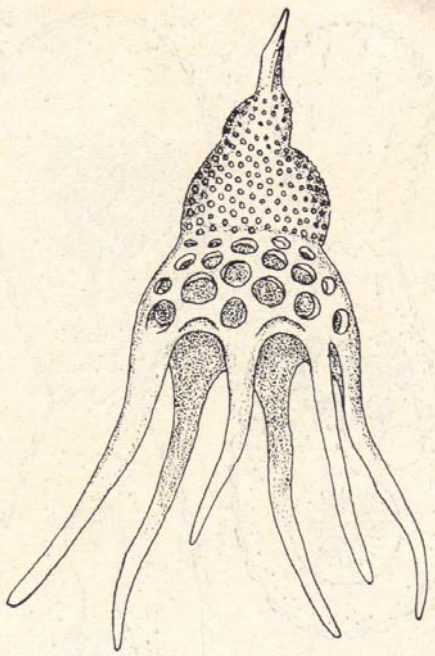


FIG. 2-20. Esqueleto no esférico enrejado de un radiolario del suborden Nasselarina. (Según Haeckel, tomado de Hyman.)

La digestión tiene lugar en la corteza de los heliozoos y en la calimma de los radiolarios. Cuando existe un esqueleto esférico envolvente, el alimento pasa a través de las aberturas para los seudópodos. En los foraminíferos el alimento es digerido fuera de la cápsula y solamente pasan al interior los productos de la digestión.

En diferentes especies se han descubierto proteasa, lipasa, amilasa, y celulasa. La egestión puede producirse en cualquier punto de la superficie del cuerpo, y en las amibas con movilidad activa, los desechos suelen ser emitidos por la parte posterior, al mismo tiempo que el animal se mueve alrededor. Por el contrario, en los radiolarios los productos de desecho son retenidos y acumulados en una masa en el interior del cuerpo.

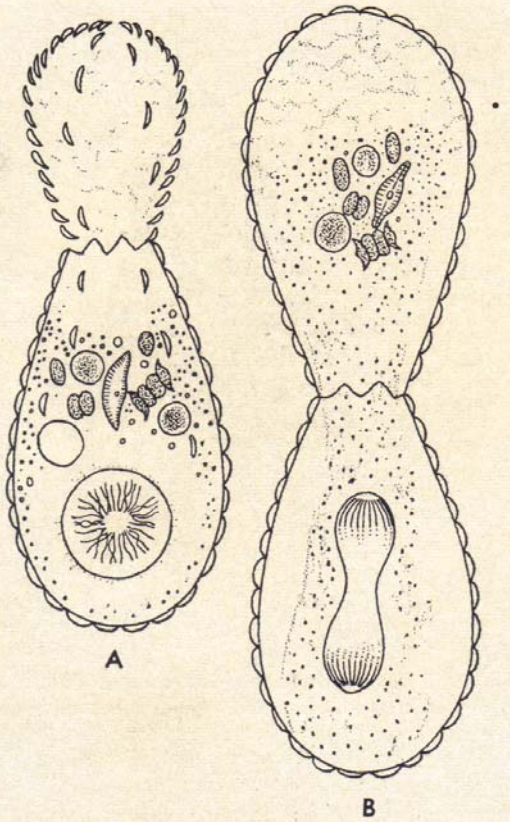


FIG. 2-21. Dos etapas en la división de *Euglypha alveolata*. A, Formación de placas esqueléticas sobre masas protoplasmáticas que se proyectan por la abertura. B, División del núcleo. (Según Sevajakov, tomado de Dogiel.)

Algunas amibas no capsuladas son parásitas. Con excepción de *Hydramoeba* y algunas otras especies que son parásitas en algas durante las etapas inmaduras, la mayor parte son endoparásitas en el aparato digestivo de anélidos, insectos, y vertebrados. Varias especies concurren en el intestino humano, pero solamente *Entamoeba histolytica*, productora de la disentería amibiana, suele ser patógena. El ciclo vital de estas amibas intestinales es directo, y las parásitas suelen ser transmitidas del aparato digestivo de un huésped al de otro por medio de quistes transportados por las heces.

Equilibrio hídrico. Se observan vacuolas contráctiles (fig. 2-13, *B*) en las especies de agua dulce pero no en Sarcodina marina. Puede haber una o muchas vacuolas contráctiles, y la expulsión de líquido puede ocurrir en cualquier parte de la superficie corporal. En las amibas las vacuolas contráctiles, generalmente una, se encuentran en el endoplasma ondulante.

Reproducción y ciclos vitales. La reproducción asexual en la mayor parte de amibas, heliozoos, y radiolarios es por fisión binaria. En amibas con cápsula blanda, ésta se divide en dos partes, y cada célula hija forma una nueva mitad. Cuando la cápsula es densa y continua, como en *Arcella*, una masa de protoplasma es forzada hacia afuera antes de la división; esta masa segrega una nueva cápsula. Llegado este momento, el animal, ya con doble cápsula, se divide, y cada célula hija recibe una cápsula.

La división de los radiolarios es análoga a la de las amibas con cápsula. Unas veces se divide el mismo esqueleto, y cada célula hija forma la mitad que falta; otras, una de las hijas recibe el esqueleto y la otra forma uno nuevo (fig. 2-21).

La fisión múltiple es frecuente en amibas multinucleadas y heliozoos. En algunas amibas con cápsula el animal progenitor esporula un gran número de amibas pequeñas no capsuladas, cada una de las cuales produce una nueva cápsula durante el proceso de crecimiento.

Se observa también en Sarcodina reproducción sexual, aunque se encuentra con más frecuencia y es mejor conocida en unos grupos que en otros. Se ha comprobado reproducción sexual, aunque muy rara vez, en las amibas; pero en algunas especies se ha informado de hologamia, es decir, fusión de dos individuos, actuando cada uno de ellos como gameto.

Entre los heliozoos se conoce reproducción sexual en *Actinosphaerium* y *Actinophrys*. En este último, que carece de cápsula, desaparecen los axopodios y se forma un quiste. En el interior del quiste el animal se divide en dos células hijas, cada una de las cuales experimenta dos divisiones de maduración. Solamente los núcleos están implicados en estas divisiones, y el número de cromosomas disminuye de 44 a 22. Después de cada división es expulsado el contenido de un núcleo como una suerte de cuerpo polar. Los dos núcleos gaméticos se fusionan ahora para formar un solo núcleo cigoto diploide. Se produce un proceso análogo, aunque algo más complicado, en el multinucleado *Actinosphaerium*.

Sabemos que los radiolarios forman isogametos flagelados, después de divisiones nucleares extensivas; la fusión ocurre en el agua del mar, y el cigoto desarrolla directamente en forma adulta.

La reproducción en los foraminíferos es compleja pero relativamente uniforme en la totalidad del orden, e implica alternación definida de generaciones sexuales y asexuales. Cada especie de foraminíferos es dimórfica, y en la mayor parte de especies multiloculares los dos tipos de individuos difieren en el tamaño del proloculum. Uno de estos tipos, conocido como esquizonte, se reproduce asexualmente y posee una cápsula con un pequeño proloculum, llamada cápsula microsférica. El otro tipo, que tiene una cápsula megalosférica, recibe el nombre de gamonto y se reproduce sexualmente.

En la figura 2-22 se ilustra un ejemplo de ciclo vital de un foraminífero multilocular. El esquizonte se convierte en multinucleado y da lugar a un gran número de pequeñas amibas, cada una de las cuales posee un solo núcleo. Estos descen-

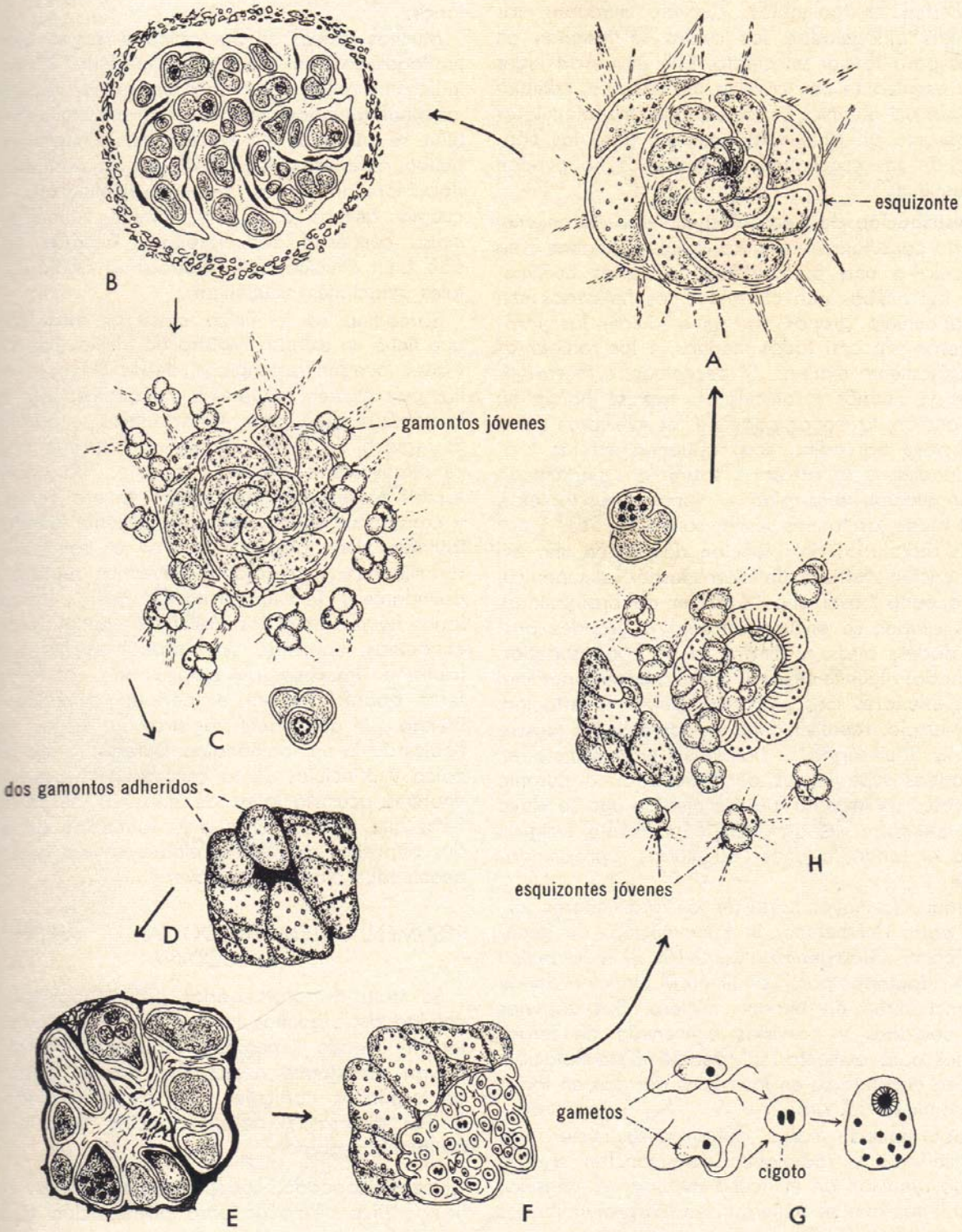


FIG. 2-22. Ciclo vital del foraminífero, *Discorbis patelliformis*. *A*, Esquizonte. *B*, Desarrollo sexual de gamontos en el interior de las cámaras del esquizonte. *C*, Liberación de gamontos jóvenes a partir del esquizonte progenitor. *D-G*, Formación y fusión de gametos dentro de dos gamontos unidos. *H*, Separación de gamontos unidos acompañada de liberación de esquizontes jóvenes. (Según Myers, tomado de Calvez.)

dientes segregan una cápsula megalosférica y se convierten en gamontos. Cuando maduran, los gametos biflagelados, los cuales se fusionan en pares para formar un cigoto. Este último da lugar a un esquizonte con cápsula microsférica, completándose así el ciclo. En las especies monoloculares se observa un ciclo vital análogo, pero las cápsulas de los esquizontes y gamontos no pueden distinguirse.

Distribución de Sarcodina. Se encuentran amibas no capsuladas en aguas dulces y saladas y en el suelo a una profundidad de varios centímetros. Las amibas con cápsula y los heliozoos son primariamente grupos de agua dulce; los foraminíferos son casi todos marinos, y los radiolarios exclusivamente marinos. Si exceptuamos los radiolarios y algunos foraminíferos, que se hallan en el plancton, la mayor parte de los miembros de la superclase Sarcodina son residentes en las profundidades, o se arrastran sobre la superficie de la vegetación sumergida o sobre otros objetos. Casi todas las formas sésiles son heliozoos.

Los radiolarios del plancton despliegan una estratificación vertical definida desde la superficie del océano hasta unos 4 600 m de profundidad. Unos grupos se encuentran sólo a grandes profundidades; otros se limitan a la zona superior, iluminada; algunos emigran entre la capa superficial y las inferiores más profundas, según la estación. Por ejemplo, representantes de los órdenes *Nassellaria* y *Spumellaria* se hallan en gran número en las aguas superficiales del Mediterráneo durante los meses de invierno, pero a medida que se eleva la temperatura del agua en la primavera emigran hacia el fondo, a unos 360 metros, aproximadamente.

Aunque la mayor parte de los foraminíferos forman parte del bentos, un buen número de géneros, como *Globigerina* (fig. 2-15, *B)* y *Orbulina* están adaptados para residir en el plancton donde se encuentran en enorme número. Sus cápsulas son delgadas y provistas a menudo de largas espinas para aumentar su capacidad de flotación. Pueden encontrarse en las aguas del mar en todos los confines del orbe.

Cabe hacerse cargo del inmenso número de foraminíferos y radiolarios del plancton si fijamos la atención en el hecho de que sus cápsulas o cubiertas que se sumergen en las profundidades del mar después de su muerte, forman un constituyente primario del sedimento del fondo del océano. Desde profundidades de 540 a 3 700 m las cápsulas de foraminíferos forman parte importante del sedimento, el cual recibe el nombre de lodo de globigerina dada la preponderancia de las cápsulas procedentes de animales de este género. A mayores profundidades, donde la presión disuelve las cápsulas a base de carbonato de calcio de los foraminíferos, los sedimentos del fondo están compuestos de esqueletos silíceos de radiolarios y son conocidos como lodo de radiolarios.

Muchas formas de Sarcodina albergan algas o fitoflagelados en etapa de palmella. Como ya indicamos antes, son frecuentes en los radiolarios los dinoflagelados simbióticos (zooxanthellae). También se observan en muchos foraminíferos y algunos radiolarios (fig. 2-18, *B)* Zooxanthellae y Zoochlorellae (algas verdes unicelulares). Unas cuantas amibas, como por ejemplo, *Amoeba stigmata,* contienen zoochlorellae. Todavía no ha sido bien dilucidada la importancia fisiológica de tales relaciones simbióticas.

Sarcodina es la única clase de protozoarios que tiene un extenso registro de fósiles. Las formas fósiles, quedan restringidas, desde luego, a aquellas que poseen esqueletos o cápsulas, esto es, a las amibas capsuladas, foraminíferos y radiolarios. El registro de fósiles de las amibas con cápsula es relativamente breve y reciente. No aparecen formas fósiles del grupo hasta la era cenozoica y constan de ejemplares esencialmente idénticos a los que viven actualmente. Por el contrario, los foraminíferos y radiolarios tienen un registro fósil abundante y de vieja fecha. De hecho, los radiolarios figuran entre los fósiles más antiguos de los conocidos, habiendo sido probablemente encontrados en las rocas del precámbrico. Los foraminíferos aparecieron en el periodo cámbrico, habiendo un abundante registro de fósiles desde finales de la era paleozoica. Durante la era mesozoica y principios de la cenozoica se produjeron enormes acumulaciones de cápsulas de foraminíferos que contribuyeron a la formación de grandes depósitos de yeso y piedra caliza, como los acantilados blancos de Dover.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA SUPERCLASE SARCODINA

Se trata de protozoarios con seudópodos en calidad de organitos locomotores y para alimentación; cuando tienen flagelos, solamente se observan en etapas avanzadas. Escaso desarrollo de organitos corticales. Los esqueletos son de formas diversas y de composición característica de algunos grupos.

Clase Rhizopodea. Lobopodios, filopodios, o reticulopodios utilizados para alimentación y locomoción.

Subclase Lobosia. Los seudópodos suelen ser lobopodios.

Orden Amoebida. Sin cápsula. Casi todas de agua dulce, algunas marinas; muchas parásitas. *Pelomyxa, Amoeba, Entamoeba, Hydramoeba.*

Orden Arcellinida. Cuerpo encerrado en una cápsula o concha con una abertura por la cual salen los seudópodos. Viven libremente, de preferencia en agua dulce. *Arcella, Difflugia, Centropyxis.*

Subclase Filosia. Ejemplares de Sarcodina marinas y de agua dulce, con filopodios cónicos y ramificados. Sin cubierta protectora o con una concha provista de una pequeña abertura. *Penardia* (sin protección), *Allogromia*.

Subclase Granuloreticulosia. Posee reticulopodios delicados y granulosos.

Orden Athalamida. Sin cubierta o concha protectora. *Biomyxa*.

Orden Foraminiferida. Especies principalmente marinas dotadas de cápsulas típicas con cámaras múltiples. Dichas cápsulas pueden ser membranosas, o compuestas de quitina o partículas extrañas, pero con más frecuencia son calcáreas. *Globigerina, Orbulina, Discorbis, Spirillina, Nummulites.*

Clase Piroplasmea. Parásitos amiboides, pequeños, redondeados o en forma de bastoncillo en vertebrados con eritrocitos. Antiguamente se incluían con los esporozoarios, pero carecen de esporas. *Babesia* es transmitida por garrapatas, y produce la fiebre de la garrapata en los bovinos.

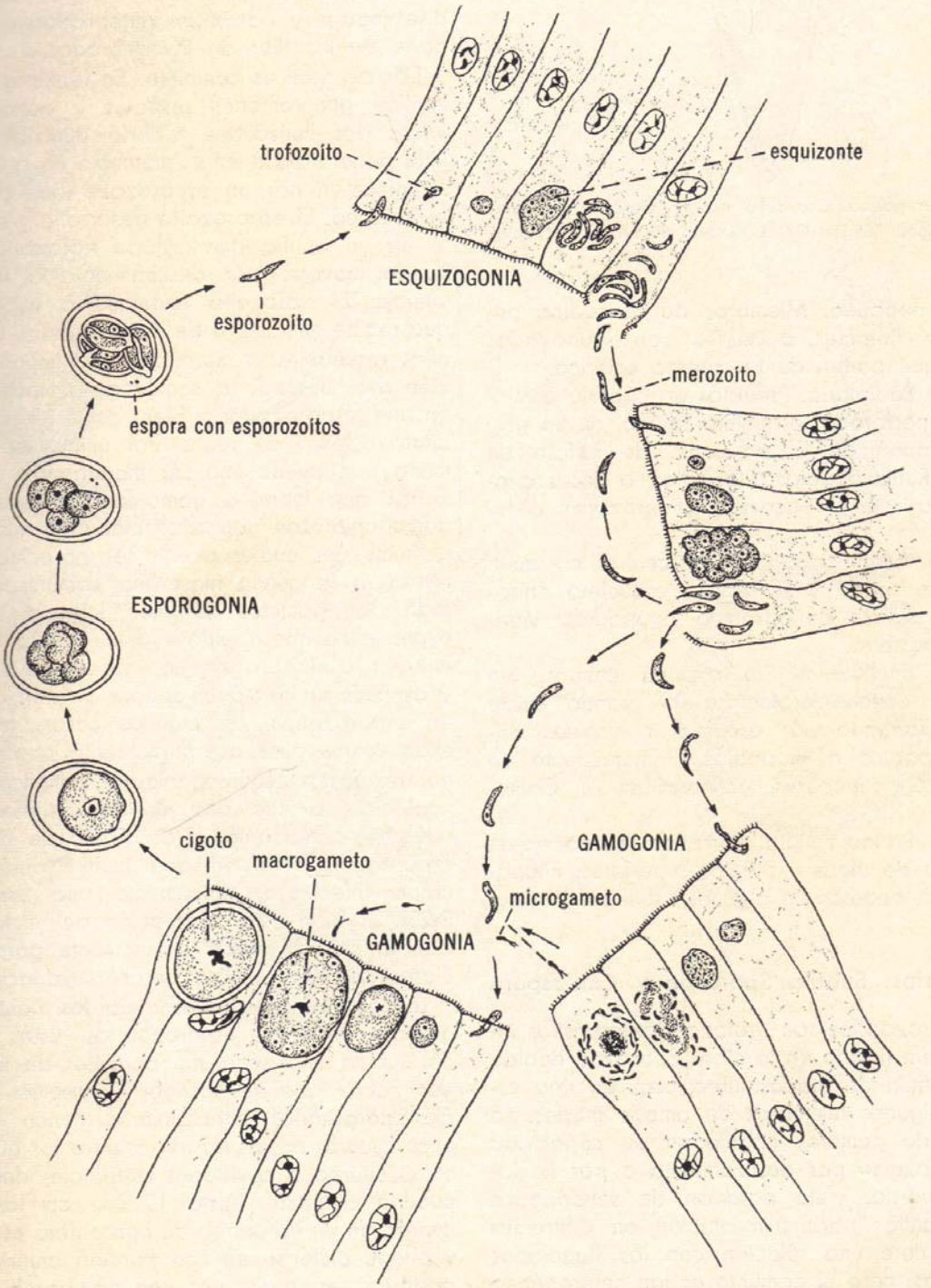


FIG. 2-23. Ciclo vital de un *Eimerie coccidian*. (Según Morgan y Hawkins, tomado de Noble y Noble.)

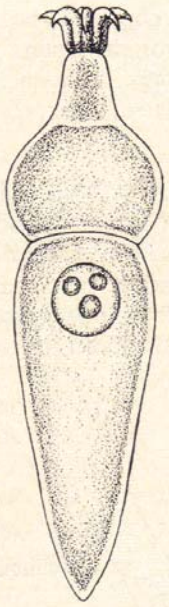


FIG. 2-24. Gregarina, *Corycella armata*, parásito del escarabajo de agua. (Según Grell, tomado de Noble y Noble.)

Clase Actinopodea. Miembros de Sarcodina primariamente flotantes o sésiles con seudópodos radiados que parten de un cuerpo esférico.

Subclase Radiolaria. Provistos de cápsula central quitinoide perforada, esqueleto silíceo; en un grupo se informó de la presencia de sulfato de estroncio. Reticulopodios, filopodios, a veces axopodios. Marinos. *Collozoum, Sphaerozoum, Aulocantha.*

Subclase Acantharia. Cápsula central no quitinoide, imperforada y sin poros; esqueleto anisotrópico de sulfato de estroncio; axopodios. Marino. *Acanthometra.*

Subclase Heliozoia. Sin cápsula central. Sin cubierta o concha protectora, o cuando existe esqueleto formado por escamas o espinas silíceas. Axopodios o filopodios. Primariamente en agua dulce. *Actinophrys, Actinosphaerium, Camptonema.*

Subclase Proteomyxidia. Parásitos marinos y de agua dulce de algas y plantas superiores. Filopodios y reticulopodios en algunas especies. *Vampyrella.*

Esporozoarios: Subfilo Sporozoa y Cnidospora

Los esporozoarios son protozoarios parásitos incluidos en un tiempo en la clase Sporozoa debido a la presencia de etapas infecciosas de tipo espora en algunos miembros de ambos grupos. La presencia de gametos flagelados, su capacidad para desplazarse por deslizamiento o por flexiones del cuerpo, y la posesión de seudópodos como organitos para alimentación en diferentes grupos, sugiere una relación con los flagelados y sarcodinas; pero el conjunto es tan heterogéneo que hace largo tiempo ha sido reconocido como un grupo artificial. En una tentativa para rectificar la naturaleza polifilética del viejo grupo, la clase original se ha dividido ahora en Sporozoa y Cnidospora y cada una de ellas elevada al rango de subfilo. Todavía se utiliza el término esporozoario como nombre común para ambos grupos.

El subfilo Sporozoa incluye la mayor parte de los esporozoarios parásitos más conocidos, esto es, gregarinas y coccidios. Estos últimos infectan las células intestinales o sanguíneas, y comprenden los parásitos productores del paludismo en el hombre y de la coccidiosis en los animales domésticos. Las especies de Sporozoa se hallan ampliamente diseminadas y parasitan vertebrados y la mayor parte de los filos de invertebrados.

El ciclo vital es complejo. En términos generales implica generaciones sexuales y asexuales y a veces dos huéspedes. Cabría describir un ciclo vital generalizado en el momento en que se inicia la infección por un esporozoíto que penetra en el huésped. El esporozoíto desarrolla y se convierte en un adulto denominado trofozoíto, el cual puede moverse por deslizamiento o flexión del cuerpo. El trofozoíto experimenta fisión múltiple que recibe el nombre de esquizogonia. Las células hijas resultantes o merozoítos continúan la infección del huésped. La esquizogonia, por lo menos en los esporozoarios bien conocidos se repite cierto número de veces. Por último, en un fenómeno que puede implicar maduración, los merozoítos dan lugar a gamontos, proceso llamado gamogonia. Los gamontos maduran hasta formar gametos, los cuales puede ser parecidos o diferentes, a la célula masculina comúnmente flagelada. Los gametos se unen (cigosis). El cigoto experimenta ahora esporogonia, la cual a menudo entraña la elaboración de una espora envolvente, y después en forma invariable división del cigoto en esporozoítos, en algunos casos, millares de ellos. Vemos, pues, que el ciclo vital puede dividirse en tres fases: esquizogonia, o multiplicación asexual del parásito después de la infección del huésped; gamogonia, o desarrollo de gametos, y esporogonia, también una multiplicación y una etapa infecciosa, típicamente una espora (fig. 2-23). Si bien esta descripción del ciclo vital se adapta más o menos exactamente para las tres clases, se registran innumerables variaciones.

Las gregarinas son sin duda los parásitos más grandes entre los esporozoarios. Estos miembros del subfilo Sporozoa son parásitos de invertebrados, sobre todo de anélidos e insectos. Las especies parasitarias intracelulares tienen solamente unas cuantas micras de largo, pero las que residen en el cuerpo o cavidades intestinales del huésped pueden alcanzar hasta 10 mm de longitud. El cuerpo de un trofozoíto de agregarina es alargado y puede dividirse en una porción anterior y otra posterior separadas por una membrana. La parte anterior posee a veces ganchos, uno o más dispo-

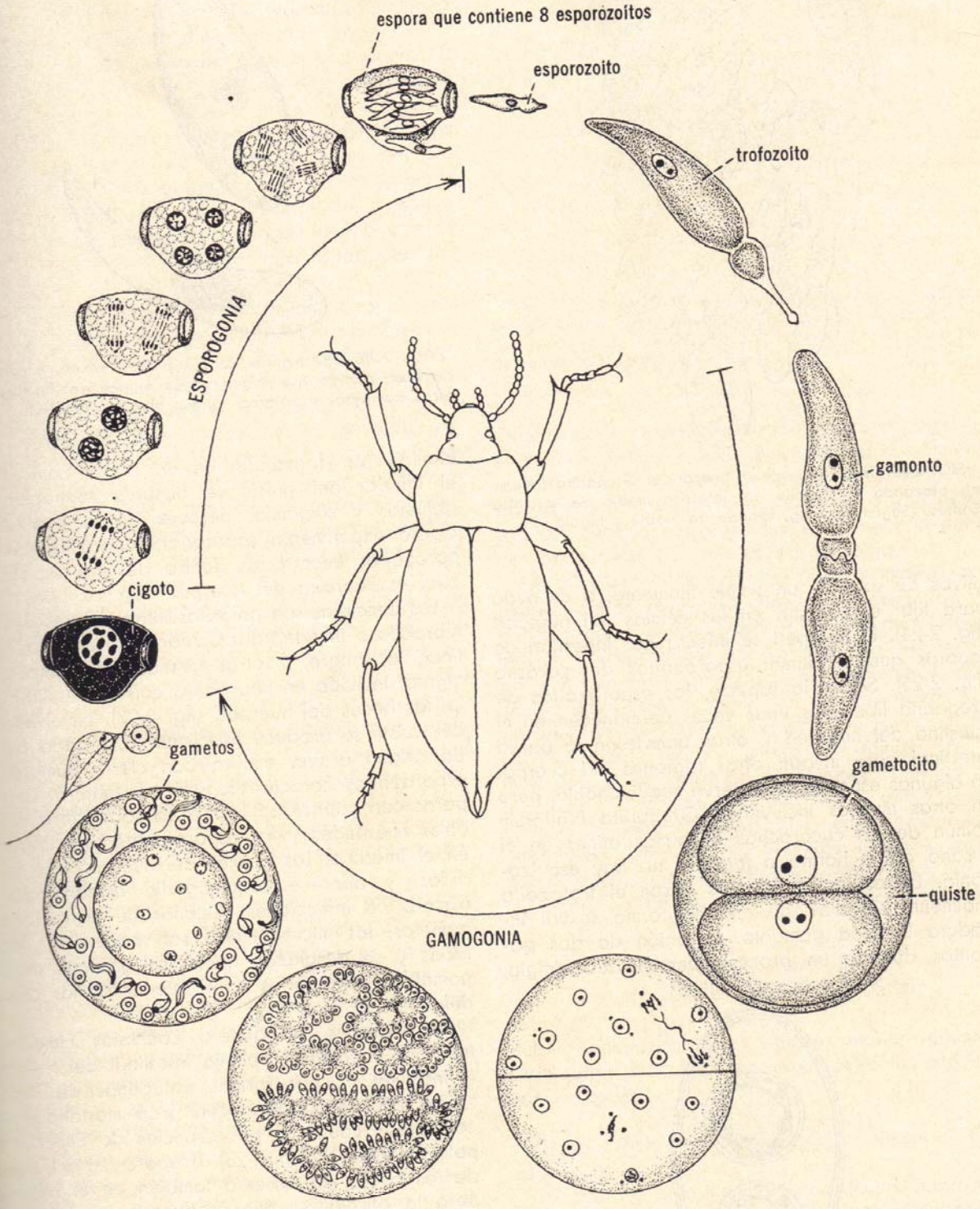


FIG. 2-25. Ciclo vital de la gregarina, *Stylocephalus longicollis*, parásito intestinal del escarabajo. En esta especie no se observa esquizogonia. (Según Grell, tomado de Noble y Noble.)

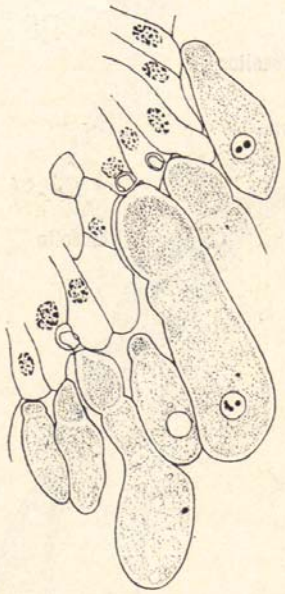


FIG. 2-26. Trofozoítos de la gregarina, *Gregarina garnhami*, atacando el epitelio del intestino medio de un saltamontes. (Según Canning, tomado de Noble y Noble.)

sitivos de succión, un simple filamento, o un nudo para fijar el parásito en las células del huésped (fig. 2-24). El huésped se infecta por ingestión de esporas que contienen esporozoítos del parásito (fig. 2-25). Según la especie, los esporozoítos de gregarina liberados unas veces permanecen en el intestino del huésped y otras atraviesan la pared intestinal para invadir otras regiones del cuerpo. En algunas especies se observa esquizogonia, pero en otras muchas incluyendo *Gregarina blattarum* común de las cucarachas o formas afines en el gusano de la harina o termites, no hay esquizogonia. En cualquiera de los casos el trofozoíto finalmente se convierte en una forma sexual inmadura llamada gamonto. La unión de dos gamontos durante un proceso denominado sicigia,

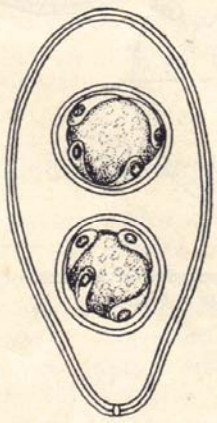


FIG. 2-27. Quiste de *Isospora hominis*, parásito coccidio del intestino del hombre. El quiste, eliminado en las heces, contiene dos esporas, y cada espora a su vez posee cuatro esporozoítos. (Según Noble y Noble.)

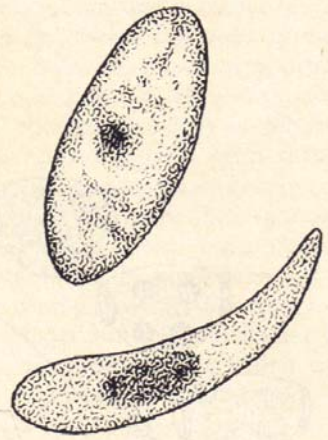


FIG. 2-28. Esporozoítos de *Toxoplasma gondii*, esporozoario toxoplásmido que ataca varios tejidos del hombre, de otros mamíferos y pájaros. (Según Noble y Noble.)

termina por formación de un quiste común. En el interior del quiste se observa formación de gametos y singamia, después de la cual cada cigoto experimenta esporogonia para formar esporozoítos encerrados dentro de una espora, la cual es liberada del huésped con las heces.

Los coccidios son parásitos intracelulares de vertebrados e invertebrados. Atacan el epitelio intestinal, la sangre, u otras células del huésped. El cigoto, incluido en una pared quística, es liberado en las heces del huésped (fig. 2-27). En el interior del quiste se produce esporogonia, y cada cigoto da origen a una espora con cierto número de esporozoítos característicos de su género. Las esporas con capacidad infecciosa son ingeridas por otros huéspedes y los esporozoítos son liberados en el intestino. Las células del huésped son invadidas, y aparece esquizogonia aumentando el número de infecciones. Algunas de estas forman gametos; los microgametos son pequeños, flagelados y se desplazan hacia los grandes macrogametos estacionarios en el interior de las células del huésped.

Las especies del género coccidios *Eimeria* e *Isospora* infectan el epitelio intestinal del huésped e incluyen muchas formas patógenas de importancia económica. Producen gran mortalidad las coccidiosis causadas por especies de *Eimeria* en pollos y terneras (fig. 2-23). *Isospora*, característica de los peces, se observa también en el hombre, pero la coccidiosis que produce es casi siempre benigna (fig. 2-27).

En el ciclo vital de estas especies suelen estar implicados dos huéspedes. En *Aggregata eberthi*, los parásitos infectan las células intestinales de un cangrejo y un pulpo, y se observa esquizogonia en el primero, y gamogonia y esporogonia en el segundo, el cual queda parasitado por los merozoítos cuando se alimenta de cangrejos infectados, mientras que los cangrejos se infectan al ingerir esporas procedentes del pulpo.

En muchos coccidios, la esquizogonia tiene lugar en los eritrocitos de los vertebrados, y la gamogonia y esporogonia en un invertebrado chupador de sangre, como sanguijuela, ácaro, o algún insecto. Pueden ser huéspedes gran variedad de vertebrados. A este grupo de coccidios pertenece el género *Plasmodium* (esporozoario sin esporas) muy estudiado por ser causante del paludismo, padecimiento que a pesar de los grandes progresos registrados en el control del mosquito vector y en la quimioterapia, sigue siendo una de las enfermedades microbianas más importantes del hombre.

Los toxoplásmidos son parásitos intracelulares de los vertebrados, especialmente mamíferos y aves. Si bien los toxoplásmidos pueden infectar una gran variedad de tejidos atacan principalmente el tejido conectivo o el músculo. El ciclo vital implica un solo huésped y es breve. La reproducción sexual es desconocida y no hay esporas. Se efectúa la transmisión por un quiste que contiene trofozoítos, los cuales pueden desplazarse por deslizamiento o flexión, multiplicándose el parásito en el interior del huésped por fisión binaria o gemación.

Toxoplasma, que parasita con mucha frecuencia aves y mamíferos, es el género mejor conocido de toxoplásmidos (fig. 2-28). Se ha informado de cifras de infección humana hasta del 50 por 100 de la población, haciendo quizá de este organismo uno de los parásitos del hombre más generalizado. Pueden ser atacados una gran variedad de tejidos; los síntomas de la toxoplasmosis humana dependen en gran medida del tejido involucrado. En la actualidad, la transmisión congénita a través de la placenta es el único medio conocido de transmisión de parásito.

Se han separado los miembros del subfilo Cnidospora de los pertenecientes al subfilo Sporozoa por virtud de la notable diferencia en la naturaleza de las esporas. Las correspondientes a Cnidospora poseen una o más cápsulas polares características, cada una de las cuales contiene cuatro filamentos polares enrollados. Si bien algunos parasitólogos consideran que durante el ciclo vital no se observa gamogonia, otros aceptan la consumación de las tres fases de la misma.

Los principales grupos de Cnidospora son los mixosporidios y los microsporidios. Los primeros son parásitos de vertebrados, sobre todo peces, en los cuales infectan las cavidades de ciertos órganos, como por ejemplo, vesícula biliar y vejiga urinaria o tejidos del tegumento, branquias, o músculos. La espora binucleada (fig. 2-29) se halla encerrada en dos valvas que se abren al ser ingerida por el huésped. Los núcleos de la espora liberada se fusionan, fenómeno éste que puede interpretarse como fusión sexual y la célula amiboide resultante como un cigoto. El parásito atraviesa la pared intestinal y emigra a órganos

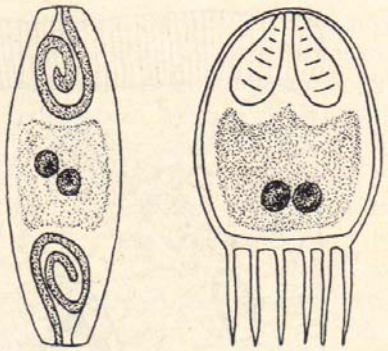


FIG. 2-29. Esporas de mixosporidio binucleado, cada una de las cuales posee dos cápsulas polares. A, Espora de *Sphaeromyxa*. B, Espora de *Mitraspora*. Ambas parásitas de peces. (Según Noble y Noble.)

determinados, donde experimenta esquizogonia en el interior de las células del huésped y aumenta la infección. Por último, se produce esporogonia, dando lugar a quistes con una, dos, o más esporas. Las cápsulas polares tienen su origen a partir de los núcleos durante la esporogonia.

Los microsporidios, como su nombre implica, son esporozoarios muy pequeños, y a pesar de la cápsula polar pueden derivar independientemente de los mixosporidios. Las esporas con frecuencia no son mayores que bacterias; solamente presentan un filamento polar. Los microsporidios son parásitos intracelulares y sus principales huéspedes son los peces, en los cuales infectan la piel y músculos, y los artrópodos, en cuyo intestino se localizan. Como los parásitos de la abeja y del gusano de seda, también éstos tienen importancia económica. Uno de los primeros estudios sobre esporozoarios fue el de Pasteur en 1870 en *Nosema bombycis* de los gusanos de seda (fig. 2-30).

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LOS ESPOROZOARIOS

Subfilo Sporozoa. Casi siempre existen esporas, pero faltan filamentos polares. Todas las especies son parásitas.

Clase Telosporea. Reproducción sexual y asexual.

Subclase Gregarinia. Parásitos de invertebrados, en los cuales los trofozoítos maduros son grandes y se encuentran en el intestino del huésped y en las cavidades corporales. *Gregarina*, *Monocystis* (parásito común en las vesículas seminales de la lombris de tierra).

Subclase Coccidia. Trofozoítos maduros, pequeños e intracelulares. *Eimeria*, *Isospora*, *Aggregata*, *Plasmodium*.

Clase Toxoplasmea. Carecen de esporas; solamente reproducción asexual. *Toxoplasma*.

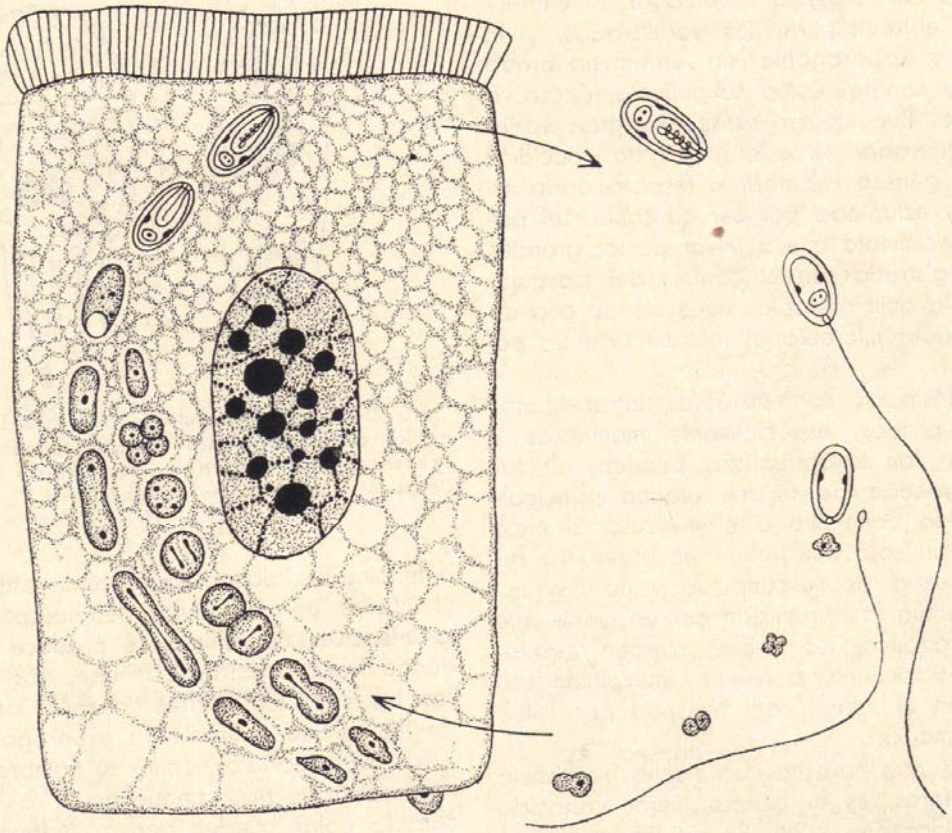


FIG. 2-30. Ciclo vital de *Nosema bombycis*, microsporidio, parásito intestinal del gusano de seda. En la parte superior derecha una espora, conteniendo filamento y cápsula polar únicas, ha sido liberada de una célula epitelial del intestino. La espora puede eliminarse en las heces del huésped. Si es ingerida por otro verme, el filamento polar se libera y fija la espora a la célula del huésped. Un amiboide joven sale de la espora e invade una célula epitelial donde experimenta formación de espora. (Según Stempell, tomado de Dogiel.)

Clase Haplosporea. Solo reproducción asexual, pero hay esporas. Pequeño grupo de parásitos de invertebrados y de algunos vertebrados. Subfilo Cnidospora. Esporas con filamentos polares. Todas las especies son parásitas.

Clase Myxosporidea. Las esporas se desarrollan a partir de varios núcleos y se encuentran encerradas en dos o tres valvas. *Ceratomyxa*.

Clase Microsporidea. Esporas desarrolladas a partir de un núcleo y encerradas en una valva. *Nosema, Glugea*.

SUBFILO CILIOPHORA; CLASE CILIATEA

El subfilo Ciliophora tiene solamente una clase, Ciliatea (ciliados). Es la más amplia y homogénea de las clases de protozoarios. Se han descrito unas 6 000 especies, y muchos grupos no son todavía bien conocidos.

Todos poseen cilios o estructuras ciliares compuestas, como organitos locomotores y para adquisición de substancias alimenticias en algún momento de su ciclo vital. También se observa en los mismos un sistema infraciliar compuesto de gránulos basales (o cinetosomas) debajo de la superficie de la célula unidos por fibrillas longitudinales. Semejante sistema infraciliar puede estar presente en todas las etapas del ciclo vital, incluso con disminución manifiesta de los cilios de la superficie. Casi todos los ciliados poseen una boca celular o citostoma, y en oposición a otras clases de protozoarios, los ciliados se caracterizan por la presencia de dos tipos de núcleos; uno vegetativo (macronúcleo) y otro reproductor (micronúcleo). La fisión es transversal, y la reproducción sexual nunca implica formación de gametos libres.

Los ciliados se encuentran ampliamente distribuidos en aguas dulces y marinas. Hay también muchos ectocomensales y entocomensales, y algunos parásitos simbiontes.

Forma y estructura. La forma del cuerpo suele ser constante y en general asimétrica. Aunque la mayor parte de los ciliados son solitarios y nadan libremente, hay formas sésiles y en colonias. Los cuerpos de los tintínidos y de algunos heterotricos y peritricos se hallan rodeados de una cubierta protectora segregada o compuesta de materias extrañas unidas con cemento. En los peritricos esta cubierta o loriga está adherida al substrato, pero en algunos heterotricos y en casi todos los tintínidos se encuentra en torno al animal (fig. 2-31, *B*).

El cuerpo de los ciliados está cubierto típicamente por una película viva, compleja, que generalmente contiene cierto número de organitos diferentes. Este sistema de película ha sido estudiado sobre todo en *Paramecium* y en algunos géneros afines como *Tetrahymena*, *Colpidium*, y *Glaucoma*. La estructura es relativamente uniforme en los tres últimos géneros. Se observa una membrana superficial limitante externa, que se continúa con la que rodea los cilios. Debajo de esta membrana externa se observan vesículas o alveolos estrechamente aglomerados, y más o menos aplanados (figs. 2-32 y 2-33). Las membranas externa e interna que limitan un alveolo aplanado formarían una membrana media e interior de la película del ciliado. Entre alveolos adyacentes emergen los cilios y otros cuerpos, algunos mucígenos. Dos filas de alveolos se encuentran entre cada fila longitudinal de cilios (fig. 2-32). Debajo de los alveolos se encuentran localizados el sistema infraciliar, los cinetosomas y fibrillas paralelas.

La película del conocido *Paramecium*, estudiada en detalle por Ehret y Powers (1959), posee alveolos inflados en forma de riñón (fig. 2-33). El estado de inflamiento y la forma de los alveolos crean un espacio poligonal en torno a uno o dos cilios que nacen entre ellos. Alternando con los alveolos se observan organitos en forma de botella, los tricocistos, que forman una segunda capa, más profunda, del sistema de película.

Los tricocistos son organitos peculiares ovales o en forma de bastoncillo característicos de algunos ciliados. Están orientados en ángulo recto con la superficie del cuerpo y su distribución puede ser general o quedar restringidos a ciertas regiones del cuerpo. Existen diferentes tipos de tricocistos. Por ejemplo, los explosivos de *Paramecium* pueden vaciar al exterior en unas milésimas de segundo. El tricocisto vacío consta de una especie de mango de aspecto filamentoso, largo y estriado coronado por una púa que recuerda el montoncillo para lanzamiento de una pelota de golf (fig. 2-34). La estructura en forma de mango no es manifiesta en el tricocisto lleno de líquido, y quizá se forme durante el proceso de vaciamiento.

En *Dileptus anser* los tricocistos parecen girar de dentro afuera durante su vaciamiento o descarga (fig. 2-35, *A* y *B*). El tricocisto vacío consta de una base bulbosa que se adelgaza para formar un largo filamento. Las posiciones de estas dos partes se invierten cuando el organito no ha vaciado. En algunos ciliados quizá se utilicen los tricocistos descargados para fijar al animal cuando come. En otros, como *Dileptus*, se emplean probablemente para defensa o para capturar alimento. Se ha informado de que los tricocistos de *D. anser* tienen capacidad para paralizar otros pequeños protozoarios. En *Dileptus gigas* los tricocistos son vesículas repletas de líquido, cuyo contenido puede ser expulsado (fig. 2-35, *C*). Estos

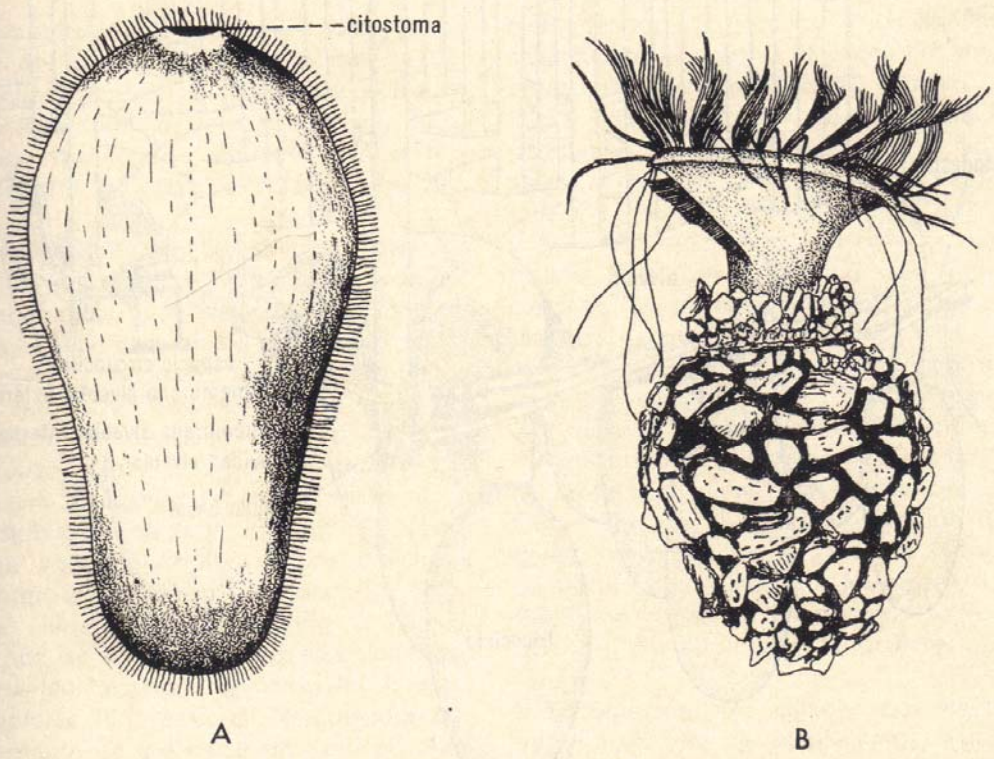


FIG. 2-31. *A*, *Prorodon*, ciliado primitivo. *B*, *Tintinnopsis*, ciliado marino con cubierta o concha protectora, compuesta de partículas extrañas. Adviértanse las membranas bien manifiestas y organitos parecidos a tentáculos interconectados entre ellos. (Según Fauré-Fremiet, tomado de Corliss.)

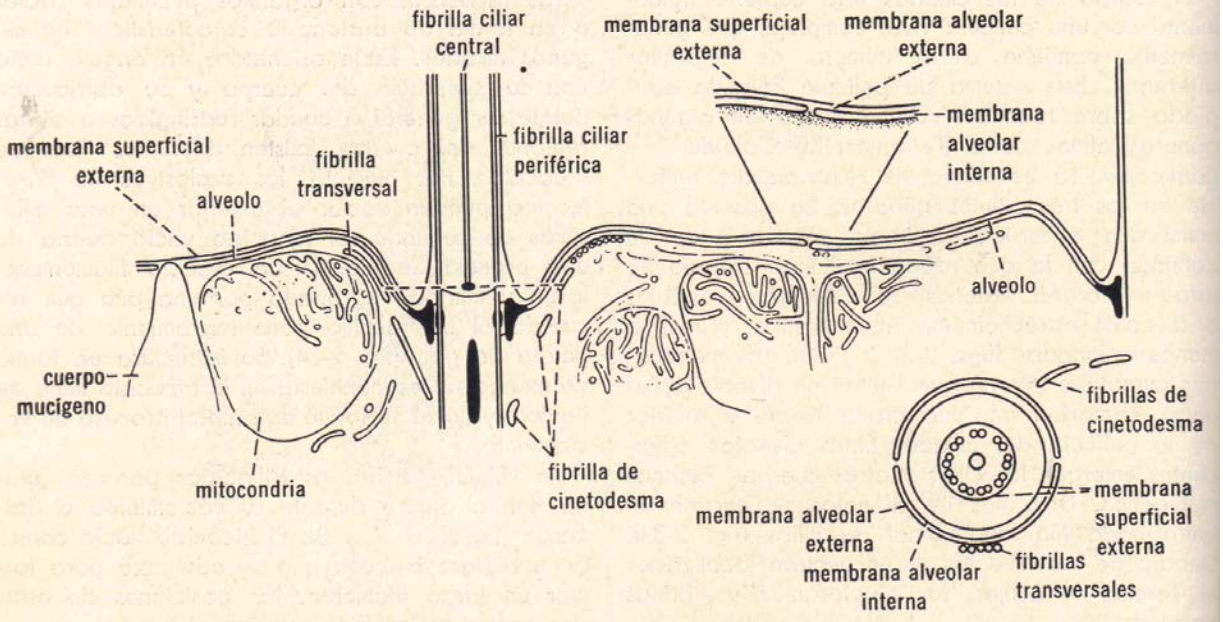


FIG. 2-32. Corte a través de un cilio y película de *Colpidium*. Nótese que los alveolos están muy aplanados y sus membranas externa e interna fusionadas en la base del cilio. *Arriba a la derecha*, reproducción agrandada de membranas alveolar y de superficie. *Abajo a la derecha*, sección transversal de un cilio y película circundante, practicada al nivel indicado por la línea de puntos. Nótese el círculo de nueve fibrillas ciliares periféricas dobles. (Según Pitelka.)

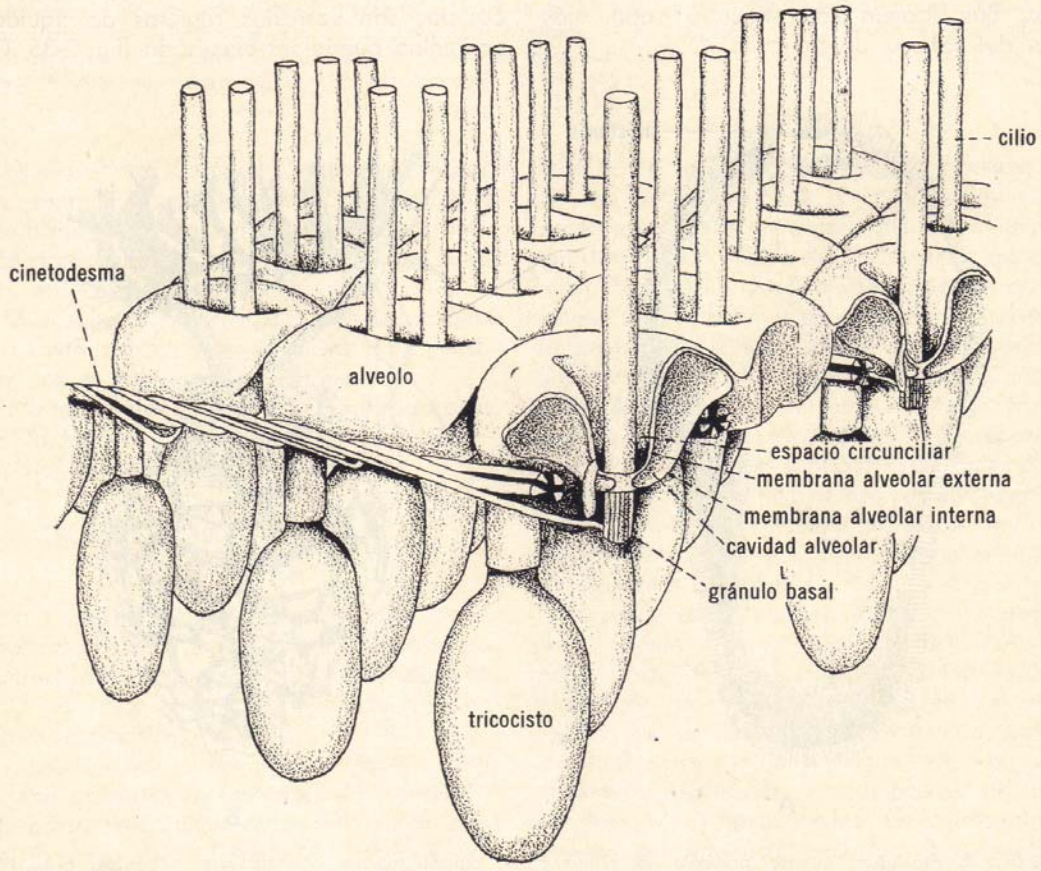


FIG. 2-33. Sistema de película en *Paramecium*. (Según Ehret y Powers, tomado de Corliss.)

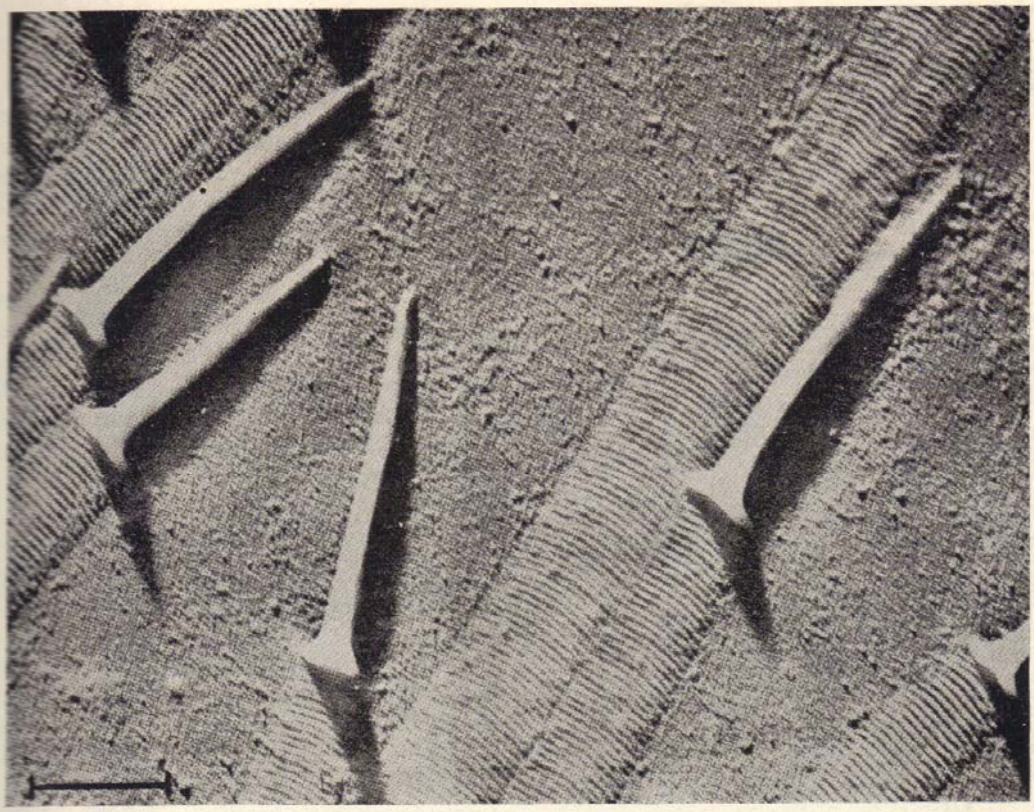


FIG. 2-34. Micrografía electrónica de tricocistos descargados de *Paramecium*. Nótese la púa en forma de montecillo para pelota de golf, y el cuerpo largo y estriado. (Por Jacus y Hall, 1946: Biol. Bull., 91:141.)

tricocistos, llamados toxicistos, ejercen efecto paralizante definido sobre rotíferos y otros protozoarios.

Los cuerpos mucígenos constituyen otro grupo de organitos del sistema de película que caracterizan a muchos ciliados. Se hallan dispuestos en hileras como los tricocistos y expulsan una substancia mucoide que puede intervenir en la formación de quistes o cubiertas protectoras (fig. 2-32).

Los cilios tienen la misma estructura que los flagelos, de los cuales difieren por su mayor número y menor longitud. Los organitos ciliares compuestos derivan de la adherencia de número variable y de cilios individuales, se observan con frecuencia y serán descritos más tarde.

La distribución de los cilios se divide en corporal o somática, sobre la superficie general del cuerpo, y bucal, relacionada con la región de la boca. La distribución de los cilios en el cuerpo es sumamente variable. En los grupos primitivos, los cilios cubren al animal en su totalidad y están dispuestos en filas longitudinales (fig. 2-31, *A*); pero en muchos de los grupos más especializados actúan solamente algunas regiones del cuerpo, como en *Euplotes* (fig. 2-38, *B*), o casi desaparecen como puede comprobarse en *Vorticella* (fig. 2-38, *A*).

Como ya se indicó antes, cada cilio nace de un gránulo basal, o cinetosoma, localizado en la capa alveolar (figs. 2-33 y 2-37). Los cinetosomas que forman una fila longitudinal muy peculiar están unidos por medio de finas fibrillas, llamadas cinetodesma. Los gránulos y las fibrillas de la fila constituyen un sistema cinético. Por medio del microscopio electrónico Metz, Pitelka, y Westfall (1953) han confirmado que el haz de fibrillas longitudinales discurre al lado de la fila de cinetosomas y que cada cinetosoma da lugar a un cinetodesma (fibrilla), que se une al haz longitudinal y se extiende en dirección anterior. Cada cinetodesma adelgaza a medida que progresa y se extiende en distancias variables como una parte del haz.

El sistema cinético es sin duda característico de todos los ciliados. Incluso grupos como Suctorida, que poseen cilios solamente durante las etapas del desarrollo, conservan el sistema cinético en el adulto. Se afirma con frecuencia que este sistema coordina el latido o vibración de los cilios, pero las pruebas al respecto son sumamente contradictorias (Kinosita y Murakami, 1967). Pitelka (1963) ha revisado los estudios sobre la disposición de las estructuras infraciliares en diferentes ciliados.

Locomoción. Los ciliados constituyen el grupo de protozoarios de movimientos más rápidos, ya que algunos alcanzan velocidades hasta de 2 mm por segundo. La acción de un cilio individual en la locomoción es muy parecida a la de

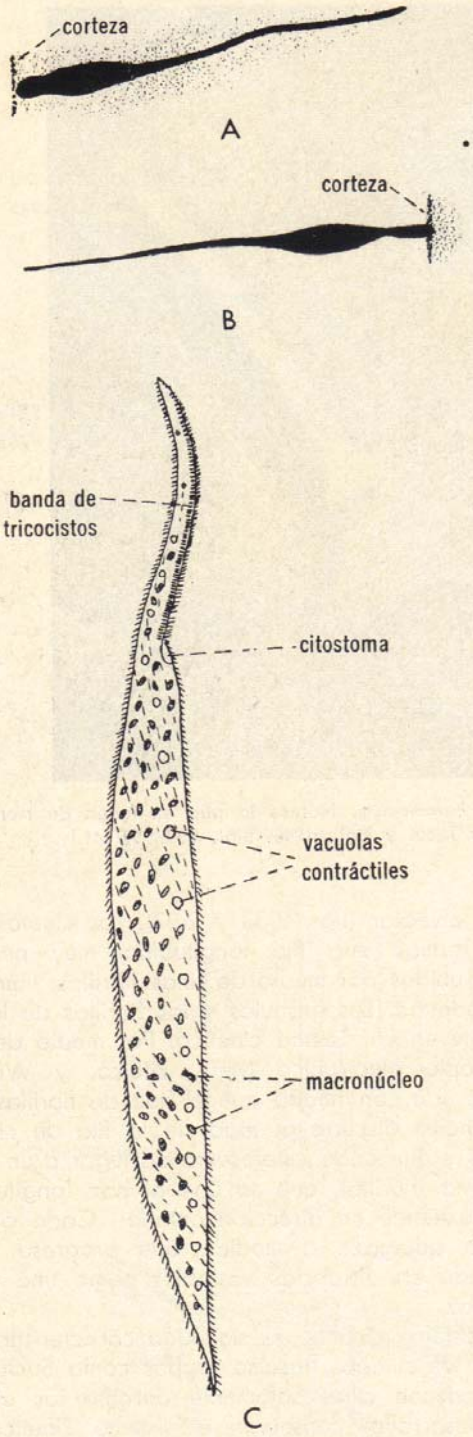


FIG. 2-35. A y B, Tricocisto de *Dileptus anser*. A, Antes de la descarga. B, Después de la descarga. (Según Hayes, tomado de Hall.) C, *Dileptus gigas*. (Según Hyman.)

un remo. Cada movimiento completo consta de un golpe de remo eficaz y otro de recuperación. Durante el primero el cilio se extiende de manera que el agua golpea su superficie en ángulo recto con su longitud. Durante el golpe de remo de recuperación el cilio se dobla o comba haciendo así que la resistencia del agua sea menor. Esta última maniobra es análoga a la del cortar el agua con el remo mientras se rema.

El latido de la superficie del cilio es sincronizado, y el golpe de remo eficaz es dirigido posterior y diagonalmente al eje de las filas longitudinales de cilios. La dirección del latido de los cilios hace que el animal tienda a nadar en espiral y que al mismo tiempo gire sobre su eje longitudinal. Dado que el cuerpo gira una vez por cada rotación espiral siempre se encuentra dirigida hacia el centro de la espiral la misma superficie del cuerpo. El movimiento global es por lo tanto esencialmente idéntico al de los flagelados.

El movimiento ciliar puede ser invertido y desplazarse el animal hacia atrás. Este movimiento retrógrado se asocia con la llamada reacción de evitar o eludir. En *Paramecium*, por ejemplo, cuando el animal se pone en contacto con alguna substancia u objeto indeseable, los cilios laten en dirección inversa (fig. 2-36). Así, vemos que se mueven hacia atrás durante una corta distancia, después movilizan el cuerpo ligeramente en el sentido de las agujas del reloj o en el opuesto, y a continuación se desplazan de nuevo hacia adelante. Si vuelven a surgir condiciones desfavorables se repite una y otra vez la reacción de eludir. La percepción de los estímulos externos probablemente tenga lugar a través de los cilios, y aunque quizá puedan actuar todos los cilios como receptores sensoriales a este respecto, ciertos cilios largos y rígidos probablemente no desempeñen papel alguno en el movimiento y sean enteramente sensoriales.

Los hipotricos altamente especializados, como *Urostyla*, *Stylonychia*, y *Euplotes* (fig. 2-38, *B*), poseen cilios notablemente modificados. El cuerpo de estos animales se ha diferenciado netamente

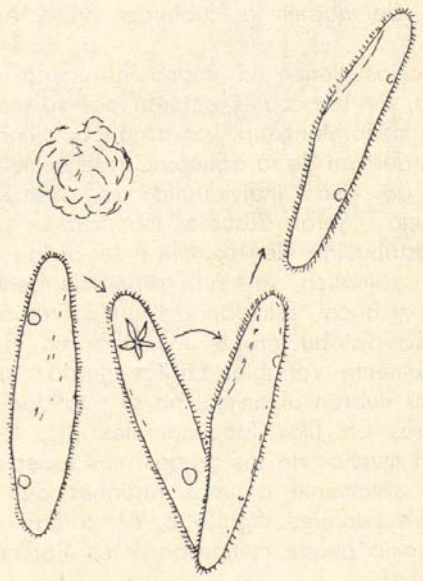


FIG. 2-36. Reacción de evitar o eludir de *Paramecium*. (Según Hyman.)

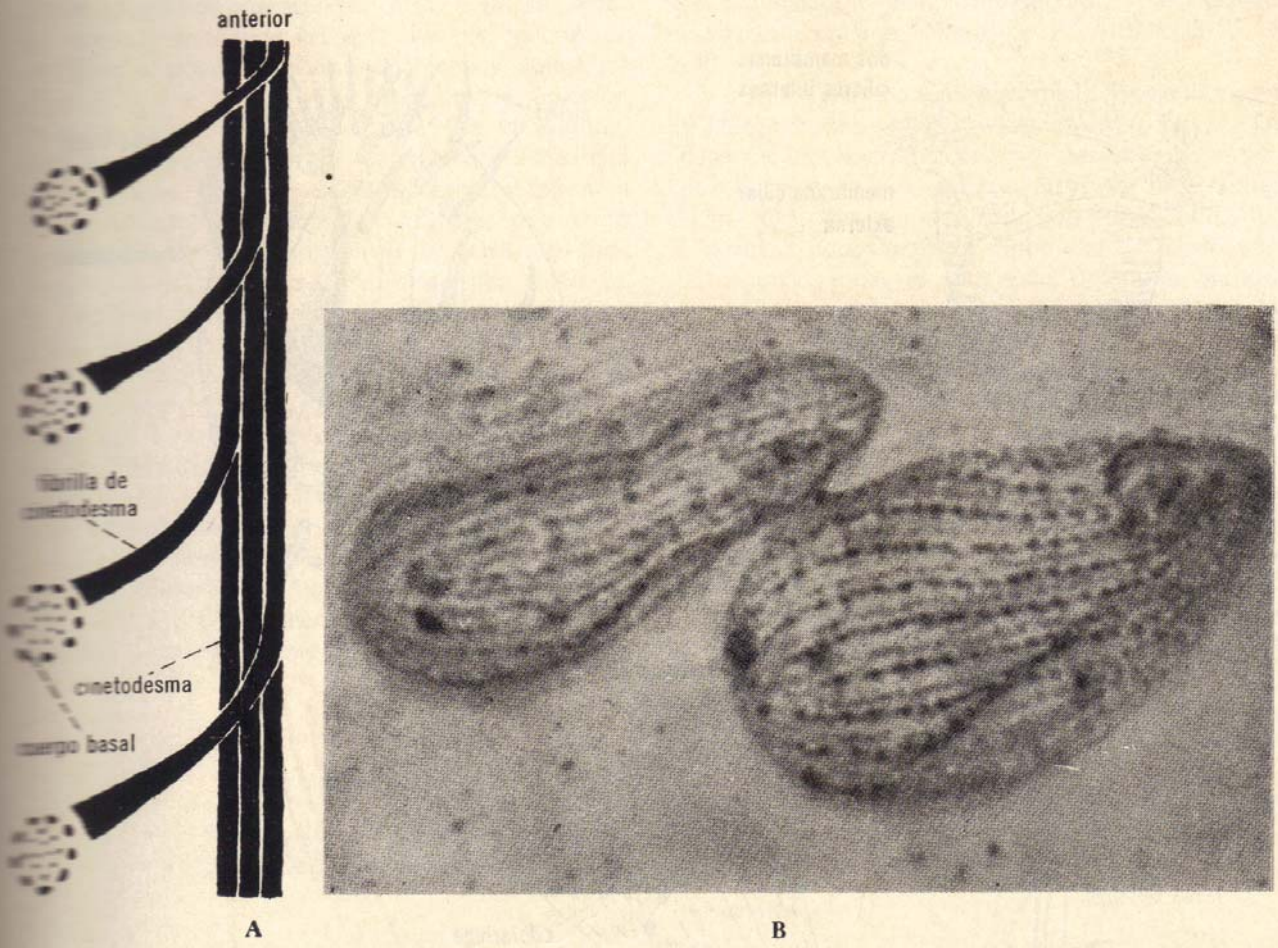


FIG. 2-37. A, Ciliado con dispositivo de cinesis. (Según Metz y col., tomado de Grimstone.) B, *Tetrahymena*. Se observa el sistema cinético como líneas longitudinales de cuentas obscuras. Las líneas interpuestas, más tenues, representan los alveolos contiguos, también dispuestos en líneas. Al lado derecho de la cavidad bucal anterior pueden verse las membranelas. La membrana ondulante se aprecia como una línea curva al lado izquierdo de la cavidad bucal.

en superficies ventral y dorsal, y los cilios casi han desaparecido salvo en algunas zonas de la superficie ventral. Aparecen los cilios en estos casos como penachos (llamados cirros), dispuestos en filas como en *Urostyla*, o en un pequeño número de grupos como en *Euplotes*. Es todavía más notable el hecho de que cualquier cirro aislado puede moverse en cualquier dirección con entera independencia de otro cirro.

Se observa un método peculiar de locomoción en el pequeño espirotrico, *Halteria* (fig. 2-38, *D*). Un cinturón de unas once largas cerdas, que con toda probabilidad representan cilios modificados, rodea al cuerpo y substituye a cualquier otra disposición ciliar, salvo la relacionada con adquisición de alimento. El animal al nadar salta con intermitencias debido a los movimientos bruscos de las cerdas.

Algunos ciliados, especialmente formas sésiles, pueden experimentar movimientos contráctiles, ya acortando el tallo por el cual el cuerpo queda fijado, como en *Vorticella*, o por acortamiento del cuerpo en su totalidad como en *Stentor*. La contracción es producida por las fibrillas contráctiles, o mionemas, que se encuentran en la capa alveolar del ectoplasma. Estas mionemas que pueden hallarse en gran número como en *Stentor*, discurren paralelas al eje longitudinal del animal.

En *Vorticella* (fig. 2-38, *A*) y en *Carchesium*, forma colonial, ambas con cuerpo en forma de campana unido a un tallo largo y delgado, las mionemas se extienden en el interior del tallo como una fibra espiral grande y única. Las contracciones de esta mionema espiral que funciona como un muelle, producen los conocidos movimientos con chasquido tan característico de *Vorticella* y géneros afines.

Nutrición. Los ciliados de vida libre son casi enteramente holozoicos. Presentan como carácter típico una boca o citostoma netamente definida, que algunos grupos, como suctorianos y astomátidos parásitos, perdieron secundariamente. En los grupos primitivos la boca se encuentra localizada en la parte anterior (fig. 2-31, *A*), pero en la mayor parte de ciliados se produjo desplazamiento posterior en grados variables. La boca se abre en un conducto o pasadizo llamado citofaringe, que se prolonga hacia el interior del endoplasma.

DIVISION BIBLIOTECAS

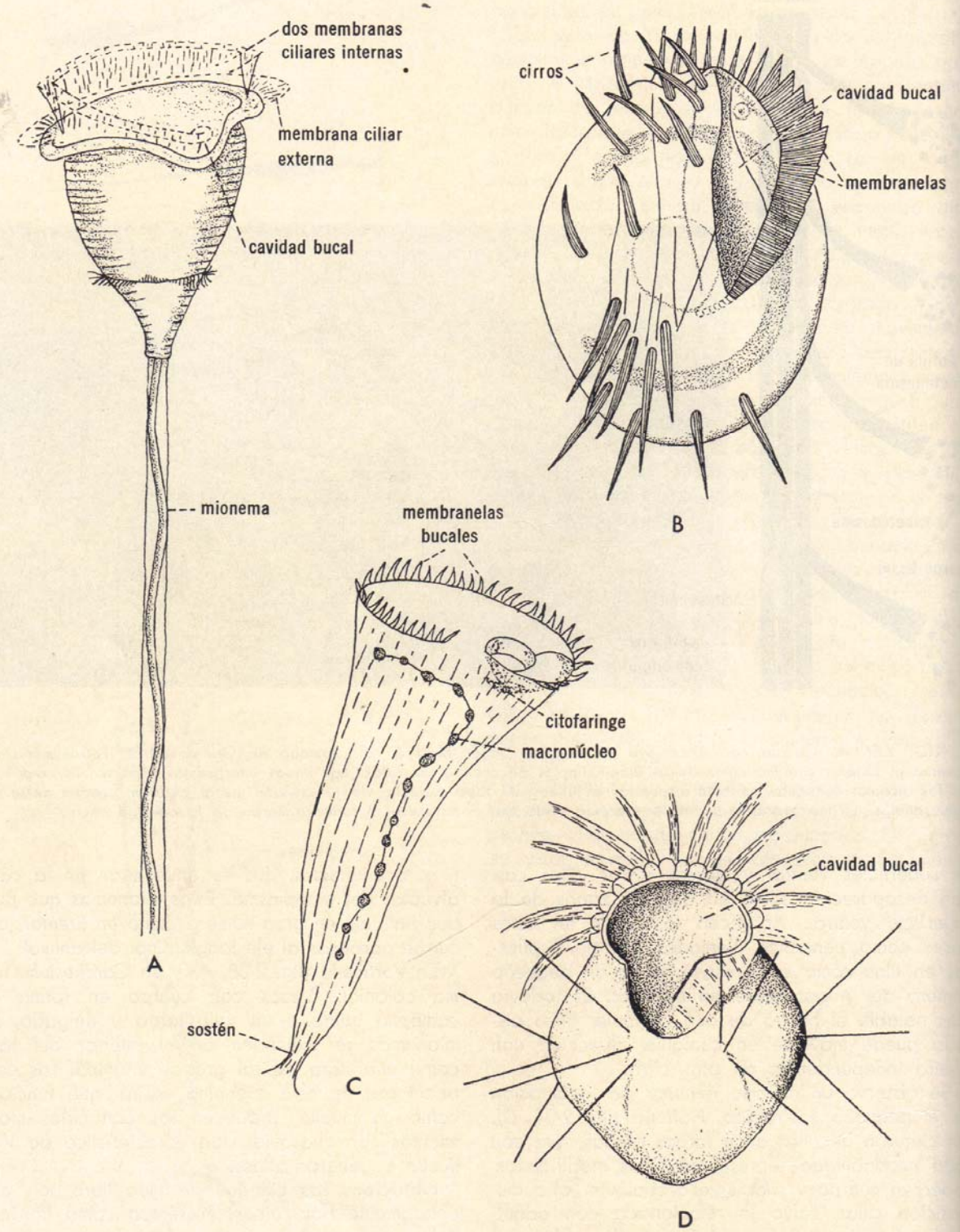


FIG. 2-38. *A, Vorticella. B, Euplotes.* (Según Pierson, tomado de Kudo.) *C, Stentor.* (Según Tartar, tomado de Manwell.) *D, Halteria.* Nótese el cinturón de cilios largos parecidos a cerdas que produce locomoción de tipo intermitente. (Según Corliss.)

Dicha citofaringe carece de cilios, y en su extremo terminal se forman las vacuolas alimenticias. En los ciliados primitivos, como en muchos holotricos (figs. 2-31, *A* y 2-39, *A*), los organitos de ingestión incluyen solamente el citostoma y la citofaringe, pero en la mayor parte de los mismos el citostoma es precedido por una cámara prebucal, la cual puede adoptar la forma de vestíbulo, que varía desde una ligera depresión a un embudo profundo con el citostoma como base (fig. 2-39, *B*). El vestíbulo está cubierto de cilios simples derivados de los correspondientes al cuerpo.

En los ciliados superiores la cámara prebucal es una cavidad bucal típica, que difiere del vestíbulo por la presencia en la misma de organitos ciliares compuestos en lugar de cilios simples (fig. 2-39, *C* a *F*). Hay dos tipos básicos de estos organitos ciliares: la membrana ondulante y la membranela. La primera está constituida por una fila de cilios adheridos entre sí formando una lámina (fig. 2-40, *A* y *B*). La membranela deriva de varias filas de cilios cortos que se adhieren para formar una placa más o menos rectangular, y se observa típicamente en una serie (figs. 2-31, *B*; 2-38, *C*; y 2-40, *B*).

El término peristoma, encontrado a menudo en la literatura, es sinónimo de cavidad bucal. En miembros de buen número de órdenes los organitos bucales se proyectan a partir de la cavidad bucal; o como en Hypotrichida (fig. 2-38, *B*), la cavidad bucal es algo superficial de modo que los organitos ocupan una zona aplanada en torno a la región de la boca. Esta área recibe el nombre de campo peristomal.

Aunque su función primaria es la ingestión, en algunos ciliados como *Pleuronema* (fig. 2-40, *A*) los organitos ciliares son muy grandes y se proyectan de la cavidad bucal para actuar también en la locomoción. La cavidad bucal puede a su vez estar precedida de un vestíbulo como se observa en los himenostomas con penículo, por ejemplo en *Paramecium* (figs. 2-39, *D* y 2-40, *D*).

Las especies holozoicas nadadoras libres presentan dos tipos de hábitos alimenticios. Unas son

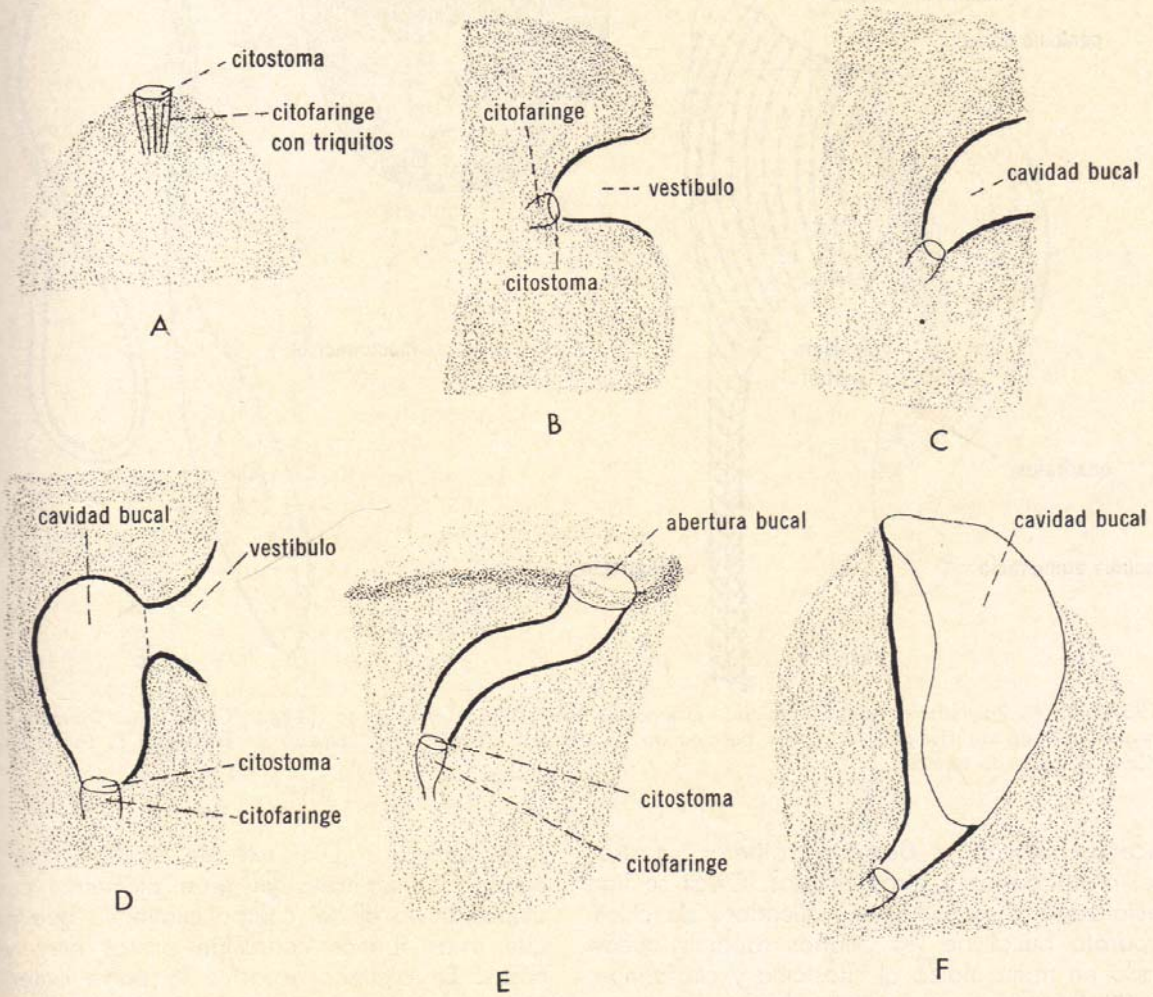


FIG. 2-39. Zonas bucales de diversos cilios. *A*, En gimnostomas rabdoforinos como *Coleps*, *Prorodon* y *Didinium*. *B*, En un tricostoma con vestíbulo desplazado a partir del extremo anterior. *C*, En himenostoma tetrahimenina, como *Tetrahymena*. *D*, En himenostoma peniculina, como *Paramecium*. *E*, En un peritrico, como *Vorticella*. *F*, En un hipotrico como *Euplotes*. (Según Corliss.)

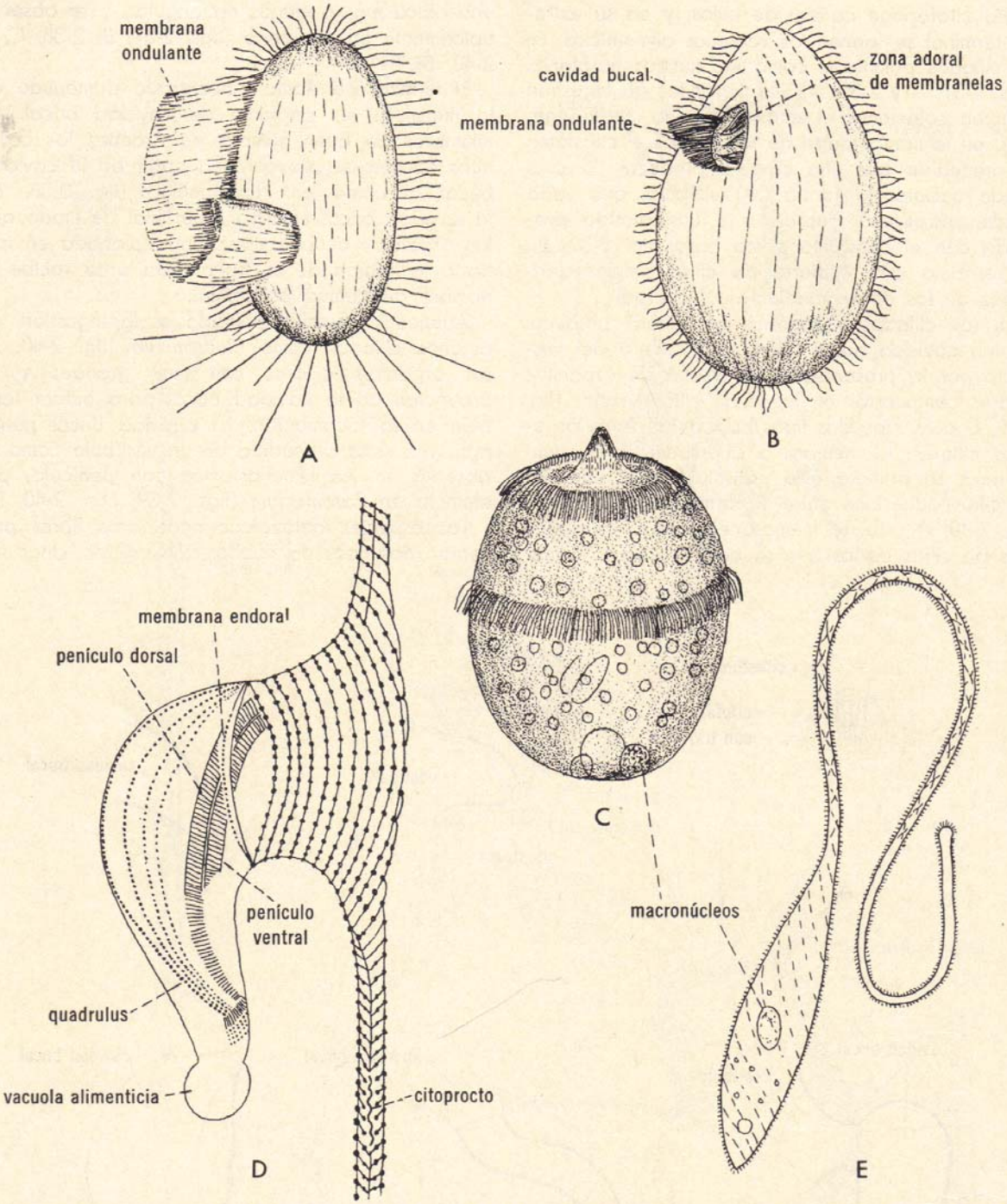


FIG. 2-40. *A, Pleuronema.* (Según Noland, tomado de Corliss.) *B, Tetrahymena.* (Según Corliss.) *C, Didinium.* (Según Blochmann, tomado de Hyman.) Organitos bucales de *Paramecium.* (Según Yusa, tomado de Manwell.) *E, Lacrymaria.* (Según Conn, tomado de Hyman.)

rapaces y atacan y devoran rotíferos, gastrotricos, protozoarios y otros ciliados. Otras se han especializado y se alimentan valiéndose de cilios. El aparato bucal de los ciliados rapaces queda limitado en forma típica al citostoma y citofaringe. Esta última suele tener paredes tensas gracias a la acción de un gran número de fibras llamadas triquitos, las cuales rodean la luz como las duelas de un barril (fig. 2-39, *A*).

En *Coleps* y *Didinium* (fig. 2-40, *C*) la boca puede abrirse hasta un gran diámetro, casi tan amplio como el del cuerpo mismo, lo que permite que estas formas consuman presas muy voluminosas. En algunas especies la parte anterior se extiende a manera de probóscide, que puede ser corta con la boca localizada en el extremo terminal como en *Didinium*, o adquirir el aspecto de una trompa sumamente larga y flexible.

Si bien la probóscide larga de *Lacrymaria* (fig. 2-40, *E*) sustenta la boca en el extremo terminal, en muchos ciliados (por ejemplo *Loxodes* y *Trachelius*) la boca es un círculo o hendidura localizada en la base de la probóscide. *Didinium* ha sido probablemente el ejemplar más estudiado de todas las especies rapaces (fig. 2-40, *C*). Este pequeño ciliado en forma de barril se alimenta de otros ciliados, especialmente *Paramecium* (fig. 2-41, *A*). Cuando *Didinium* ataca a *Paramecium* la probóscide se fija a la presa a nivel de su boca terminal. Cabe señalar que la probós-

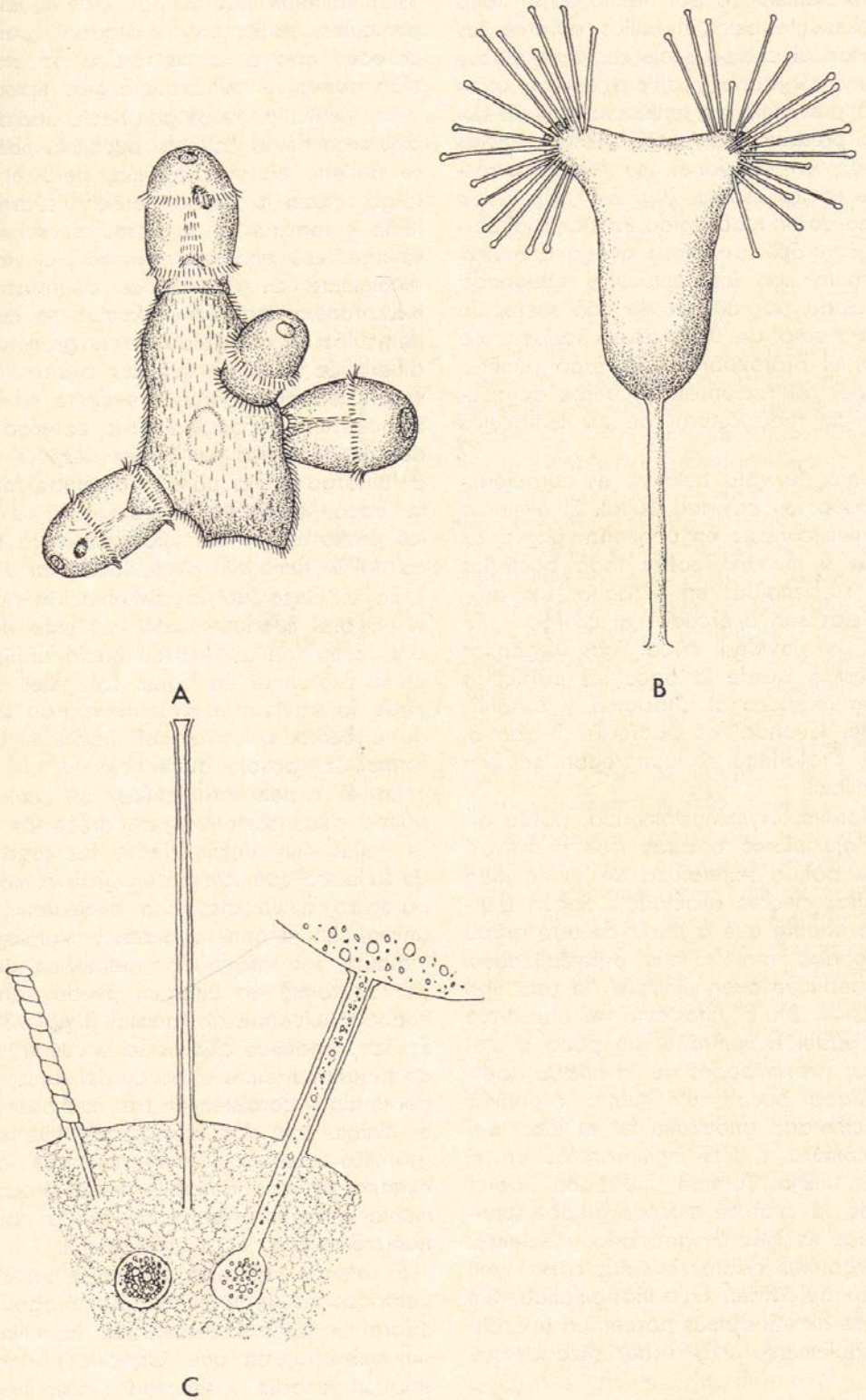


FIG. 2-41. *A*, *Didinium*, ciliado rapaz atacando a *Paramecium*. (Según Mast, tomado de Dogiel.) *B*, *Acineta*, suctorio. (Según Colkins, tomado de Hyman.) *C*, Tentáculos del suctorio *Tokophrya lemnarum*, retraídos, extendidos y durante la alimentación. (Según Noble, tomado de Manwell.)

cide solamente se adhiere a cierto tipo de películas; precisamente esta limitación probablemente restringe la dieta de *Didinium*.

Un grupo interesante de ciliados rapaces está constituido por la subclase anómala Suctoria, en un tiempo considerada como clase separada. Los suctorios de vida libre son todos sésiles y se fijan al substrato directamente o por medio de un tallo (fig. 2-41). Solamente ostentan cilios durante las etapas inmaduras. El cuerpo suele ser algo globuloso o en forma de cono y difiere del de otros ciliados por la presencia de tentáculos (fig. 2-41). Los tentáculos presentan a veces protuberancias en los extremos; en ocasiones, su forma corresponde a la de largas espinas (fig. 2-44, *B*). Cada tentáculo consta de un tubo rígido interior rodeado de una vaina contráctil. La presa queda adherida al tomar contacto con los tentáculos quedando después paralizada por acción de una secreción adherente. Por medio de un proceso todavía no bien conocido, el protozoario capturado penetra gradualmente por aspiración en el cuerpo del suctorio a través del tubo central de los tentáculos (fig. 2-41, *B*).

Desde el punto de vista nutritivo es característica de los ciliados su cavidad bucal. El alimento de estos animales consiste en pequeñas partículas orgánicas vivas o muertas, sobre todo bacterias que se hallan suspendidas en el agua. Los productos alimenticios son acercados al cuerpo e introducidos en la cavidad bucal por organitos ciliares compuestos. Desde la boca las partículas alimenticias son dirigidas al citostoma y después a la citofaringe. Cuando las partículas llegan al extremo de la citofaringe se congregan en una vacuola alimenticia.

El orden holotrico, Hymenostomatida, posee algunos de los ejemplares ciliados más primitivos, si los juzgamos por la naturaleza de su cavidad bucal y organitos ciliares asociados. Según Corliss (1956), es probable que a partir de este grupo hayan evolucionado formas más especializadas. *Tetrahymena* constituye buen ejemplo de este tipo primitivo (fig. 2-40, *B*). El citostoma se encuentra localizado en posición ventral y un poco posteriormente. En las proximidades de la amplia abertura a la cavidad bucal hay cuatro organitos ciliares, una membrana ondulante en el lado derecho de la cámara y tres membranelas en el izquierdo. Estas últimas forman una zona adoral de membranelas, la cual en muchos grupos superiores de ciliados es más desarrollada y extensa.

Los cuatro organitos ciliares bucales constituyen un rasgo básico del orden Hymenostomatida. Sin embargo, muchos himenostomas poseen un aparato bucal considerablemente más especializado que *Tetrahymena*.

En *Paramecium*, quizá el género más conocido del orden, un surco oral a lo largo del cuerpo conduce a un vestíbulo cuya localización es equidistante entre los extremos anterior y posterior. El vestíbulo, la cavidad bucal, y la citofaringe forman un embudo grande y curvo (figs. 2-39, *D* y 2-40, *D*). La membrana ondulante, aquí llamada membrana endoral, discurre transversalmente a lo largo de la pared derecha y señala la unión del vestíbulo y la cavidad bucal. Las tres membranelas están también modificadas. Dos de ellas, llamadas penículos, están muy alargadas por lo que se parecen más a la membrana ondulante en función que a la membranela más típica.

Los penículos se dirigen hacia abajo en la pared izquierda de la cavidad bucal. El penículo ventral se detiene en el citostoma, pero el dorsal, más largo, cruza la pared derecha a nivel del citostoma y termina en la pared derecha de la citofaringe. Los penículos palpitan o vibran longitudinalmente en direcciones opuestas. La tercera membranela llamada *quadrulus*, es análoga a los penículos en el sentido de su gran longitud, pero difiere de ellos en que sus cuatro filas de cilios se encuentran separadas excepto en los extremos. El *quadrulus* se origina en la cavidad bucal cerca de los penículos, se dirige después hacia abajo a lo largo de la pared dorsal de la cavidad de la boca, cruzando sobre la pared derecha en las proximidades del citostoma para terminar cerca del extremo del penículo dorsal.

En el curso de la alimentación, los cilios del surco oral producen una corriente de agua que circula en forma de arco hacia abajo y se abre en la región de la boca. Los cilios del vestíbulo y de la cavidad bucal incorporan las partículas de alimento y las dirigen hacia el interior para formar la vacuola alimenticia.

En el orden Peritrichida, el cual posee muy pocos cilios somáticos o carece de los mismos, se hallan muy desarrollados los organitos ciliares de la boca que forman un gran campo peristomal parecido a un disco en el extremo apical del animal. En el género peritrico *Vorticella*, muy estudiado, una proyección periférica que recuerda por su forma un anaquel puede cerrar el disco cuando se contrae el animal (figs. 2-38, *A* y 2-39, *E*). Los organitos ciliares se encuentran en un surco peristomal entre el borde del disco y el anaquel periférico y consisten en tres membranas parecidas a cintas. Las dos membranas internas son tres gránulos basales gruesos, mientras la membrana externa es más delicada y se proyecta lateralmente a manera de anaquel. Las bases de las tres membranas están muy juntas.

Si bien el aparato ciliar de la boca de los peritricos es seguramente homólogo a la zona adoral de las membranelas de los ciliados, difiere, sin embargo, en que sus cilios están adheridos sólo en la base y separados distalmente. Las tres membranas o bandas ciliares se enrollan en dirección opuesta a la de las agujas del reloj en torno al borde del disco y después se dirigen hacia

abajo al interior de la cavidad bucal en forma de embudo, localizada hacia el lado externo del comienzo de la espiral. En esta región las membranas ciliares se separan; las dos internas siguen la pared interna de la cavidad bucal, y la externa la pared externa.

Durante la alimentación, las partículas de alimento pasan a lo largo de la membrana externa, impulsadas por las ondulaciones de las dos membranas internas. Ya dentro de la cavidad bucal el agua fluye hacia abajo entre las membranas internas y la externa y después hacia afuera entre la pared interna de la cavidad y las membranas interiores.

En los ciliados de la subclase Spirotricha, que incluye formas tan conocidas como *Stentor*, *Halteria*, *Spirostomum* y *Euplotes*, la alimentación tiene lugar en forma típica a base de cilios. Poseen estos animales generalmente una zona adoral muy desarrollada de muchas membranelas. En *Stentor* (fig. 2-38, *C*) la zona adoral se enrolla alrededor del polo apical del cuerpo de una manera que hasta cierto punto recuerda la disposición de los cilios bucales en *Vorticella*. En *Euplotes* la notable serie de membranelas flanquea la gran abertura bucal de forma triangular y localización ventral (fig. 2-38, *B*). Los ciliados marinos provistos de cubierta protectora del orden Tintinnida ostentan una corona de membranelas pectinadas (o parecidas a penachos) con organitos peculiares, llamados tentaculoides, entremezclados con ellas (fig. 2-31, *B*).

Muchos ciliados seleccionan minuciosamente las partículas alimenticias. Así vemos que *Stentor* y *Paramecium*, por ejemplo, rechazan con frecuencia partículas no nutritivas, y en caso de que las mismas sean ingeridas las eliminan de la vacuola antes de completarse el ciclo digestivo.

En la parte estrecha del embudo que desemboca en el endoplasma, las partículas ingeridas pasan al interior de una vacuola alimenticia, la cual forma en el extremo superior del embudo algo parecido a una burbuja de jabón en el extremo de un tubo. Cuando la vacuola alimenticia alcanza cierto tamaño se rompe liberándose de la citofaringe, y se forma en su lugar una nueva vacuola. Las vacuolas desprendidas inician un movimiento más o menos circular en el endoplasma como consecuencia de la ciclosis.

La digestión prosigue según las pautas normales, habiéndose registrado en algunas especies un pH muy bajo, del orden de 1.4, durante la fase ácida. Después de la digestión, la vacuola alimenticia cargada de desechos se desplaza hacia una abertura anal netamente definida, llamada citoprocto, en la superficie corporal, y expulsa su contenido. El citoprocto varía de posición. En *Paramecium* está localizado en un lado del animal, cerca del extremo posterior (fig. 2-40, *D*); en los peritricos se abre en la cavidad bucal.

Las reservas alimenticias en los ciliados se almacenan en forma de gotitas de glucógeno y grasa diseminadas en el endoplasma.

Existen relativamente pocos ciliados parásitos, aunque hay muchos ectocomensales y endocomensales. Resulta ser un parásito interesante el apostomatido *Foettingeria*, notable porque su ciclo vital necesita de dos huéspedes. Este pequeño ciliado marino vive en el interior de la cavidad gastrovascular de las anémonas de mar. En su etapa juvenil móvil abandona la anémona y se enquista en crustáceos diminutos. Cuando estos crustáceos infectados son comidos por anémonas, sale el ciliado de sus quistes.

Algunos suctorios son endoparásitos; entre sus huéspedes destacan peces y algunos ciliados. *Sphaerophyra*, por ejemplo, vive en el endoplasma de *Stentor*, y *Endosphaera* reside en el interior del cuerpo del peritrico *Telotrochidium*.

La limitación del espacio disponible sólo permite mencionar algunas de las muchas especies comensales de interés. *Kerona*, pequeño hipotrico rastrero y *Trichodina*, peritrico móvil, son ectocomensales sobre la superficie de las hidras. Otros peritricos, nadadores libres (todos ellos poseen un cinturón de cilios alrededor del extremo posterior del cuerpo, y cuando se desplazan lo hacen con dicho extremo dirigido hacia adelante) viven en la superficie corporal de planáridos de agua dulce, renacuajos, esponjas, y otros animales. El holotrico *Balantidium coli* es un endocomensal del intestino del cerdo y se transmite por medio de quistes en las heces. Este ciliado ha sido identificado ocasionalmente en el hombre donde en conjunción con bacterias excava úlceras en la mucosa intestinal dando origen a síntomas.

Entre los endocomensales más interesantes cabe citar a la clase Entodiniomorphida (fig. 2-46, *A*), cuyos ejemplares están altamente especializados. Estos espirotricos viven en calidad de comensales inofensivos en el aparato digestivo de una gran variedad de mamíferos ungulados. Como los simbiontes flagelados de termites y cucarachas, algunos de ellos ingieren y desintegran la celulosa de la vegetación que sirve de alimento a sus huéspedes. Sin embargo, en oposición a lo que ocurre en termites y cucarachas, estos comensales no son necesarios para sus huéspedes. El ectoplasma de estos ciliados es muy grueso, relegando el endoplasma a una pequeña zona interna en forma de saco. La citofaringe se abre en esta cavidad, y por un conducto desemboca en el citopigio o citoprocto. Vemos, pues, que estos ciliados poseen "un aparato digestivo completo" con un nivel citoplásmico de estructura.

Algunos ciliados guardan relaciones simbióticas con las algas. El más notable de ellos es *Paramecium bursaria*, cuyo endoplasma está repleto de pequeñas algas verdes del género *Chlorella*.

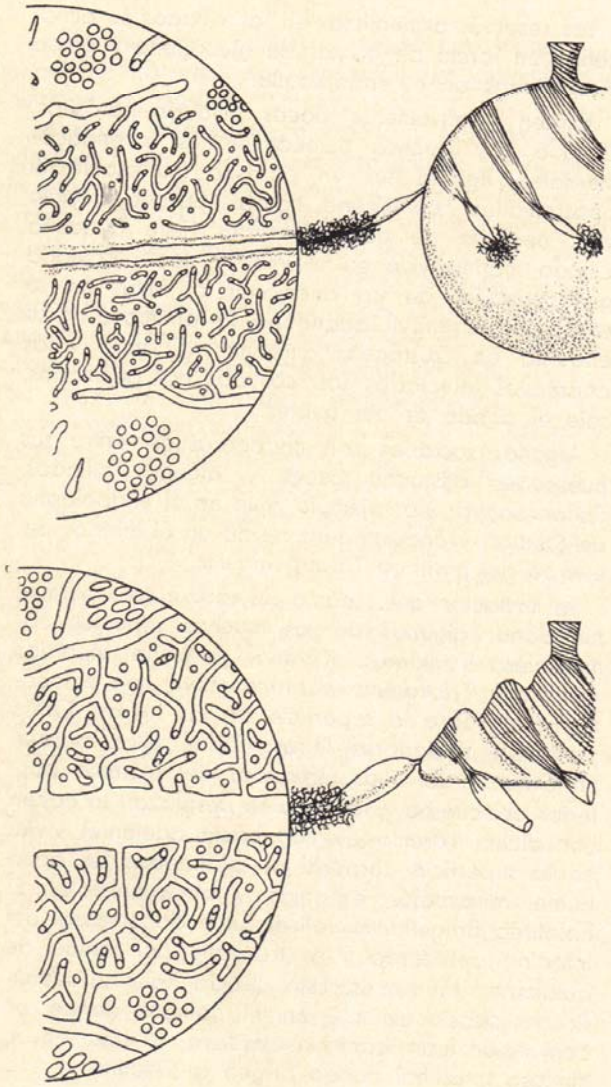


FIG. 2-42. Vacuola contráctil de *Paramecium* incluyendo un conducto radial y el citoplasma circundante. La figura superior representa la vacuola dilatada y salida de líquido a través de la película por expulsión. La figura inferior muestra la vacuola contraída y el conducto alargado en cuyo interior se están vaciando los túbulos de citoplasma. (Según Schneider, tomado de Pitelka.)

Equilibrio hídrico. Se encuentran vacuolas contráctiles tanto en especies marinas como de agua dulce, pero especialmente en las últimas. En las especies primitivas existe una sola vacuola cerca de la parte posterior, pero muchas especies poseen más de una (fig. 2-35, *C*). En *Paramecium* se observa una vacuola en la parte anterior del cuerpo y otra en la posterior (fig. 2-36). Las vacuolas se hallan siempre en la región más profunda del ectoplasma y vacían a través de un conducto netamente definido que atraviesa la película. Así, la posición de la vacuola contráctil es siempre fija en los ciliados. En la mayor parte de los mismos existe un sistema de conductos colectores radiados alrededor de la vacuola que se pone muy bien de manifiesto cuando la vacuola es pequeña y está llena (fig. 2-42).

En *Paramecium* y otras especies, hay muchos conductos colectores que rodean por completo a la vacuola, pero en algunos géneros, como *Stentor* y *Bursaria*, existe solamente un gran conducto colector. Existen dudas respecto a si la vacuola misma es un organito permanente; se postula al respecto la probabilidad de que vuelva a formarse después de cada expulsión mediante fusión de pequeñas gotas procedentes de los conductos colectores. Cuando hay más de una vacuola pulsan o vibran con diferente intensidad según su posición. Por ejemplo, en *Paramecium* la vacuola posterior vibra más rápidamente que la anterior por virtud de la gran cantidad de agua que desde la citofaringe llega a la región posterior. Si bien pueden existir vacuolas contráctiles en las especies marinas, la intensidad de sus pulsaciones es netamente inferior a la de las especies de agua dulce, las cuales probablemente eliminen agua ingerida.

Reproducción. Los ciliados difieren del resto de los animales por poseer dos tipos distintos de núcleos, un macronúcleo, generalmente de gran tamaño, y uno o más pequeños micronúcleos. Estos últimos son cuerpos redondeados, de dimensiones mínimas; su número varía de uno a ochenta, según las especies. Los micronúcleos son reproductores y también dan origen a los macronúcleos. A estos últimos se les suele denominar núcleos vegetativos, ya que no son decisivos en la reproducción. Ahora bien, el macronúcleo es esencial para el desarrollo normal de las funciones metabólicas, y además depende del mismo el control de los genes del fenotipo.

El macronúcleo es casi siempre único, si bien puede adoptar gran variedad de formas (fig. 2-43). El gran macronúcleo de *Paramecium* es oval o tiene forma de habichuela y se halla situado inmediatamente por delante del punto medio del cuerpo. En *Stentor* y *Spirostomum* el macronúcleo es largo y recuerda por su forma un rosario. Con cierta frecuencia el macronúcleo adopta la forma de un bastoncillo largo y curvo, con los aspectos más diversos, parecido a una **C** en *Euplotes* y a una herradura en *Vorticella*. El macronúcleo es netamente poliploide; sus cromosomas experimentan duplicación repetida siguiendo a su origen del micronúcleo.

REPRODUCCION ASEXUAL. Se lleva a cabo siempre este tipo de reproducción por medio de fisión binaria típicamente transversal. Se describe más exactamente la fisión diciendo que es homotetogénica, cuyo plano de división corta transversalmente los sistemas cinéticos, es decir, las filas longitudinales de cilios o gránulos basales (fig. 2-44, *A*). Brinda un neto contraste este tipo de fisión con la llamada simetrogénica de los

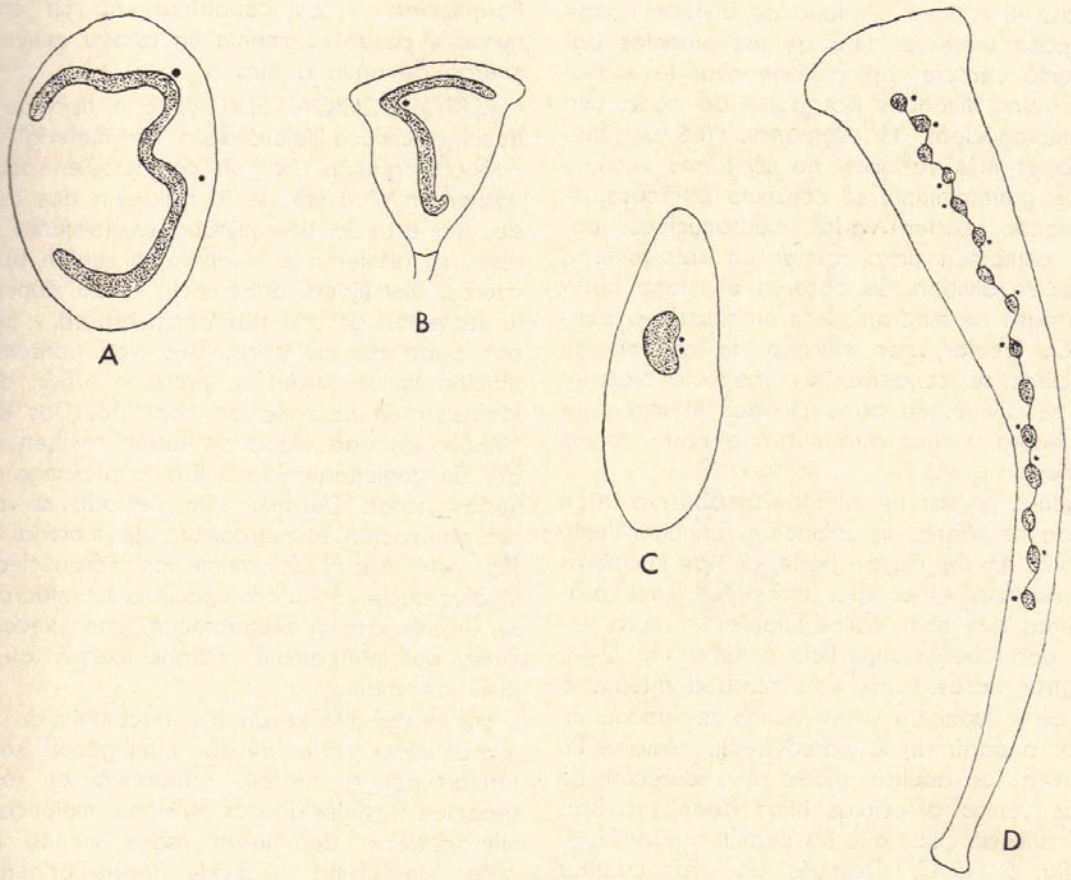


FIG. 2-43. Macronúcleos (en gris) y micronúcleos (en negro), de varios ciliados. *A, Euplotes. B, Vorticella. C, Paramecium. D. Stentor.* (Según Corliss.)

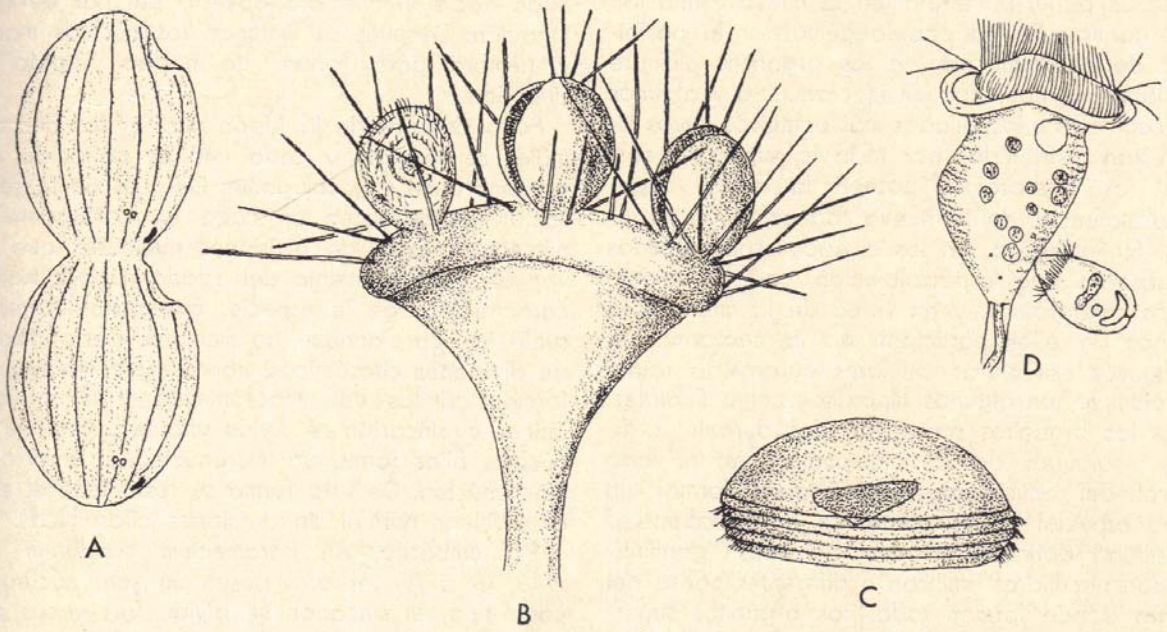


FIG. 2-44. *A*, Tipo homotetogénico de fisión, en el cual el plano de división corta transversalmente los sistemas cinéticos. (Según Corliss.) *B*, Suctorio *Ephelota* con yemas externas. (Según Noble, tomado de Hyman.) *C*, Yema desprendida de *Dendrocometes*. (Según Pestel, tomado de Hyman.) *D*, Conjugación de *Vorticella*. Nótese el pequeño microconjugante no sésil. (Según Kent, tomado de Hyman.)

flagelados, en la cual el plano de división (longitudinal) pasa entre las filas de los gránulos basales. Como carácter típico cabe citar la formación de husos mitóticos por parte de cada uno de los micronúcleos. El comportamiento del macronúcleo es más variable; no se forma huso, y la división generalmente se consuma por constricción. Cuando existen varios macronúcleos, primero se combinan para formar un solo cuerpo y después se dividen. Se observa el mismo fenómeno en caso de macronúcleos en rosario o alargados. En *Stentor*, por ejemplo, la cadena de macronúcleos se condensa en una sola masa y después se divide. En otros ciliados el macronúcleo degenera y nace otro nuevo a partir de los micronúcleos.

En algunos grupos de ciliados se observa fisión modificada en forma de gemación, principalmente en Suctoria. En la mayor parte de los miembros de esta subclase el cuerpo progenitor emite brotes o yemas que son células hijas en número variable a partir de la superficie externa (fig. 2-44, *B*); en otros casos existe una cavidad interna o cámara de incubación y las yemas se forman en el interior a partir de la pared de la cámara. En oposición a los adultos sésiles que carecen de cilios, las yemas o células hijas están provistas de un círculo de cilios que les permite nadar libremente (fig. 2-44, *C*). Después de unas cuantas horas de existencia libre, la "larva" se fija y toma las características de los adultos sésiles.

Aunque no hay centriolos, los cinetosomas de muchos ciliados, al igual que los gránulos basales de los flagelados, se dividen en el momento de la fisión. Por otra parte, los cinetosomas desempeñan un papel primordial en la nueva formación de organitos. Se ha podido demostrar la posibilidad de neoformación de los organitos siempre que la célula contenga un macronúcleo y algunos cinetosomas. En los ciliados más primitivos cuyos cilios están distribuidos por toda la superficie corporal los cinetosomas poseen la misma capacidad potencial en la nueva formación de organitos. Sin embargo, en los ciliados especializados se observa una especialización correspondiente de los cinetosomas, y en virtud de la misma sólo algunos de ellos participan en la neoformación de nuevas estructuras celulares durante la fisión. Por ejemplo, en algunos hipotricos como *Euplotes*, todos los organitos son resorbidos durante la fisión; y algunos de los cinetosomas en el lado ventral del animal se dividen para formar un grupo especial que se organiza en un campo o modalidad definida. Estos cinetosomas "germinales" tan peculiares emigran a diferentes partes del cuerpo donde forman todos los organitos superficiales, cirros, peristoma, citofaringe y otras estructuras.

El enquistamiento es típico de la mayor parte de los ciliados; sin embargo, algunos, incluyendo *Paramecium* y los conotricos, no se enquistan nunca y pasan solamente en estado activo de un cuerpo de agua a otro.

REPRODUCCION SEXUAL. Este tipo de reproducción implica intercambio de material nuclear por conjugación. Por un contacto en apariencia casual en el curso de la natación dos miembros de una especie determinada sexualmente compatibles se adhieren a nivel de la región bucal del cuerpo. Semejante adherencia quizá dependa de la secreción de una substancia espesa y pegajosa por parte de los cilios. Una vez consumada la fijación mutua inicial se produce fusión del protoplasma en la zona de contacto. Dos de tales ciliados en esta etapa de fusión reciben el nombre de conjugantes; la unión se prolonga durante varias horas. Durante este periodo se produce reorganización e intercambio de material nuclear (fig. 2-45, *A* a *F*). Solamente los micronúcleos están involucrados en la conjugación; los macronúcleos se desintegran y desaparecen, unas veces en el curso del intercambio micronuclear, y otras después del mismo.

Los pasos que llevan al intercambio de material micronuclear entre los dos conjugantes se caracterizan por su notable constancia en todas las especies. Después de dos divisiones meióticas de los micronúcleos, degeneran todos menos uno de ellos. Este último se divide dando origen a dos micronúcleos genéticamente idénticos. Uno es estacionario y puede considerarse como núcleo hembra; el otro, llamado núcleo errante emigrará al conjugante opuesto y cabe considerarlo como el núcleo macho. Vemos, pues, que el núcleo errante se desplaza por la zona del protoplasma fusionado hacia el miembro opuesto del par de conjugación. Después se fusionan los núcleos macho y hembra para formar un núcleo "cigoto" o sincarion.

Poco después de la fusión nuclear los dos animales se separan y cada uno es conocido con el nombre de ex conjugante. Después de la separación se producen en cada ex conjugante un número variable de divisiones nucleares que llevan al restablecimiento del estado nuclear normal característico de la especie. Este restablecimiento suele implicar, aunque no siempre, cierto número de divisiones citosómicas. Por ejemplo, en algunas formas adultas con macronúcleo y micronúcleo únicos el sincarion se divide una vez. Uno de los núcleos hijos forma un micronúcleo, y el otro un macronúcleo. De esta forma se restablece el estado nuclear normal sin divisiones citosómicas.

Sin embargo, en *Paramecium caudatum* (fig. 2-45, *G* a *N*), el cual posee un solo núcleo de cada tipo, el sincarion se divide tres veces produciendo ocho núcleos, de los cuales cuatro se convierten en macronúcleos y cuatro en micronúcleos. Tres de estos últimos se resorben. El animal experimenta ahora dos divisiones citosó-

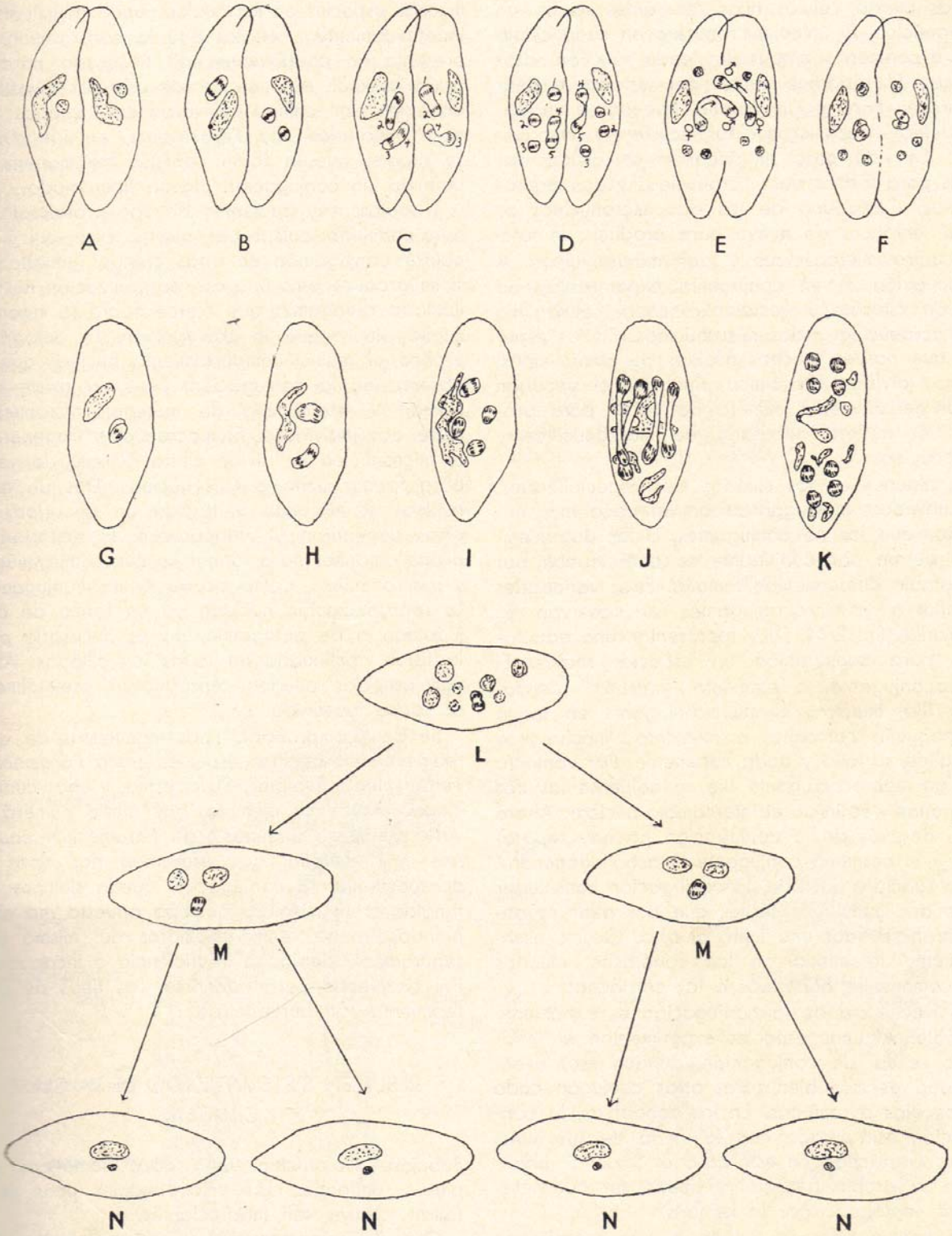


FIG. 2-45. Reproducción sexual en *Paramecium caudatum*. *A* a *F*. Conjugación. *B* a *D*. Los micronúcleos experimentan tres divisiones, de las cuales las dos primeras son mejóticas. *E*, Se intercambian micronúcleos "machos", *F*, Dichos micronúcleos se fusionan con el micronúcleo estacionario del conjugante opuesto. *G*, Ex conjugante con macronúcleo y micronúcleo sincarion; otros micronúcleos se han resorbido. *H* a *K*, Tres divisiones de sincarion formando ocho micronúcleos; el macronúcleo viejo es resorbido.-*L*, Cuatro micronúcleos forman macronúcleos; tres son resorbidos. *L* y *M*, El micronúcleo restante se divide dos veces en el curso de dos divisiones citosómicas. Las células hijas reciben cada una, uno de los cuatro macronúcleos en *L*. *N*, Estado nuclear normal restablecido. (Modificado según Calkins, tomado de Wichterman.)

micas durante el curso de las cuales cada una de las cuatro células hijas resultantes recibe un macronúcleo. El único micronúcleo en cada célula hija experimenta mitosis en cada división citosómica. El restablecimiento del estado nuclear normal en *Paramecium aurelia*, que posee un macronúcleo y dos micronúcleos, ocurre en forma distinta. En este caso el sincarion se divide dos veces para formar dos micronúcleos y dos macronúcleos. Cada uno de los dos micronúcleos se divide entonces de nuevo para producir un total de cuatro micronúcleos y dos macronúcleos. A continuación el ex conjugante experimenta una división citosómica recibiendo cada célula hija un macronúcleo y dos micronúcleos. En las especies que poseen muchos núcleos de ambos tipos, no hay división citosómica, sino que el sincarion se divide suficiente número de veces para producir el número necesario de macronúcleos y micronúcleos.

En algunos de los ciliados más especializados, los individuos conjugantes son un poco más pequeños que los no conjugantes; o los dos miembros de un par conjugante se caracterizan por su notable diferencia de tamaño. Estas variedades de macro y microconjugantes se observan en *Vorticella* (fig. 2-44, *D*) y representan una adaptación para conjugación en especies sésiles. El macroconjugante, o elemento "hembra", permanece fijo; mientras el microconjugante en forma de pequeña campana, o elemento "macho", se libera de su tallo y nada libremente. Por contacto con un macroconjugante fijo se adhieren las dos campanas y se inicia el intercambio nuclear. Ahora bien, después de la conjugación no hay separación y el pequeño conjugante "macho" degenera. En la subclase Suctoria, la conjugación tiene lugar entre dos individuos sésiles que por azar se encuentran situados uno junto al otro. Ocurre esencialmente lo mismo en los conotricos, ciliados ectocomensales adheridos a los crustáceos.

La frecuencia de la conjugación es sumamente variable. Algunas especies experimentan el fenómeno sexual de conjugación, aunque esta eventualidad es más bien rara; otras conjugan cada pocos días o semanas. En los conotricos, la conjugación está ligada con la muda de sus huéspedes crustáceos; en este caso el "macho" abandona su propio pedestal y puede ser completamente englobado por la hembra.

La conjugación da origen a una mezcla de características hereditarias, exactamente igual que ocurre en la reproducción sexual de otros animales; así en algunos ciliados esta reorganización nuclear ejerce efecto de rejuvenecimiento y es necesaria para la fisión asexual ininterrumpida. Por ejemplo, se ha comprobado que algunas especies de *Paramecium* pueden pasar por unas 350 generaciones asexuales continuadas. En caso de no producirse reorganización nuclear, la línea asexual o clono morirá. Sin embargo, existen muchas especies en las cuales puede ocurrir fisión indefinidamente y en las que la conjugación representa un coadyuvante no necesario para la fisión asexual. Algunos de los primeros investigadores en este campo cultivaron los llamados clonos "inmortales" de *Paramecium*, en los cuales se supone que la fisión continúa de manera indefinida sin conjugación alguna intercalada.

Trabajos muy recientes de los protozoólogos han permitido comprobar que si bien quizá no ocurre conjugación en estos clonos "inmortales", sí se produce otro tipo de reorganización nuclear llamado autogamia que ejerce sobre la fisión el mismo efecto que la conjugación. La autogamia implica el mismo comportamiento nuclear que se observa en la conjugación, pero no existe esta última, ni intercambio de material micronuclear entre dos individuos. El macronúcleo degenera y el micronúcleo se divide cierto número de veces para formar ocho o más núcleos. Dos de estos núcleos se fusionan y forman un sincarion; los otros degeneran y desaparecen. El sincarion se divide entonces para formar un nuevo micronúcleo y macronúcleos, como ocurre en la conjugación. La reorganización nuclear, ya en forma de conjugación o de autogamia, no es necesaria para la fisión continuada en todos los ciliados. Algunas especies pueden reproducirse asexualmente en forma indefinida.

Se han comprobado tipos manifiestos de apareamiento en algunas especies como *Paramecium*, *Tetrahymena*, *Euplotes*, *Stylonychia*, y unos cuantos ciliados más. Por ejemplo, hay cierto número de variedades, o "singenes", de *Paramecium caudatum* y *P. aurelia*, que presentan dos tipos de apareamiento. La conjugación queda siempre restringida a un miembro del tipo opuesto, no efectuándose nunca entre miembros del mismo tipo, seguramente debido a insuficiencia o incapacidad del citoplasma para adherirse. Los tipos de apareamiento son hereditarios.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE CILIATEA

Subclase Holotrichia. Con cilios somáticos simples y uniformes. Los cilios bucales unas veces faltan y otras son inapreciables.

Orden Gymnostomatida. Grandes ciliados que carecen de cilios bucales. Citostoma abierto directamente al exterior. *Coleps*, *Lacrymaria*, *Prorodon*, *Dileptus*, *Didinium*, *Actinobolina*, *Nassula*.

Orden Trichostomatida. Con cilios vestibulares pero no bucales. *Colpoda*, *Tillina*, *Balantidium*.

Orden Chonotrichida. Ciliados en forma de vaso que carecen de cilios corporales. Un "embudo" en el extremo libre del cuerpo sustenta los cilios vestibulares. Esencialmente marinos y ectocomen-

rá. Sin embargo, existen
cuales puede ocurrir fisión
as que la conjugación re-
nte no necesario para la
de los primeros investiga-
ultivaron los llamados clo-
aramecium, en los cuales
n continúa de manera in-
n alguna intercalada.
tes de los protozoólogos
ar que si bien quizá no
estos clonos "inmortales",
de reorganización nuclear
e ejerce sobre la fisión el
conjugación. La autogamia
ortamiento nuclear que se
ación, pero no existe esta
de material micronuclear
l macronúcleo degenera y
e cierto número de veces
ás núcleos. Dos de estos
forman un sincarion; los
saparecen. El sincarion se
rmar un nuevo micronúcleo
ocurre en la conjugación.
ear, ya en forma de con-
ia, no es necesaria para
todos los ciliados. Algu-
reproducirse asexualmente

tipos manifiestos de apa-
especies como *Paramecium*,
Stylonychia, y unos cuantos
plo, hay cierto número de
s", de *Paramecium caudа-*
presentan dos tipos de
gación queda siempre res-
del tipo opuesto, no efec-
miembros del mismo tipo,
insuficiencia o incapacidad
dherirse. Los tipos de apa-
rios.

ATIZADO DE LA CLASE
LIATEA

Con cilios somáticos sim-
cilios bucales unas veces
preciables.
ida. Grandes ciliados que
ales. Citostoma abierto di-
Coleps, Lacrymaria, Proro-
Actinobolina, Nassula.
da. Con cilios vestibulares
oda, *Tillina, Balantidium.*
. Ciliados en forma de vaso
corporales. Un "embudo"
el cuerpo sustenta los cilios
ente marinos y ectocomen-

sales de crustáceos. *Spirochona, Lobochona, Chilodochona.*

Orden Apostomatida. Cuerpo con cilios dispuestos en espiral. Citostoma medioventral y en la vecindad de un rosetón peculiar. Parásitos marinos o comensales con ciclos vitales complejos que implican casi siempre dos huéspedes, uno de los cuales suele ser un crustáceo. *Foettingeria, Hyalophysa.*

Orden Astomatida. Comensales o endoparásitos que viven principalmente en el intestino y celoma de vermes oligoquetos. Carecen de citostoma; cilios corporales uniformes. *Anoplophrya, Hoplitophrya.*

Orden Hymenostomatida. Pequeños ciliados con cilios corporales uniformes, pero que poseen cavidad bucal. Los cilios bucales constan de una membrana ondulante y una zona adoral de membranelas. *Colpidium, Tetrahymena, Blepharostoma, Paramecium.*

Orden Thigmotrichida. Pequeño grupo de ciliados marinos y de agua dulce encontrados en asociación con moluscos bivalvos. El extremo anterior del cuerpo ostenta un penacho de cilios tigmotácticos. *Thigmophrya, Boveria.*

Subclase Peritrichia

Orden Peritrichida. Adultos, casi siempre sin cilios corporales pero en los que el extremo apical del cuerpo presenta cilios bucales claramente visibles. La mayor parte de estos ciliados ostentan un tallo de fijación. *Vorticella, Carchesium, Zoothamnium, Lagenophrys, Trichodina.*

Subclase Suctoria

Orden Suctorida. Ciliados sésiles con tallo, en cuyo extremo distal destacan tentáculos en número variable. En etapa adulta carecen de cilios. *Acineta, Podophrya, Sphaerophyra, Dendrocometes, Ephelota.*

Subclase Spirotrichia. Con cilios corporales en número escaso, pero bien desarrollados; cilios bucales netamente visibles.

Orden Heterotrichida. Con cilios corporales uniformes, o con cuerpo rodeado de cubierta protectora, y cilios ausentes. *Bursaria, Stentor, Blepharisma, Spirostomum, Folliculina.*

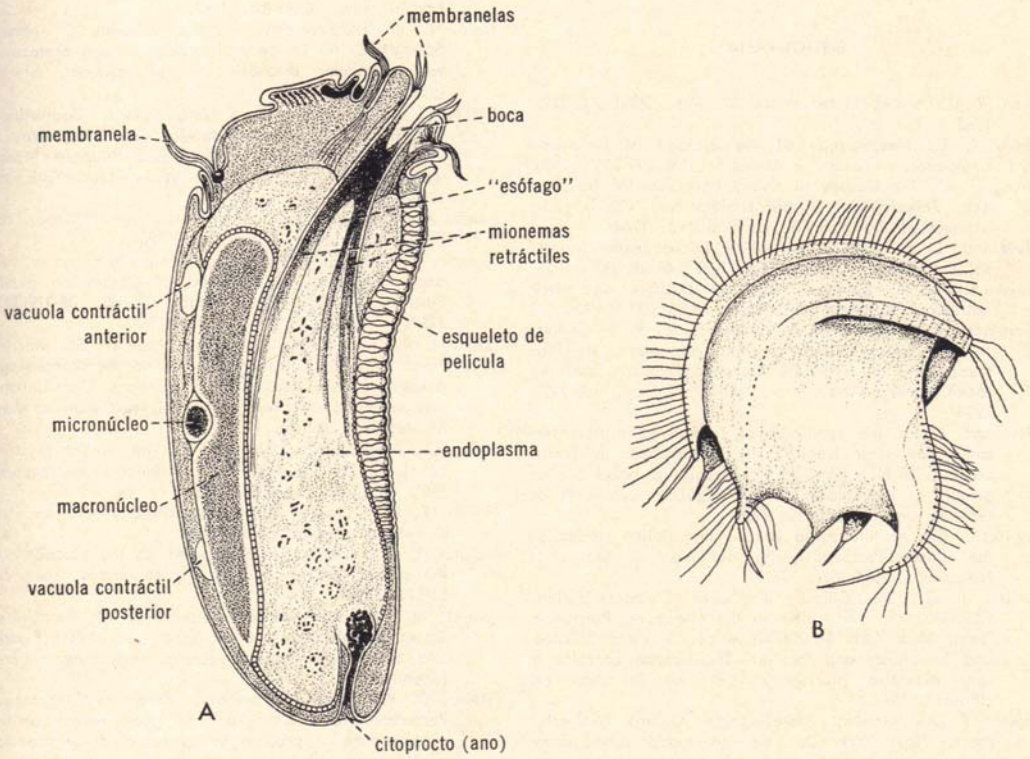


FIG. 2-46. A, Entodiniomorfo, *Diplodinium ecaudatum*, comensal en la panza o primer estómago de los bovinos. (Según Manwell.) B, *Saprodinium dentatum*, ciliado odontostoma. (Según Kahl, tomado de Corliss.)

Orden Oligotrichida. Pequeños ciliados con cilios corporales escasos o ausentes. Membranelas netamente manifiestas que suelen extenderse alrededor del extremo apical del cuerpo. *Halteria*.

Orden Tintinnida. Con cubierta protectora, de vida libre y membranelas bucales bien visibles cuando están extendidas. Principalmente marinos. *Codonella, Tintinnus, Favella.*

Orden Entodiniomorphida. Ciliados endocomensales en el aparato digestivo de mamíferos herbívoros. Cilios corporales disminuidos o ausentes. Cilios bucales muy visibles, con frecuencia distribuidos en grupos aislados en la parte anterior. El extremo posterior puede presentar espinas. *Entodinium, Cycloposthium, Elephantophilus.*

Orden Odontostomatida. Pequeño grupo de ciliados en forma de cuña, comprimidos lateralmente, provistos de coraza, y con escaso número de cilios corporales y bucales. *Saprodinium* (fig. 2-46, *B*).

Orden Hypotrichida. Ciliados aplanados en sentido dorsoventral, en los cuales los cilios corporales quedan reducidos a penachos en forma de huso, o cirros, localizados en el lado ventral del cuerpo. *Euplotes, Uronychia, Kerona, Stylonchia, Urostyla, Oxytricha.*

BIBLIOGRAFIA

Allen, R. D.: Amoeboid movement. Sci. Am., 206(2):112-122., 1962.

Chen, Y. T.: Investigation of the biology of *Peranema trichophorum*. Quart. J. Micr. Sci., 91:279-308., 1950.

Cheng, T. C.: The Biology of Animal Parasites. W. B. Saunders, Philadelphia. (A parasitology text with a good account of the parasitic protozoans.), 1964.

Cleveland, L. R.: Method by which *Trichonympha* ingests solid particles of wood. Biol. Bull., 48:282-287., 1925.

Cleveland, L. R.: Symbiosis between termites and their intestinal Protozoa. Biol. Bull., 54:231-237., 1928.

Cleveland, R. L., Hall, S. R., Saunders, E. P. y Collier, J.: The wood-feeding roach *Cryptocercus*, its Protozoa, and the symbiosis between Protozoa and the roach. Amer. Acad. Sci., Mem. 17, pp. 185-342., 1934.

Cleveland, L. R.: The centrioles of *Trichonympha* from termites and their function in reproduction. J. Protozool, 7:326-341. (This paper contains a good bibliography of the studies of the flagellate symbionts of termites and roaches.), 1960.

Corliss, J. O.: An illustrated key to the higher groups of the ciliate Protozoa, with definition of terms. J. Protozool., 6:265-281., 1959.

Corliss, J. O.: The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification, and guide to the Literature. Pergamon Press, New York. (A definition of the class Ciliatea and its orders and families. This volume contains a very extensive bibliography of the literature on ciliates.), 1961.

Dogiel, V. A.: General Protozoology. Oxford University Press, New York. 2a. ed. (A good introductory protozoology text. Emphasis on biology of Protozoa rather than taxonomy.), 1965.

Ehret, C. F. y Powers, E. L.: The cell surface of *Paramecium*. Int. Rev. Cytol., 8:97-133, 1959.

Gibbons, I. R. y Grimstone, A. V.: On flagellar structure in certain flagellates. J. Biophys. Biochem. Cytol., 7:697-716., 1960.

Grassé, P. (dir.): Traité de Zoologie., vol. 1, pt. 1, Phylogénie; Protozoaires: Généralites, Flagellés. 1953: Vol. 1, pt. 2, Protozoaires: Rhizopodes, Actinopodes, Sporozoaires, Cnidosporidies. Masson et Cie, Paris. (A very comprehensive treatment of the Plasmodroma — flagellates, sarcodinans, and sporozoans.), 1952.

Grimstone, A. V.: Fine structure and morphogenesis in Protozoa. Biol. Rev., 36:97-150. (A good summary of knowledge regarding the ultrastructure of the protozoan cell.), 1961.

Hall, R. P.: Protozoology. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J. (A good general introduction to protozoology.), 1953.

Honigberg, B. M. (jefe): A revised classification of the Phylum Protozoa. J. Protozool., 11:7-20. (A classification of the protozoans proposed by the Committee on Taxonomy and Taxonomic Problems of the Society of Protozoologists.), 1964.

Hutner, S. y Lwoff, A. (dir.): Physiology and Biochemistry of Protozoa. Vol. 2, Academic Press, New York., 1955.

Hyman, L. H.: The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. McGraw-Hill, New York, pp. 44-232. (A concise general treatment of the Protozoa, although now out-of-date in many areas. The chapter *Retrospect* in Vol. 5 (1959) of this series surveys investigation on protozoans from 1938-1958.), 1940.

Jahn, T. L. y Rinaldi, R. A.: Protoplasmic movement in the foraminiferan *Allogromia laticollaris* and a theory of its mechanism. Biol. Bull., 117:100-118., 1959.

Kinosita, H. y Murakami, A.: Control of ciliary motion. Physiol. Rev., 47:53-82., 1967.

Kudo, R. R.: Protozoology. 4a. ed. Charles C Thomas, Springfield, Ill. (A general account of the protozoans with particular emphasis on the taxonomy of the group.), 1954.

Lackey, J. B., Deflandre, G. y Noland, L. E.: Zooflagellates; Rhizopoda and Actinopoda; and Ciliophora. *En* W. T. Edmondson (dir.): Ward and Whipple's Freshwater Biology. 2a. ed. John Wiley, New York, pp. 190-297., 1959.

Lwoff, A.: Physiology and Biochemistry of Protozoa. Vol. 1. Academic Press, New York., 1951.

Manton, I.: Electron microscopical observations on a very small flagellate: the problem of *Chromulina pusilla* Butcher. J. Mar. Biol. Assoc., U. K., 38:319-333., 1959.

Manwell, R. D.: Introduction to Protozoology, St. Martin's Press, New York. (An introduction to the morphology, physiology, and ecology of protozoans. Considerably less emphasis on taxonomy in this text than in those of Hall and Kudo.), 1961.

Metz, C., Pitelka, D. y Westfall, J.: The fibrillar systems of ciliates as revealed by the electron microscope. Biol. Bull., 104:408-425., 1953.

Noble, E. R. y Noble, G. A.: Parasitology. 2a. ed. Lea & Febiger, Philadelphia., 1964.

Noland, L. E. y Finley, H. E.: Studies on the taxonomy of the genus *Vorticella*. Trans. Amer. Micros. Soc., 50: 81-123., 1931.

Pennak, R. W.: Fresh-water Invertebrates of the United States. Ronald Press, New York, pp. 20-76. (Figures and keys to the common genera of fresh-water protozoans.), 1953.

Pitelka, D. R.: Electron-Microscopic Structure of Protozoa. Pergamon Press, New York. (A good review of the ultrastructure of protozoans as revealed by electron microscopy.), 1963.

Pitelka, D. R. y Schooley, C. N.: The fine structure of the flagellar apparatus in *Trichonympha*. J. Morphol., 102:199-246., 1958.

Riegel, B., Stangers, D. W., Wikholm, D. M., Mold, J. D. y Sommer, H.: Paralytic shellfish poison. V. The primary source of the poison, the marine plankton organism, *Gonyaulax catenella*. J. Biol. Chem., 177: 7-11., 1949.

Roth, L. E.: Electron microscopy of pinocytosis and food vacuoles in *Pelomyxa*. J. Protozool., 7:176-185, 1960.

Sonneborn, T. M.: *Paramecium* in modern biology. BioS., 21:31-43., 1950.

Sonneborn, T. M.: Breeding systems, reproductive methods, and species problems in Protozoa. *En* E. May (dir.): The Species Problem. A.A.A.S. Pub., Washington, pp. 155-324., 1957.

Tartar, V.: The Biology of *Stentor*. Pergamon Press, New York. (A complete treatment of every aspect of the biology of this genus of ciliates.)

Wichterman, R.: The Biology of *Paramecium*. Blakiston, New York., 1953.

Yusa, A.: The morphology and morphogenesis of the buccal organelles in *Paramecium* with particular reference to their systematic significance. J. Protozool., 4:128-142., 1957.

UNIVERSIDAD DEL VALLE

Capítulo 3

INTRODUCCION A LOS METAZOARIOS

Los metazoarios son organismos multicelulares holozoicos que se desarrollan a partir de embriones. Los gametos nunca se forman en el interior de estructuras unicelulares, sino que son producidos dentro de órganos sexuales multicelulares o cuando menos en células somáticas circundantes. Si seguimos el concepto protista, cabe concluir que los metazoarios definen el reino animal. Por el contrario, si invocamos el punto de vista clásico, procede diferenciar, en el reino animal, los subreinos Metazoa y Protozoa. En cualquier caso, los metazoarios incluyen casi todos los seres generalmente considerados como animales. La diversidad es enorme. Existen veintinueve filos, lo que también varía según quien cuente, y solamente uno, Chordata, posee animales que no pertenecen a los invertebrados.

Para el estudiante que emprende su primera tentativa formal para estudiar los invertebrados con cierta profundidad, la tarea puede parecer abrumadora. Cada grupo tiene determinadas características estructurales, terminología anatómica especial, y una clasificación definida. Todos estos factores tienden a aumentar las diferencias entre los grupos. Al mismo tiempo, surge también el peligro evidente de que el alumno pierda la perspectiva de las similitudes estructurales y funcionales consecutivas a modos similares de existencia y a condiciones ambientales también análogas, así como de las homologías originadas en la intimidad de las relaciones evolutivas.

Puede disminuir este peligro si tenemos siempre presentes unos cuantos principios biológicos básicos. Todos los animales deben enfrentarse a los mismos problemas de existencia, esto es, obtención de alimento y oxígeno, conservación del equilibrio hídrico, eliminación de desechos metabólicos, y perpetuación de la especie. La estructura corporal necesaria para resolver estos problemas guarda relación en gran parte con tres factores: tipo de ambiente en que vive el animal, tamaño de éste, y modo de existencia.

De los tres ambientes principales, a saber: agua salada, agua dulce y tierra, el medio marino es el que opone el menor número de obstáculos a la existencia. La acción ondulatoria, las mareas, y las corrientes horizontales y verticales del océano producen una mezcla continua del agua del mar y aseguran un medio en el cual fluctúa relativamente poco la concentración de las sales y gases disueltos. La propiedad del agua del mar de ejercer una fuerza ascendente sobre el cuerpo que flota en la misma disminuye el problema del sostén. No es por lo tanto sorprendente que los invertebrados más grandes hayan sido siempre marinos. Como el agua del mar es isotónica aproximadamente con el protoplasma y líquidos tisulares, es muy pequeña la dificultad para conservar el equilibrio hídrico.

La flotabilidad y uniformidad del agua del mar brindan un medio ideal para la reproducción de los animales. Los huevos en el agua del mar pueden ser puestos, fecundados, y desarrollarse como embriones flotantes, con muy escaso peligro de desecación y de desequilibrio hídrico, o de ser arrastrados a grandes distancias por corrientes rápidas que los llevarían a medios menos favorables. Las larvas son especialmente características de los animales marinos. La etapa larvaria proporciona un medio de amplia dispersión de las especies, pudiendo obtener material alimenticio para completar su desarrollo sin necesidad de grandes cantidades de yema en el interior del huevo.

El agua dulce es un medio mucho menos constante que el agua de mar. Las corrientes varían mucho en turbiedad, velocidad y volumen, no sólo a lo largo de su curso sino también de cuando en cuando como consecuencia de las sequías o de las lluvias intensas. Los lagos y pequeñas lagunas fluctúan en contenido de oxígeno, turbiedad, y volumen de agua. En los grandes lagos el medio cambia radicalmente al aumentar la profundidad, como veremos después.

Como el agua del mar, también la dulce facilita la flotabilidad de los cuerpos, y ayuda al sostén de los mismos. Sin embargo, su baja concentración salina crea algunas dificultades para conservar el equilibrio hídrico. Como la concentración de sal del cuerpo de los animales es superior a la del medio externo, existe tendencia neta a la difusión del agua hacia el interior. De esta manera se plantea al animal el problema de desembarazarse del exceso de agua. Como consecuencia, los animales de agua dulce suelen disponer de algún mecanismo para bombear el agua fuera del cuerpo, pudiendo por lo tanto ser comparados a un barco que hace agua, y en el cual deben funcionar continuamente bombas de carena. En general, los huevos de los animales de agua dulce son retenidos por el progenitor o fijados en el fondo de la corriente o lago, es decir, no quedan flotantes como ocurre tantas veces con los de los animales marinos. No suelen observarse etapas larvarias. Los huevos flotantes y las larvas libres son fácilmente arrastradas lejos por las corrientes. Como el desarrollo es generalmente directo, los huevos contienen casi siempre grandes cantidades de vitelo.

Los desechos nitrogenados de los animales acuáticos, lo mismo marinos que de agua dulce, suelen ser excretados en forma de amoniaco, el cual es muy soluble y tóxico y requiere mucha agua para su eliminación, pero como en los animales acuáticos no existe el peligro de pérdida de agua, casi nunca plantea dificultades la excreción del amoniaco.

Los animales terrestres viven en un medio más riguroso y difícil; ellos no cuentan con la facilidad de sostén que brinda el agua. Sin embargo, el problema más grave radica en la pérdida de agua por evaporación. La solución de este problema ha sido el factor primario en la evolución de la mayor parte de las adaptaciones y modificaciones estructurales y ecológicas. El tegumento de los animales terrestres constituye una mejor barrera entre el medio externo e interno que el de los animales acuáticos. En el interior del cuerpo han desarrollado superficies respiratorias, que deben estar húmedas, para evitar la desecación. Los desechos nitrogenados se eliminan en forma de urea o ácido úrico, los cuales requieren menos agua que el amoniaco. La fecundación debe ser interna; los huevos suelen estar encerrados en envolturas protectoras o depositados en medio húmedo. Si exceptuamos los insectos y algunos arácnidos, el desarrollo es directo, y los huevos están casi siempre provistos de grandes cantidades de vitelo. Los animales terrestres que no se han adaptado bien para resistir la desecación, son nocturnos, o viven exclusivamente en medios húmedos.

Un segundo factor relacionado con la naturaleza de la estructura animal es el tamaño del mismo. A medida que aumenta el tamaño del cuerpo disminuye la proporción de área de superficie a volumen. En los animales pequeños el área superficial es suficientemente grande en comparación con el volumen corporal, de manera que puede efectuarse con eficacia el intercambio de gases y desechos por difusión a través de la superficie corporal. También puede efectuarse la circulación externa solamente por difusión.

Ahora bien, a medida que aumenta el tamaño del cuerpo las distancias llegan a ser demasiado grandes para que la circulación pueda llevarse a cabo sólo por difusión, siendo en consecuencia necesarios mecanismos de transporte más eficaces. Estas dificultades han conducido en los grandes animales al desarrollo de los sistemas vascular-sanguíneo y celómico. También, mediante plegamientos y enrollamientos puede aumentar el área de superficie de los órganos internos y de porciones de la superficie externa para facilitar la secreción, absorción, intercambio de gases, y otros procesos.

Un tercer factor que guarda relación indudable con la estructura animal es el modo de existencia. Los animales que gozan de libertad de movimientos suelen ser bilateralmente simétricos. El sistema nervioso y los órganos de los sentidos se encuentran casi siempre en el extremo anterior del cuerpo, ya que esta es la parte que primero toma contacto con el ambiente. A este tipo de animales se les denomina cefalizados.

Los animales fijos o sésiles suelen presentar simetría radial dado que su cuerpo consta de un eje central en torno al cual aparecen dispuestas partes similares en forma simétrica. La simetría radial constituye una ventaja para la existencia sésil, ya que permite al animal enfrentarse desde todas direcciones a las exigencias del ambiente. Es frecuente la presencia de esqueletos, envolturas o tubos como protección contra rapaces móviles.

Los mecanismos de alimentación de los animales guardan casi siempre relación con el modo de existencia. Los que pueden nadar, arrastrarse o gatear en forma activa suelen ser rapaces. Los de movimientos más lentos son herbívoros o se alimentan de carroña. Los que habitan en sedimentos profundos suelen organizar depósitos de alimento y consumen el substrato en el cual viven. El detrito orgánico y el material de depósito es digerido y los granos de arena y substancias inorgánicas son expulsados a veces en forma de moldes. Los que se alimentan de depósitos pueden aplicar la boca contra el substrato e ingerir el material directamente; o pueden ser alimentadores indirectos de depósito por utilización de apéndices especiales que les permiten reunir los materiales a alguna distancia de la boca.

Los animales sésiles pueden alimentarse de las presas en sus cercanías, ingerir material de depó-

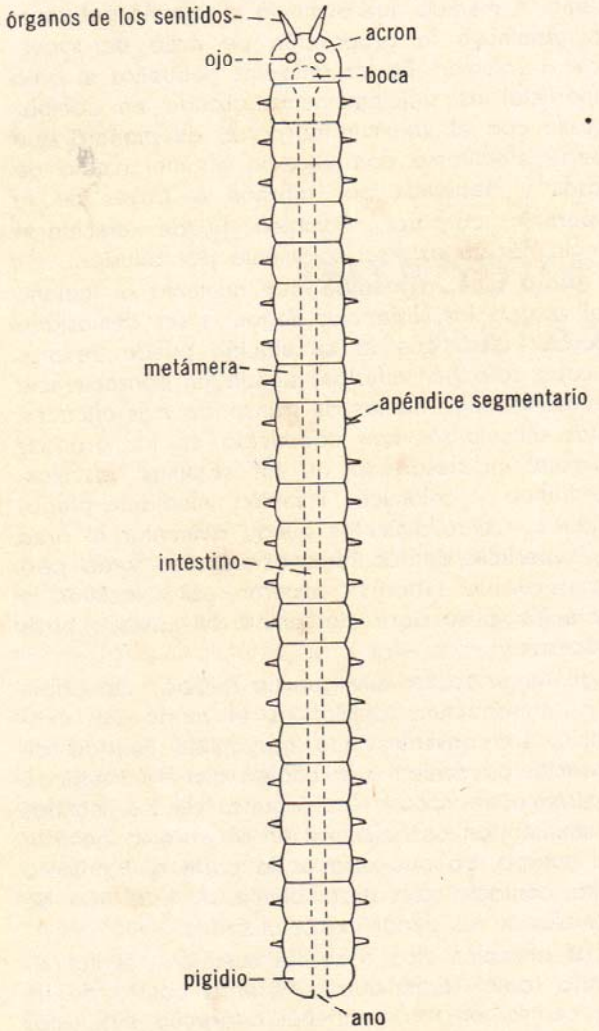


FIG. 3-1. Esquema de un animal metamérico, como un verme anélido.

sito o subsistir de detritos orgánicos, plantas microscópicas o animales suspendidos en el agua circundante. El último tipo de nutrición implica alimentación en suspensión; en estos casos el animal atrapa o acumula organismos procedentes de los detritos suspendidos en el agua del medio. El término *alimentación por suspensión* substituye al más ambiguo de *alimentación ciliar*, que eventualmente puede ser sinónimo del primero (Jörgensen, 1966). Algunos animales de este tipo utilizan material suspendido que simplemente se adhiere a la superficie general del cuerpo. Las partículas acumuladas son después transportadas por cilios a la boca. Con suma frecuencia el animal está adaptado para filtrar una corriente de agua para las partículas suspendidas. Dicha agua puede ser producida por el animal o proceder de una corriente natural. Sólo se utilizará el término alimentación por suspensión en los capítulos siguientes cuando no se emplee filtración; de otra forma el animal será denominado alimentador de filtro. Cabe señalar, sin embargo, que la distinción no siempre es clara.

La organización en colonias suele coincidir, aunque no siempre, con el modo sésil de existencia. Tal coincidencia es sobre todo manifiesta cuando existen afinidades morfológicas entre los individuos. La evolución de una organización colonial con frecuencia conduce a la división del trabajo entre los miembros de la colonia, fenómeno al que se ha dado el nombre de polimorfismo. Los individuos integrantes de la colonia se especializan para una función determinada. El polimorfismo se observa más a menudo en animales como termites y hormigas, entre los cuales se encuentran trabajadoras, soldados, etc., pero no es tampoco raro en colonias cuyos individuos tienen determinadas relaciones morfológicas. Así, pues, la división del trabajo en los animales puede producirse en tres niveles: 1) especialización del protoplasma para funciones particulares; tipo de especialización que se observa en todos los organismos, pero que alcanza su mayor desarrollo entre los protozoarios unicelulares; 2) especialización de células para funciones particulares, característica de los metazoarios multicelulares; y 3) especialización de individuos dentro de una especie colonial para funciones particulares.

ORGANIZACION DE LOS METAZOARIOS

Simetría. Los dos filos de metazoarios, Coelenterata y Ctenophora, presentan simetría radial fundamental y suelen agruparse juntos como filo Radiata. Entre celentéreos y ctenóforos existe no sólo el vínculo de la simetría radial, sino un plan corporal análogo. Poseen ambos cavidad digestiva con una boca como única abertura principal al exterior, no estando altamente organizadas las células existentes entre la cavidad digestiva y la superficie externa del cuerpo. Muchos están adheridos al substrato; otros nadan libremente, pero el movimiento es sobre todo vertical, y la mayor parte están a merced de las corrientes de agua.

Los restantes metazoarios son bilateralmente simétricos y se agrupan todos en el filo Bilateria. La simetría bilateral está en correlación neta con el movimiento locomotor desplegado por estos animales. Un extremo está dirigido hacia delante y una superficie constante está orientada hacia el substrato. Algunos de los integrantes del filo Bilateria son radiados, como los equinodermos, o presentan tendencia definida hacia la simetría radial. Semejante tipo de simetría se asocia con el postulado secundario de un modo de existencia fijo.

Metamerismo. Cuando menos dos veces en la historia de los animales bilaterales ha evolucionado el fenómeno del metamerismo: en los vermes anélidos y en los cordados. Animal metamérico es

aquel cuyo cuerpo está dividido en una serie lineal de partes, segmentos o metámeras similares. No queda incluida entre los segmentos la cabeza, o acron, donde se encuentra el encéfalo y los órganos de los sentidos, ni el pigidio terminal en el que se abre el ano (fig. 3-1). Los nuevos segmentos nacen por delante del pigidio, de manera que los más viejos se encuentran siempre inmediatamente detrás de la cabeza. Algunas estructuras longitudinales, como el intestino y los nervios y vasos sanguíneos más importantes, se extienden por toda la longitud del cuerpo pasando por todos los segmentos sucesivos; otras estructuras se repiten en cada segmento, reflejando la organización corporal metamérica básica. Sin embargo, el metamerismo es fundamentalmente un fenómeno mesodérmico. Las divisiones segmentarias primarias son la musculatura parietal del cuerpo y a veces el celoma. La segmentación mesodérmica, a su vez, impone un metamerismo correspondiente sobre los "sistemas de aporte" asociados, esto es, sobre nervios, vasos sanguíneos, y órganos de excreción.

Por dondequiera el metamerismo ha evolucionado con tendencia manifiesta a experimentar disminución, hasta el punto de que puede determinarse la calidad de primitivo de un animal por el grado de segmentación que lo caracteriza. La disminución de la segmentación puede depender de pérdida, fusión, o diferenciación de los segmentos, de manera que en lo sucesivo ya no presenten analogías mutuas. Por ejemplo, si en los segmentos existen apéndices, éstos pueden especializarse para diferentes funciones. Semejante diferenciación terminó imponiendo el empleo del término *homología seriada*, la cual se refiere a estructuras, que aunque distintas desde el punto de vista segmentario, poseen el mismo origen embriológico y evolutivo. Así, las pinzas del cangrejo son homólogos seriados de los pares terminales de aletas abdominales. Ambos tuvieron su origen en apéndices segmentarios análogos.

La definición de metamerismo antes descrita es aceptada por la mayoría de los zoólogos. Algunos, sin embargo, prefieren una definición más amplia. Los grupos que podrían incluirse en una interpretación menos exclusiva del metamerismo se irán indicando a medida que los encontremos.

Cavidades corporales de los metazoarios. Si bien al decir cavidad corporal podemos aludir a cualquier espacio interno, suele referirse este término a una gran cavidad llena de líquido situada entre la pared del cuerpo y los órganos internos. El líquido intracavitario puede cumplir funciones diversas; a menudo actúa como esqueleto hidrostático, otras veces sirve como medio circulatorio. El espacio puede utilizarse como sede temporal para la acumulación de desechos y líquidos en exceso, o puede asimismo ser asiento para la maduración de óvulos y espermatozoos. Brinda también un área para el agrandamiento (y aumento del área de superficie) de los órganos internos.

Los metazoarios radiados, los gusanos planos y los vermes con probóscide, entre los filos bilaterales, carecen de cavidad bucal, tienen un tipo sólido de estructura corporal, y no poseen celoma. En los gusanos planos y vermes proboscídeos, el filo acelomado Bilateria, el espacio entre el intestino y la pared corporal está lleno de una red de células llamada mesénquima (fig. 3-2, *A*).

Entre los metazoarios bilaterales restantes se encuentran dos tipos de cavidades corporales. Un grupo de filos posee el llamado seudoceloma, nombre inapropiado, ya que implica la presencia de algo falso en torno a una cavidad corporal. El seudoceloma deriva del blastocele del embrión, esto es, representa un blastocele persistente. Los órganos internos son realmente libres dentro del espacio, pues no hay peritoneo que limite la cavidad (fig. 3-2, *B*). Los seudocelomados Bilateria incluyen animales tan conocidos como los rotíferos y gusanos redondos.

Los demás metazoarios poseen una cavidad corporal llamada celoma, y en caso de no haber cavidad, ello representa claramente una pérdida secundaria. El celoma tiene diferente embriogenia que el seudoceloma. El celoma nace como una cavidad dentro del mesodermo embrionario, y dicho mesodermo proporciona revestimiento celular a la cavidad, el cual recibe el nombre de peritoneo. Ninguno de los órganos internos se halla realmente libre en el interior del celoma y, aunque pueden hacer prominencia en el mismo, todos ellos están circunscritos por el peritoneo. Vemos, pues, que los órganos internos se encuentran localizados detrás del peritoneo, es decir, que son retroperitoneales (fig. 3-2, *C*).

En el capítulo 21 estudiaremos las diversas teorías que se ocupan de la evolución del celoma y del metamerismo y las relaciones de estas teorías con la filogenia de los invertebrados.

Sistemas y órganos en los metazoarios. La especialización entre los metazoarios se debe fundamentalmente a la diferenciación de células para formar tejidos y órganos, los que a su vez están especializados para diversas funciones. Como ya indicamos antes, existe una estrecha correlación entre la evolución de los órganos de los metazoarios y el tamaño del animal. A medida que los animales van siendo más grandes las distancias internas se hacen demasiado largas para que pueda efectuarse la circulación por simple difusión, apareciendo entonces los sistemas vasculares sanguíneos para el transporte interno. De manera análoga, el área de la superficie se va tornando proporcionalmente menor para el creciente volumen del animal. La superficie corporal general es suficiente para el intercambio de gases y eliminación de desechos nitrogenados. Estos dos

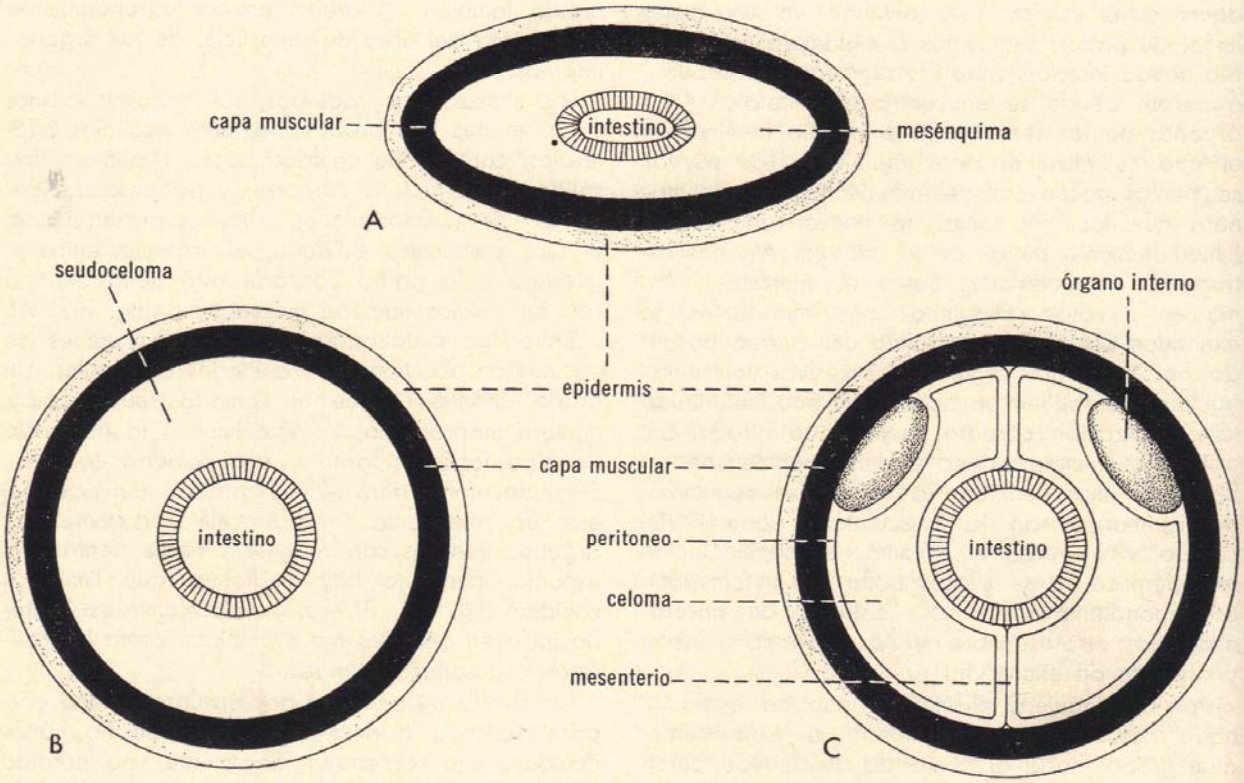


FIG. 3-2. Planos corporales de los metazoarios. *A*, Acelomado. *B*, Seudocelomado. *C*, Celomado.

problemas quedan rectificados con la presencia de órganos excretorios e intercambio de gases especializado.

De los diversos órganos de los metazoarios procede formular algunos comentarios breves a modo de introducción, solamente en cuanto se refiere a los excretorios. Estos órganos se encuentran exclusivamente entre filos bilaterales. En general, se trata de estructuras tubulares, aunque pueden variar en número y localización.

Basándonos en la fisiología comparada cabría conjeturar que muchos órganos excretorios de los metazoarios evolucionaron originalmente como órganos osmorreguladores, y más tarde se hicieron cargo de la función eliminatoria de desechos nitrogenados. Como estructuras excretorias auténticas, son esencialmente órganos de concentración e implican tres procesos: filtración, secreción, y resorción. El grado de importancia de estos tres procesos depende a su vez de la importancia del órgano en el balance hídrico y salino. Esta dependencia está, desde luego, relacionada con el medio ambiente del animal.

El tipo más frecuente de órgano excretorio en el reino animal es una simple estructura tubular o ramificada llamada nefridio, la cual se abre al exterior por medio de un nefridióforo. Hay varios tipos de nefridios. Los túbulos nefridiales de los acelomados, seudoacelomados, y de algunos celomados tienen extremos interiores ciegos y son llamados protonefridios. Estos protonefridios son ramas y en el extremo interior de cada túbulo se encuentra localizado un flagelo único y largo, o un penacho de cilios. Una célula terminal llamada solenocito es portadora de cada flagelo (fig. 10-32, *C*). El penacho de cilios constituye un bulbo flamígero. Una célula puede formar uno solo de estos bulbos o dar lugar a muchos (fig. 7-19, *A* y *B*).

El segundo tipo de nefridio recibe el nombre de metanefridio, y en esencia es un túbulo no ramificado, el cual se abre en el extremo interior a través de un embudo llamado nefrostoma. Los metanefridios se encuentran solamente en animales celomados y drenan en el celoma (fig. 10-33).

EMBRIOGENIA DE LOS METAZOARIOS

El desarrollo embrionario de los metazoarios bilaterales proporciona la base más importante para la división de estos filos en dos grupos bien definidos. Una división incluye gusanos planos, anélidos, moluscos, y artrópodos, así como buen número de filos afines más pequeños. Todos ellos constituyen el grupo Protostomia. La otra división comprende equinodermos, cordados, y algunos filos más pequeños. Los miembros de esta división son los metazoarios que integran el grupo Deuterostomia.

Los protostomados y deuterostomados despliegan cada uno un plan básico de desarrollo característico, distinto y específico. No quiere esto decir que todos los miembros de cada grupo presenten modalidades idénticas de desarrollo. Hay muchos ejemplos de modificación y desviación en todos los filos, sobre todo en cuanto se refiere a cambios en la distribución y cantidad de vitelo. Sin embargo, cabe insistir en que cada línea ostenta rasgos característicos.

Tipos de segmentación y desarrollo embrionario

Segmentación determinada e indeterminada. En el embrión de rana las células ectodérmicas situadas encima del notocordio experimentan invaginación y diferenciación para formar la médula espinal y el cerebro. Si se trasplantan células ectodérmicas procedentes de los lados de una gástrula temprana a una zona por encima del notocordio, el trasplante formará también tejido nervioso. Es evidente, sin embargo, que aún no se ha dilucidado el destino final de las células ectodérmicas en una gástrula temprana en la rana, ya que estás células pueden seguir varias líneas de desarrollo si se desplazan a otras posiciones en el embrión. También persisten por algún tiempo después de la gastrulación áreas de células indiferenciadas como la estría primitiva de las aves y mamíferos y los labios del blastoporo en los anfibios. Este establecimiento tardío del destino de las células permite la producción de estructuras equivalentes por división y tendencia de las partes divididas a adoptar relaciones simétricas. Por ejemplo, si experimenta segmentación un óvulo de estrella de mar en la etapa de cuatro células, y las células, blastómeras, son entonces separadas, cada célula es capaz de formar una gástrula completa y después una larva. Esta formación de blastómeras en el embrión con destino aún no definido se conoce como *segmentación indeterminada* y es característica de los deuterostomados.

La división gusanos planos, anélidos, moluscos (protostomados) muestra exactamente el tipo opuesto de desarrollo embrionario. En estos grupos el destino de las células es fijado en etapas muy tempranas del desarrollo. Si un óvulo de anélido marino experimenta dos divisiones por segmentación y se separan las cuatro blastómeras resultantes, cada una de ellas se desarrolla solamente en la cuarta parte previamente fijada para la misma de la gástrula y larva. Así, pues, cada célula tiene un destino fijo y predeterminado que no puede modificarse, incluso si la célula es desplazada de su posición original en el embrión. La formación de blastómeras cuyas contribuciones embrionarias han sido previamente fijadas recibe el nombre de *segmentación determinada* y es característica del desarrollo de los protostomados.

Segmentación espiral. La segmentación determinada frente a la indeterminada no es solamente la diferencia en cuanto al desarrollo entre protostomados y deuterostomados. Los dos tipos difieren también en cuanto a la modalidad de segmentación. En equinodermos y cordados la segmentación es radiada. Los ejes de los usos tempranos de segmentación son paralelos o forman ángulo recto con el eje polar (eje entre los polos animal y vegetal). Las blastómeras resultantes están así siempre situadas directamente encima o debajo una de otra (fig. 3-3).

Esta disposición es rara en protostomados. La segmentación es total, pero los ejes de los husos son oblicuos al eje polar, y no paralelos ni en ángulos rectos. Como consecuencia de esta posición las blastómeras adoptan una disposición espiral, de modo que cualquier célula se encuentra localizada entre las dos blastómeras de arriba y de abajo de ella (fig. 3-4). Así, una hilera o serie de células alterna en posición con la hilera inmediata. Esta modalidad de segmentación es característica de los protostomados y se conoce como segmentación espiral.

Como la segmentación espiral es determinada y como el destino de las diversas blastómeras es análogo en los diferentes filos de protostomados, se ha considerado útil dar un nombre a cada blastómera con el fin de trazar el linaje de las células. Este sistema de designación fue improvisado por el embriólogo norteamericano B. Wilson (1892) y en la actualidad constituye el sistema estándar para describir la segmentación de tipo espiral. En la exposición que sigue, referente a la segmenta-

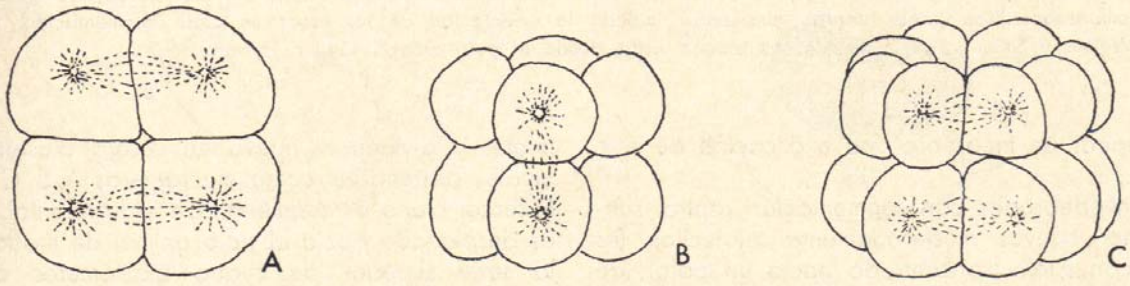


FIG. 3-3. Segmentación radiada en el pepino de mar, *Synapta*. A, Vista polar, B y C, Vistas laterales. (Según Selenka, tomado de Balinski.)

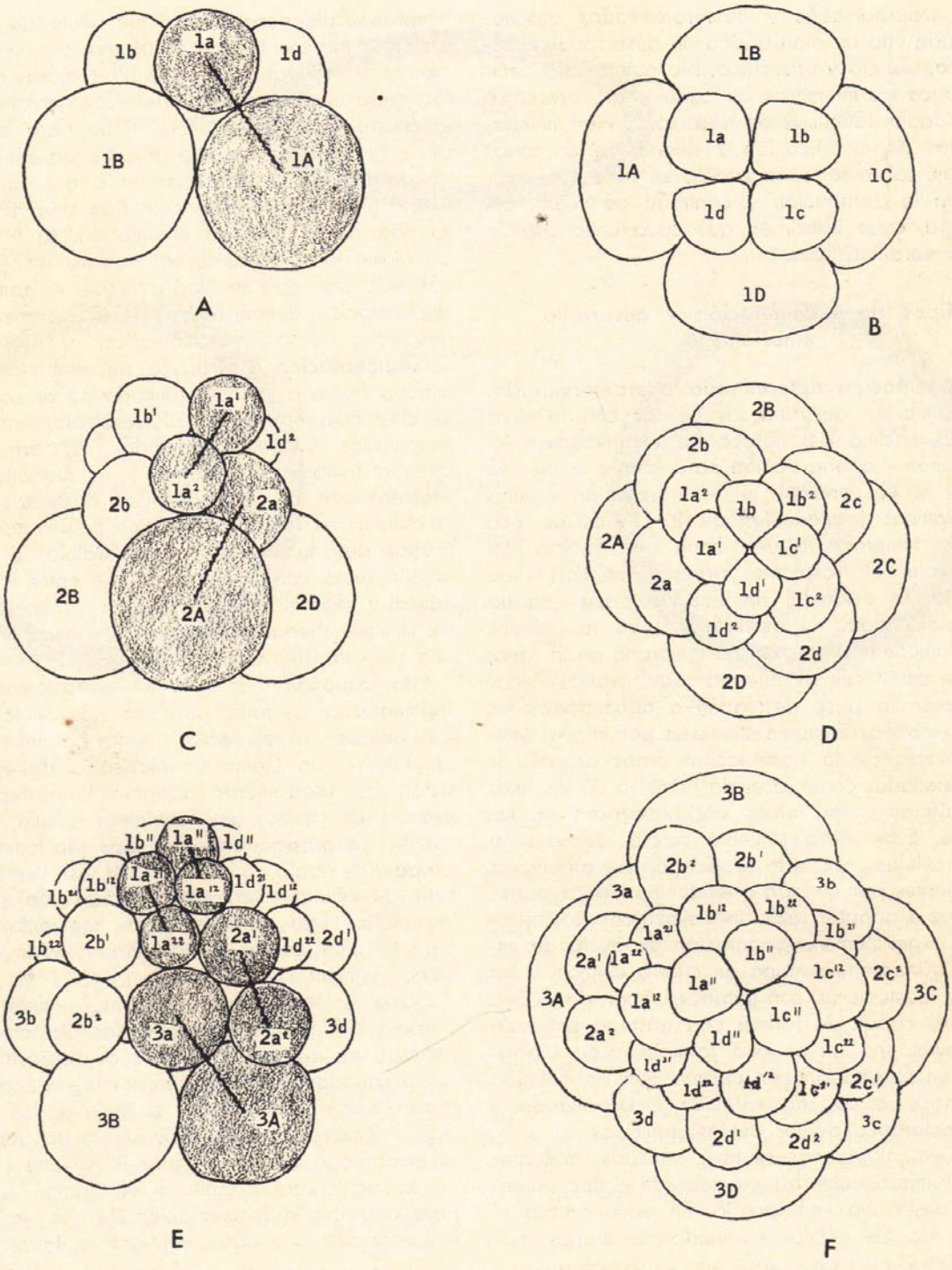


FIG. 3-4. *A, C* y *E*, Segmentación espiral (vistas laterales). Todas las células derivadas del blastómero A original aparecen sombreadas. Las líneas negras onduladas indican la orientación de los husos en cada segmentación. (Según Villee, Walker y Smith.) *B, D* y *F*, Algunas etapas vistas desde el polo animal. (Según Hyman.)

ción espiral, se incorpora una explicación de este sistema.

Los invertebrados con segmentación espiral suelen tener huevos moderadamente telolécitos (es decir, con vitelo concentrado hacia un polo), de manera que la segmentación es total pero no igual. Los dos primeros planos de segmentación son verticales y dividen el huevo en cuatro blastómeras iguales designadas como macrómeras *A, B, C* y *D*. El tercer plano de segmentación es horizontal, pero es desplazado hacia el polo animal de modo que la serie superior de cuatro blastómeras o micrómeras es mucho más pequeña que la inferior (fig. 3-4, *A* y *B*). Como los ejes de los usos están

orientados oblicuamente al eje polar, las cuatro micrómeras se sitúan en los ángulos formados por la contiguidad de las cuatro macrómeras. Esta primera serie de cuatro micrómeras es conocida como el primer cuarteto, y se designan con los símbolos 1*a*, 1*b*, 1*c* y 1*d*, según de cuál de las cuatro macrómeras derivaron cada una de ellas. Las cuatro macrómeras se siguen designando con letras mayúsculas, más el prefijo numeral 1, y así se las conoce como 1*A*, 1*B*, 1*C* y 1*D*.

Las cuatro macrómeras dan ahora lugar a una segunda serie de cuatro micrómeras (fig. 3-4, *C* y *D*). Si la segmentación del primer cuarteto se efectuó en el sentido de las agujas del reloj, la del segundo cuarteto se produce en dirección contraria, y de nuevo las micrómeras se sitúan en los ángulos formados por el primer cuarteto encima y las macrómeras debajo. El segundo cuarteto se designa como 2*a*, 2*b*, 2*c*, y 2*d*, y las macrómeras con los símbolos 2*A*, 2*B*, 2*C*, y 2*D*.

Las macrómeras forman todavía un tercer cuarteto (3*a*, 3*b*, 3*c*, y 3*d*) (fig. 3-4, *E* y *F*) y un cuarto cuarteto (4*a*, 4*b*, 4*c*, y 4*d*) (fig. 3-5, *B*). Las cuatro macrómeras, las cuales pueden ser ahora realmente más pequeñas que las células del cuarto cuarteto, se designan como 4*A*, 4*B*, 4*C*, y 4*D*. Las cinco hileras alternan mutuamente en posición.

Antes de que se forme el cuarto cuarteto, las celulas del primero y segundo han experimentado ya divisiones subsiguientes (fig. 3-4, *E* y *F*). Estas células son denominadas con un exponente. Por ejemplo, cuando la blastómera 1*a* del primer cuarteto se divide, sus células hijas se llaman $1a^1$ y $1a^2$. Las células más próximas al polo animal toman el exponente 1. Cuando se divide la micrómera $1a^2$ se añade otro exponente de la misma manera, de modo que las células hijas se convierten en $1a^{21}$ y $1a^{22}$; otra división produce células $1a^{221}$ y $1a^{222}$.

Por medio del sistema de Wilson es posible reconstituir el origen o linaje de cualquier célula. Las letras de caja chica indican micrómeras, y las mayúsculas macrómeras. El número que precede a la letra alude al cuarteto del cual deriva la célula, y el exponente dice el número de divisiones subsiguientes que han tenido lugar después de la formación inicial del cuarteto. No solamente puede obtenerse con este sistema el linaje de una célula, sino también la posición de la célula en el embrión. Cuanto más bajos los números más cercana se encuentra la célula del polo animal, y las letras indican el cuadrante del embrión en el cual la célula está situada. Las cuatro macrómeras están siempre localizadas en el polo vegetal.

Con la formación del cuarto cuarteto el embrión se convierte en blástula (fig. 3-5), la cual puede ser hueca o sólida, según la cantidad de vitelo presente. También las capas germinales han sido fijadas. Los tres primeros cuartetos de micrómeras forman el ectodermo, así como el ectomesodermo. Las cuatro macrómeras 4*A*, 4*B*, 4*C*, y 4*D*, y tres células del cuarto cuarteto, 4*a*, 4*b*, y 4*c*, forman el endodermo. La cuarta célula restante del cuarteto, la 4*d*, es conocida como célula mesentoblástica o *M* (fig. 3-5, *B*), y da lugar a unas cuantas células que contribuyen al endodermo y a dos células teloblásticas, las cuales forman todo el endomesodermo.

La gastrulación toma lugar mediante epibolia, invaginación o ambas; y el cuarto cuarteto y cuatro macrómeras vienen a localizarse dentro de la gástrula. (Nótese que la determinación de las capas germinales no es resultado de la gastrulación, como muchos alumnos suponen como

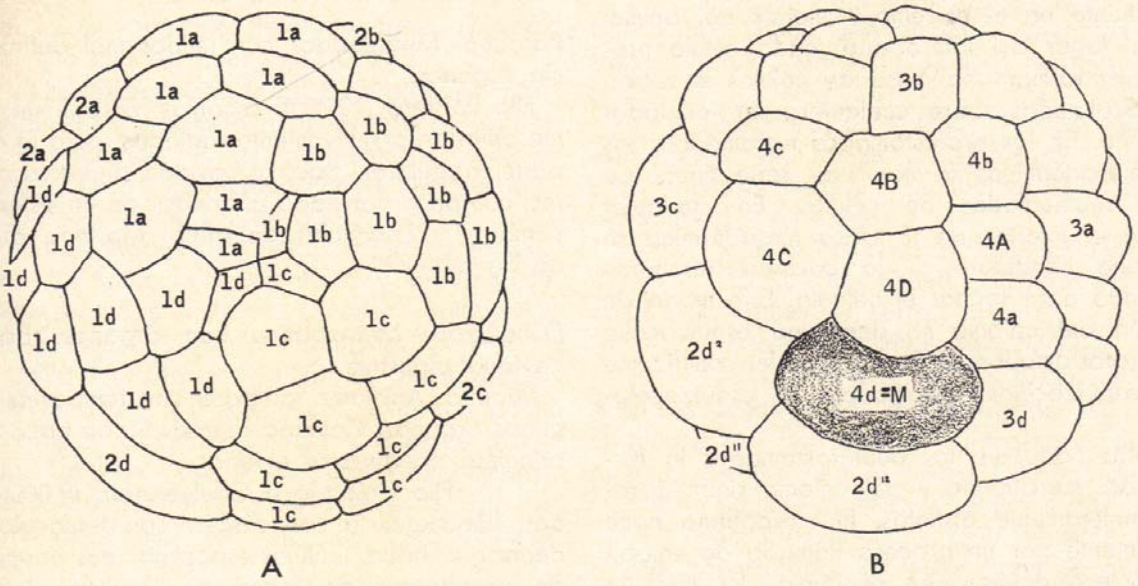


FIG. 3-5. Blástula temprana del anélido, *Arenicola*. *A*, Vista desde el polo animal. *B*, Vista desde el polo vegetal. (Ambas según Child, tomado de Hyman.)

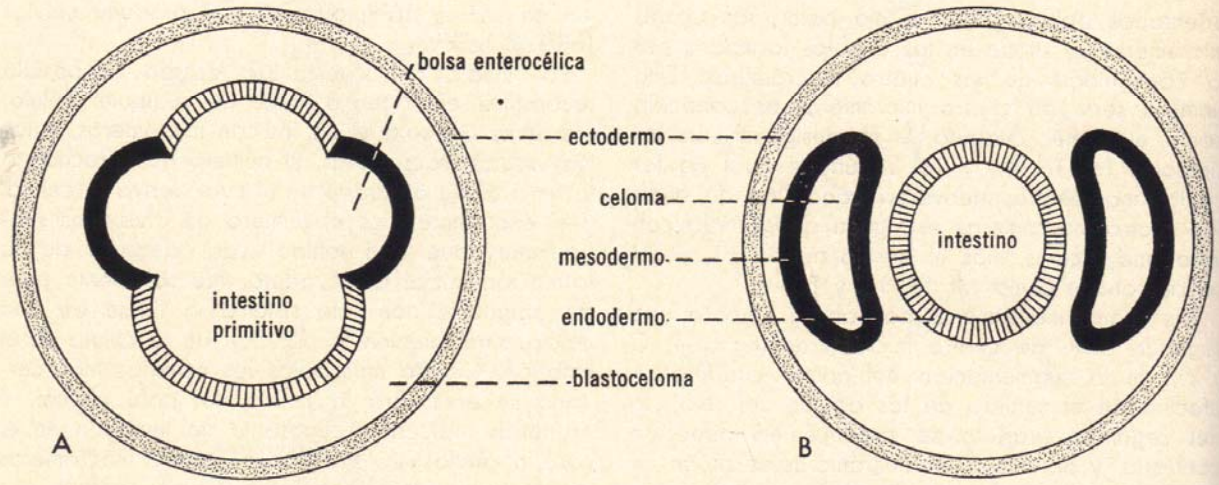


Fig. 3-6. Formación de mesodermo y celoma por embolsamiento enterocélico. A, Evaginaciones laterales de la pared del intestino primitivo. B, Separación de las bolsas para formar el celoma, mesodermo y endodermo intestinal definitivo.

consecuencia del estudio de la embriogenia de los vertebrados, sino que en realidad la precede.) En los protostomados, la boca se forma a partir del blastoporo o cerca del lugar del blastoporo ocluido; en los deuterostomados la boca se origina a distancia considerable de la sede del blastoporo. Esta diferencia constituye la base de los términos *protostomado* y *deuterostomado*.

Origen del mesodermo y el celoma. Además de las modalidades de segmentación y del lugar de origen de la boca, son evidentes dos diferencias más entre la embriogenia de los protostomados y deuterostomados. En los primeros, el endomesodermo en su totalidad nace de una sola célula, la blastómera 4*d*. La célula 4*d* o M (célula mesentoblástica) da lugar a dos teloblastos, o células mesodérmicas primordiales. Localizadas originalmente en el extremo posterior del animal frente al lugar del futuro ano, cada célula prolifera para formar una masa de células mesodérmicas localizadas sobre cualquiera de los lados del cuerpo. En los protostomados metaméricos las masas mesodérmicas forman una serie lineal de bloques segmentados de células. En cualquier caso, en el interior de la masa mesodérmica se forma una hendidura, y la cavidad resultante se agranda para formar el celoma. Este modo de formación del celoma se denomina esquizocelia y los protostomados celomados suelen calificarse como esquizoceles celomados o esquizocelomados.

Por otra parte, en los deuterostomados la formación del mesodermo y del celoma sigue métodos completamente distintos. El mesodermo nace primitivamente por un proceso llamado de embolsamiento enterocélico, en el curso del cual la pared del arquenteron se evagina para formar bolsas, las cuales se separan del arquenteron, ya como un par, o una serie de pares laterales, en el caso de deuterostomados metaméricos (fig. 3-6, *B*). La cavidad de la evaginación, y después la bolsa, se convierten en celoma, y la pared en mesodermo. Como consecuencia de este modo de formación del celoma, los deuterostomados suelen calificarse como enteroceles celomados o enterocelomados.

SINOPSIS DE LOS FILOS DE METAZOARIOS

Se describen a continuación los caracteres distintivos, y sólo se enumeran las clases existentes de los más grandes filos. El número aproximado de las especies descritas se indica entre paréntesis.

Parazoa. Metazoarios con tejidos mal definidos y sin órganos.

Filo Porifera (10 000). Esponjas. Sésiles; sin extremo anterior; primitivamente radiados, pero la mayor parte irregulares. Boca y cavidad digestiva ausentes; cuerpo organizado alrededor de un sistema de cámaras y conductos de agua. Marinos, algunos de agua dulce.

Eumetazoa. Metazoarios con órganos, boca y cavidad digestiva.

Radiata. Animales radiados con tentáculos y algunos órganos. Cavidad digestiva, con boca como principal abertura al exterior.

Filo Cnidaria o Coelenterata (9 000). Nadan libremente o son sésiles, con tentáculos rodeando la boca. Células especializadas portadoras de organoides en forma de aguijón, llamados nematocistos. Solitarios o en colonias. Marinos, algunos de agua dulce.

Clase Hydrozoa. Hidra, hidroides.

Clase Scyphozoa. Medusas.

Clase Anthozoa. Anémonas de mar, corales.

Filo Ctenophora (90). Animales birradiados, de nado libre, con dos tentáculos y ocho hileras longitudinales de cilios en forma de peine (membranelas). Marinos.

Bilateria. Animales con simetría bilateral.

Protostomados. Segmentación espiral y determinada; boca originada en un blastoporo o cerca del mismo.

Acelomados. Area entre la pared corporal y los órganos internos llena de mesénquima.

Filo Platyhelminthes (12 700). Cuerpo aplanado en sentido dorsoventral; cuando existe cavidad digestiva presenta un solo orificio, la boca. Son parásitos y nadan libremente. Marinos, de agua dulce, y algunos terrestres.

Clase Turbellaria. Gusanos planos de nado libre.

Clase Trematoda. Duelas.

Clase Cestoda. Tenias.

Filo Mesozoa (50). Grupo enigmático de parásitos diminutos de invertebrados marinos. Carecen de órganos y el cuerpo se compone de pocas células.

Filo Rhynchocoela, o Nemertina (750). Nemertinos. Cuerpo largo aplanado en sentido dorsoventral. Cavidad digestiva con boca y ano. Marinos, pocos terrestres y de agua dulce.

Pseudocelomates. Blastocele persistente formando una cavidad corporal. Aparato digestivo con boca y ano. Cuerpo cubierto casi siempre de cutícula.

Filo Rotifera (1 500). Rotíferos. Extremo anterior portador de una corona de cilios. El extremo posterior se adelgaza gradualmente. La faringe posee piezas cuticulares móviles. Microscópicos. La mayor parte de agua dulce, algunos marinos, una minoría habita en musgos.

Filo Gastrotricha (175). Gastrotricos. Cuerpo ligeramente alargado con superficie ventral ciliada y aplanada. Tubos adherentes escasos o abundantes; con frecuencia cutícula ornamentada. Microscópicos. Marinos y de agua dulce.

Filo Kinorhyncha (64). Cuerpo ligeramente alargado. Cutícula segmentada y provista de espinas recurvadas. Extremo anterior espinoso y retráctil. Menos de 1 mm de longitud. Marinos.

Filo Nematoda (10 000). Gusanos redondos. Vermes finos, cilíndricos con extremos anterior y posterior afilados. Cutícula a menudo ornamentada. De vida libre y parásitos. Las primeras de estas especies tienen solamente unos cuantos milímetros de longitud. Marinos, de agua dulce y del suelo.

Filo Nematomorpha (100). Vermes filiformes. Cuerpos extremadamente largos parecidos a cabellos. Los adultos viven libremente en suelos húmedos y en agua dulce. Algunos son marinos. Parásitos juveniles.

Filo Acanthocephala (300). Pequeños animales parecidos a vermes, endoparásitos de artrópodos. Probóscide anterior retráctil con espinas curvas.

Filo Entoprocta (60). Cuerpo fijado por un tallo. Boca y ano rodeados por una corona de tentáculos. Casi todos marinos.

Esquizoceles celomados. La cavidad corporal es un celoma que se desarrolla como un esquizocele; cuando no existe cavidad corporal obedece a pérdida del celoma. Aparato digestivo con boca y ano.

Filo Priapulida (8). Animales marinos en forma de pepino, con una gran probóscide anterior. Superficie corporal cubierta de espinas y tubérculos. Muy reducido el peritoneo del celoma.

Filo Sipunculida (250). Vermes marinos cilíndricos. Extremo anterior susceptible de retracción, portador de tentáculos alrededor de la boca.

Filo Mollusca (80 000). Superficie ventral modificada con carácter de pie muscular, que adopta diversas formas; superficies dorsal y lateral del cuerpo modificadas en forma de manto secretor de concha protectora, aunque esta última puede no existir o ser apenas visible. Marinos, de agua dulce y terrestres.

Clase Monoplacophora.

Clase Amphineura. Quitones.

Clase Gastropoda. Caracoles, babosas, caracoles marinos.

Clase Bivalvia, o Pelecypoda. Moluscos bivalvos.

Clase Scaphopoda. Moluscos en forma de colmillo de elefante.

Clase Cephalopoda. Calamares, pulpos, octópodos.

Filo Echiurida (60). Vermes marinos cilíndricos, con probóscide anterior, aplanada no retráctil. Tronco con un gran par de cerdas ventrales.

Filo Annelida (7 000). Vermes segmentados, cuerpo vermiforme y metamérico. Gran cordón nervioso ventral longitudinal. Marinos, de agua dulce y terrestres.

Clase Polychaeta. Anélidos marinos.

Clase Oligochaeta. Anélidos dulceacuícolas y lombrices de tierra.

Clase Hirudinea. Sanguijuelas.

Filo Tardigrada (180). Osos de agua. Animales segmentados microscópicos. Cuerpo cilíndrico corto, portador de cuatro pares de patas peludas que terminan en garras. De agua dulce; terrestre en líquenes y musgos; algunos marinos.

Filo Onychophora (65). Animales vermiformes, segmentados, terrestres, con un par anterior de antenas y muchos pares de patas cónicas cortas terminadas en garras. Cuerpo cubierto de una fina cutícula.

Clase Hydrozoa. Hidra, hidroides.

Clase Scyphozoa. Medusas.

Clase Anthozoa. Anémonas de mar, corales.

Filo Ctenophora (90). Animales birradiados, de nado libre, con dos tentáculos y ocho hileras longitudinales de cilios en forma de peine (membranelas). Marinos.

Bilateria. Animales con simetría bilateral.

Protostomados. Segmentación espiral y determinada; boca originada en un blastoporo o cerca del mismo.

Acelomados. Area entre la pared corporal y los órganos internos llena de mesénquima.

Filo Platyhelminthes (12 700). Cuerpo aplanado en sentido dorsoventral; cuando existe cavidad digestiva presenta un solo orificio, la boca. Son parásitos y nadan libremente. Marinos, de agua dulce, y algunos terrestres.

Clase Turbellaria. Gusanos planos de nado libre.

Clase Trematoda. Duelas.

Clase Cestoda. Tenias.

Filo Mesozoa (50). Grupo enigmático de parásitos diminutos de invertebrados marinos. Carecen de órganos y el cuerpo se compone de pocas células.

Filo Rhynchocoela, o Nemertina (750). Nemertinos. Cuerpo largo aplanado en sentido dorsoventral. Cavidad digestiva con boca y ano. Marinos, pocos terrestres y de agua dulce.

Pseudocelomates. Blastocele persistente formando una cavidad corporal. Aparato digestivo con boca y ano. Cuerpo cubierto casi siempre de cutícula.

Filo Rotifera (1 500). Rotíferos. Extremo anterior portador de una corona de cilios. El extremo posterior se adelgaza gradualmente. La faringe posee piezas cuticulares móviles. Microscópicos. La mayor parte de agua dulce, algunos marinos, una minoría habita en musgos.

Filo Gastrotricha (175). Gastrotricos. Cuerpo ligeramente alargado con superficie ventral ciliada y aplanada. Tubos adherentes escasos o abundantes; con frecuencia cutícula ornamentada. Microscópicos. Marinos y de agua dulce.

Filo Kinorhyncha (64). Cuerpo ligeramente alargado. Cutícula segmentada y provista de espinas recurvadas. Extremo anterior espinoso y retráctil. Menos de 1 mm de longitud. Marinos.

Filo Nematoda (10 000). Gusanos redondos. Vermes finos, cilíndricos con extremos anterior y posterior afilados. Cutícula a menudo ornamentada. De vida libre y parásitos. Las primeras de estas especies tienen solamente unos cuantos milímetros de longitud. Marinos, de agua dulce y del suelo.

Filo Nematomorpha (100). Vermes filiformes. Cuerpos extremadamente largos parecidos a cabellos. Los adultos viven libremente en suelos húmedos y en agua dulce. Algunos son marinos. Parásitos juveniles.

Filo Acanthocephala (300). Pequeños animales parecidos a vermes, endoparásitos de artrópodos. Probóscide anterior retráctil con espinas curvas.

Filo Entoprocta (60). Cuerpo fijado por un tallo. Boca y ano rodeados por una corona de tentáculos. Casi todos marinos.

Esquizoceles celomados. La cavidad corporal es un celoma que se desarrolla como un esquizocele; cuando no existe cavidad corporal obedece a pérdida del celoma. Aparato digestivo con boca y ano.

Filo Priapulida (8). Animales marinos en forma de pepino, con una gran probóscide anterior. Superficie corporal cubierta de espinas y tubérculos. Muy reducido el peritoneo del celoma.

Filo Sipunculida (250). Vermes marinos cilíndricos. Extremo anterior susceptible de retracción, portador de tentáculos alrededor de la boca.

Filo Mollusca (80 000). Superficie ventral modificada con carácter de pie muscular, que adopta diversas formas; superficies dorsal y lateral del cuerpo modificadas en forma de manto secretor de concha protectora, aunque esta última puede no existir o ser apenas visible. Marinos, de agua dulce y terrestres.

Clase Monoplacophora.

Clase Amphineura. Quitones.

Clase Gastropoda. Caracoles, babosas, caracoles marinos.

Clase Bivalvia, o Pelecypoda. Moluscos bivalvos.

Clase Scaphopoda. Moluscos en forma de colmillo de elefante.

Clase Cephalopoda. Calamares, pulpos, octópodos.

Filo Echiurida (60). Vermes marinos cilíndricos, con probóscide anterior, aplanada no retráctil. Tronco con un gran par de cerdas ventrales.

Filo Annelida (7 000). Vermes segmentados, cuerpo vermiforme y metamérico. Gran cordón nervioso ventral longitudinal. Marinos, de agua dulce y terrestres.

Clase Polychaeta. Anélidos marinos.

Clase Oligochaeta. Anélidos dulceacuícolas y lombrices de tierra.

Clase Hirudinea. Sanguijuelas.

Filo Tardigrada (180). Osos de agua. Animales segmentados microscópicos. Cuerpo cilíndrico corto, portador de cuatro pares de patas peludas que terminan en garras. De agua dulce; terrestre en líquenes y musgos; algunos marinos.

Filo Onychophora (65). Animales vermiformes, segmentados, terrestres, con un par anterior de antenas y muchos pares de patas cónicas cortas terminadas en garras. Cuerpo cubierto de una fina cutícula.

Filo Arthropoda (923 000). Cuerpo metamérico con apéndices articulados e incluidos en un exosqueleto quitinoso. Vestigios de celoma. Marinos, de agua dulce y terrestres.

Clase Merostomata. Límulos.

Clase Arachnida. Alacranes, arañas y ácaros.

Clase Pycnogonida. Arañas de mar.

Clase Crustacea. Pulgas de agua, camarones, langostas, y cangrejos de río y de mar.

Clase Insecta. Insectos.

Clase Diplopoda. Miriápodos.

Clase Pauropoda. Paurópodos.

Clase Symphyla. Sinfilánidos.

Clase Chilopoda. Centípedos.

Filo Pentastomida (70). Endoparásitos vermiformes de vertebrados. Extremo anterior del cuerpo con dos pares de proyecciones parecidas a patas y que terminan en garras, y una prolongación media en forma de hocico donde se encuentra la boca.

Lofoforados celomados. Con una corona de tentáculos huecos (lofóforo) que rodea parcial o totalmente la boca.

Filo Phoronida (15). Animales vermiformes, marinos, cuyo cuerpo se aloja en el interior de un tubo quitinoso.

Filo Bryozoa (4 000). Briozoarios. Sésiles, en colonias; el cuerpo se aloja en un exosqueleto gelatinoso o con más frecuencia calcáreo y quitinoso, o solamente quitinoso. La mayor parte son marinos, algunos de agua dulce.

Filo Brachiopoda (260). Lámparas de mar. Cuerpo inmovilizado por un tallo y encerrado en dos valvas o conchas calcáreas desiguales orientadas en sentido dorsoventral.

Deuterostomados, o enteroceles celomados. Segmentación radiada e indeterminada. La boca se origina a bastante distancia por delante del blastoporo. El mesodermo y el celoma desarrollan primitivamente por embolsamiento enterocélico del intestino primitivo.

Filo Chaetognatha (50). Animales marinos residentes en el plancton, con cuerpos en forma de flecha, y provistos de aletas. Extremo anterior con púas flanqueando una cámara prebucal ventral.

Filo Echinodermata (5 300). Simetría radiada con pentámeros secundarios. Casi todas las formas se mueven libremente. La pared corporal posee osículos calcáreos que con frecuencia ostentan prolongaciones espinosas. Una parte del celoma se encuentra modificado en el sentido de un sistema de conductos acuáticos en forma de proyecciones externas empleadas en la alimentación y locomoción. Todos marinos.

Clase Crinoidea. Lirios de mar y estrellas emplumadas.

Clase Asteroidea. Estrellas de mar.

Clase Ophiuroidea. Estrella quebradiza y canasta de mar.

Clase Echinoidea. Erizos de mar, galletas de mar o erizos planos circulares que viven en fondos arenosos, erizos de mar en forma de corazón.

Clase Holothuroidea. Pepinos de mar.

Filo Pogonophora (80). Animales marinos de aguas profundas, con cuerpo largo alojado en un tubo quitinoso. El extremo anterior del cuerpo ostenta uno o más tentáculos largos. Carecen de aparato digestivo.

Filo Hemichordata (80). Gusanos bellota. El cuerpo se divide en probóscide, cuello y tronco. La parte anterior del tronco está perforada por un número variable de pares de hendiduras faríngeas. Marinos.

Clase Enteropneusta. Gusanos bellota.

Clase Pterobranchia. Pterobranquios.

Filo Chordata (39 000). Se comprueba al mismo tiempo en su ciclo vital la presencia de hendiduras faríngeas, notocordio, y cordón nervioso dorsal hueco. Marinos, de agua dulce y terrestres.

Subfilo Urochordata (1 600). Ascidias o tunicados. Cordados invertebrados no metaméricos, sésiles, incluidos en una túnica de celulosa. Notocordio y cordón nervioso solamente en la larva. Solitarios y en colonias. Marinos.

Clase Ascidiacea. Ascidias o tunicados sésiles.

Clase Thaliacea. Urocordados de nado libre.

Clase Larvacea. Urocordados del plancton.

Subfilo Cephalochordata (1). *Amphioxus.* Cordado invertebrado metamérico parecido a un pez.

Subfilo Vertebrata (37 790). Vertebrados. Metaméricos. Tronco sostenido por una serie de piezas esqueléticas óseas o cartilaginosas (vértebras) rodeando o reemplazando al notocordio en el adulto.

BIBLIOGRAFIA

Hyman, L. H.: The Invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchocoela. vol. 2. McGraw-Hill, New York, pp. 10-14., 1951.

Jorgensen, C. B.: Biology of Suspension Feeding. Pergamon Press, New York. (A detailed account of all aspects of this type of feeding mechanism.) 1966.

Capítulo 4

ESPONJAS

Las esponjas, componentes del filo Porifera, son los más primitivos de los animales multicelulares. No poseen tejidos ni órganos verdaderos, y sus células despliegan considerable independencia. Todos los miembros del filo son sésiles y sus movimientos son apenas apreciables. Esta combinación de características convenció a Aristóteles, a Plinio, y a otros antiguos naturalistas de que las esponjas eran plantas. De hecho, no fue hasta 1765, cuando se observaron por primera vez corrientes internas de agua, que se reconoció claramente la naturaleza animal de las esponjas.

Los individuos del filo Porifera son exclusivamente marinos, salvo una sola familia de especies dulceacuícolas. Abundan en todos los mares, dondequiera que haya rocas, conchas, maderos sumergidos, o corales, para brindar un substrato conveniente. Una minoría de especies viven sobre arenas blandas movedizas o en fondos lodosos. La mayor parte de las esponjas prefieren aguas relativamente superficiales, pero algunos grupos, como las esponjas vítreas, viven a grandes profundidades.

Estructura de las esponjas. Es sumamente variable el tamaño de estos animales. Algunas esponjas calcáreas tienen el tamaño de una habichuela aproximadamente, mientras las más voluminosas, llamadas tortugas marinas, llenan fácilmente una gran tina de lavar. Cierto número de ellas ostentan simetría radiada, pero la inmensa mayoría son irregulares y presentan incrustaciones erectas masivas, o bien crecen en forma ramificada (figs. 4-1 y 4-2). El tipo de crecimiento está subordinado a la naturaleza del substrato, velocidad de la corriente de agua, y a la acción ondulatoria. En consecuencia, una especie determinada puede adoptar diferentes aspectos según las condiciones ambientales del medio en que viva; semejante variación ha dado origen a cierta confusión taxonómica. Las esponjas incoloras o pardogrisáceas constituyen excepción en el filo Porifera; la mayor parte de las especies comunes están brillantemente coloreadas. Se encuentran con frecuencia esponjas verdes, amarillas, anaranjadas, rojas y púrpureas.

Las esponjas primitivas tienen simetría radiada (fig. 4-3), pero casi todos los miembros del filo han perdido su vieja simetría, y son hoy irregulares. Ahora bien, como a las especies radiadas corresponde la morfología más sencilla, será más fácil comprender la estructura básica y la histología de estos animales comenzando con estas formas.

Las especies del filo Porifera que poseen el tipo más simple y primitivo de estructura son llamadas esponjas asconoides, término estructural más que taxonómico. Esta variedad de esponjas tienen forma de tubo y son siempre pequeñas. *Leucosolenia*, la esponja asconoide más frecuente a lo largo de la costa del Atlántico septentrional, rara vez excede de 10 cm de altura. Las formas asconoides de este tipo no suelen ser solitarias, sino que viven en grupos o colonias de individuos tubulares fusionados a lo largo de sus ejes longitudinales o de sus bases.

La superficie de una esponja asconoide está perforada por gran número de pequeñas aberturas, llamadas ostíolos o poros incurrentes. Estos poros se abren en la cavidad interior, el espongocele o atrio. Este último se abre a su vez al exterior por el ósculo, amplia abertura en la parte superior del tubo. A lo largo de los poros incurrentes pasa una corriente constante de agua al interior del espongocele y sale al exterior por el ósculo.

La pared corporal es relativamente simple. La superficie externa está cubierta por una epidermis de células poligonales planas, los pinacocitos. Los bordes de estas células pueden estar contraídos o separados, de manera que el animal en su totalidad puede aumentar o disminuir ligeramente de tamaño. Los ostíolos se hallan protegidos por un tipo notable de células llamadas porocitos. Cada uno de estos porocitos tiene el aspecto de tubo corto y se extiende desde la superficie externa al espongocele. El ánima, o luz del tubo, forma el poro incurrente u ostíolo; y el extremo

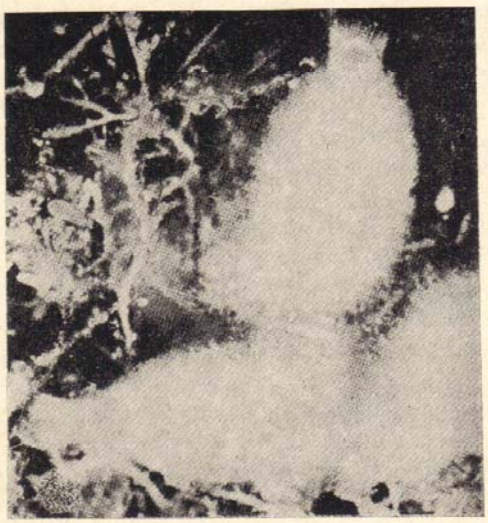


FIG. 4-1. Clase Calcarea: *Sycon*, tres individuos vivos. (Cortesía de G. Lower. In Guthrie, M. J. y Anderson, J. M., 1957: *General Zoology*. John Wiley, Nueva York.)

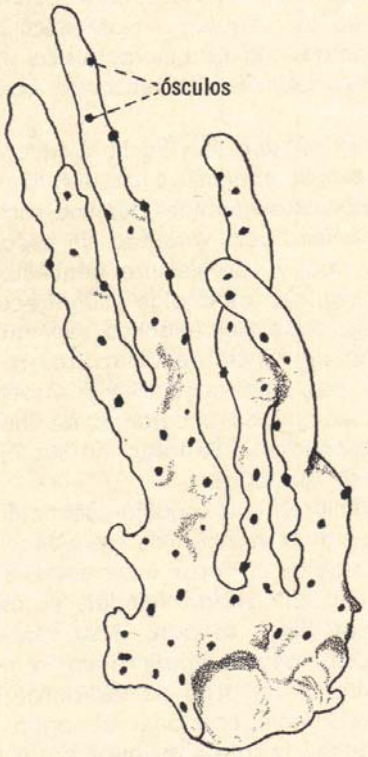


FIG. 4-2. *Haliclona*, de la clase Demospongiae. (Según Hyman.)

externo de la célula puede abrirse o cerrarse por contracción.

Debajo de la epidermis se encuentra una capa de mesénquima, que consta de una matriz proteínica gelatinosa, que posee material esquelético y amibocitos errantes.

El esqueleto es relativamente complejo y brinda una armazón de sostén para las células vivas del animal. (Para evitar repeticiones procede señalar que la presente exposición relativa al esqueleto de las esponjas se aplica al filo en general, no sólo a la variedad asconoide.) El esqueleto puede estar compuesto de espículas calcáreas, silíceas, fibras proteínicas de espongina (fig. 4-4), o de una combinación de ellas. Las espículas existen en una gran variedad de formas y son importantes para la identificación y clasificación de las especies. Se ha creado una extensa nomenclatura por el uso de estas estructuras en taxonomía de las esponjas.

Las espículas monoaxónicas tienen forma de agujas o de bastoncillos y pueden ser rectas o curvas (fig. 4-5, *A* a *D*). Los extremos son puntiagudos, con protuberancias o en forma de gancho. Las espículas tetraxónicas presentan cuatro prolongaciones (fig. 4-5, *E* y *F*), pero algunos tipos son trirradiados por ausencia de un radio (fig. 4-5, *I*). Espículas triaxónicas o hexaxónicas que tienen seis radios (fig. 4-5, *J*). Las poliaxónicas están compuestas de cierto número de bastoncillos cortos a modo de radios que parten de un centro común (fig. 4-5, *G* y *H*). Pueden agruparse de las más diversas formas y tomar aspecto de vilanos, de estrella o de taba. Suelen encontrarse dos tér-

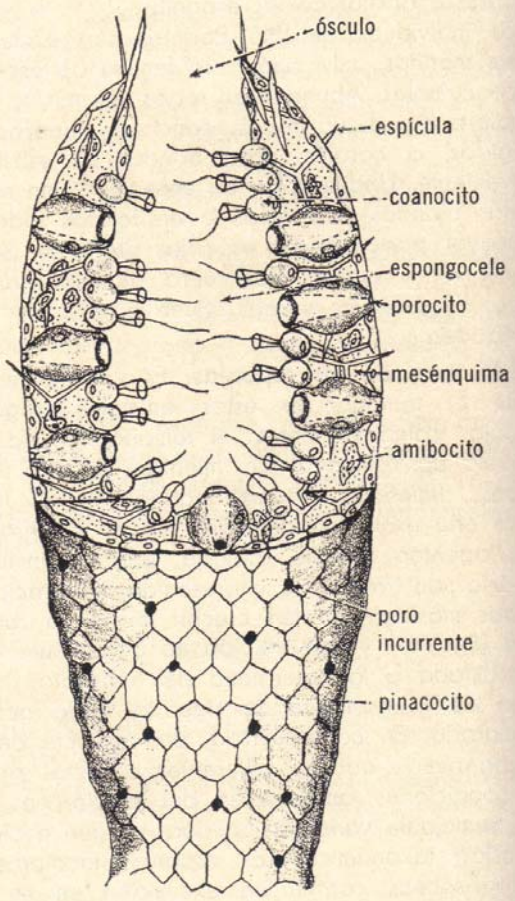


FIG. 4-3. Esponja asconoide parcialmente seccionada. (Modificada de Buchsbaum.)

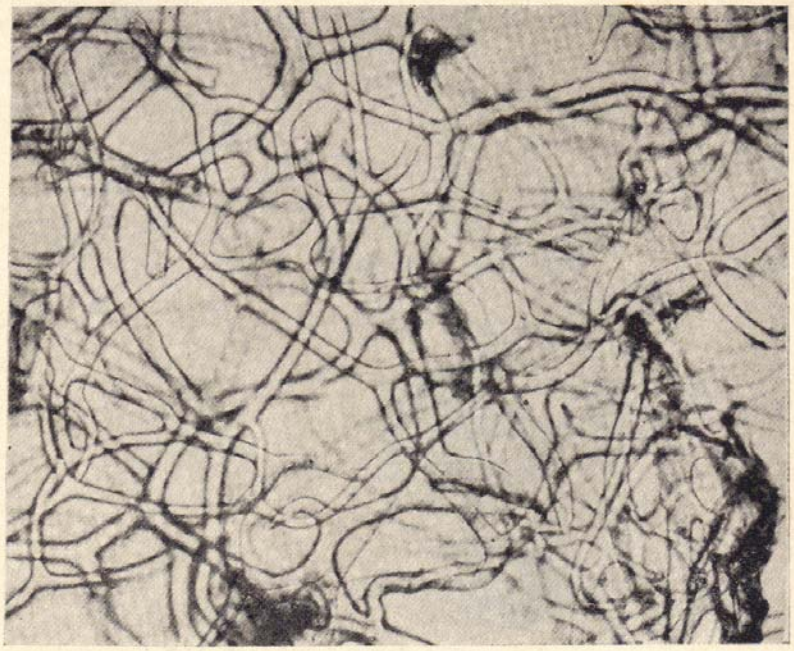


FIG. 4-4. Fibras de espongina, (aparecen transparentes en la fotografía). (Cortesía de General Biological Supply House, Inc.)

minos más que pueden aplicarse a cualquiera de los tipos de espículas que acabamos de describir, a saber: megaspículas, es decir, espículas grandes que forman el principal elemento de sostén en el esqueleto, y microspículas, considerablemente más pequeñas.

El esqueleto está localizado primariamente en el mesénquima, pero las espículas se proyectan frecuentemente a través de la epidermis. La disposición de las espículas en el mesénquima, presidida a veces por el azar, presenta otras veces una modalidad simétrica y definida. Algunas de las espículas pueden incluso fusionarse para formar una estructura enrejada característica. La substancia constitutiva de las fibras de espongina es una proteína fibrosa relacionada con la queratina y la colágena.

Los amibocitos en el mesénquima están divididos en cierto número de tipos, según sus funciones; pero como es dudoso que estas células estén realmente restringidas a la práctica de una función determinada, los nombres probablemente no tengan mucha significación. Sólo dos tipos mencionaremos aquí. Amibocitos grandes con seudópodos romos y núcleos voluminosos, llamados arqueocitos (fig. 4-5, *K*), los cuales pueden formar otros tipos de células necesarias. Tales células, las cuales pueden transformarse en otras dentro de un animal, se dice que son totipotentes. El esqueleto, compuesto de espículas o de fibras de espongina, es secretado por amibocitos llamados escleroblastos o espongioblastos. Suelen estar involucradas varias células en la secreción de una sola espícula en las esponjas calcáreas, y el proceso es relativamente complejo (fig. 4-5, *I*).

En el lado interno del mesénquima, y revistiendo el espongocele, hay una capa de células, los coanocitos, de estructura muy parecida a la de los protozoarios coanoflagelados (figs. 4-3 y 4-5, *L*). El coanocito es ovoide con un extremo adyacente al mesénquima, mientras el otro se proyecta en el espongocele, y es portador de un flagelo rodeado por un collar basal contráctil. El microscopio electrónico ha revelado que, cuando menos en las esponjas de agua dulce, el collar está formado de fibras adyacentes. De los coanocitos depende el movimiento del agua a través de la esponja y la obtención de alimento. Ambos procesos son descritos en detalle más adelante.

La estructura de la esponja asconoide primitiva que acabamos de describir impone limitaciones muy definidas de tamaño. La intensidad del flujo hídrico es muy lenta por virtud de que el amplio espongocele contiene demasiada agua para ser expulsada por el ósculo rápidamente. A medida que la esponja aumenta de tamaño, se intensifica el problema del movimiento del agua, ya que dicho aumento no coincide con incremento suficiente del área de la superficie de la capa de coanocitos, lo que resolvería el problema. Así, pues, las esponjas asconoides son siempre pequeñas.

En el curso de la evolución de las esponjas se han resuelto los problemas inherentes al flujo hídrico y al área de superficie por plegamiento de la pared corporal y por disminución del espongocele. Gracias al primer mecanismo aumenta el área superficial de la capa de coanocitos, mientras que la reducción del espongocele disminuye el volumen del agua que debe circular por el mismo. El resultado neto de estos cambios es un incremento notable y más eficaz del flujo de agua a través del cuerpo. Así, es posible un aumento considerable de tamaño, aunque se haya perdido la simetría radiada original.

En las esponjas vivientes se observan diversas etapas en los cambios que acabamos de descri-

DIVISION BIBLIOTECAS

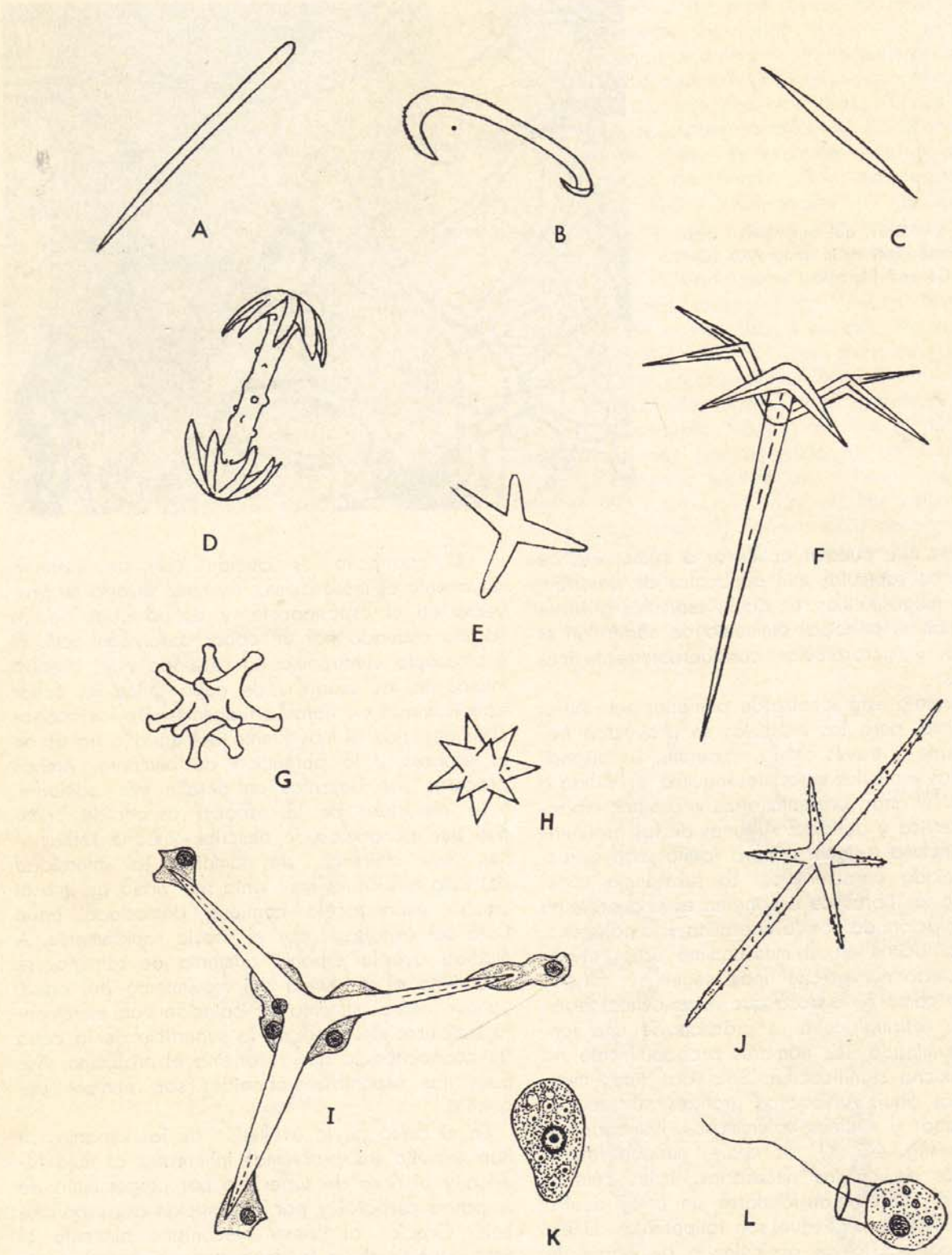


FIG. 4-5. A a D. Tipos de espículas monoaxónicas. A y C. Rectas. B, Con extremos recurvados. D, Extremos con púas curvas. E, Espículas tetraxónicas con radios de igual longitud. F, Espículas tetraxónicas con un radio largo, y tres cortos. G y H, Espículas poliaxónicas. I, Escleroblastos que segregan un tipo tetraxónico con carencia de un radio. J, Triaxónica o hexaxónica. K, Arqueocito. L, Célula con collar, o coanocito. (J según Villee, Walker y Smith; otras según Hyman.)

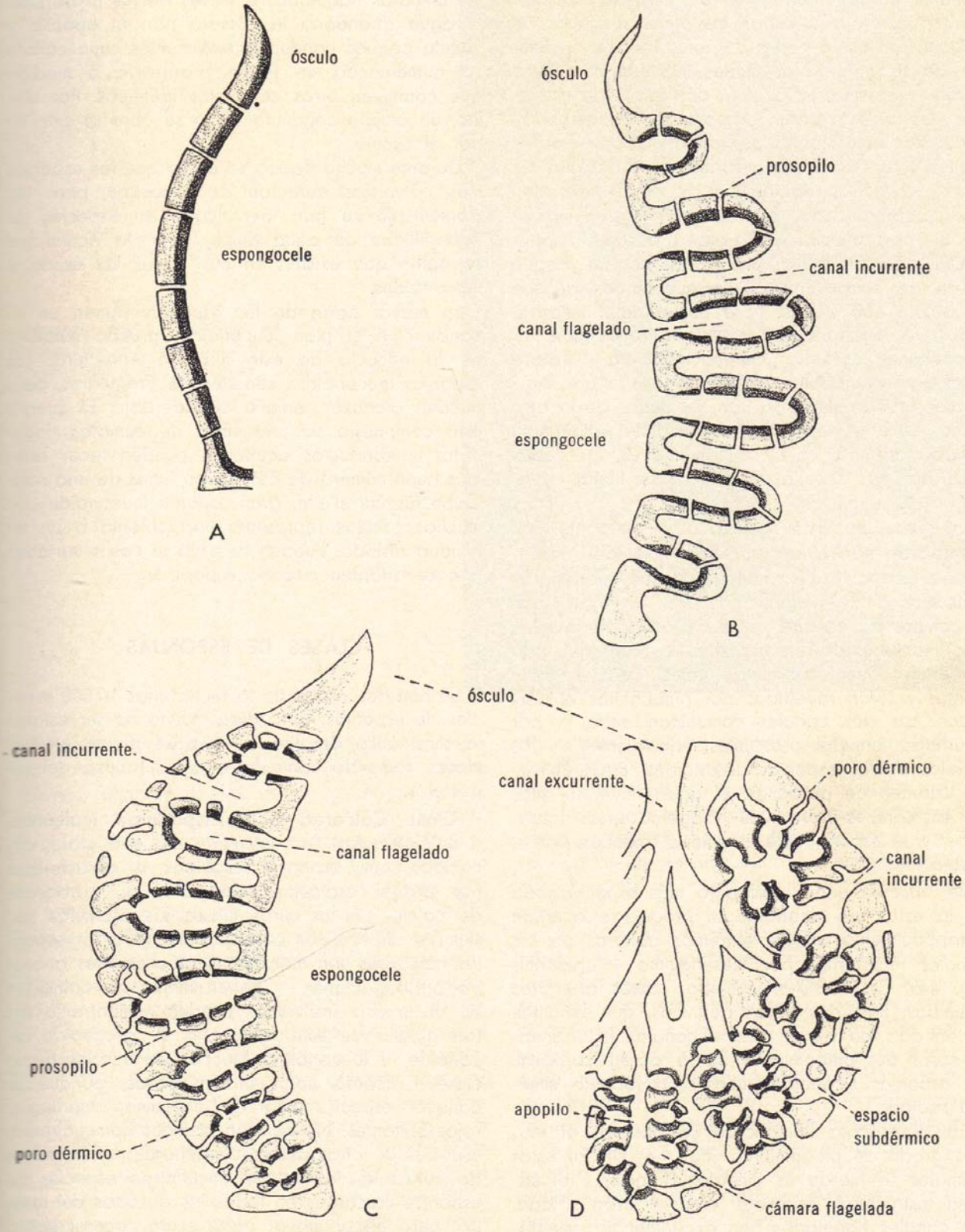


FIG. 4-6. Tipos morfológicos de esponjas. (Epidermis y mesénquima en gris pálido; capa de coanocitos, gris obscuro.) *A*, Tipo asconoide. *B*, Tipo siconoide. *C*, Tipo siconoide más especializado en el cual se ha llenado parcialmente la entrada a los canales incurrentes con epidermis y mesénquima. *D*, Tipo Leuconoide. (Según Hyman.)

bir. Estos cambios son también expresados sumariamente en la embriogenia de muchas especies. Las esponjas que muestran las primeras etapas de plegamiento de la pared corporal reciben el nombre de siconoides, las cuales incluyen el género Sycon (=*Scypha*, La *Grantia* casera). En la estructura siconoide la pared corporal se ha "plegado" horizontalmente formando prolongaciones digitiformes (fig. 4-6, *B*). Esta forma de desarrollo da origen a bolsas epidérmicas, que se extienden hacia adentro desde el exterior, y a evaginaciones que se proyectan hacia afuera desde el espongocele. Las dos bolsas producidas por un pliegue no se encuentran entre sí, ya que se desvían una de otra y son ciegas. Para comprender mejor la estructura siconoide podríamos suponer que introducíamos los dedos de una mano en el espongocele y empujábamos hacia afuera, ya que ejercíamos presión parecida con los dedos de la otra mano, pero a partir de la superficie epidérmica y hacia adentro; en estas condiciones, los dedos pasarían unos junto a otros, pero sin llegar a encontrarse.

En este tipo más avanzado de esponja, los coanocitos no revisten la superficie del espongocele en toda su extensión, sino que quedan circunscritos a las evaginaciones, las cuales reciben el nombre de canales radiados o flagelados. Las invaginaciones correspondientes, a partir del lado epidérmico, son conocidas como canales incurrentes y están revestidas por pinacocitos epidérmicos. Los dos canales comunican entre sí por aberturas llamadas prosopilos, equivalentes de los ostíolos de las esponjas asconoides. Estos animales carecen de porocitos. El agua fluye en ellos por los canales incurrentes y flagelados, los prosopilos, y el espongocele, y sale al exterior por el ósculo.

Se observa una etapa algo más especializada de la estructura siconoide al producirse oclusión y taponamiento de los extremos abiertos de los canales incurrentes por mesénquima y epidermis (fig. 4-6, *C*). Persisten en estos casos aberturas definidas, llamadas poros dérmicos, que permiten la entrada de agua en los canales incurrentes. A pesar del plegamiento de la pared corporal, las esponjas siconoides conservan todavía simetría radiada.

En la esponja leuconoide se observa el más alto grado de plegamiento (fig. 4-6, *D*). En estos animales se pierde la simetría radiada, y el sistema estructural adquiere enorme irregularidad. Los canales flagelados han experimentado plegamiento o evaginación para formar pequeñas cámaras flageladas y redondas, y el espongocele ha desaparecido quedando como vestigio del mismo conductos por los cuales circula el agua hasta el ósculo. El agua entra en la esponja por los poros dérmicos y pasa a los espacios subdérmicos, que a su vez comunican con los canales incurrentes ramificados, los cuales se abren finalmente en las cámaras flageladas a través de los prosopilos. El agua abandona la cámara por un apopilo y circula por los conductos excurrentes cuyo calibre va aumentando en forma progresiva a medida que confluyen otros conductos idénticos. Por último, un amplio conducto único se abre al exterior por el ósculo.

Durante mucho tiempo se creyó que las esponjas más complejas carecían de porocitos, pero recientemente se han identificado en especies de Spongillidae de agua dulce, y en la actualidad se opina que existen en casi todas las esponjas leuconoides.

La mayor parte de las esponjas siguen en su constitución el plan leuconoide, prueba evidente de la eficacia de este tipo de estructura. Las esponjas leuconoides son siempre irregulares, pero pueden alcanzar tamaño considerable. El cuerpo está compuesto de una masa de cámaras flageladas y conductos acuíferos; pueden tener además buen número de ósculos en lugar de uno solo. Cabe discutir si una gran esponja leuconoide con muchos ósculos representa una colonia o un individuo aislado. Pueden observarse casos variados que se adapten a cada suposición.

CLASES DE ESPONJAS

Se han descrito hasta la fecha unas 10 000 especies de esponjas, pero dista mucho de ser estable la sistemática del filo, el cual se divide en tres clases, tomando como base la naturaleza del esqueleto.

Clase Calcarea o Calcispongiae (calcáreas o calcispongias). Los miembros de esta clase, conocidos como esponjas calcáreas, se caracterizan por poseer espículas compuestas de carbonato de calcio; en las otras clases las espículas son siempre silíceas. Las correspondientes a las esponjas calcáreas son monoaxónicas o de tres o cuatro prolongaciones, y generalmente no coinciden en un mismo individuo. Pueden encontrarse los tres grados de estructura, esto es, asconoide, siconoide, y leuconoide. Muchas variedades de la clase Calcarea son pardogrisáceas, aunque se conocen especies color de alhucema, amarillas y rojas brillantes. No son tan grandes como algunas especies de otras clases; en general, tienen menos de 10 cm de altura. Se encuentran especies de esponjas calcáreas en todos los océanos del mundo, pero en su mayor parte están circunscritas a aguas costeras relativamente superficiales. Los géneros *Leucosolenia* y *Sycon* son ejemplos típicos utilizados en los cursos de introducción a la biología.

Clase Hexactinellida o Hyalospongiae (hexactinélidas). Los individuos representantes de esta clase son conocidos como esponjas vítreas. E

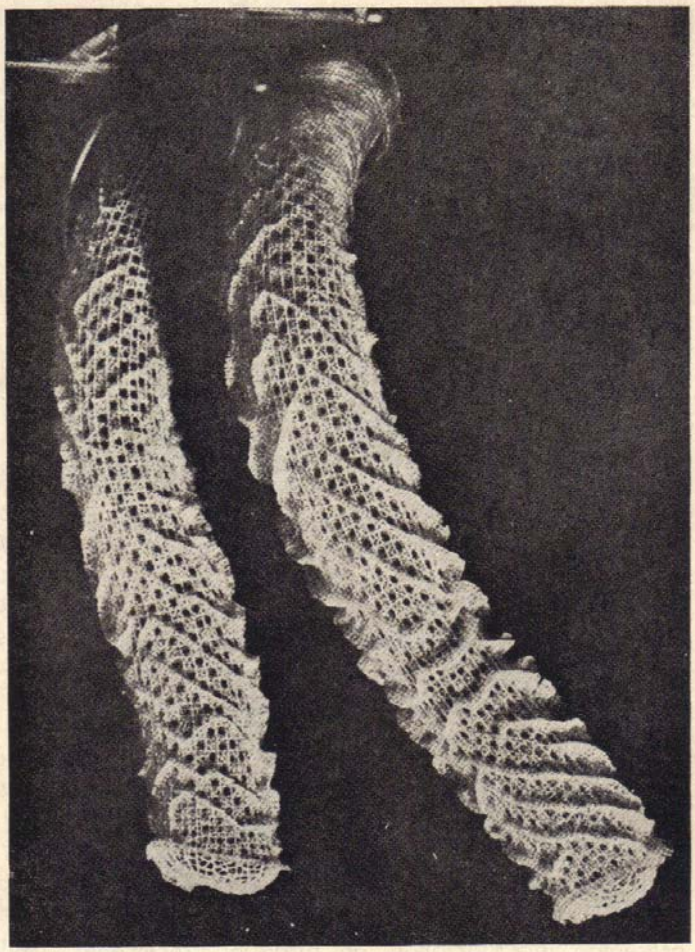


FIG. 4-7. Regadera de Filipinas, especie de *Euplectella*, esponja hexactinellida en la cual se fusionan las espículas para formar un enrejado. (Cortesía del American Museum of Natural History.)

nombre Hexactinellida deriva de que las espículas son siempre del tipo triaxónico o de seis radios. Además, algunas de las espículas se fusionan a menudo para formar un esqueleto de aspecto enrejado, que brinda a las esponjas, ya desecadas, apariencia vítrea, nombre este último con que también se las conoce. Las esponjas vítreas son, en conjunto, las más simétricas y las más especializadas de las esponjas, es decir, hay en ellas menor tendencia a formar colonias, que en cualquiera de las otras clases. Su forma es de copa, vaso o urna, y su altura media de 10 a 30 cm. La coloración de la mayor parte de las mismas es pálida. Presentan espongocele bien desarrollado, y el ósculo está a veces cubierto por una placa perforada, o tapa en forma de reja, formada por espículas fusionadas. Las cámaras o canales flagelados están dispuestos radialmente en planos paralelos en la pared de la esponja. A este respecto la estructura es algo siconoide o primitivamente leuconoide. Carecen estos animales de epidermis de pinacocitos, pero en su lugar la superficie está cubierta por un sincitio de aspecto reticular formado por entrecruzamiento de seudópodos de amibocitos. Largas espículas proyectan a través de la red produciendo un efecto de gran delicadeza. Son muy bellos los esqueletos en forma de reja compuestos de espículas fusionadas, observables en especies como la "Regadera de Filipinas" *(Euplectella)* que conserva la simetría y estructura corporal general de la esponja viva; los esqueletos blancos, membranosos, se antojan confeccionados de lana de roca (fig. 47). La naturaleza del esqueleto ha hecho posible la conservación de estas esponjas vítreas como fósiles.

En oposición a las esponjas de la clase Calcarea, las pertenecientes a Hexactinellida son principalmente de aguas profundas. La mayor parte viven entre 450 y 900 metros, pero algunas han sido extraídas hasta de 4 500 metros de profundidad. El mayor número de especies se encuentra en aguas tropicales. Las Antillas y el Pacífico oriental desde el sur del Japón e Indonesia poseen faunas particularmente ricas en estas esponjas.

La especie *Euplectella*, Regadera de Filipinas, muestra una interesante relación comensal con algunas especies de camarones. Así, vemos, que una pareja de camarones jóvenes, macho y hembra, penetran al espongocele, y después que crecen, ya no pueden escapar a través de la placa perforada que cubre el ósculo. Su vida entera transcurre en la esponja prisión, donde se alimentan de plancton transportado hasta allí por las corrientes de agua de la esponja, la cual con su pareja prisionera se ofrecía antiguamente en Japón

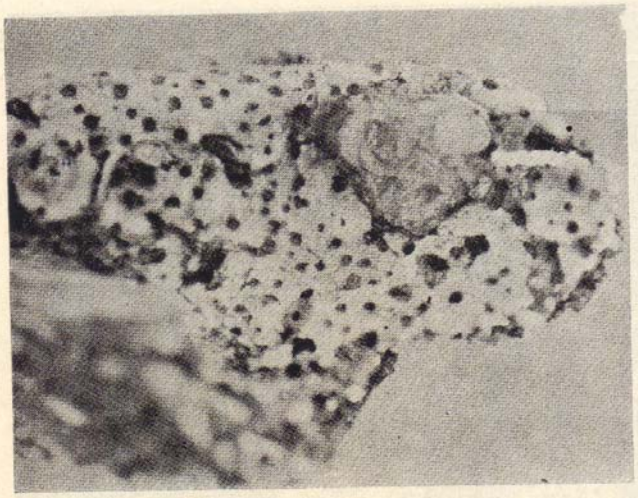


FIG. 4-8. Restos de concha de almeja acribillada por una esponja perforante.

como regalo de bodas que simbolizaba la idea de "unidos hasta la muerte".

Clase Demospongiae. (Demospongias) Esta clase incluye el mayor número de especies, entre ellas las esponjas más comunes y conocidas de Norteamérica. La totalidad de las especies de la clase Demospongiae son leuconoides e irregulares, y se observan en las mismas todos los tipos de crecimiento. Su forma es variable adoptando entre otras la de abanico, vaso, o cojín. Algunas presentan incrustaciones, en otras el crecimiento es ramificado y ascendente. Las esponjas más grandes pertenecen a esta clase; ciertas variedades de esponjas tropicales, como la llamada tortuga marina, forman masas parecidas a cojines de varios metros de diámetro y altura. Se conoce una sola familia constituida por especies de agua dulce; todas las demás esponjas de la clase Demospongiae son marinas, y su hábitat variable fluctúa entre aguas superficiales y grandes profundidades. Su color es casi siempre brillante gracias a los gránulos de pigmento localizados en los amibocitos.

El esqueleto de esta clase es variable; puede constar de espículas silíceas, de fibras de espongina, o de una combinación de ambas. Unos cuantos géneros, como *Oscarella*, carecen de esqueleto, y Lévi (1957) cree que estos géneros quizá representen las formas más primitivas de la clase Demospongiae. Las que poseen espículas silíceas difieren de las pertenecientes a la clase Hexactinellida en que dichas espículas no son nunca triaxónicas sino monoaxónicas o tetraxónicas. Cuando coexisten espículas y fibras de espongina, las primeras suelen estar conectadas o completamente incluidas en las segundas para formar un esqueleto reticular.

Merecen mención especial algunas familias de Demospongiae. Las esponjas perforantes integran la familia Clionidae, y son capaces de taladrar estructuras calcáreas como el coral y conchas de moluscos (fig. 4-8). De esta manera se forman conductos que ocupan el cuerpo de la esponja. En su superficie dicho cuerpo proyecta a partir del canal aberturas como pequeñas papilas que representan acúmulos de ostíolos que se abren en un canal incurrente o en un ósculo. La excavación iniciada por las larvas se lleva a cabo por desmenuzamiento de fragmentos diminutos de carbonato de calcio. Entre las células epidérmicas se extienden seudópodos de las células mesenquimatosas para tomar contacto con las paredes del conducto, y el lugar de dicho contacto parece ser el punto en que se desmenuza el carbonato de calcio, sin que hasta la fecha se haya dilucidado el mecanismo real de este fenómeno. Goreau y Hartman (1963) creen que contribuye a este desmenuzamiento la disolución química localizada. *Cliona celata*, esponja perforante común que vive en aguas superficiales a lo largo de la costa atlántica, habita en viejas conchas de moluscos. El amarillo azufre brillante de la esponja es visible donde los conductos labrados alcanzan la superficie de la concha. Estas especies son agentes importantes en la descomposición de conchas y corales en el Caribe.

La familia Spongillidae posee las únicas esponjas de agua dulce de la clase Demospongiae, las cuales se hallan ampliamente distribuidas por todo el mundo, y viven en lagos, arroyos y lagunas cuyas aguas no son turbias. Crecen según el tipo de incrustamiento, y algunas son de color verde debido a la presencia de algas simbióticas del género *Chlorella* en los amibocitos. Estas algas llegan a la esponja transportadas por las corrientes y pasan después de los coanocitos a los amibocitos.

La familia Spongiidae incluye las esponjas corrientes de baño. El esqueleto está compuesto solamente de fibras de espongina. *Spongia* e *Hippospongia*, dos géneros de valor comercial, son recogidas por importantes pesquerías de esponjas en el golfo de México, el Caribe, y el Mediterráneo. Estas especies son atrapadas por buzos, dejando después que los tejidos vivos se descompongan en el agua. Queda como única estructura sin descomponer el esqueleto formado por fibras de espongina anastomosadas, que después se lava y blanquea. Los bloques de "esponjas" de color que se ven sobre los mostradores de los almacenes son un producto sintético.

FISIOLOGIA Y REPRODUCCION

Fisiología. La fisiología de una esponja depende en gran medida de la corriente de agua que fluye a través de su cuerpo. El agua lleva oxígeno y alimento y elimina los desechos, e incluso los óvulos y espermatozoos son desplazados hacia

dentro y hacia afuera por las corrientes de agua. Es notable el volumen de agua bombeado por una esponja. Un ejemplar de *Leuconia (Leucandra)*, esponja leuconoide de 10 cm de altura y 1 cm de diámetro, tiene unos 2 250 000 cámaras flageladas y bombea 22.5 litros de agua por día a través de su cuerpo. El flujo por el ósculo es de 8.5 cm por segundo. Mediante regulación del tamaño del ósculo controla el animal la intensidad del flujo e incluso lo detiene. En la clase Demospongiae es facilitado el control del tamaño del ósculo por un tipo especial de célula epidérmica llamada miocito, la cual posee cierta semejanza en forma y contractilidad con la célula del músculo liso. Los miocitos están localizados primariamente alrededor del ósculo, donde se disponen como una banda circular de músculo.

La corriente es producida por la vibración o latido de los flagelos de los coanocitos, pero no hay coordinación ni sincronismo de dichos coanocitos en una cámara determinada. Los coanocitos miran hacia el apopilo, y cada flagelo vibra de una manera especial desde su base a su vértice (fig. 4-9). Como consecuencia, el agua es aspirada al interior de la cámara flagelada pasando por los pequeños prosopilos situados entre las bases de los coanocitos; después se dirige al centro de la cámara, y por el apopilo, más amplio, ingresa en un canal excurrente.

Las esponjas con toda probabilidad se alimentan de partículas finísimas de detritos y de pequeños organismos del plancton, como protozoarios, diatomeas, y bacterias, que llegan a las mismas por las corrientes de agua. Sin embargo, todavía no se ha demostrado la naturaleza exacta de las partículas alimenticias.

El tamaño de estas partículas constituye el factor primario en su selección, siendo tamizadas después a su paso por las cámaras flageladas. Solamente las partículas más pequeñas, de un tamaño determinado, pueden entrar en los poros dérmicos o atravesar los prosopilos. También brindan acción de tamiz diversas tiras protoplasmáticas tensas que cruzan los canales excurrentes. Jorgensen (1966) postuló que las partículas alimenticias pueden ser finalmente filtradas por los coanocitos. El atrapamiento de partículas por estas células podría producirse a partir del agua que pasa por la malla fibrilar que integra el collar (fig. 4-10). En cualquier caso, las partículas alimenticias se adhieren a las superficies de los collares de los coanocitos y son entonces englobadas por el cuerpo celular. En esponjas con grandes coanocitos como *Sycon*, el alimento es digerido intracelularmente en el interior de los mismos. Cuando los coanocitos son pequeños, las partículas alimenticias son transferidas a los amibocitos para digestión o son englobadas directamente por los amibocitos localizados a lo largo del curso de los canales. Asimismo, los amibocitos fagocitan grandes partículas de alimento que se alojan en los canales. Si la digestión tiene lugar en el interior de los coanocitos o de los amibocitos, las vacuolas experimentan fases ácida y alcalina como en los protozoarios. Los amibocitos también actúan como centros de almacenaje de reservas alimenticias.

Las esponjas adultas están incapacitadas para cualquier tipo de locomoción, aunque algunas especies pueden contraer y alterar hasta cierto grado la forma del cuerpo.

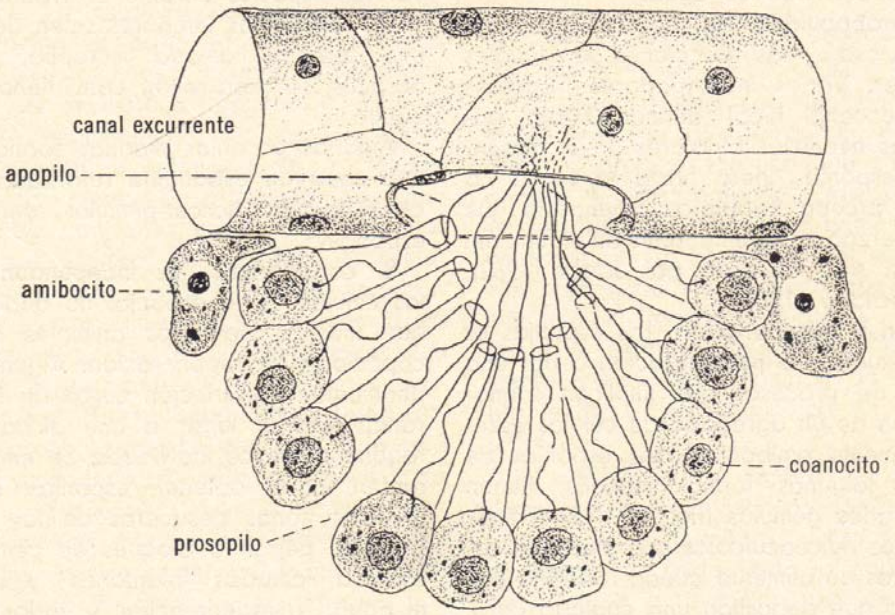


FIG. 4-9. Corte a través de la cámara flagelada de la esponja de agua dulce, *Ephydatia*. (Según Kilian, tomado de Kaestner.)

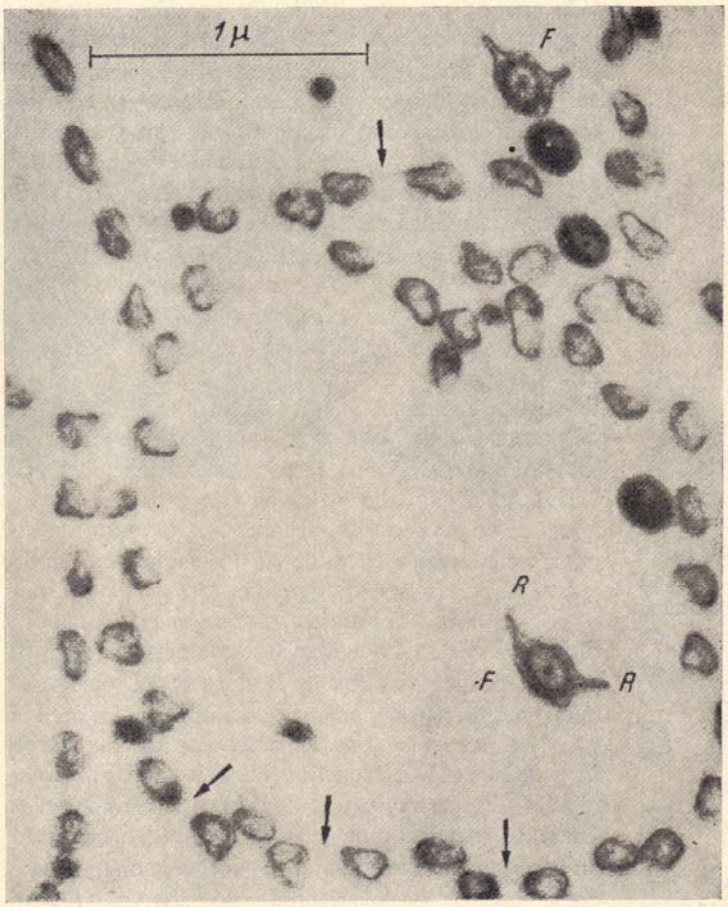


FIG. 4-10. Microfotografía de un corte a través del collar de un coanocito de esponja. Los grandes cuerpos lenticulares en el interior del círculo representan la sección del flagelo. (Fotografía por E. J. Fjerdingstad, 1961: En *Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie*, 53:639-644.)

Los productos excrementicios y los desechos nitrogenados (sobre todo amoniaco) abandonan el cuerpo en las corrientes de agua. El intercambio de gases se produce por simple difusión entre el flujo hídrico y las células de la esponja a lo largo del curso de la corriente de agua.

Con toda probabilidad las esponjas carecen de sistema nervioso, y las reacciones son locales e independientes. Varios investigadores franceses (Pavans de Ceccaty, 1955) afirman haber encontrado células nerviosas bipolares en el mesénquima de las esponjas, pero hasta la fecha no disponemos de prueba fisiológica alguna de que estas células ejerzan realmente semejante función. El problema ha sido revisado por Jones (1962), y Bullock y Horridge (1965).

Reproducción y regeneración. Las esponjas es reproducen asexualmente por gemación o por una gran variedad de procesos que implican formación y liberación de un agregado de células esenciales, especialmente amibocitos. Las esponjas de agua dulce, y algunas formas marinas, tienen agregados llamados gémulas (fig. 4-11, *B*). En algunas variedades dulceacuícolas una masa de arqueocitos repletos de alimento queda rodeada por otros amibocitos que depositan una cubierta dura. También son agregadas espículas, de manera que se forma una concha firme y resistente. La formación de gémulas tienen lugar primariamente en el otoño; se forma un gran número de estos cuerpos por esponja. Al comenzar el invierno la esponja progenitora se desintegra. Las gémulas resisten la congelación y desecación pudiendo así conservar las especies durante el invierno. En la primavera, las células interiores salen de la concha por una abertura llamada micropilo, y, poco tiempo después, se desarrollan convirtiéndose en esponja adulta.

Algunas esponjas marinas forman gémulas con una capa de espongina reforzada con espículas; otras forman dichas gémulas, pero sin capa de espongina.

Si consideramos la independencia relativa de las células de la esponja, no debe sorprendernos que muchos de estos animales posean notable capacidad de regeneración. Algunas esponjas experimentan constricción cerca de los extremos de ramas, dando lugar a que dicha rama caiga y regenere nuevos individuos. Se emplea la regeneración para obtener esponjas comerciales en diversas zonas pesqueras de las costas de Florida. Se pegan a bloques de cemento trozos de esponja llamados "plantones" y se sumergen en el agua. La regeneración, y varios años de crecimiento, producen una esponja de tamaño considerable.

El clásico experimento para demostrar la capacidad de regeneración de las esponjas se inicia al forzar el tejido de una esponja viva a través de una red o malla de seda. Las células separadas se reorganizan después de un corto lapso y forman a su vez varias nuevas esponjas (fig. 4-11, *A*). Solamente se reagruparán las células disociadas de la misma especie. El trabajo de Humphrey sobre la esponja marina *Microciona* ha demostrado que son necesarios para la reagrupación los iones calcio y magnesio, además de alguna substancia de la superficie celular. Quizá sea esta última substancia el factor específico de la especie.

La reproducción sexual y la embriogenia de las esponjas presenta buen número de características especiales. Desde luego, existen especies hermafroditas y dioicas de esponjas, aunque la mayor parte sean de las primeras, capaces de producir óvulos y espermatozoos en diferentes épocas. Tanto unos como otros se originan a partir de coanocitos y arqueocitos, o quizá de cualquier amibocito (fig. 4-12, *A* y *B*). En cualquier caso las células germinales se desarrollan englobando otras células, o rodeándose de amibocitos que actúan como células nodriza. Los espermatozoos abandonan la esponja a favor de corrientes de agua y entran en otras valiéndose de idéntico mecanismo. Una vez que el espermatozoo llega a una cámara flagelada, se introduce en un coanocito, o un amibocito. Estas células actúan como portadoras y trasladan el espermatozoo al óvulo. Cuando el portador con su carga de espermatozoos alcanza el óvulo se fusiona con él transfiriéndole las células sexuales masculinas, produciéndose así la fecundación in situ.

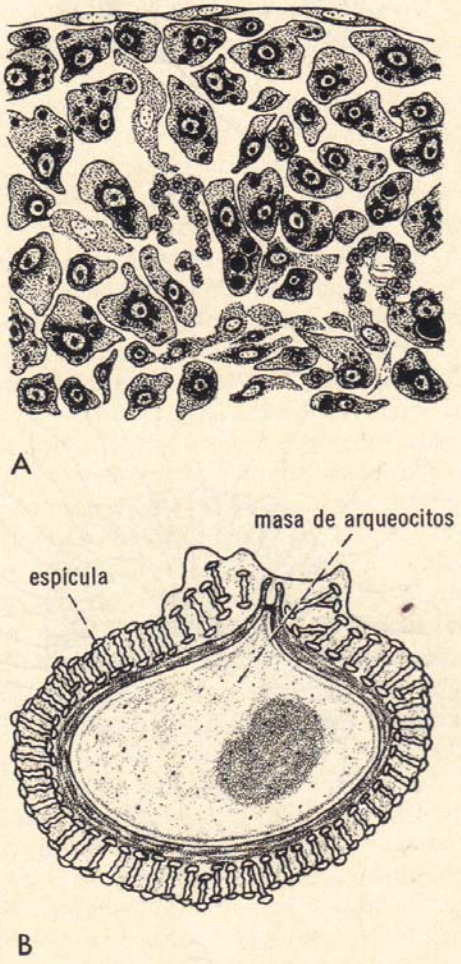


FIG. 4-11. *A*, Corte a través de parte del agregado de células de reagrupación de la esponja de agua dulce *Ephydatia fluviatilis*, 17 horas después de forzar el tejido por una malla de seda. (Según Brien.) *B*, Corte a través de una gémula de esponja de agua dulce. (Según Evans, tomado de Hyman.)

Embriogenia. La más conocida sin duda es la embriogenia de las esponjas calcáreas, y la siguiente descripción se basa en este grupo casi en forma exclusiva. El huevo fecundado comienza su desarrollo en el mesénquima de la esponja progenitora. La segmentación es total e igual, formándose un embrión aplanado de 16 células, compuesto de dos hileras de 8 células cada una. La hilera situada contra la capa de coanocitos de la esponja progenitora está destinada a formar la epidermis, y la otra hilera forma los coanocitos. La hilera de futuros coanocitos experimenta mitosis rápida, mientras que la hilera preepidérmica permanece sin dividir. Entre las dos capas desarrolla un blastocele. El resultado neto del desarrollo hasta este punto es una blástula. Un lado está compuesto de muchas micrómeras pequeñas alargadas, el otro, de las 8 células originales preepidérmicas llamadas macrómeras. Aparecen flagelos sobre los extremos del blastocele de las micrómeras, y se forma entre las macrómeras una abertura en forma de boca que se extiende desde el blastocele al exterior. A través de esta abertura la blástula engloba los amibocitos circundantes para su nutrición.

Se produce entonces un curioso proceso llamado inversión, que se parece en forma sorprendente al proceso idéntico que caracteriza el desarrollo de los flagelados volvocidas. El embrión en su totalidad se repliega hacia adentro a través de la boca. Un hemisferio del embrión está todavía compuesto de 8 macrómeras, y el otro de micrómeras, pero los flagelos se hallan ahora hacia el exterior. El embrión llega en este momento a una etapa llamada de larva anfiblástula (fig. 4-12, *C*), característica de muchas esponjas calcáreas.

La anfiblástula se separa del mesénquima y es llevada al exterior por las corrientes de agua de la esponja progenitora. Después de una breve existencia de nado libre, la anfiblástula se fija y se produce gastrulación, por epibolia, por invaginación o por ambas. Pero una vez más el proceso es peculiar en este caso, ya que en las

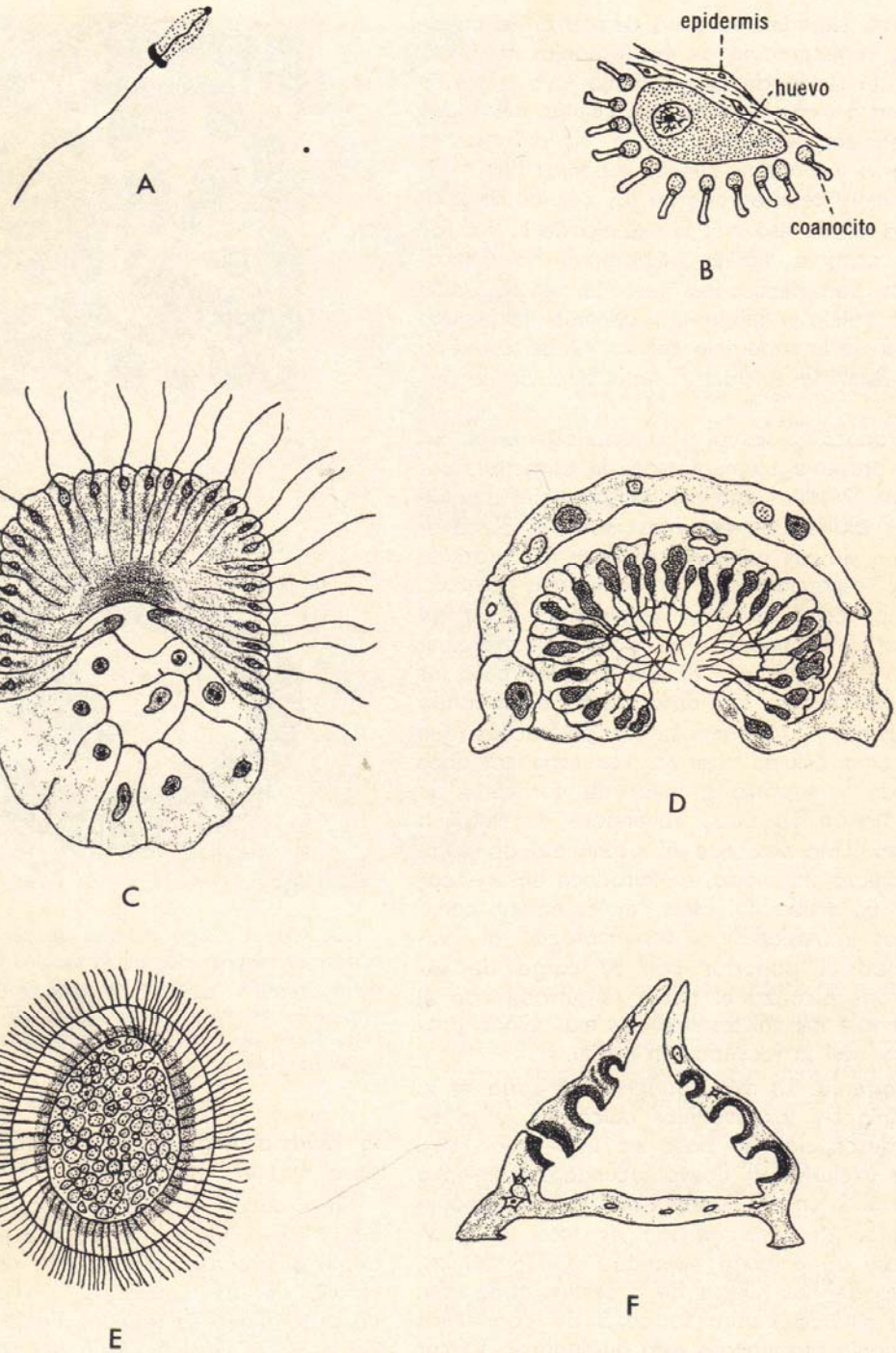


FIG. 4-12. *A*, Espermatozoo de *Reniera*, clase *Demospongiae*. (Según Tuzet, tomado de Hyman.) *B*, Ovulo de *Sycon*. (Según Hyman.) *C*, Anfiblástula de *Sycon*. *D*, Embrión de *Sycon*, después de fijación y gastrulación. (*C* y *D*, según Hammer, tomado de Hyman). *E*, Larva parenquímula de *Clathrina*. (Según Metschnikoff, tomado de Hyman.) *F*, Etapa "rhagon" poslarvaria. (Según, Sollas, tomado de Hyman.)

esponjas calcáreas la gastrulación tiene lugar en forma inversa de la observada en el resto de los animales (fig. 4-12, *D*). Aquí las macrómeras crecen más que las micrómeras, y estas últimas finalmente se localizan en el interior de la gástrula, y las macrómeras en el exterior. En los otros metazoarios las macrómeras son internas.

Llegado este momento la larva se deposita en el fondo, se fija, y forma una esponja joven. Las macrómeras dan lugar a la epidermis, las micrómeras a los coanocitos, y ambas capas producen los amibocitos del mesénquima.

Solamente se observa larga anfiblástula hueca en las esponjas calcáreas y algunas Demospon-

giae primitivas, como *Oscarella*. La larva parenquímula es característica de la mayor parte de las especies de la clase Demospongiae, Hyalospongiae, e incluso de algunas de la clase Calcarea. Una larva parenquímula es una esteroblástula (fig. 4-12, *E*). Es similar a la anfiblástula por ser flagelada, pero las células flageladas exteriores son más extensas y cubren toda la superficie externa, salvo con cierta frecuencia el polo posterior. El interior de la larva está repleto de arqueocitos. La larva parenquímula se separa del mesénquima de la esponja progenitora y goza de una breve existencia de nado libre antes de sedimentar. En este momento se produce la gastrulación. Después de sedimentar, las células flageladas exteriores de la parenquímula se desplazan hacia adentro para tomar su lugar en las cámaras flageladas. En las esponjas de agua dulce los coanocitos pueden desarrollar de nuevo en el interior de la larva antes de sedimentar. Después de la fijación, las células flageladas externas son fagocitadas por amibocitos y no toman parte en la formación de los coanocitos.

En todas las esponjas calcáreas, se produce el desarrollo a la etapa larvaria en el interior del cuerpo de la esponja progenitora. Por el contrario, entre las especies de la clase Demospongiae, hay algunas que incuban los embriones, y otras que liberan huevos fecundados. En estas últimas el desarrollo ocurre en el agua del mar.

La embriogenia de las esponjas plantea problemas evidentes en cuanto se refiere al concepto clásico de formación de la capa germinal. En efecto, en la gástrula de una esponja ¿qué debe ser llamado ectodermo y qué endodermo? Quizá la mejor solución sea evitar la aplicación del concepto clásico de capas germinales, y restringir el uso de los términos ectodermo, endodermo, y mesodermo a la embriogenia de los otros metazoarios.

En muchas de las esponjas calcáreas que poseen estructura leuconoide, las etapas finales del desarrollo después de la fijación de la larva constituyen en esencia una recapitulación de las correspondientes a las estructuras asconoide y siconoide, más primitivas. Por ejemplo, una esponja leuconoide experimenta etapas del desarrollo parecidas a las de estructuras asconoide y siconoide antes de alcanzar como etapa final el estado leuconoide adulto. En otras esponjas leuconoides, sobre todo de la clase Demospongiae, es alcanzada más directamente la condición leuconoide. La primera etapa la califican los autores anglosajones con el término "rhagon" por su semejanza con una baya de uva (fig. 4-12, *F*). Recuerda por su aspecto la estructura asconoide o siconoide, salvo que las paredes son más gruesas. El plan leuconoide progresa directamente a partir de esta primera etapa por la formación de conductos y cámaras flageladas en la gruesa pared corporal.

POSICION FILOGENETICA DE LAS ESPONJAS

Se acepta hoy sin duda alguna que las esponjas tuvieron su origen antes de la era paleozoica, habiéndose formulado hallazgos de fósiles de las mismas en el precámbrico, sin que haya sido confirmada tal pretensión. Ahora bien, desde los comienzos del periodo cámbrico hasta nuestros días, son abundantísimos los registros de fósiles de esponjas. Cabe comprobar, por ejemplo, que algunos pedernales están compuestos en su totalidad por espículas fusionadas de esponjas.

Las primeras esponjas calcáreas conocidas datan del periodo devónico, y durante este mismo periodo se registró un enorme desarrollo de esponjas vítreas (Hyalospongiae). Se produjo otro periodo de desarrollo de esta clase de esponjas durante la era mesozoica. El origen evolutivo de las esponjas plantea una serie de problemas de interés. Constituyen indudablemente características primitivas de las esponjas la ausencia de órganos y su bajo nivel de interdependencia y diferenciación celular. Asimismo, no se observa en ningún otro grupo de animales una estructura celular edificada alrededor de un sistema de conductos para agua, y que carece de extremos anterior y posterior. Todos estos caracteres permitirían postular que las esponjas, desde el punto de vista filogenético, se hallan a gran distancia de los otros metazoarios. Algunos zoólogos creen que las esponjas evolucionaron a partir de un grupo separado y distinto de protozoarios, del que no derivan los otros metazoarios. El principal argumento en apoyo de esta teoría lo constituye la similitud de los coanocitos de las esponjas con los protozoarios coanoflagelados, y la objeción más importante la poca semejanza de las células larvarias de las esponjas con las correspondientes a los coanoflagelados. Las células externas de las esponjas son flageladas, pero no son coanocitos, y solamente cuando se convierten en internas se transforman en células de collar, las cuales no son tampoco peculiares de coanoflagelados y esponjas, ya que recientemente se han encontrado, aunque no idénticas, en animales metazoarios muy distintos, como larvas de equinodermos, oviductos de algunos pepinos de mar y ciertos corales.

Una segunda teoría, quizá más interesante, sostiene que las esponjas se originaron a partir de un flagelado colonial, de nado libre, hueco y simple, probablemente el mismo tronco del cual derivaron los antecesores de otros metazoarios. Las larvas de esponjas se parecen extraordinariamente a tales colonias de flagelados. El mesénquima quizá se originó por ingreso de células en el interior, como ocurre en la embriogenia de algunas esponjas. Cabe aventurar la hipótesis de que los sistemas de conductos para agua des-

arrollaron en consonancia con la adopción de una existencia sésil, y que las células exteriores se desplazaron al interior para convertirse en coanocitos. La relegación de las células flageladas al interior se comprueba en la embriogenia de las esponjas vivientes.

Si bien el origen de las esponjas es todavía dudoso, se acepta hoy sin reservas que estos animales se separaron pronto de la línea evolutiva principal de los metazoarios, y que no dieron lugar a ningún otro miembro del reino animal. Buen número de hechos autorizan a pensar que las esponjas constituyen un filo terminal muerto. Vemos que carecen de boca y de cavidad digestiva; toda su estructura corporal se ciñe en torno de un sistema único de conductos para agua; la capa epidérmica está muy poco desarrollada, y por último, la embriogenia de estos animales muestra diversas peculiaridades que no se encuentran en ningún otro grupo de metazoarios. Por virtud del aislamiento de su posición filogenética, las esponjas son separadas a menudo del resto de los animales multicelulares (Eumetazoa) y situadas en un subreino aparte, denominado Parazoa.

BIBLIOGRAFIA

Bullock, T. H. y Harridge, G. A.: Structure and Function of the Nervous System of Invertebrates, vol. 1, W. H. Freeman, San Francisco, pp. 450-453., 1965.

Goreau, T. F. y Hartman, W. D.: Control of coral reefs by boring sponges. *En* R. F. Sognnaes (dir.): Mechanisms of Hard Tissue Destruction. American Association for the Advancement of Science, Washington, D. C., vol. 75 pp. 25-54., 1963.

Hyman, L. H.: The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora, vol. 1. McGraw-Hill, New York, pp. 284-364. (En excellent account of the biology of sponges, including an extensive bibliography. The chapter called *Retrospect* in the fifth volume (1959) of this series summarizes investigations on sponges from 1938 to 1958)., 1940

Humphreys, T.: Chemical dissolution and in vitro reconstruction of sponge cell adhesions. I. Isolation and functional demonstration of the components involved. Develop. Biol., *8*:27-47., 1963.

Jewell, M.: Porifera. *En* W. T. Edmondson (ed.) Ward and Whipple's Biology. 2nd ed., John Wiley, New York, pp. 298-312. (An illustrated key to the common genera and species of fresh-water sponges in the United States.), 1959.

Jones, W. C.: Is there a nervous system in sponges? Biol. Rev., *37*:1-50., 1962.

Jorgensen, C. B.: The Biology of Suspension Feeding. Pergamon Press, New York., 1966.

Kilian, E. F.: Wasserströmung und Nahrungsaufnhme beim Süsswasserschwamm *Ephydatia fluviatilis*. Z. vergl. Physiol., *34*:407-447., 1952.

Lévi, C.: Ontogeny and systematics in sponges. Syst. Zool., *6*:174-183., 1957.

Levi, C.: Gastrulation and larval phylogeny in sponges. *En* E. Dougherty (ed.): The Lower Metazoa. University of California Press, Berkeley, pp. 375-382.

Pavans de Ceccatty, M.: Le système nerveux des éponges calcaires et silicieuses. Ann. Sci. Natur. Zool., ser. 11, vol. 17., 1955.

Pennak, R. W.: Fresh-water Invertebrates of the United States. Ronald Press, New York, pp. 77-79. (Chapter on fresh-water Spongillidae includes a general account of the biology of the family and a key to the North American species.), 1953.

Tuzet, O.: The phylogeny of sponges. *En* E. Dougherty (dir.): The Lower Metazoa. University of California Press, Berkeley, pp. 129-148.

Van Weel, P. B.: On the physiology of the tropical fresh-water sponge *Spongilla proliferans*: ingestion, digestion, and excretion. Physiol. Comp. Oecol., *1*:110-126., 1948.

Capítulo 5

CELENTEREOS

El filo Coelenterata, o Cnidaria, incluye las hidras, bien conocidas, medusas, anémonas de mar, y corales. Los colores brillantes de muchas especies, aunados a su simetría radial, crean a menudo un índice de belleza sobrepasado por pocos animales. La simetría radial, que acabamos de mencionar, suele considerarse como justificación para unir los celentéreos con los ctenóforos en una división de los filos del reino animal, conocida como Radiata.

Los celentéreos o celenterados poseen dos caracteres estructurales básicos propios de los metazoarios. En primer término, un espacio interno para la digestión, llamado en estos animales cavidad gastrovascular (fig. 5-1). Esta cavidad se extiende a lo largo del eje polar del animal y se abre al exterior en un extremo para formar una boca. La presencia de cavidad digestiva y boca permite a estas especies utilizar una gama mucho más amplia, en cuanto se refiere al tamaño de las partículas alimenticias, que la empleada por los protozoarios y las esponjas. Por otra parte, se observa en los celentéreos un círculo de tentáculos, que representan prolongaciones de la pared corporal, rodeando la boca, y que constituyen una importante ayuda en la captura e ingestión del alimento.

La pared corporal de los celentéreos consta de tres capas fundamentales (fig. 5-1): una externa de epidermis, otra interna integrada por células de revestimiento de la cavidad gastrovascular, y entre ambas una tercera capa llamada mesoglea. Esta última puede variar desde una membrana delgada, no celular, hasta una estructura mucoide, parecida a gelatina, fibrosa y gruesa, con amibocitos errantes o sin ellos. Desde el punto de vista histológico, los celentéreos han conservado un carácter primitivo, aunque se advierten en ellos algunos rasgos de especialización que encontraremos después en metazoarios más superiores. Un número considerable de diferentes tipos de células forman la epidermis y gastrodermis, pero dichas células no se agrupan entre sí para formar tejidos verdaderos. Además, la mayor parte de los celentéreos carecen de la especialización estructural y funcional típica de las células de metazoarios superiores. Sin duda que semejante estructura histológica limita el grado de desarrollo de órganos en este filo.

Si bien todos los celentéreos se caracterizan por la presencia de tentáculos y por su simetría radial, se han observado dos tipos estructurales distintos dentro del filo. Uno de ellos, sésil, es conocido como pólipo, el otro, que nada libremente, recibe el nombre de medusa. En forma típica, el cuerpo de un pólipo es un tallo cilíndrico cuyo extremo oral, portador de la boca y tentáculos, se dirige hacia arriba, y el extremo opuesto o aboral permanece fijo (fig. 5-1, *A*).

El cuerpo medusoide parece una campana o una sombrilla, con la parte convexa hacia arriba y la boca localizada en el centro de la superficie inferior, cóncava (fig. 5-1, *B*). Los tentáculos cuelgan hacia abajo a partir del borde de la campana. En oposición a la mesoglea polipoide (capa media), la cual es más o menos delgada, la medusoide es sumamente gruesa, y en realidad presta su volumen al animal. Es precisamente a causa de esta mesoglea de aspecto gelatinoso que se ha dado el nombre de medusas a esta forma de celentéreos. Algunos de estos animales muestran solamente forma polipoide, otros sólo medusoide, mientras otros pasan por ambas formas durante el curso de su ciclo vital.

Salvo las hidras y algunos otros hidrozoarios de agua dulce, todos los celentéreos son marinos. La mayor parte viven en los litorales; las formas sésiles abundan en las costas rocosas o en formaciones coralinas de aguas tropicales. El filo está compuesto de unas 9 000 especies vivas y los ricos depósitos fósiles datan de época tan remota como el periodo ordovícico.

HISTOLOGIA Y FISIOLOGIA DE LA HIDRA

La descripción que sirve de preámbulo a la histología y fisiología de los celentéreos se basa en

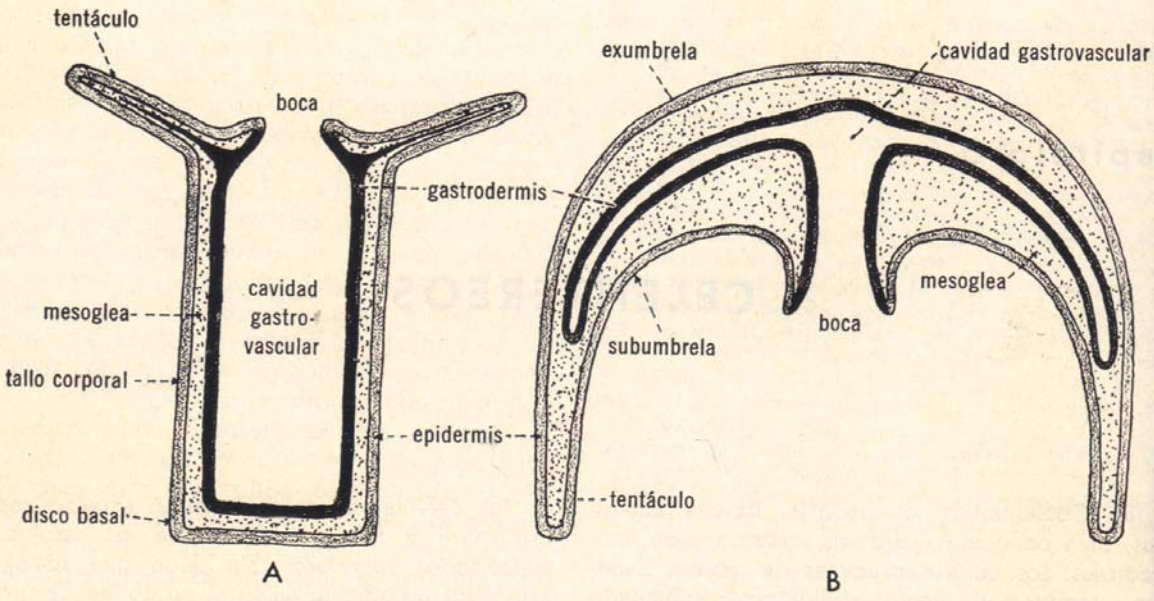


FIG. 5-1. A, Forma corporal polipoide. B, Forma corporal medusoide

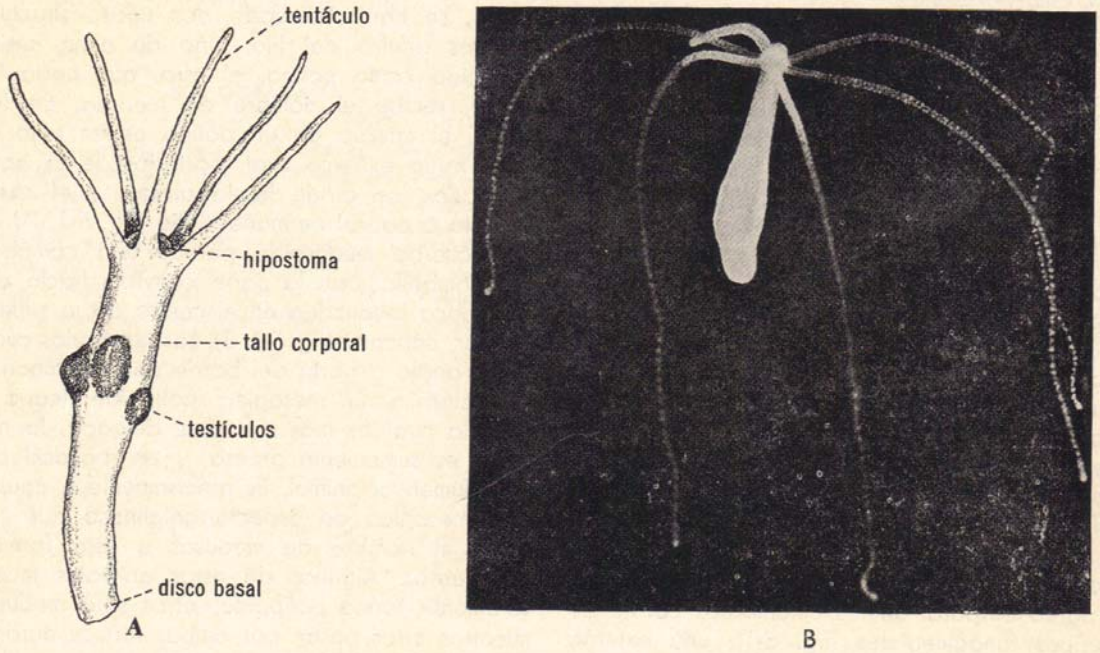


FIG. 5-2. A, Hidra con testículos. B, Fotografía de una hidra viva. Nótense los tentáculos extendidos y las baterías parecidas a verrugas de los nematocistos que aparecen a lo largo de los tentáculos. (Por Charles Walcott.)

las hidras de agua dulce, ya que estos animales son bien conocidos de la mayoría de los estudiantes desde los primeros cursos de introducción. La mayor parte de esta exposición se consagra también a otros celentéreos; las excepciones más importantes se mencionan en un estudio dedicado a las tres clases, más adelante en este mismo capítulo.

Las hidras son pólipos solitarios, cilíndricos, que fluctúan de unos pocos milímetros a 1 cm o más de longitud (fig. 5-2); su diámetro rara vez excede de 1 mm. El extremo aboral del tallo cilíndrico que constituye el cuerpo forma un disco basal, que sirve al animal para fijarse al substrato. El extremo oral contiene una prominencia o cono llamado hipostoma en cuya parte superior se encuentra la boca.

En torno a la base del cono destaca un círculo, el cual contiene seis tentáculos, aproximadamente.

Epidermis. Se compone la epidermis de cinco tipos principales de células.

CELULAS EPITELIOMUSCULARES. El tipo más importante, en cuanto se refiere a su función protectora y de cubierta del cuerpo, son las células epiteliomusculares (figs. 5-3 y 5-4, *A*). Tienen estas células forma cilíndrica; su base descansa en la mesoglea y se dilatan ligeramente en su extremo distal para formar la mayor parte de la superficie epidérmica. Ahora bien, a diferencia del epitelio cilíndrico verdadero, las células epiteliomusculares poseen dos, tres, o más prolongaciones basales que contienen una fibra contráctil o mionema. Estas prolongaciones están orientadas paralelamente al eje del tallo corporal y tentáculos formando así una capa cilíndrica de fibras contráctiles. Aunque esta capa puede equipararse a una de músculo longitudinal, no está compuesta de fibras musculares auténticas.

CELULAS INTERSTICIALES. Localizadas debajo de la superficie epidérmica, e incluidas a modo de cuña entre las células epiteliomusculares, se hallan unas células pequeñas, redondas, con núcleos relativamente grandes, conocidas como células intersticiales (fig. 5-3), las cuales actúan como células germinales o formativas del animal ya que dan origen a los óvulos y espermatozoos, así como a cualquier otro tipo de células necesarias para el animal. Brien (1951) estima que en un periodo aproximado de 45 días son substituidas todas las células de la hidra a partir de las células intersticiales.

CNIDOBLASTOS. Localizado en la epidermis se encuentra un tercer tipo de células, los cnidoblastos, que son abundantes sobre todo en los tentáculos. Estas células especializadas poseen estructuras en forma de aguijón llamadas nematocistos, características de todos los celentéreos. Salvo muy raras excepciones, no se observan nematocistos en ningún otro grupo del reino animal. El cnidoblasto es una célula redondeada u ovoidal con un núcleo basal (figs. 5-3; 5-4, *E* y *G*; y 5-5). Un extremo de la célula posee una prolongación corta parecida a una cerda llamada cnidocilo, la cual puede ser expuesta a la superficie. El interior de la célula está ocupado por una cápsula que contiene un tubo plegado y enrollado (fig. 5-5), y el extremo de la cápsula dirigido hacia afuera está cubierto por una tapa o caperuza.

Los nematocistos, que pueden ser expulsados del cnidoblasto, se emplean por parte de la célula para fijación, para defensa, y para captura de presas. El mecanismo de descarga no ha sido todavía bien dilucidado, aunque seguramente implica un cambio en la permeabilidad de la pared de la cápsula. Por la influencia combinada de estímulos químicos y mecánicos, los cuales son inicialmente recibidos y conducidos por el cnidocilo, la cápsula aumenta su permeabilidad bruscamente, lo que produce una verdadera invasión de agua con aumento notable de la presión. Como consecuencia es forzada la tapa del extremo de la célula, el tubo se voltea de adentro afuera, y el nematocisto en su totalidad es expulsado al exterior. En condiciones normales la descarga tiene lugar por influjo de estímulos mecánicos, como por ejemplo el contacto de la presa. Sin embargo, casi siempre el estímulo mecánico debe ir precedido de estímulos químicos que disminuyan el umbral del mecanismo disparador de la célula. Así, el estímulo químico que emana de la proximidad de una presa prepara rápidamente al nematocisto para descarga, tan pronto como toma contacto con la presa.

Un nematocisto descargado, completamente libre de cnidoblasto y epidermis, consta de un bulbo que representa la vieja cápsula y un tubo de aspecto filamentoso de longitud variable (fig. 5-4,

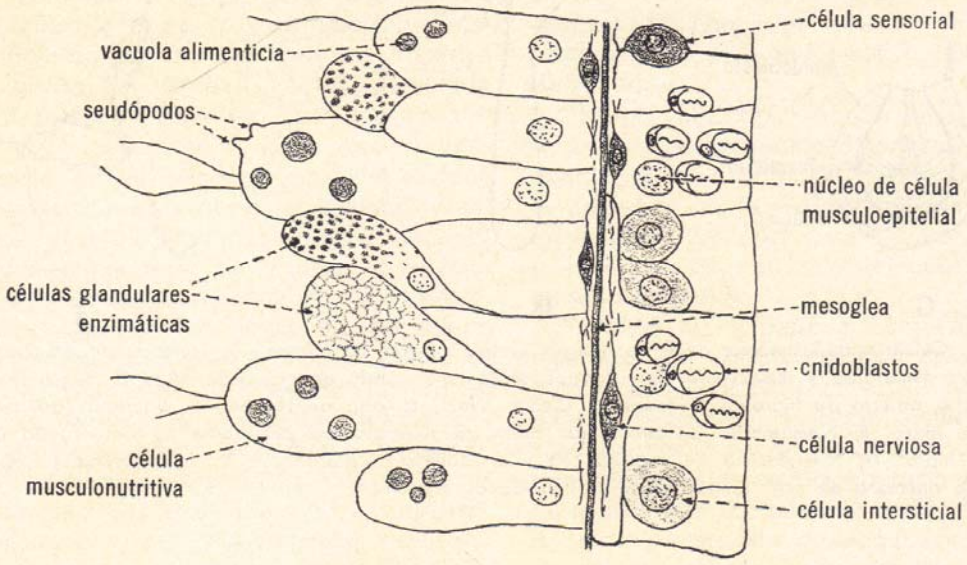


FIG. 5-3. Pared corporal de hidra (sección longitudinal.)

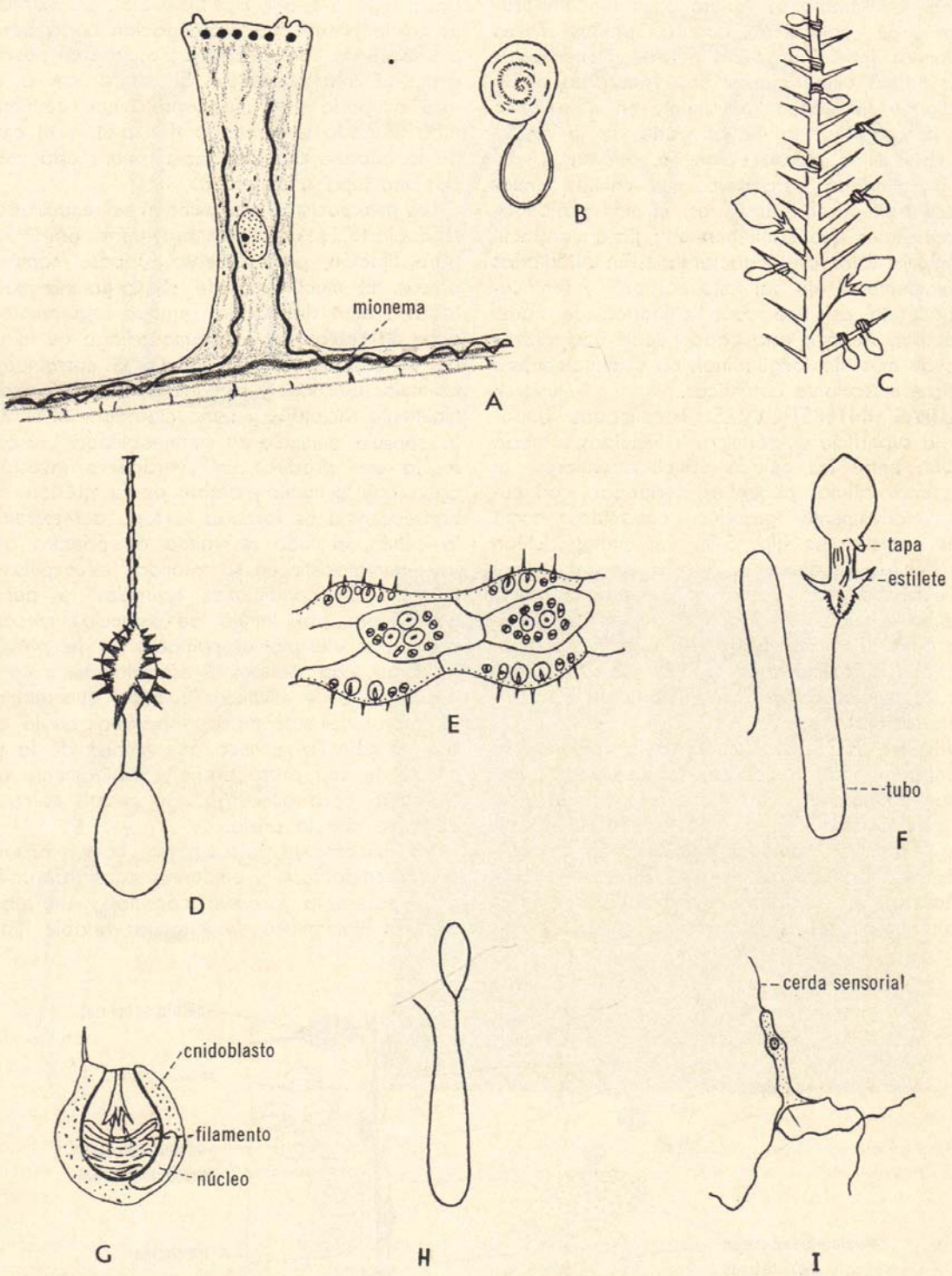


FIG. 5-4. *A*, Célula epiteliomuscular de hidra. (Según Gelei, tomado de Hyman.) *B*, Nematocisto envolvente de hidra. *C*, Nematocistos penetrante y envolvente descargados sobre una cerda de crustáceo. (*B* y *C*, según Hyman.) *D*, Nematocisto de tubo abierto de hidroide, *Eudendrium*. (Según Weill, tomado de Hyman.) *E*, *Bacterias* de nematocistos en un tentáculo de hidra. *F*, Nematocisto penetrante de hidra. *G*, Nematocisto penetrante no descargado dentro de un cnidoblasto de hidra. *H*, Nematocisto sin espinas con tubo abierto de hidra. (*E* a *H*, según, Hyman.) *I*, Célula nerviosa sensorial de una anémona de mar. (Según Hertwigs, tomado de Hyman.)

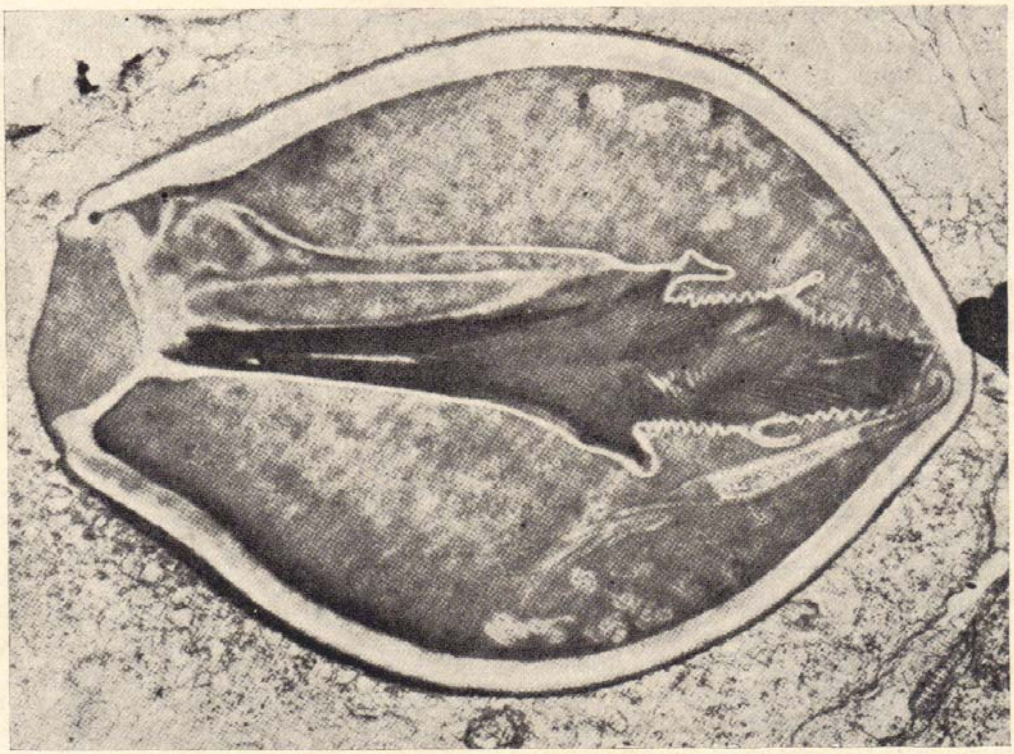


FIG. 5-5. Micrografía electrónica de un nematocisto no descargado de hidra (sección sagital.) (Cortesía de G. B. Chapman, Cornell University Medical College. Según Lenhoff y Loomis: *The Biology of Hydra*. University of Miami Press, Coral Gables, 1961.)

B, D, F, y H). Con frecuencia la base del tubo está agrandada de manera que el bulbo tiene forma de pera. En ocasiones, el tubo está provisto de espinas, especialmente alrededor de la base. La disposición y número de espinas dan origen a una gran variedad de tipos de nematocistos, los cuales son constantes para cada especie, y de gran valor para los taxonomistas de celentéreos.

Las diferentes especies de celentéreos poseen de uno a cuatro tipos estructurales de nematocistos. La hidra, por ejemplo, posee cuatro tipos dispuestos sobre los tentáculos en grupos o baterías (fig. 5-4, *E)*. Las baterías parecen topes o verrugas cuando los tentáculos están extendidos.

Desde el punto de vista funcional, los nematocistos de la hidra pueden dividirse en tres tipos principales. El primero, llamado envolvente, tiene un tubo cerrado en un extremo, no armado, y enrollado (fig. 5-4, *B*, y *C)*. Cuando descarga se enrolla apretadamente en torno de la presa. El segundo tipo recibe el nombre de penetrante (fig. 5-4, C y *F)*. El tubo del nematocisto penetrante está abierto en la punta y frecuentemente armado con púas y espinas. Al descargar, el filamento penetra en los tejidos de la presa e inyecta una toxina proteínica que ejerce acción paralizante. El efecto tóxico de los nematocistos de la hidra y de la mayor parte de otros celentéreos no es perceptible al hombre; pero las formas marinas más voluminosas, como la fragata portuguesa y las grandes medusas, pueden producir irritación y sensación intensa de quemadura. El último tipo de nematocisto es el glutinoso, en el cual el tubo es abierto y viscoso. Este tipo responde a los estímulos mecánicos únicamente y es utilizado para la fijación del animal cuando se desplaza sobre sus tentáculos. El cnidoblasto degenera después de descargar su nematocisto, formándose otros nuevos a partir de las células intersticiales vecinas. Estudios sobre *Hydra littoralis* (Kline, 1961) han permitido comprobar la pérdida de alrededor de 25 por 100 de nematocistos de los tentáculos después de ingerir un camarón en salmuera. Los nematocistos descargados son substituidos al cabo de 48 horas.

CELULAS SECRETORIAS DE MOCO. Esta variedad de células llamadas también glandulares constituyen el cuarto tipo de las encontradas en la epidermis de la hidra. Abundan especialmente en el disco basal y poseen prolongaciones contráctiles parecidas a las observadas en las células musculoepiteliales.

CELULAS NERVIOSAS Y SENSORIALES. Constituyen los dos últimos tipos de células de la epidermis. Las últimas actúan como neuronas sensoriales y receptoras, es decir, reciben y transmiten impulsos (figs. 5-3 y 5-4, *I)*. Se trata de células alargadas orientadas en ángulo recto a la superficie de la epidermis. La base de cada célula da origen a cierto número de prolongaciones parecidas a las de la neurona, y el extremo distal termina en una esfera o en un filamento o cerda sensorial.

Las células sensoriales son especialmente abundantes en los tentáculos.

Las células nerviosas, o ganglionares, se encuentran en la base de la epidermis, cerca de la mesoglea, y paralelamente a ella (fig. 5-3). Son análogas a las neuronas multipolares de animales más superiores, aunque más primitivas, no habiendo diferenciación morfológica de las prolongaciones (esto es, las prolongaciones no están polarizadas en forma de axones y dendritas).

Gastrodermis. La histología de la gastrodermis, o capa interna de la pared corporal, guarda cierta semejanza con la descrita para la epidermis (fig. 5-3). Sin embargo, las células que corresponden a las epiteliomusculares en la epidermis reciben el nombre de musculonutritivas en la gastrodermis. Los dos tipos tienen forma análoga, pero las últimas suelen ser flageladas, y las prolongaciones basales contráctiles, las cuales desarrollan al máximo en el hipostoma y bases de los tentáculos, son únicas y mucho más delicadas que las correspondientes a la epidermis. Además, las fibras contráctiles de la gastrodermis están orientadas en ángulos rectos con el eje longitudinal del tallo corporal formando así una capa muscular circular.

Intercaladas entre las células musculonutritivas se encuentran las células glandulares-enzimáticas. Se trata de células en forma de cuña, flageladas, con sus extremidades puntiagudas dirigidas hacia la mesoglea. Estas células glandulares enzimáticas carecen de prolongaciones contráctiles basales.

Las restantes células que integran la gastrodermis son idénticas a las encontrados en la epidermis. Las células secretorias de moco abundan sobre todo alrededor de la boca; en esta zona se observan también, aunque en menor número, células sensoriales y ganglionares. En la gastrodermis de las hidras no existen nematocistos, pero sí se encuentran en otros muchos celentéreos, si bien con distribución restringida. En algunas especies de hidra las células gastrodérmicas contienen algas simbióticas del género *Chlorella*, que prestan a la hidra color verde brillante.

Locomoción. El tallo corporal y los tentáculos de la hidra pueden extenderse, contraerse, o incurvarse a un lado y a otro. Se acepta en términos generales que las fibras contráctiles de la epidermis de dirección longitudinal son antagónicas en su función con las fibras gastrodérmicas circulares. Ahora bien, en la hidra el desarrollo de las fibras gastrodérmicas es tan precario en casi todas las partes del cuerpo que el movimiento depende casi en su totalidad de las contracciones de las fibras epidérmicas. Aunque las hidras son esencialmente animales sésiles, pueden, sin embargo, cambiar de emplazamiento. Los tentáculos y el extremo oral pueden incurvarse y tomar contacto con el substrato al mismo tiempo que es liberado el disco basal, dando así origen a un movimiento de salto. La flotación constituye otro método frecuente de movilización. El disco basal se desprende y segrega una burbuja de gas que lleva al animal a la superficie, pudiendo flotar por algún tiempo con la parte superior hacia abajo.

Cabe citar como rasgo característico del comportamiento de las hidras la contracción brusca y periódica que hace que el animal se convierta en una bola herméticamente cerrada. Estas contracciones, seguidas de relajación, tienen lugar cada cinco o diez minutos durante el día (y con menos frecuencia en la noche). McCullough (1963) postula que estas contracciones súbitas permiten practicar un muestreo intermitente y regular del medio en torno a la hidra.

Nutrición. Las hidras, como muchos celentéreos, son carnívoros y se alimentan principalmente de pequeños crustáceos. El contacto con los tentáculos provoca la descarga de los nematocistos, los cuales primero envuelven y después paralizan la presa. Los tentáculos llevan el organismo capturado hacia la boca, la cual se abre para recibirlo. La abertura de la boca quizá obedezca a un reflejo iniciado por liberación de glutatión reducido por parte de la presa.

La secreción de moco ayuda a la deglución, pudiendo la boca distenderse mucho. Por último, la presa llega a la cavidad gastrovascular. En este momento las células glandulares-enzimáticas comienzan a producir enzimas de tipo tripsina que inician la digestión de las proteínas, quedando reducidos gradualmente los tejidos de la presa a un caldo de consistencia de sopa. Contribuyen a la mezcla las vibraciones de los flagelos de las células gastrodérmicas. De estudios llevados a cabo en otros celentéreos, cabe deducir la probabilidad de que durante esta fase de la digestión las proteínas sean hidrolizadas solamente hasta polipéptidos.

Después de esta fase extracelular inicial, la digestión continúa en el interior de las células. Así, vemos, que las células musculonutritivas emiten seudópodos que engloban pequeños fragmentos de tejido. En el interior de las vacuolas alimenticias de estas células prosigue la digestión de las proteínas y de las grasas. Por estudios al respecto se ha llegado a saber que las vacuolas alimenticias de los celentéreos experimentan las fases ácida y alcalina características de los protozoarios. Los productos de la digestión circulan por difusión celular; las grasas y el glucógeno son los principales productos de depósito de los alimentos en exceso. Los materiales no digeridos son expulsados por la boca mediante contracción corporal.

Respiración y excreción. Carecen estos animales de órganos especiales para la respiración y excreción. El intercambio de gases se produce a través de la superficie del cuerpo. Los desechos nitrogenados son casi exclusivamente en forma

de amoniaco que también difunde por la superficie corporal.

Sistema nervioso. Este sistema es completamente primitivo como cabe deducir de la naturaleza, ya descrita, de las neuronas. Las células nerviosas no polarizadas están dispuestas en una red o plexo nervioso irregular localizado en la epidermis, y se concentran sobre todo alrededor de la boca (fig. 5-6). No se han observado conexiones entre las células nerviosas gastrodérmicas, ni tampoco con el plexo epidérmico. Como las neuronas no son polarizadas, los impulsos pueden viajar en cualquier dirección. En la hidra, el sistema probablemente no es sináptico, sino en red continua, esto es, las terminaciones de las neuronas adyacentes están en contacto real. La conducción en semejante sistema nervioso reticular es netamente análoga a las ondas circulares producidas cuando se arroja un guijarro a las aguas en calma de un estanque o laguna. La estimulación de un punto determinado del cuerpo provoca una transmisión radiada que puede resultar en una respuesta con reacción del animal en su totalidad. La descarga de la red nerviosa depende fundamentalmente de la suma de las células sensoriales involucradas, y el grado según el cual la respuesta es local o general está subordinado a la fuerza o potencia del estímulo.

La asociación de células nerviosas para formar cadenas conductoras entre receptor y efector muestra todos los grados de complejidad. Las células ganglionares poseen dos, tres o más prolongaciones, las cuales pueden terminar en fibras musculares, en células sensoriales, o en prolongaciones de otras células ganglionares. La longitud de dichas prolongaciones es muy variable y pueden dar lugar a ramas motoras y sensitivas. Por otra parte, algunas células ganglionares sólo tienen prolongaciones motoras, otras sólo sensitivas, y algunas actúan como interneuronas, y poseen prolongaciones que establecen conexión con otras células ganglionares. Se considera a esta variación sumamente interesante por representar la iniciación de los sistemas interneuronal, motor y sensitivo que se observan en metazoarios más superiores.

En este punto quizá proceda hacer una breve disgresión para formular algunas ideas generales respecto al sistema nervioso de los celentéreos distintos de la hidra, y al cual quizá sea preciso referirnos más adelante. Las redes nerviosas son generalmente sinápticas, siendo una excepción el sistema no sináptico de la hidra. También es frecuente un sistema de doble red nerviosa en la misma capa corporal. Una de las redes nerviosas actúa como sistema de conducción difusa y lenta de neuronas multipolares; la otra, es un sistema de conducción rápida de neuronas bipolares. Ambos pueden estar muy localizados en cuanto a extensión. La facilitación es importante en la transmisión, pero queda restringida a la unión neuroefectora en los sistemas de conducción rápida.

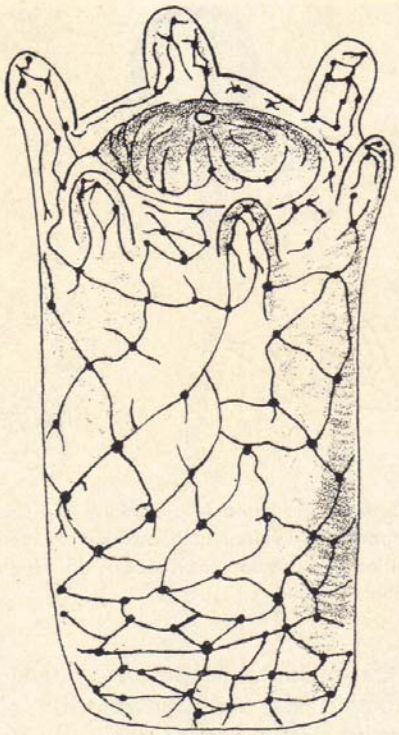


FIG. 5-6. Red nerviosa de hidra. (Según Hadzi, tomado de Hyman.)

Reproducción. Las hidras se reproducen asexualmente por gemación; de hecho, este es el medio usual de reproducción durante los meses cálidos del año. Aparece un brote o yema como simple evaginación de la pared corporal, el cual contiene una prolongación de la cavidad gastrovascular. La boca y los tentáculos forman el extremo distal. Como etapa final, la yema se separa de la especie progenitora y se convierte en una hidra independiente.

Si consideramos la facilidad para la reproducción asexual, no debe sorprendernos que las hidras, como muchos celentéreos, tengan gran capacidad de regeneración. Trembley llevó a cabo por primera vez en 1744 un experimento ya clásico. Valiéndose de un hilo anudado que introdujo por el disco basal y llevó hasta la boca, Trembley logró voltear una hidra volviéndola del revés. Después de un breve lapso las células gastrodérmicas adquirieron por sí mismas nueva orientación situándose en el lado interno de la mesoglea, mientras las células epidérmicas emigraron hacia el exterior. Si cortamos el tallo corporal de la hidra en varios segmentos, cada uno de ellos regenerará dando origen a un nuevo individuo. Además, se conserva la polaridad original, ya que los tentáculos se forman siempre en el extremo del corte más cercano al polo oral del animal intacto, y el disco basal se forma en el otro extremo. Seguramente existe un gradiente metabó-

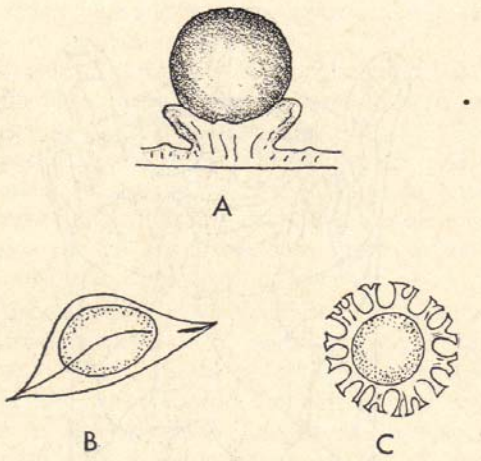


FIG. 5-7. A, Ovulo saliente de hidra. B, Ovulo embrionado rodeado de lámina quitinosa de *Pelmatohydra*. C, Lámina quitinosa y óvulo embrionado de *Hydra littoralis*. (Según Hyman.)

lico a lo largo del tallo corporal, y quizá por ello el metabolismo sea más elevado en el extremo oral y vaya disminuyendo hacia la base. Confirma esta presunción el hecho de que el índice de regeneración disminuye gradualmente del extremo oral al basal.

Tanto la regeneración como el gradiente metabólico guardan relación con la existencia de un centro activo del crecimiento localizado en las cercanías del hipostoma. En esta región se producen continuamente nuevas células, las cuales se desplazan después en forma gradual y en dirección descendente por el tallo corporal para venir a situarse finalmente en el disco basal, donde la célula muere y es resorbida. Vemos, pues, que las células más jóvenes se encuentran siempre localizadas en el extremo oral del animal y las más viejas en el aboral. En el transcurso de unas cuantas semanas son substituidas todas las células del cuerpo de un individuo. Las hidras nunca envejecen; son inmortales.

La reproducción sexual de las hidras se observa sobre todo durante el otoño, porque los huevos son un medio que sirve a la especie para sobrevivir a lo largo del invierno. Casi todas las hidras son dioicas. Como en todos los celentéreos, las células germinales tienen su origen casi exclusivo a partir de las células intersticiales, las cuales se agrupan para formar ovarios y testículos. (No se trata de gónadas verdaderas.) En general, los testículos están localizados en la epidermis de la mitad superior del tallo, y los ovarios en la mitad inferior. Esta diferencia de localización es particularmente cierta en las escasas formas hermafroditas.

En cada ovario se produce un solo óvulo, ya que las otras células intersticiales del agregado ovárico sirven solamente como alimento en la formación del óvulo. A medida que este último aumenta de volumen, se va produciendo una rotura en la epidermis suprayacente, con exposición del huevo (fig. 5-7, *A*). Los testículos son unas prominencias cónicas con una especie de pezón por donde escapan los espermatozoos (fig. 5-2). Cuando los espermatozoos son liberados de los testículos en el agua circundante penetran en la superficie expuesta del huevo al cual fecundan in situ.

El huevo experimenta segmentación y simultáneamente queda cubierto de una cáscara quitinosa (figura 5-7, *B* y *C*). Cuando termina la formación de la cáscara, el huevo embrionado se desprende de la especie progenitora y permanece en su cubierta perfectamente protegido durante el invierno. Al llegar la primavera se ablanda la cáscara dando nacimiento a una joven hidra. Como cada individuo puede estar provisto de cierto número de ovarios o testículos, pueden producirse bastantes huevos en cada estación. Se ha incluido aquí la reproducción sexual para completar la descripción de la hidra, pero la modalidad reproductora descrita para este animal no es típica en modo alguno de la mayor parte de los celentéreos marinos.

CLASE HYDROZOA (HIDROZOARIOS)

Posee esta clase un gran número de celentéreos comunes, pero debido a su pequeñez e insignificancia relativa, los legos en su gran mayoría desconocen su existencia. Una gran parte de las excrecencias marinas adheridas a las rocas, conchas y pilotes de los muelles, que suelen ser calificadas inapropiadamente como "hierbas marinas", son en realidad celentéreos de la clase Hydrozoa.

Los pocos celentéreos de agua dulce conocidos pertenecen a la clase Hydrozoa. Incluyen, además de las hidras, un hidroide colonial, *Cordylophora lacustris*, y algunas medusas dulceacuícolas con etapas polipoides reducidas. La especie medusoide *Craspedacusta sowerbyi* se encuentra en lagos y lagunas de Estados Unidos y en otras partes del mundo.

Se observa en los hidrozoos, o hidrozoarios ya la estructura polipoide, ya la medusoide, si bien algunas especies pasan por ambas formas en el transcurso de su ciclo vital. Tres características unifican a los miembros de esta clase. La mesoglea no es nunca celular; la gastrodermis carece de nematocistos, y las gónadas son epidérmicas, y en caso de que sean gastrodérmicas, los óvulos y espermatozoos son expulsados directamente hacia fuera, y no en el interior de la cavidad gastrovascular.

Estructura hidroide. Aunque algunos hidrozoos muestran solamente forma medusoide, la mayor parte de las especies poseen una etapa polipoide

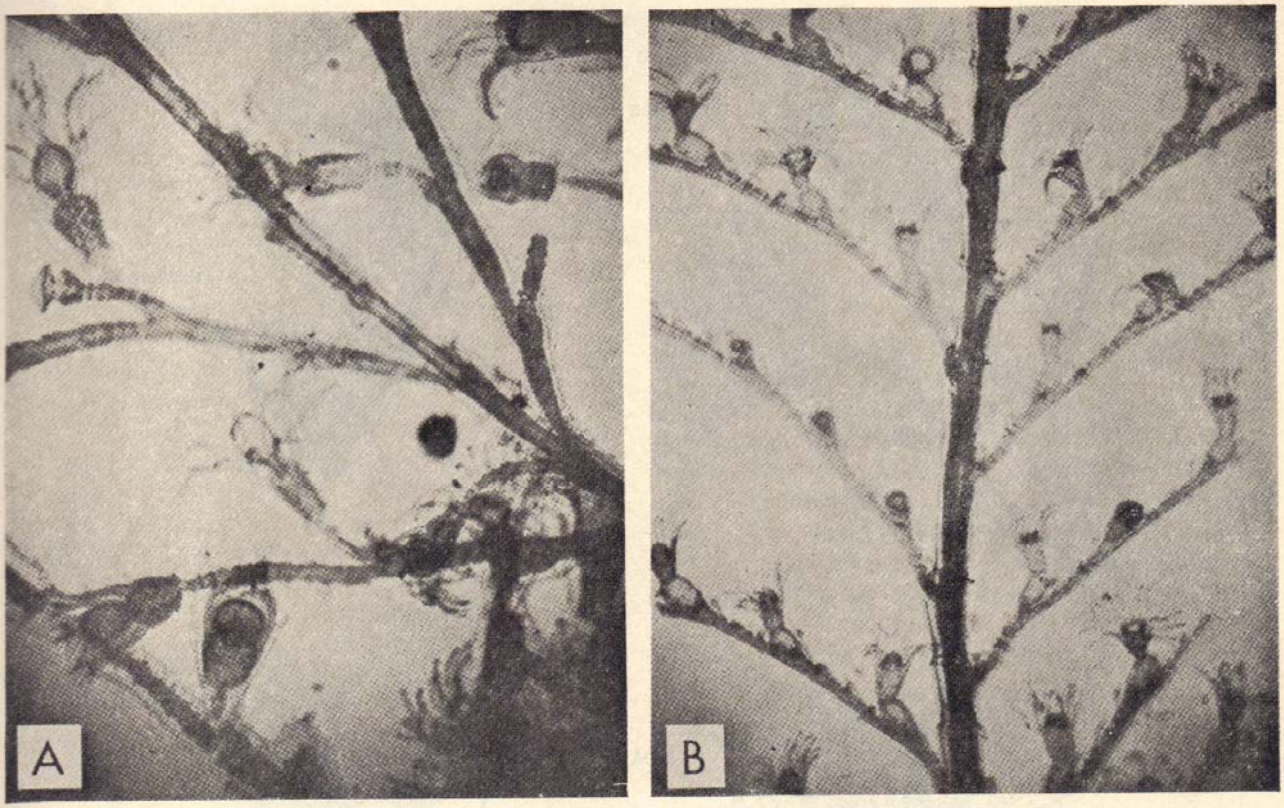


FIG. 5-8. A, Parte de una colononia hidroide arborescente de *Obelia*. B, Parte de una colonia hidroide pinada de *Plumularia*.

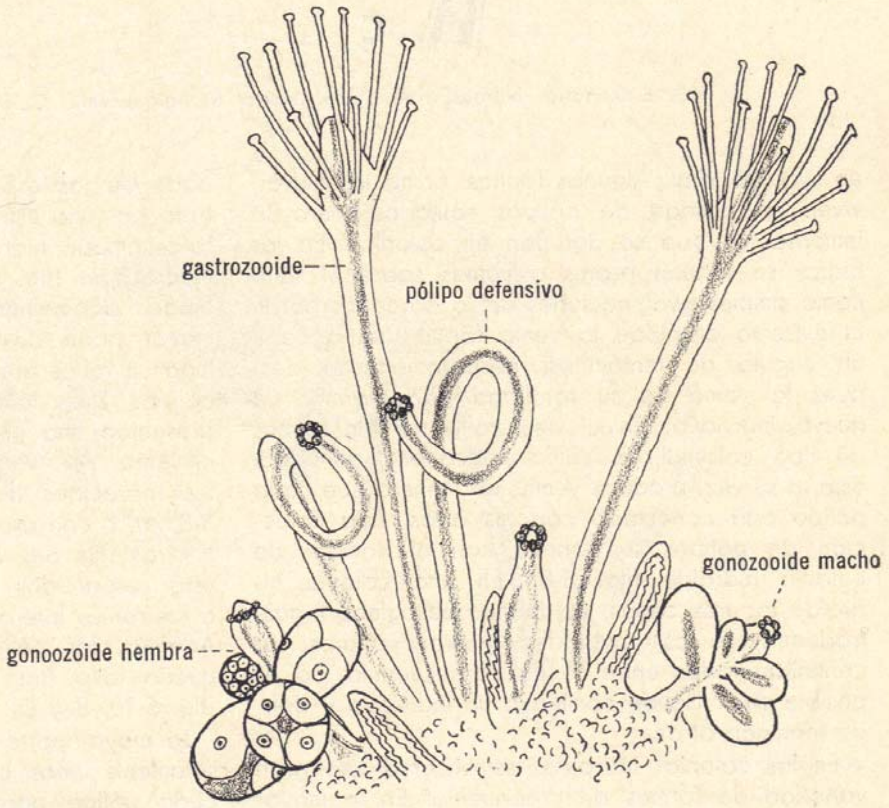


FIG. 5-9. *Hydractinia*. (Según Hyman.)

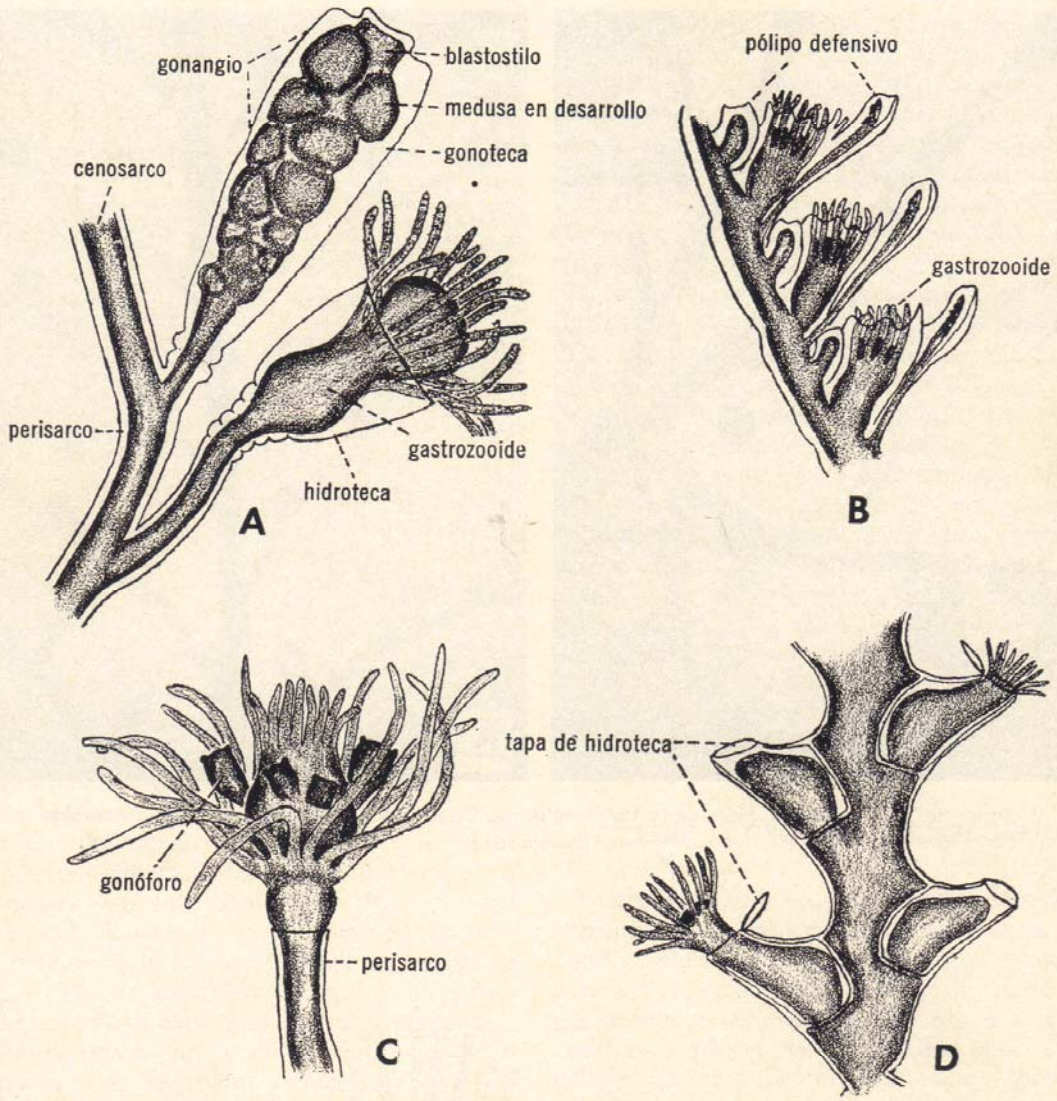


FIG. 5-10. Varios hidroides. *A, Campanularia. B, Aglaophenia. C, Tubularia. D, Abietinaria.*

en su ciclo vital. Algunas formas, como las hidras, viven en calidad de pólipos solitarios, pero la inmensa mayoría se agrupan en colonias. En las hidras se forman brotes o yemas sobre el tallo como simples evaginaciones de la pared corporal. El extremo distal de la yema forma una boca y un círculo de tentáculos, desprendiéndose después la yema en su totalidad para formar un nuevo individuo. En el desarrollo de las formas de tipo colonial, la yema permanece adherida; ésta, a su vez, produce yemas de manera que cada pólipo está conectado con los otros. Esta colección de pólipos se conoce con el nombre de colonia hidroide (fig. 5-8). En una colonia hidroide las tres capas, epidermis, mesoglea, y gastrodermis, y las cavidades gastrovasculares, se continúan todas entre sí; en consecuencia, no es posible decir dónde comienza un individuo y dónde terminan otros.

En las colonias hidroides se observa una gran variedad de formas de crecimiento. En la mayor parte de las especies la colonia se fija al substrato por una estructura horizontal parecida a una raíz llamada hidrorriza. En algunos género, como *Hydractinia* (fig. 5-9), los pólipos verticales están fijados directamente a la hidrorriza, pero en la mayor parte de los hidroides, la hidrorriza da lugar a tallos erectos o a vástagos que sostienen pólipos. Estos tallos, conocidos como hidrocaulos, presentan una gran variedad de formas de crecimiento. Así, vemos que pueden ser arborescentes (parecidos a árboles) como en *Obelia* (fig. 5-8, *A*), o con aspecto de pino como en *Plumularia* y otras (fig. 5-8, *B*). Los pólipos a su vez pueden estar esparcidos sobre las ramas o restringidos a las ramas laterales, como en las formas en pino. Además, los pólipos pueden fijarse por un pequeño tallo (fig. 5-10, *A*), o pueden ser sésiles (fig. 5-10, *B* y *D*).

La mayor parte de las colonias hidroides tienen solamente unos cuantos centímetros de longitud; cada pólipo posee aproximadamente el tamaño

de un extremo oral de hidra o más pequeño. La coloración, que puede ser rosada o anaranjada, suele pasar inadvertida por lo mínimo de las dimensiones. Los pólipos más grandes de hidrozoos son especies solitarias que pertenecen a los géneros *Corymorpha*, que puede alcanzar una longitud de 5 a 7 cm, y *Branchiocerianthus* cuya longitud llega en ocasiones hasta tres metros.

Si exceptuamos las hidras y algunos otros grupos, las colonias de hidrozoos están rodeadas, al menos en parte, por una envoltura quitinosa inerte segregada por la epidermis. Recibe este cilindro envolvente el nombre de perisarco (fig. 5-10, *A*), mientras que el tejido vivo al cual rodea se denomina cenosarco. El perisarco puede estar limitado a los hidrocaulos y tallos de los pólipos, pero a menudo continúa hacia arriba para envolver el pólipo mismo en una funda conocida con el término hidroteca, como se observa en *Obelia* y *Campanularia*. La hidroteca tiene a veces forma de campana, y es abierta (fig. 5-10, *A*), o su abertura puede estar cubierta por una tapa compuesta de una a varias piezas, como en *Abietinaria* (fig. 5-10, *D*) y *Sertularia*.

La tapa se abre cuando el pólipo se dilata y se alimenta, y se cierra cuando se contrae. Los hidroides que poseen una hidroteca rodeando al pólipo se dice que son tecados; los que no la tienen reciben el nombre de atecados.

Todas las colonias de hidroides son cuando menos dimórficas; esto es, constan de dos tipos de individuos, estructural y funcionalmente distintos. En hidroides, el tipo más numeroso y manifiesto de individuo es el pólipo alimenticio o nutritivo, llamado gastrozooide o trofozooide (figs. 5-9 y 5-10, *A* y *B*). Este pólipo recuerda por su aspecto una hidra corta con boca distal, hipostoma y tentáculos. Puede haber una sola espira de tentáculos, aunque a veces hay dos. En ocasiones los tentáculos no están dispuestos en espiras.

Los gastrozooides capturan e ingieren la presa proporcionando así nutrición a la colonia. La digestión extracelular se produce en el gastrozooide mismo; el caldo parcialmente digerido pasa después a la cavidad gastrovascular común de la colonia, donde ocurre la digestión intracelular. La circulación es quizá facilitada por ondas de contracción y pulsaciones rítmicas, las cuales han sido observadas en muchos hidroides.

En casi todas las especies corren también a cargo de los gastrozooides las funciones defensivas de la colonia, aunque en algunos hidroides existen pólipos defensivos especiales. Estos pólipos adoptan gran variedad de formas, pero son con frecuencia estructuras en forma de maza bien provistas de nematocistos y células adhesivas (figs.

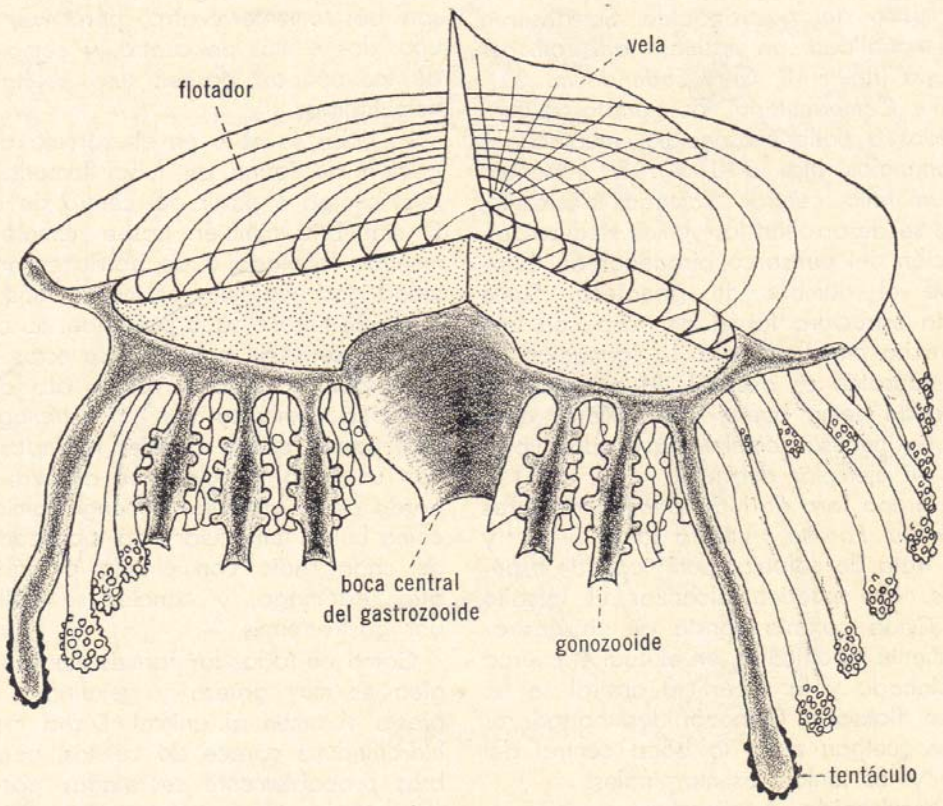


FIG. 5-11. Hidroide pelágico *Velella*; la parte seccionada no se representa. (Según Delage y Herouard; dibujo de Buchsbaum.)

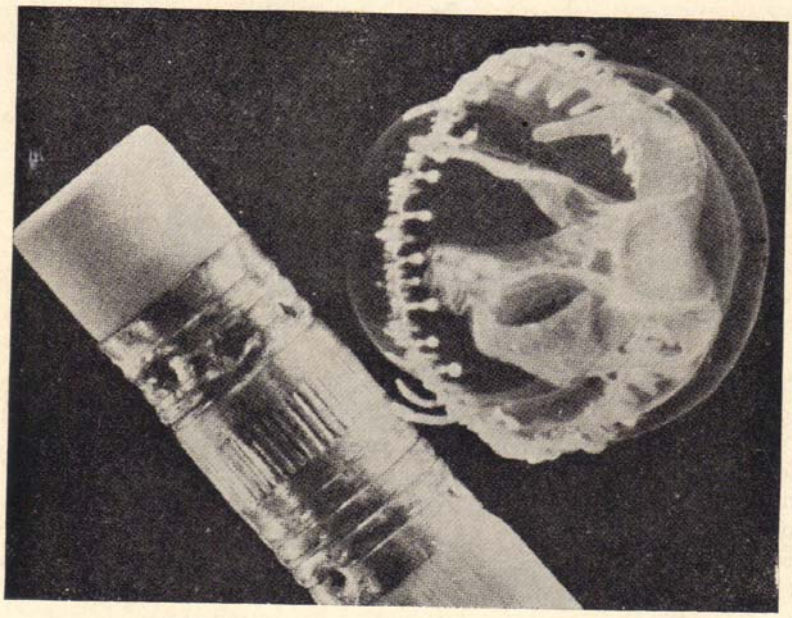


FIG. 5-12. Fotografía instantánea de la medusa de agua dulce, *Craspedacusta*. El tamaño se indica por comparación con el lápiz. (Por C. F. Lytle.)

5-9 y 5-10, *B*). Los pólipos defensivos suelen estar localizados alrededor del gastrozooide.

Todos los hidroides poseen individuos reproductores como parte de la colonia. Dichos individuos, llamados gonóforos, son yemas o brotes que se desarrollan en el interior de las medusas. Los gonóforos adoptan gran variedad de formas y localizaciones. Pueden nacer del hidrocaulo, de la hidrorriza, del tallo del gastrozooide, y a veces del cuerpo mismo del gastrozooide. Se observa esta última modalidad en formas tan comunes como *Tubularia* (fig. 5-10, *C*) y *Eudendrium*.

En *Obelia* y *Campanularia*, los gonóforos quedan restringidos a pólipos especiales modificados llamados gonangios (fig. 5-10, *A*). El gonangio consta de un tallo central, llamado blastostilo, sobre el cual se desarrollan las yemas medusoides. La prolongación del perisarco alrededor del blastostilo recibe el nombre de gonoteca. Suele presentar esta estructura forma de vaso con una abertura estrecha en el extremo. La formación de una yema medusoide es asexual. Al proseguir el crecimiento cada yema puede desarrollarse dando lugar a una medusa completa, que nada libremente como un ejemplar diminuto.

Forman un grupo raro de hidroides los miembros de los géneros *Porpita*, *Velella* (fig. 5-11), y *Porpema*. Se trata de colonias pelágicas, de especies flotantes, que pueden alcanzar el tamaño de platillos. Cada colonia consta de un gastrozooide sumamente modificado, en el cual el cuerpo está muy aplanado y la superficie aboral se ha convertido en flotador. Gonozooides portadores de gonóforos cuelgan entre la boca central del gastrozooide y los tentáculos marginales.

Estructura medusoide. A diferencia de las medusas de la clase Scyphozoa, las hidroides suelen ser pequeñas, fluctuando su diámetro desde unos cuantos milímetros a varios centímetros (figs. 5-12 a 5-14). La superficie superior de la campana se llama exumbrela, y la inferior subumbrela. Las células epidérmicas de la exumbrela no son alargadas sino aplanadas como epitelio escamoso. El borde de la campana se proyecta hacia adentro formando una especie de repisa llamada velum (característica de casi todas las hidromedusas). Los tentáculos que cuelgan del borde de la campana son básicamente cuatro, pero hay especies con uno, dos o más de cuatro, y como los tentáculos de los pólipos, poseen una buena dotación de nematocistos.

La boca se abre en el extremo de una prolongación de forma de tubo llamada manubrio, la cual cuelga a partir del centro de la subumbrela. El manubrio también posee nematocistos y es a menudo lobulado o de borde escarolado. La cavidad gastrovascular es mucho más compleja que el simple tubo o saco polipoide. La cavidad consta de una serie de canales dispuestos en forma que recuerdan el cubo, rayos, y aro de una rueda. La boca comunica con un estómago central del cual parten cuatro canales radiados que se unen con un canal circular que discurre en torno del borde de la umbrela. Un engrosamiento conocido como bulbo tentacular está localizado en la unión de cada radio con círculo periférico. El manubrio, estómago, y canales se hallan revestidos por gastrodermis.

Como en todas las formas medusoides, la mesoglea es muy gruesa y gelatinosa, y es la que presta volumen al animal. Dicha mesoglea en la hidromedusa carece de células, pero contiene fibras probablemente secretadas por la epidermis y gastrodermis. Una membrana celular muy fina separa la mesoglea de la epidermis y otra sirve de límite a la gastrodermis.

Las medusas son también carnívoras, y los procesos de su nutrición son esencialmente los mismos que en los pólipos. Hyman (1940) ha comprobado que aunque las partículas alimenticias están distribuidas en la cavidad gastrovascular, casi toda la digestión intracelular se lleva a cabo en el manubrio, el estómago, y los bulbos tentaculares.

El sistema muscular de la medusa es algo más especializado que el del pólipo. Las células gastrodérmicas no tienen prolongaciones contráctiles, y el sistema muscular queda así restringido a la capa epidérmica. Además, la estructura muscular está mejor desarrollada en torno al borde de la campana y superficie de la subumbrela, donde las fibras forman un sistema radiado y circular. Algunas de las células epiteliomusculares del velum tienen sus prolongaciones contráctiles orientadas de tal manera que forman una potente banda de fibras circulares estriadas. Las contracciones del sistema muscular, especialmente de las fibras circulares, producen pulsaciones rítmicas de la campana. Los escasos movimientos natatorios de la medusa dependen de estas pulsaciones y son esencialmente de dirección vertical. El movimiento horizontal está subordinado a las corrientes de agua.

El sistema nervioso de la medusa (fig. 5-14, *A*) es también más especializado que el del pólipo. En el borde de la campana, las células nerviosas epidérmicas suelen estar organizadas y concentradas en dos anillos nerviosos, uno encima y el otro debajo de la inserción del velum. Estos anillos nerviosos, que representan uno de los más altos niveles de organización nerviosa en los celentereos, conectan con fibras que inervan los tentáculos, la musculatura, y los órganos de los sentidos. Otras fibras establecen unión entre los dos anillos.

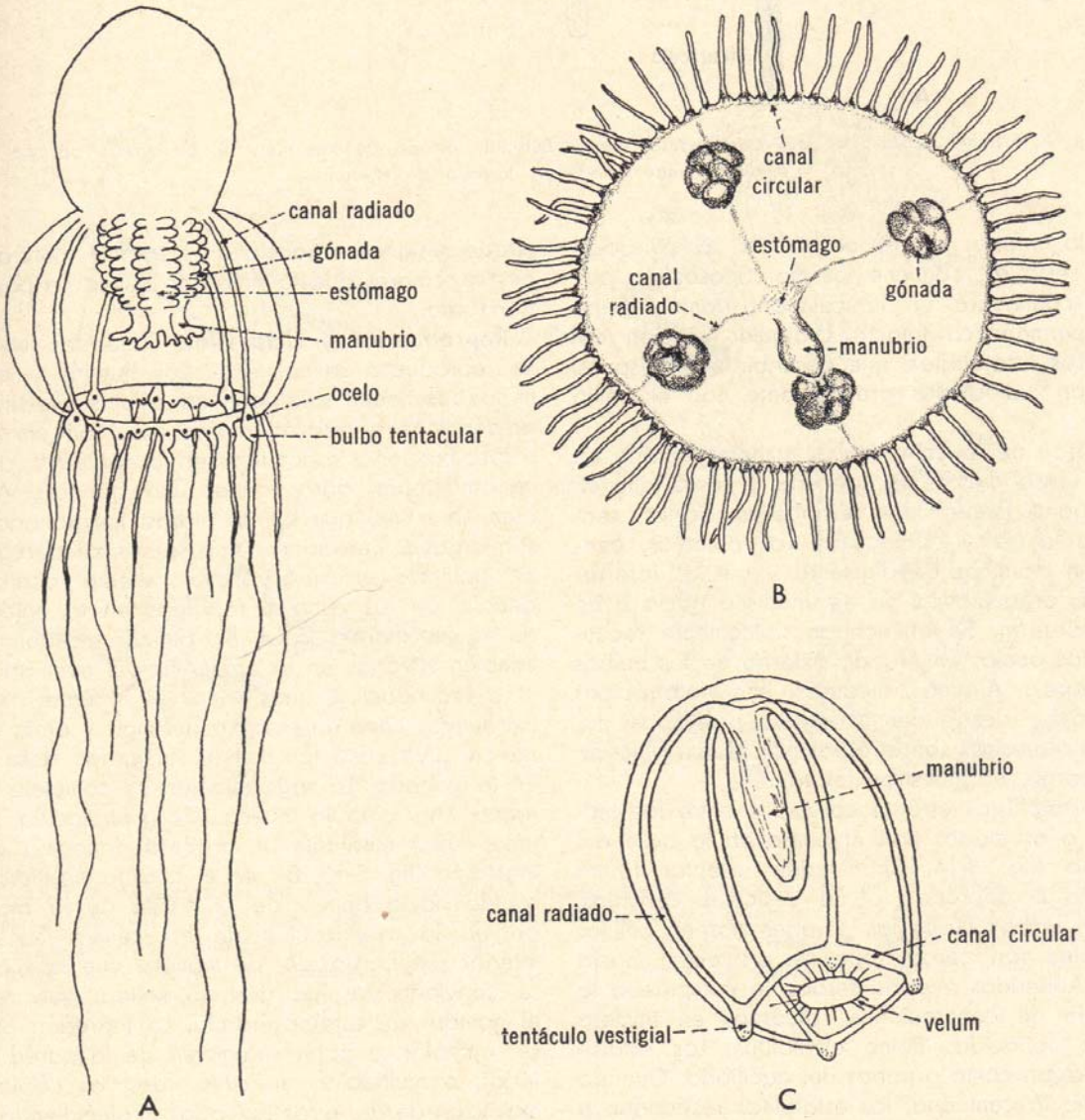


FIG. 5-13. A, Hidromedusa de *Leuckartiara*. (Según Hyman.) B, Hidromedusa de *Obelia*. C, Hidromedusa de *Pennaria*, (Según Mayer, tomado de Hyman.)

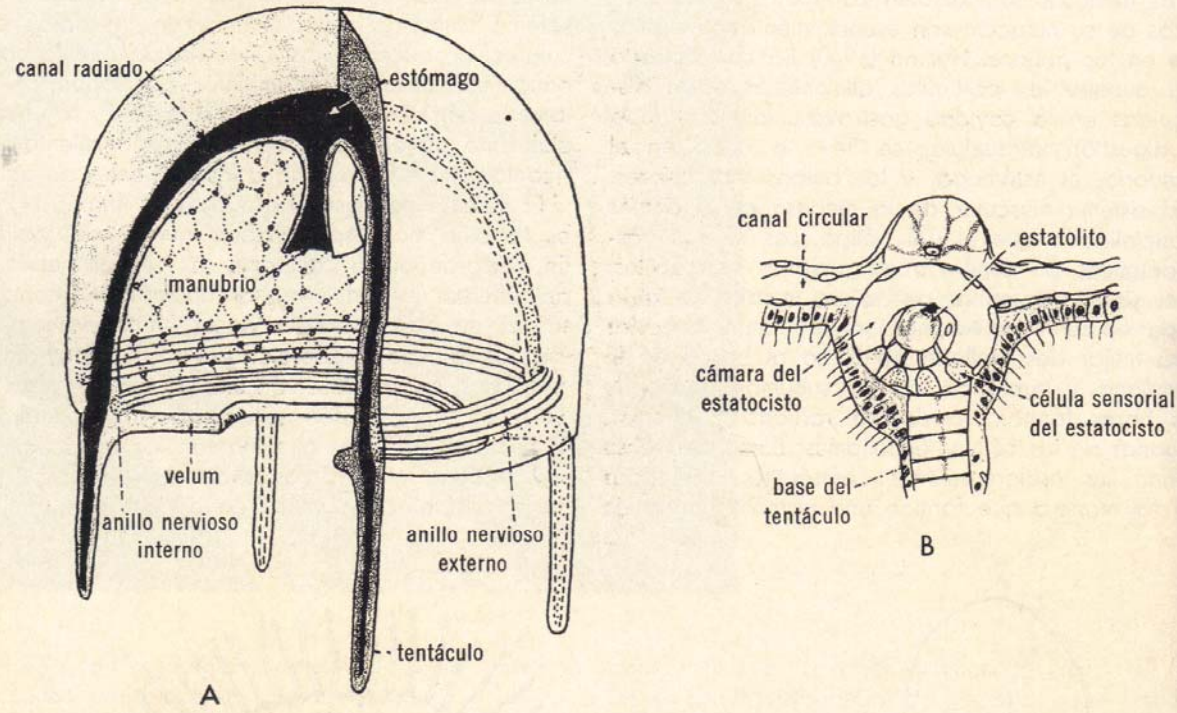


FIG. 5-14. A, Sistema nervioso de una hidromedusa. (Según Bütschli, tomado de Kaestner.) B, Estatocisto de una hidromedusa. (Según Hertwigs, tomado de Hyman.)

El anillo inferior es el centro de la pulsación rítmica, esto es, contiene los marcapasos. La pulsación continuará en la campana tanto tiempo como permanezca intacta cualquier porción del anillo. Los estatocistos, que describiremos después, se hallan conectados precisamente con el anillo inferior.

El borde de la campana es sumamente rico en células sensoriales de tipo general, y posee también dos órganos sensoriales verdaderos: ocelos, sensibles a la luz y estatocistos. Los primeros, consisten en manchas de pigmento y células fotorreceptoras organizadas, ya en un disco plano o en una depresión. Se encuentran típicamente localizados los ocelos en el lado externo de los bulbos tentaculares. Algunas medusas son fototrópicas negativas y descienden a aguas profundas durante el día; otras son atraídas por la luz. Muchas, sin embargo, no muestran fototaxis.

Los estatocistos están localizados entre los tentáculos o asociados con el bulbo en la base del tentáculo (fig. 5-14, *B*). Pueden adoptar forma de hoyo o depresión o de vesículas cerradas, pero en ambos casos las paredes poseen células sensoriales con cerdas que se proyectan hacia la luz. Adheridas a estas cerdas se comprueba la presencia de concreciones calcáreas en número variable conocidas como estatolitos. Los estatocistos actúan como órganos del equilibrio. Cuando se inclina la campana, los estatolitos responden a la acción de la gravedad y estimulan las cerdas sensoriales a las que están adheridos. El animal puede entonces reaccionar mediante contracciones musculares que lo sitúan de nuevo en posición horizontal.

Reproducción y ciclo vital. Todas las medusas se reproducen sexualmente. Los huevos y espermatozoos tienen su origen en células intersticiales epidérmicas o gastrodérmicas que han emigrado a localizaciones específicas en la epidermis, donde se amontonan para formar una gónada. Ahora bien, lo mismo que en las hidras, las gónadas no son órganos verdaderos sino solamente agregados de gametos en desarrollo, y suelen localizarse debajo de los canales radiados en la epidermis de la subumbrela (5-13, *B*), aunque pueden estar también situadas en la epidermis del manubrio.

La fecundación, unas veces es externa cuando los huevos caen en el agua del mar, y otras interna en cuyo caso los huevos inician su desarrollo en la gónada. La segmentación es completa y se forma una blástula hueca. La gastrulación suele tener lugar mediante un proceso conocido como ingresión (fig. 5-15, *B*), en el cual la proliferación rápida hacia dentro de la pared de la blástula origina la movilización de las células hacia el interior del blastocele, de manera que la blástula se convierte en una gástrula sólida, que recibe el nombre de estereogástrula. La ingresión puede ser unipolar, a partir solamente de la pared posterior, o multipolar, en cuyo caso las células se movilizan desde todos los lados. Coincidiendo con la formación de la gástrula, aparecen las dos capas germinales. La masa interior de células

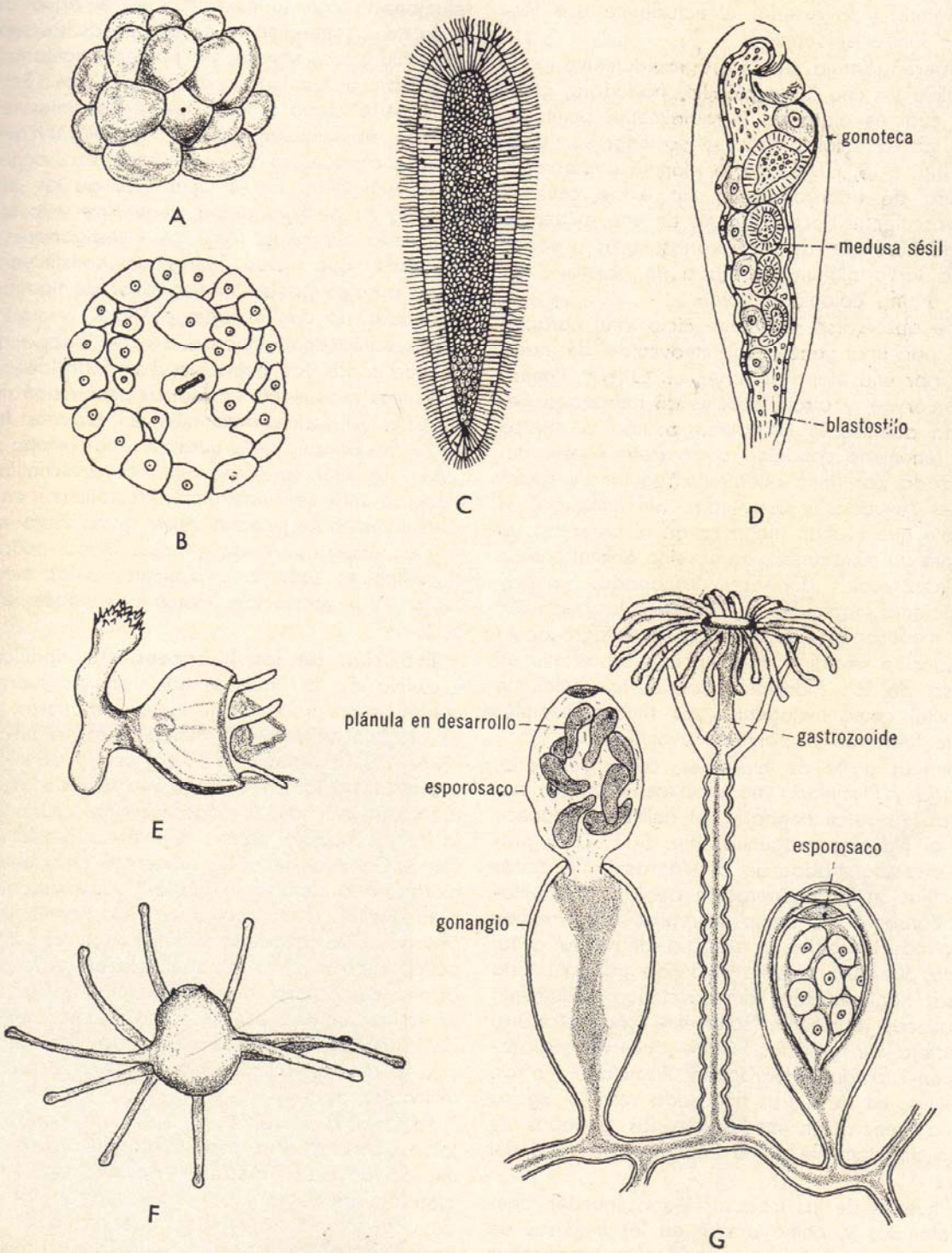


FIG. 5-15. A, Segmentación temprana en *Gonothyraea*. (Según Wulfert, tomado de Hyman.) *B*, Ingresión multipolar en *Gonothyraea*. (Según Wulfert, tomado de Hyman.) *C*, Larva plánula. (Según Hyman.) *D*, Gonangio de *Campanularia* con medusas sésiles. (Según Hyman.) *E*, Pólipo de *Craspedacusta* con medusa en desarrollo. (Según Reisinger, tomado de Kaestner.) *F*, Larva actínula de *Tubularia*. (Según Hyman.) G, *Orthopyxis* con esporosacos invertidos y evertidos. Según Nutting, tomado de Hyman.)

representa el endodermo, el cual forma la futura gastrodermis, y la exterior el ectodermo que formará la futura epidermis.

La estereogástrula se alarga rápidamente para convertirse en una larva plánula, nadadora, ciliada, la cual es alargada y radialmente simétrica, si bien sus extremos anterior y posterior son diferentes (fig. 5-15, *C*). Como la plánula conserva la estructura de estereogástrula, no existe cavidad gastrovascular ni boca. Después de una existencia de nado libre que dura de varias horas a varios días, la larva plánula se fija a un objeto y da origen a una colonia hidroide.

Puede observarse semejante ciclo vital caracterizado por una generación medusoide de nado libre y por una etapa hidroide, en *Obelia, Pennaria, Syncoryne*, y otras especies de hidrozoos. Representa además la ilustración zoológica clásica de un fenómeno conocido como metagénesis, caracterizado por ritmo alternante regular de generaciones sexuadas y asexuadas. Sin embargo, es probable que Hyman tenga razón al creer que el concepto de metagénesis en el reino animal carece de validez real y debe ser descartado. No hay generaciones haploides y diploides; la gemación en las medusas es sólo un paso en el logro de la reproducción sexual, y, todavía más importante en el caso de los hidroides, considerar semejante ciclo vital como metagénico, es situarlo completamente fuera de su contexto evolutivo.

La mayor parte de hidroides, como *Tubularia, Sertularia* y *Plumularia*, no producen medusas nadadoras. Antes al contrario, el animal permanece unido al hidroide progenitor (fig. 5-15, *D*) y presenta diversos grados de degeneración. A pesar de la fijación y degeneración de la medusa, todavía conserva una forma de reproducción sexual. En algunos hidroides la medusa degenera a tal extremo que sólo persiste en tejido gonadal. Esta medusa degenerada, llamada inapropiadamente esporosaco, representa solamente una estructura productora de gametos. Cabe observar esporosacos en *Tubularia, Hydractinia, Plumularia* y otras. Por último, en las hidras no queda vestigio alguno de una generación medusoide; las gónadas se forman directamente en la epidermis del tallo del pólipo.

Los huevos de las medusas fijadas pueden quedar retenidos y, como ocurre en las medusas de nado libre, las etapas embrionarias tempranas transcurrir mientras los huevos permanecen en la gónada. En algunas especies como *Orthopyxis* (fig. 5-15, *G*), los huevos pueden desarrollarse por gastrulación en el interior de un esporosaco, y el embrión escapa como una larva plánula. En *Tubularia* incluso la larva plánula transcurre en el esporosaco, siendo finalmente liberada una larva actínula. La actínula recuerda por su aspecto una hidra gruesa que se arrastra lentamente sobre sus tentáculos (fig. 5-15, *F*). Las hidras dulceacuícolas no tienen etapa larvaria, hecho probablemente relacionado con su existencia en el agua dulce, en la cual generalmente no existen dichas etapas.

Los hidrozoos simples, polipoides y solitarios, no se limitan a las hidras de agua dulce. Se han descubierto cierto número de formas intersticiales marinas, no relacionadas con las hidras, que se colocan a veces en un orden separado, conocido como Actinulida. En el ciclo vital de los actinúlidos no se observa etapa medusoide y la planuloide está suprimida. Algunos investigadores han postulado que estos hidrozoos constituyen un grupo arcaico por su sistema ciliar de tipo adulto y su parecido con la larva actínula.

De cuanto acabamos de exponer cabría deducir que todos los hidrozoos son hidroides, pero nada más lejos de la verdad. La generación medusoide es la forma dominante en algunos hidrozoos. En *Liriope* y *Aglaura*, no hay etapa polipoide. La plánula forma una larva actínula del plancton que se transforma directamente en medusa; también pertenecen a este grupo *Gonionemus* y *Craspedacusta*. Aunque haya etapa polipoide, el pólipo es solitario y diminuto, y las medusas brotan por gemación desde los lados (figura 5-15, *E*).

Evolución de los hidrozoos. La significación evolutiva de la "metagénesis" en los hidrozoos constituye un problema de indudable interés. ¿Qué se produjo primero, el pólipo o la medusa? En 1886, W. K. Brooks propuso una teoría de la evolución de los celentéreos que es todavía aceptada por muchos zoólogos. Según dicha teoría la forma ancestral de los celentéreos fue la medusoide. Cabe destacar la tendencia neta entre los hidrozoos a suprimir la etapa medusoide, de manera que en formas como la hidra, la medusa ha desaparecido completamente. Por otra parte, el pólipo representa la permanencia evolutiva y desarrollo del estado larvario. Al final de la página 97 se resumen las tapas sucesivas en la supresión de la medusa y en el origen del pólipo. (El óvulo y la plánula se indican únicamente en la primera y última etapas.)

La colonia hidroide se originó a partir de la larva actínula de la medusa progenitora. A la gemación de otras larvas de actínula siguió retención de las yemas, lo que resultó en formación de una colonia. La medusa que era libre primitivamente fue haciéndose fija en forma gradual, y después fue suprimiéndose hasta desaparecer por completo. Los hidrozoos vivos ostentan ciclos vitales que ilustran diferentes etapas en este orden evolutivo. La hidra ilustra la última etapa, en la cual la medusa ha sido completamente suprimida, con formación de los gametos en la epidermis del pólipo. Ahora bien, la hidra no ha evolucionado en forma obligada desde una colonia hidroide compleja. Las hidras probablemente deriven de una línea de hidrozoos en la cual los pólipos

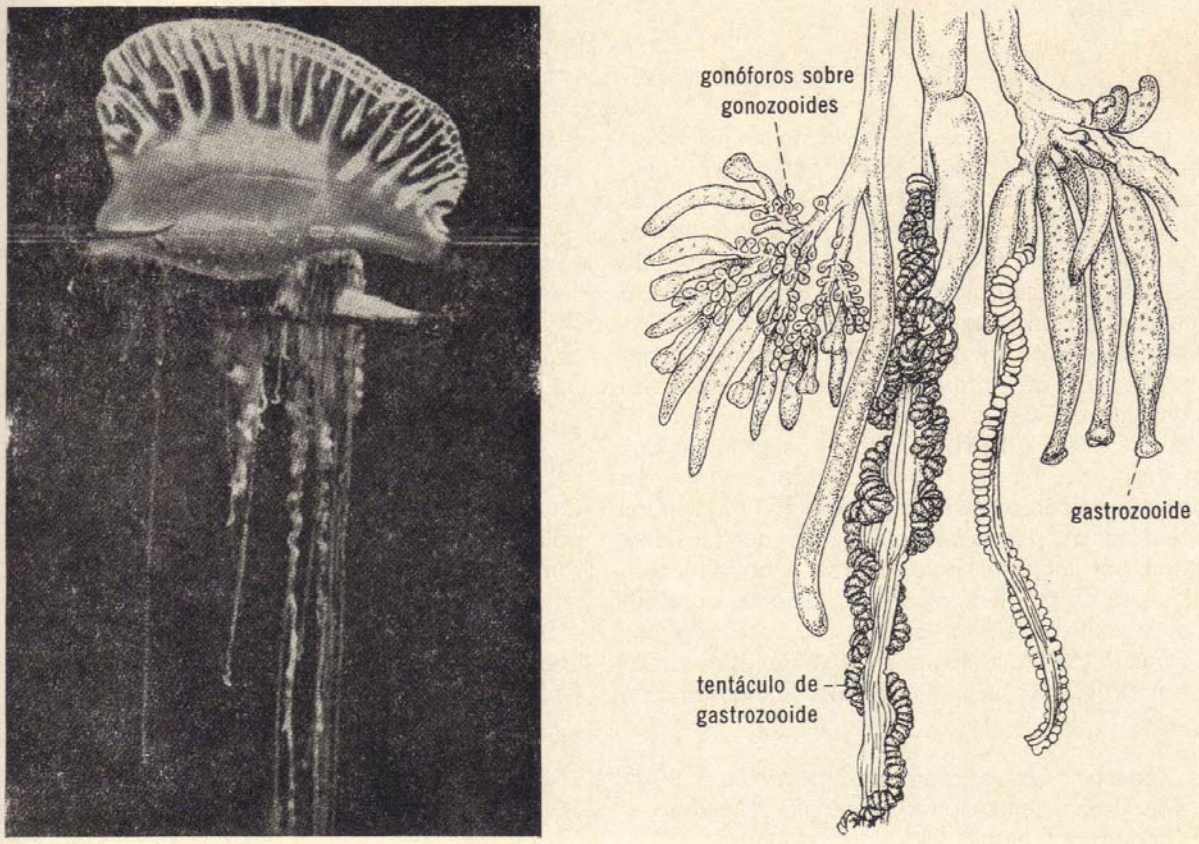
fueron siempre solitarios, pero que originalmente produjeron por gemación medusas de nado libre.

Ordenes especializados de hidrozoos. Antes de dar por terminada la exposición de la clase Hidrozoa, procede describir brevemente algunos órdenes especializados.

SIPHONOPHORA. Los miembros del orden Siphonophora, que incluye la conocida *Physalia* (fragata portuguesa) (fig. 5-16), existen en forma de colonias pelágicas compuestas de individuos medusoides y polipoides modificados, en la mayor parte de los cuales se aprecia un grado notable de polimorfismo. Un rasgo característico de muchas especies es la presencia de un gran saco lleno de gas que actúa como flotador para la colonia. El flotador de la fragata portuguesa puede alcanzar una longitud de 30 cm. Algunas especies, pero no *Physalia*, pueden regular el contenido de gas de manera que la colonia tiene la facultad de sumergirse durante el tiempo tormentoso. La locomoción se efectúa mediante campanas natatorias o nectóforos, las cuales representan una modificación de las pulsaciones de las medusas. Estas campanas natatorias están muy desarrolladas en las colonias de *Nectalia* y *Stephalia* (fig. 5-17).

La alimentación corre a cargo de los miembros polipoides de la colonia. Cada pólipo nutritivo posee solamente un largo tentáculo, que en *Physalia* puede colgar varios metros por debajo del flotador (fig. 5-16, *A*). Los tentáculos de *Physalia* están armados de buen número de nematocitos, hasta el punto de que un encuentro accidental con una colonia grande puede ser una experiencia no sólo dolorosa, sino incluso peligrosa para un nadador. La toxina procedente de los nematocistos puede producir dolor tan intenso que el individuo termine por perecer ahogado. *Physalia* se alimenta de pescados de superficie, como caballa y pez volador, que al chocar con los tentáculos son paralizados por los nematocistos y llevados después a las bocas de los pólipos alimenticios. Los productos de las digestiones son repartidos entre todos los miembros de la colonia a través de cavidades gastrovasculares intercomunicantes.

Las colonias de sifonóforos se desarrollan mediante un proceso de gemación. El pólipo larvario, el cual se desarrolla a partir del óvulo, forma el flotador (cuando existe) y da lugar a zonas de gemación. A partir de estas zonas surgen los diversos miembros de la colonia por gema-



A B

FIG. 5-16. *A*, *Physalia*, fragata portuguesa, sifonóforo. (Cortesía de la Sociedad de Zoología de Nueva York.) *B*, Parte de una colonia de fragata portuguesa. (Según Lane.)

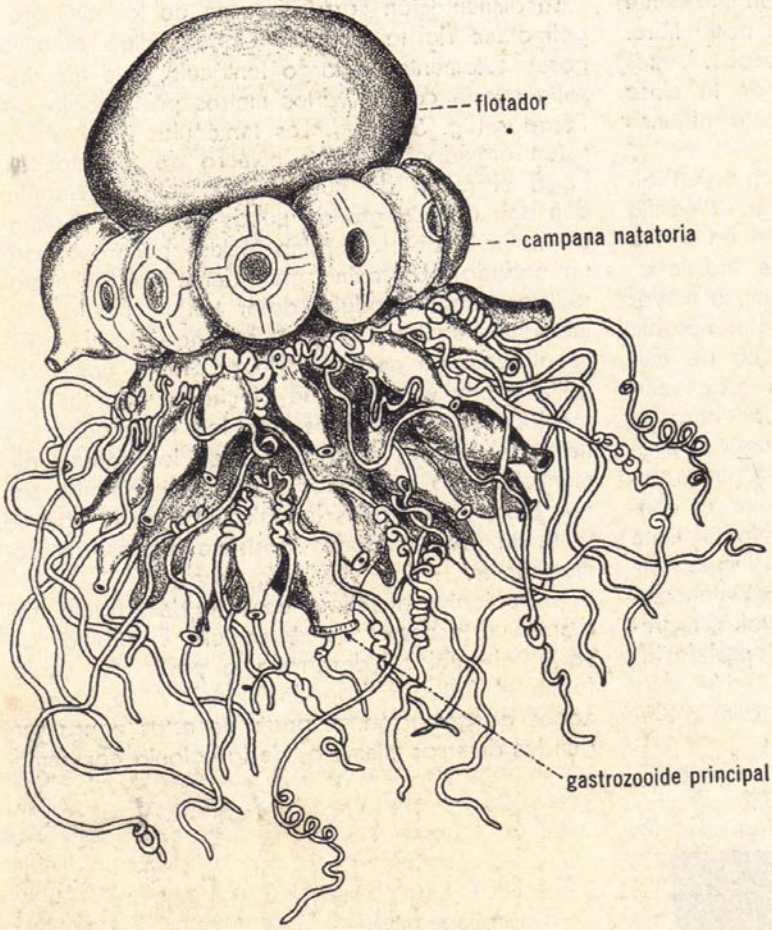


FIG. 5-17. *Stephalia*, sifonóforo con campanas natatorias. (Según Haeckel tomado de Hyman.)

ción primaria o secundaria, permaneciendo todos unidos. El cuerpo de la larva actúa así como principal punto de fijación para la colonia madura; se encuentran también adheridas medusas reproductoras. Los sifonóforos son en gran medida tropicales y semitropicales, pero con frecuencia se encuentran en gran número ejemplares de *Physalia* en la costa del Atlántico septentrional, sobre todo después de tormentas desencadenadas en la corriente del Golfo.

MILLEPORINA y STYLASTERINA. Se trata de dos pequeños órdenes de hidrozoos que secretan un esqueleto calcáreo externo (figura 5-18). Ambos son hidrozoos polipoides coloniales que se desarrollan por incrustamiento o crecen en dirección vertical, que pueden alcanzar tamaño considerable y que ostentan a menudo colores muy brillantes. Casi todos los miembros de estos órdenes son tropicales o semitropicales y figuran con frecuencia como componentes de los arrecifes de coral.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE HYDROZOA

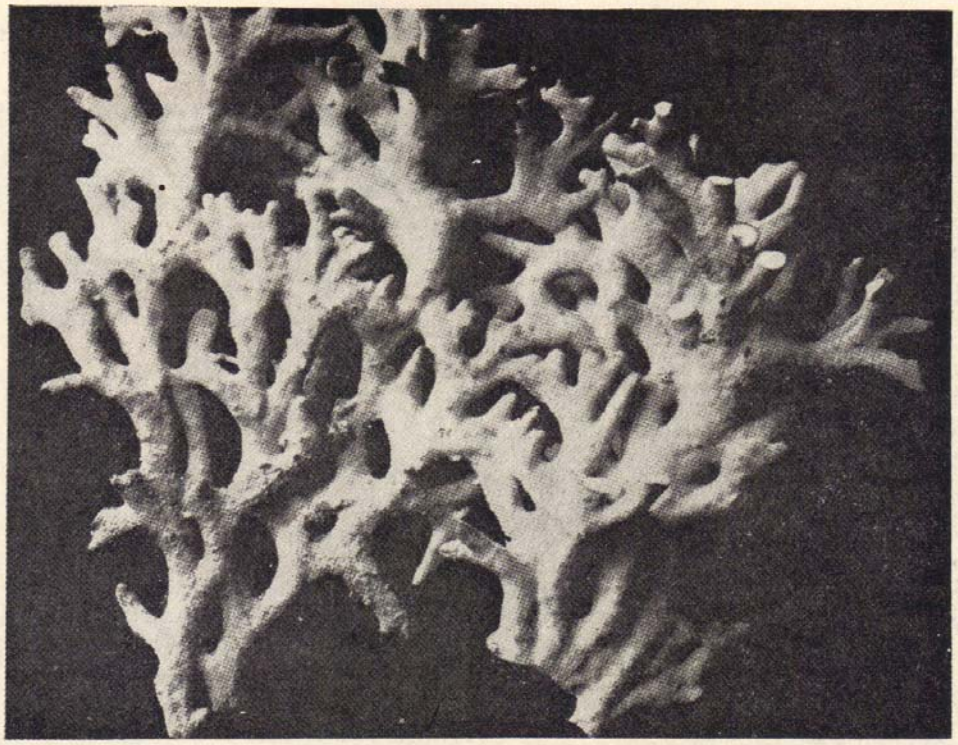
Orden Trachylina. Hidrozoos medusoides que unas veces presentan generación polipoide poco desarrollada y otras no. Quizá este orden incluye los miembros más primitivos de la clase. *Liriope*, *Aglaura*.

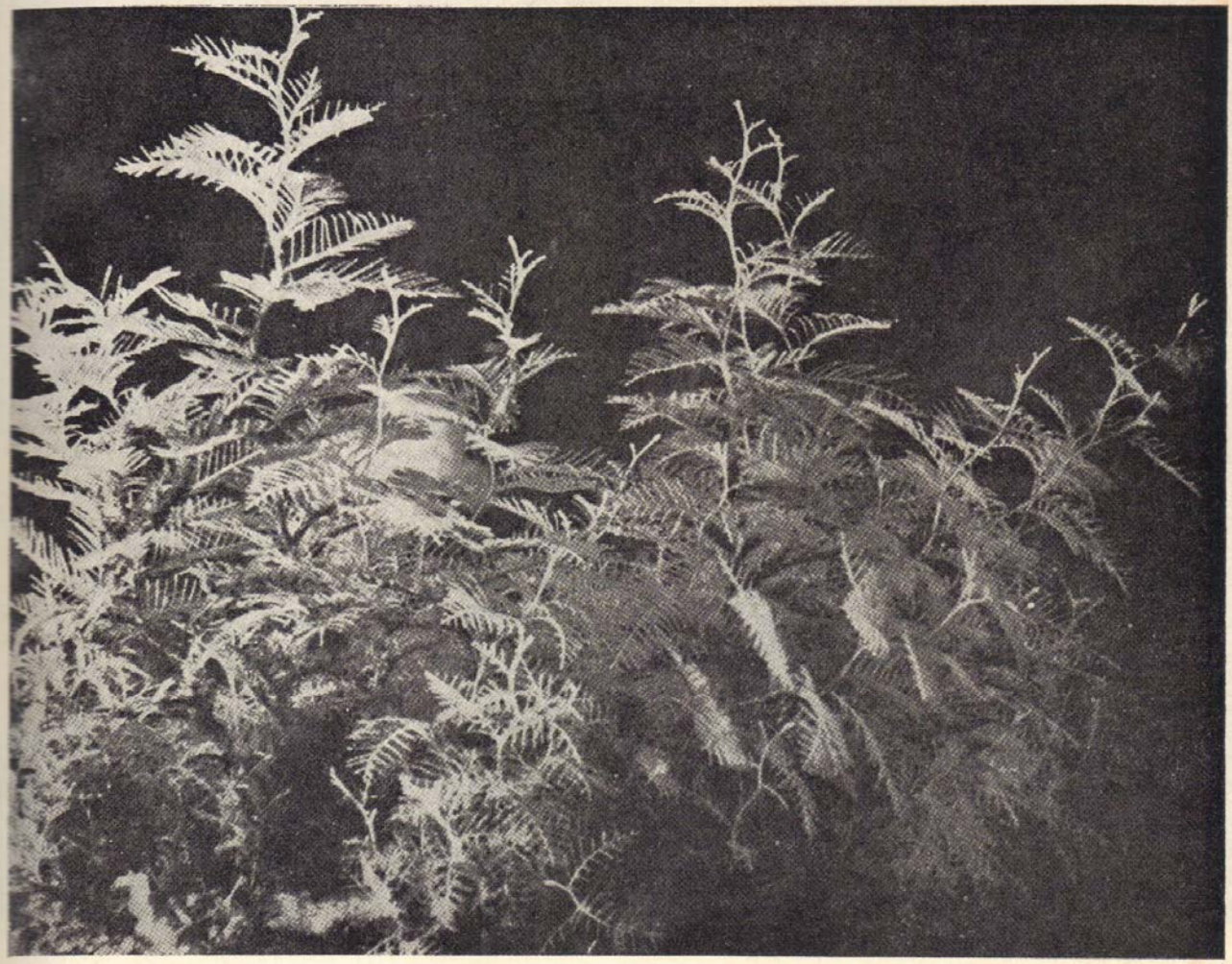
Orden Hydroida. Hidrozoos con generación polipoide bien desarrollada. Etapa medusoide presente o ausente. La mayor parte de los hidrozoos pertenecen a este orden.

Suborden, Limnomedusae. Etapa polipoide sin esqueleto. *Gonionemus*; hidras de agua dulce y *Craspedacusta*.

Medusa → Ovulo → Plánula → Actínula → Medusa
Medusa → Gemación de actínula → Medusa
Medusa → Colonia hidroide → Medusa
Medusa fijada → Colonia hidroide → Medusa fijada
Medusa fijada degenerada → Colonia hidroide → Medusa fijada degenerada
Pólipo → Ovulo → Plánula → Pólipo

A





B

FIG. 5-18. Dos hidrozoarios coralinos. A, *Millepora* del orden Milleporina. (Cortesía de la Enciclopedia Británica.) B, *Hydrallmania* del orden Stylasterina. (Fotografía de W. J. Rees.)

Suborden Anthomedusae. Cubierta esquelítica limitada al tallo corporal del pólipo (atecado). *Tubularia, Pennaria, Syncoryne, Eudendrium, Hydractinia.*

Suborden Leptomedusa. Pólipo rodeado por un esqueleto (tecado). *Obelia, Campanularia, Abietinaria, Sertularia, Plumularia, Aglaophenia, Polyorchis.*

Suborden Chondrophora. Colonias pelágicas, polipoides y polimorfas. *Velella, Porpita.*

Orden Actinulida. Hidrozoos solitarios diminutos parecidos a una larva de actínula. No hay etapa medusoide. Residente intersticial. *Halammohydra, Otohydra.*

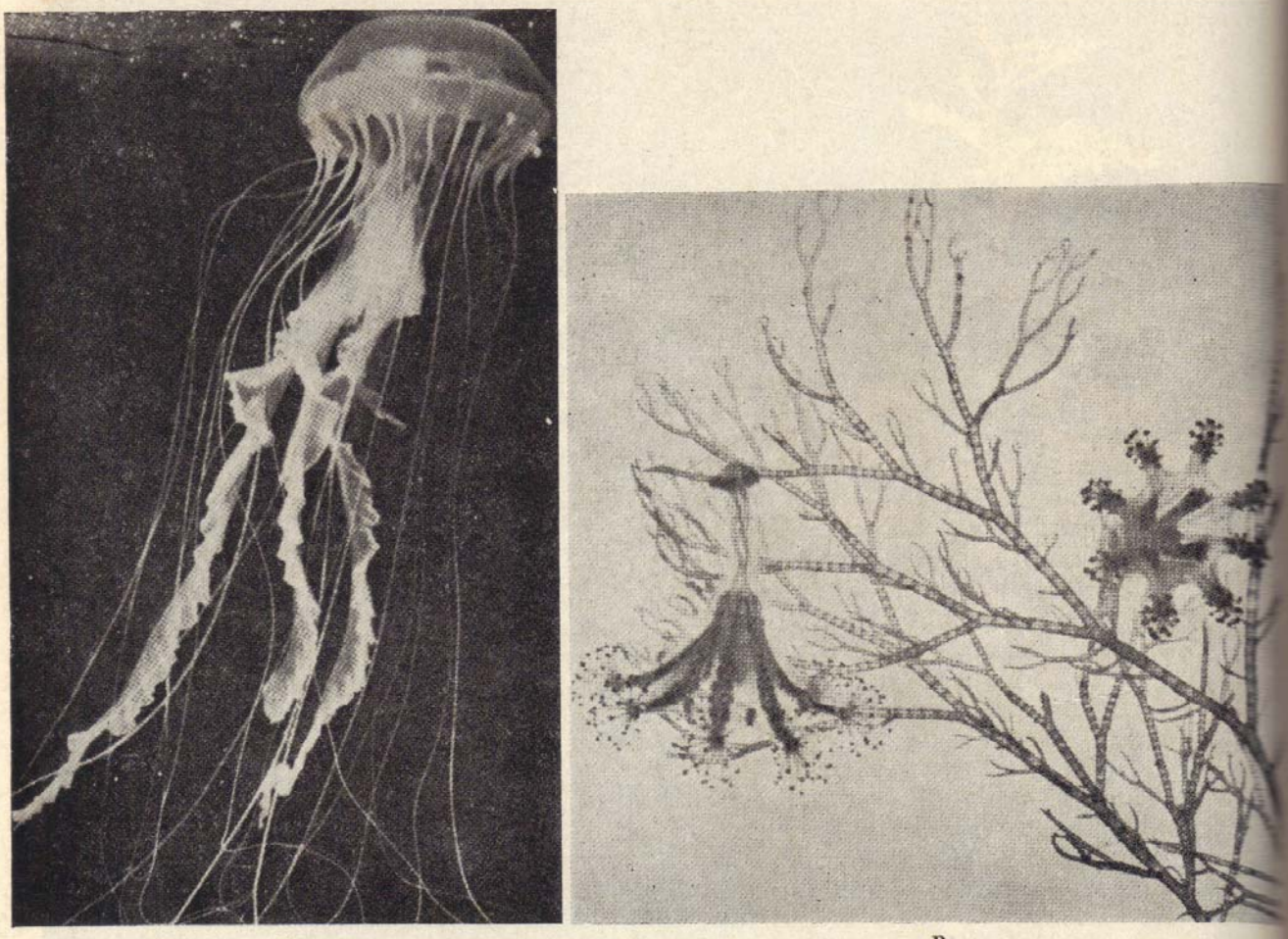
Orden Siphonophora. Colonias de hidrozoos pelágicos de individuos medusoides y polipoides. Colonias con flotadores o grandes campanas natatorias. Residen en aguas marinas tibias. *Physalia* (fragata portuguesa), *Stephalia, Nectalia.*

Orden Milleporina. Formas polipoides coloniales con esqueleto calcáreo duro. Medusa diminuta de vida libre. Género único *Millepora*, frecuente en aguas tropicales.

Orden Stylasterina. Hidrozoos polipoides coloniales provistos de esqueleto calcáreo. El crecimiento suele ser ramificante y ascendente. Medusa ausente. Casi todas tropicales. *Stylaster, Stylantheca, Spinipora, Allophophora.*

CLASE SCYPHOZOA

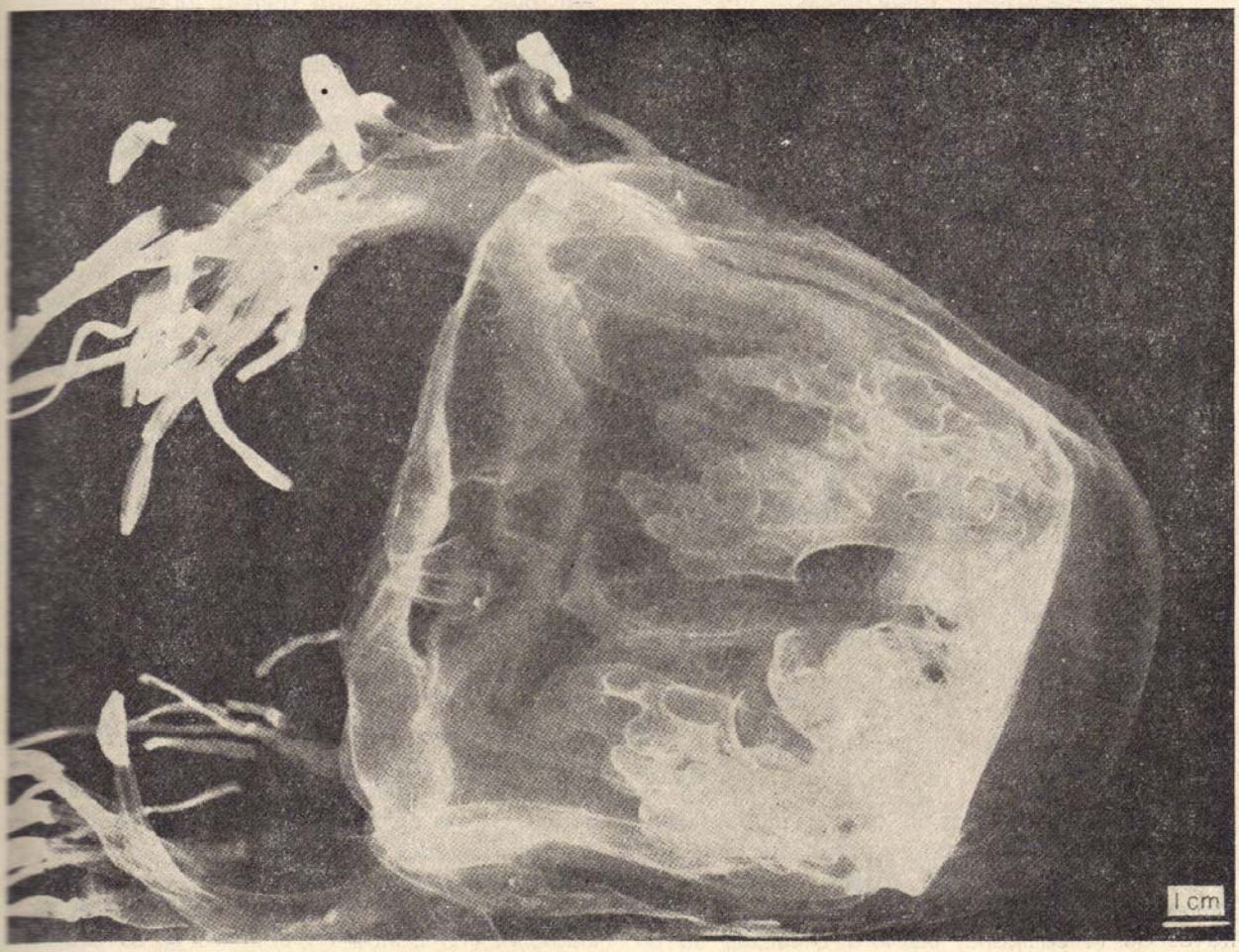
Los escifozoos o escifozoarios son los celentéreos a los que más frecuentemente se hace referencia como medusas. En esta clase la medusa (fig. 5-19, *A*) es el individuo manifiesto y dominante en el ciclo vital; la forma polipoide queda restringida a una pequeña etapa larvaria. Por otra parte, las medusas de escifozoos suelen ser más grandes que las hidromedusas, y poseen una campana cuyo diámetro oscila entre 2 y 40 cm; algunas especies son incluso más grandes. La campana de *Cyanea capillota* puede alcanzar hasta 200 cm

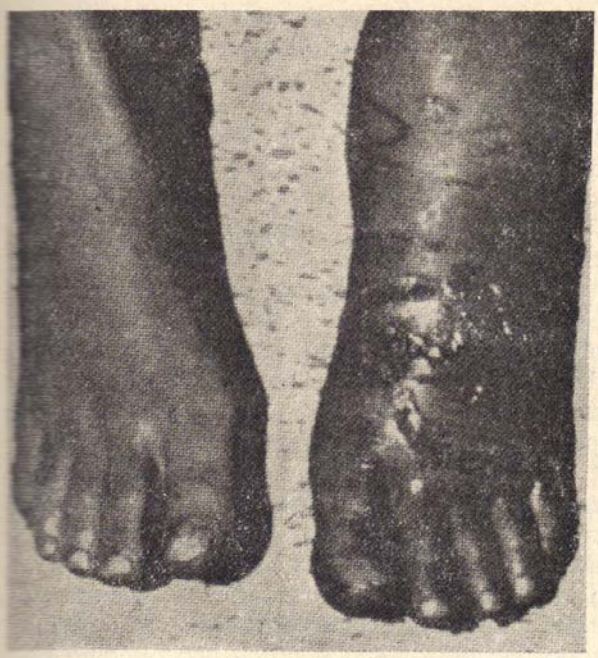


A B

FIG. 5-19. *A*, Ortiga de mar, *Chrysaora quinquecirrha*, escifozoario común en las costas del Atlántico. (Cortesía de William H. Amos.) *B*, Dos especies de escifomedusas sésiles fijadas en un alga. El ejemplar de la izquierda, *Haliclystus auricula*, tiene un diámetro menor de 3 cm. El de la derecha es *Craterolophus convolvulus*. (Cortesía de D. P. Wilson, en Buschsbaum, R. M. y Milne, L. J., 1961: *The Lower Animals*. Chanticleer Press, Nueva York.)

A





B

FIG. 5-20. A, Avispa de mar del Indo-Pacífico, *Chironex fleckleri*, escifozoario peligroso del orden Cubomedusae. Se han cortado los tentáculos para facilitar la manipulación de la muestra. B, Lesiones de cinco días de duración producidas por una pequeña picadura de esta avispa de mar. (Por J. H. Barnes. *En* W. J. Rees (dir.), 1966. *The Cnidaria and Their Evolution*. Sociedad de Zoología de Londres.)

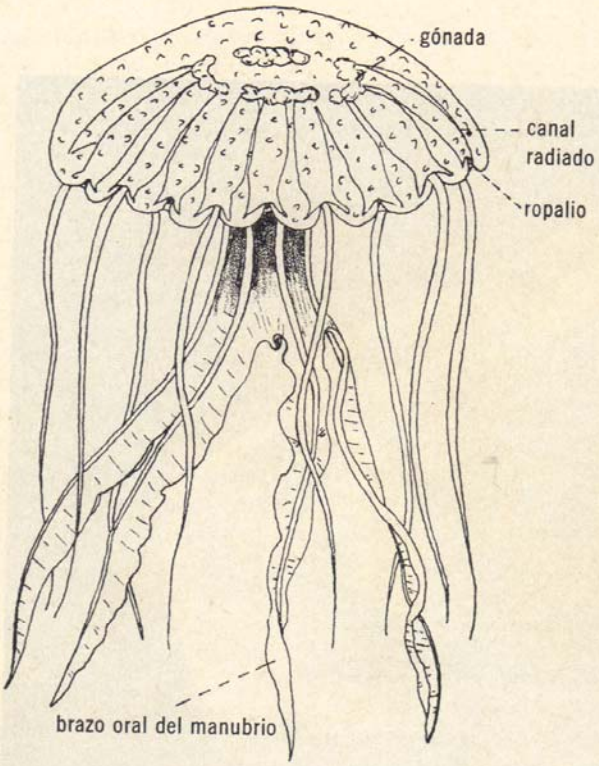


FIG. 5-21. *Pelagia*. (Según Hyman.)

de diámetro. La coloración es a menudo llamativa; las gónadas, y otras estructuras internas, que pueden ser de color rosado o anaranjado intensos, u ostentar otros colores, son visibles a través de la campana, incolora o teñida de un matiz más delicado.

Los escifozoos viven en todos los mares, desde el Artico a los océanos tropicales. La inmensa mayoría habitan las aguas costeñas y con frecuencia representan una molestia para los bañistas en las playas. Sus grandes dimensiones y sus nematocistos las hacen compañeras desagradables y muchas de las veces peligrosas de los nadadores. Las llamadas ortigas punzantes que habitan en gran número en las costas del Atlántico durante la última parte del verano son miembros de esta clase. La avispa de mar, incluyendo algunas especies como *Chironex fleckeri* (figura 5-20) del orden tropical, más grande, Cubomedusae, producen picaduras tan malignas que son sumamente peligrosas, más, si cabe, que la del conocido hidrozoo fragata portuguesa. En las costas de Australia se ha informado de unas 50 muertes por esta causa, que se produjeron de tres a veinte minutos después de la picadura. Las lesiones producidas por picaduras no mortales pueden ser muy graves y de larga duración.

Si bien estos celentéreos son típicamente animales de nado libre, un orden, Stauromedusae, es sésil (fig. 5-19, *B*). En este grupo la campana está invertida y unida por la superficie exumbrelar, ya directamente, o por medio de un tallo, a conchas, algas, u otros objetos. Los miembros de este grupo son, pues, de estructura general polipoide.

En términos generales, las medusas de escifozoos son análogas a las hidromedusas. La forma de la campana, muy variable, fluctúa entre la de un plato llano y un yelmo profundo, y el borde típicamente festoneado forma lóbulos llamados solapas (fig. 5-21). Nunca existe velum. El manubrio se extiende hacia afuera en forma de cuatro brazos orales con aspecto de hojas de escarola, que ayudan en la captura e ingestión de la presa. Los tentáculos en torno al borde de la campana varían de cuatro a muchos. En *Aurelia*, el tipo estudiado con más frecuencia en cursos de iniciación, los tentáculos son pequeños y forman un fleco corto alrededor del borde (fig. 5-22); pero en otras especies son mucho más largos (fig. 5-21). La superficie de los tentáculos, manubrio, y a menudo umbrela poseen nematocistos.

La mesoglea del escifozoo, análoga a la de la hidromedusa, es gruesa, gelatinosa, y fibrosa, pero a diferencia de lo que se observa en los hidrozoos, posee a menudo células amiboides errantes, pudiendo entonces presentar una capa celular verdadera. Las células de la mesoglea de los escifozoos tienen su origen en la epidermis; por lo tanto, si se emplea el término *mesodermo*, la capa debe considerarse de origen ectomesodérmico, y no el endomesodermo auténtico de los metazoarios superiores.

El sistema muscular de los escifozoos es idéntico al de la hidromedusa. La locomoción tiene lugar mediante una banda de potentes fibras circulares (músculo coronal) que rodea el borde de la subumbrela. La función de la mesoglea de la campana es antagónica a las contracciones musculares, con objeto de restablecer la deformación de dicha campana. Las pulsaciones resultantes tienden a desplazar al animal en dirección ascendente, hacia la superficie; al cesar la contracción el animal se sumerge con lentitud. El escifozoo se mueve horizontalmente por influjo de ondas y corrientes.

Por lo menos en algunas medusas también funciona la mesoglea para brindar flotación neutra al animal. La calidad de flotante depende de las diferencias en el contenido de iones del líquido de la mesoglea, lo cual da origen a una densidad inferior a la del agua de mar.

Los órdenes más primitivos de la clase Scyphozoa no muestran el sistema de canal gastrovascular observado en la hidromedusa. La boca se abre a nivel del manubrio en un estómago central, a partir del cual se forman cuatro bolsas gástricas (fig. 5-23). Entre las bolsas hay tabiques, cada uno de los cuales posee una abertura para facilitar la circulación del agua. Así vemos que las cuatro bolsas tienen comunicación mutua directa. El borde libre del tabique, frente a la porción central del estómago, presenta un gran

número de hilos o filamentos que contienen nematocistos y células glandulares.

Las medusas del orden Semaeostomeae, la más conocida de las cuales es *Aurelia* residente del Atlántico septentrional, poseen bolsas gástricas y tabiques solamente en la etapa larvaria; en estado adulto están provistas de un sistema de canales radiados parecidos a los observados en la hidromedusa (fig. 5-22). Sin embargo, el sistema de canales radiados en individuos del orden Semaeostomeae es mucho más extenso que en hidromedusa. Cuatro canales llamados perradiales se extienden desde el estómago central; corresponden en posición a los brazos orales del manubrio y dividen al animal en cuadrantes. Entre los canales perradiales se extienden canales interradiales, y entre éstos y los perradiales se comprueba la presencia de otros llamados adradiales. Los canales están frecuentemente ramificados como en *Aurelia*, pudiendo faltar el canal en anillo, pero no en esta última. Aunque no haya tabiques, sí hay filamentos que se unen o fijan interradialmente a la periferia del piso del estómago.

Los escifozoos adultos se alimentan de todo tipo de animales pequeños, desde protozoarios a peces diminutos. A medida que la medusa se sumerge lentamente, es capturada la presa al tomar contacto con los tentáculos o brazos orales del manubrio. Muchas especies, *Aurelia* entre ellas, son realmente alimentadores de suspensión. Así, vemos que al sumergirse el animal el plancton queda atrapado en el moco sobre la superficie subumbrelar, la cual es flagelada en esta forma. Los cilios pasan entonces el alimento al borde de la campana donde los brazos orales se lo incorporan por raspado. La presencia de surcos ciliados en dichos brazos permite su ingreso en la boca y estómago.

La digestión es esencialmente igual a la descrita en las hidras. Los filamentos gástricos son fuentes de enzimas extracelulares, y los nematocistos gastrodérmicos se utilizan probablemente para sojuzgar las presas todavía activas.

El sistema nervioso es sináptico y de tipo reticular. Solamente en el orden Coronatae se observan anillos nerviosos; en otros escifozoos el control de la pulsación es centrado en concentraciones marginales de células ganglionares. Cada una de estas concentraciones está situada en una pequeña estructura en forma de maza llamada ropa-

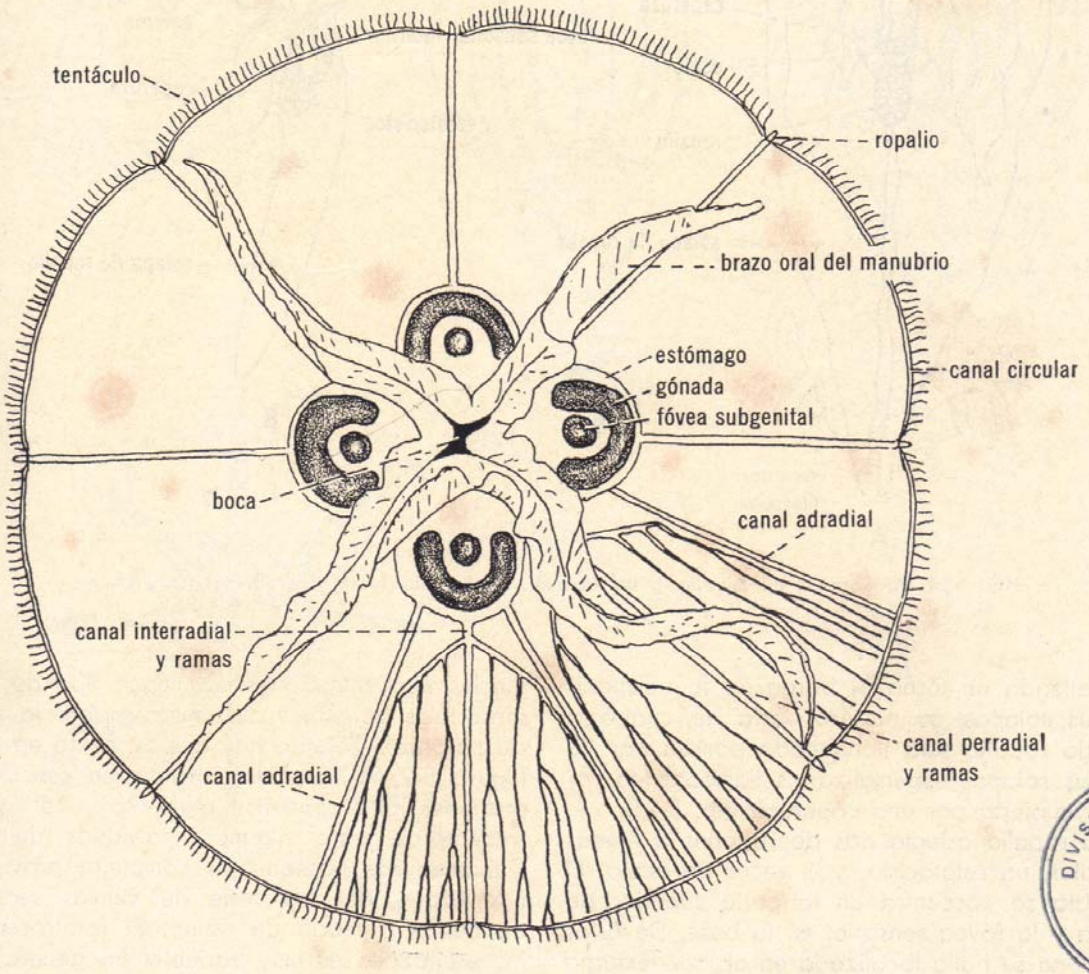


FIG. 5-22. *Aurelia* (vista oral). (Según Hyman.)

DIVISION BIBLIOTECAS
Universidad del Valle

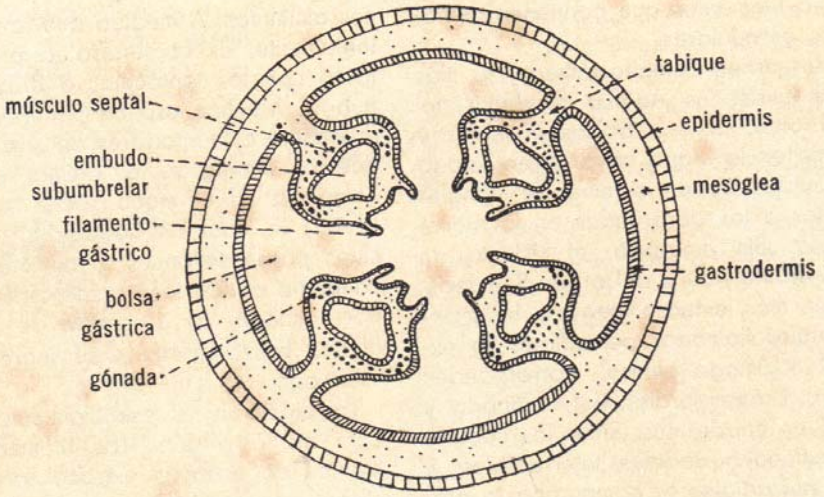


FIG. 5-23. Corte a través de un escifozoario con bolsas gástricas. (Según Hyman.)

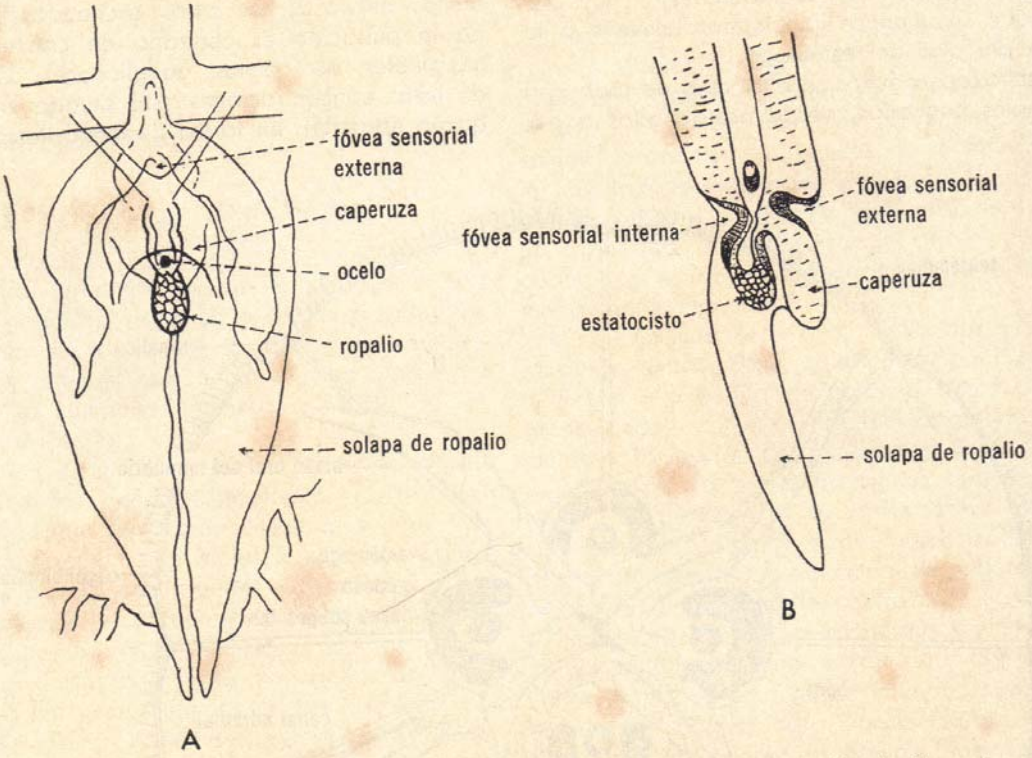


FIG. 5-24. A, Ropalio de *Aurelia* (vista aboral). B, Ropalio (vista lateral). (Según Hyman.)

lio, localizada en torno al borde de la campana entre las solapas; su número varía de cuatro a 16. Cada ropalio está flanqueado por un par de pequeñas solapas especializadas llamadas de ropalio, y cubierto por una caperuza (fig. 5-24).

Cada ropalio ostenta dos depresiones o fóveas sensoriales, un estatocisto, y a veces un ocelo. El estatocisto se encuentra en la parte superior de la maza y la fóvea sensorial en la base. De estas fóveas, una se halla localizada en el lado externo (exumbrelar) y la otra en el interno, y ambas son simples concentraciones del mismo tipo de célu sensoriales generales distribuidas sobre la super cie corporal. Cuando hay ocelos, como en Aure (figura 5-2, *A*), pueden consistir en sencillas d presiones, que contienen pigmento y células fo rreceptoras; pero algunos individuos del or Cubomedusae poseen ojos complejos provistos cristalino y de una serie de células sensoria dispuestas a modo de retina. El fototropismo los escifozoos es muy variable. En general, s a la superficie del agua con tiempo nublado

la hora del crepúsculo, y se desplazan a la profundidad con la luz del sol y durante la noche.

Salvo raras excepciones los escifozoos son dioicos, y las gónadas se localizan en la gastrodermis en oposición a la gónada normalmente epidérmica de los hidrozoos. En los grupos tabicados con bolsas gástricas, las gónadas se encuentran en ambos lados de los cuatro tabiques (fig. 5-23). En las medusas de semeóstomos, que carecen de tabiques, pueden observarse cuatro gónadas en forma de herradura sobre el piso o suelo de la periferia del estómago (fig. 5-22). Una vez maduros los huevos o espermatozoos discurren rápidamente por la cavidad gastrovascular y salen por la boca. En muchos semeóstomos, incluyendo *Aurelia*, los huevos vienen a alojarse en los flecos de los brazos orales. Esta cámara incubadora temporal es el sitio de la fecundación y del desarrollo temprano de la etapa plánula.

La segmentación produce una blástula hueca que experimenta invaginación (fig. 5-25, *A*) para formar una larva plánula típica. Después de una breve existencia de nado libre, la plánula cae al fondo por sedimentación y queda fija por su extremo anterior. La plánula fija se convierte entonces en una pequeña larva polipoide llamada escifistoma.

El escifistoma se parece mucho a una hidra (fig. 5-25, *B*). Durante el verano y otoño se alimenta y produce nuevos escifistomas por gemación asexual. A principios de invierno y en primavera se forman las nuevas medusas. La formación de la medusa que se logra por fisión transversal del extremo oral del escifistoma se llama estrobilización (fig. 5-25, *C*). Como consecuencia de esta fisión, se forman medusas no maduras llamadas efiras que se hacinan o apilan como platos en el extremo oral del tallo corporal. A medida que se completa la formación de las efiras, las mismas se van des-

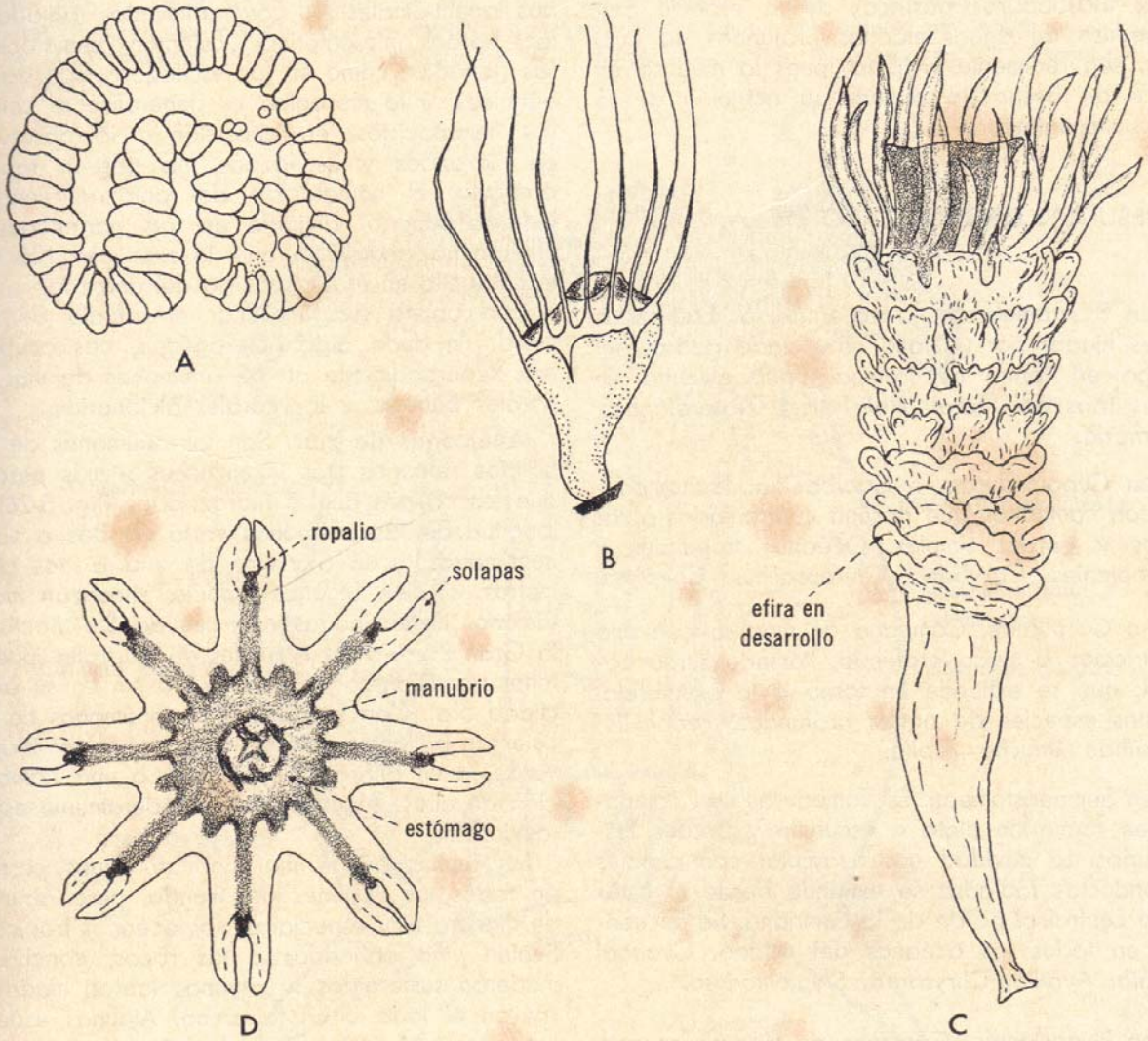


FIG. 5-25. A, Gastrulación en *Cyanea*, mostrando ingresión e invaginación. (Según Okado, tomado de Hyman.) B, Escifistoma. (Según Pérez, tomado de Hyman.) C, Estróbilos de un escifozoario semeóstomo. (Según Hyman.) D, Efira.

prendiendo una por una del extremo oral del escifistoma.

Después de la estrobilización, el escifistoma reanuda su existencia polipoide hasta el año siguiente, en el cual se repite la formación de las efiras. Un escifistoma puede vivir varios años.

La efira es casi microscópica, el borde de su campana presenta incisiones profundas, y posee estructuras adultas incompletamente desarrolladas (fig. 5-25, *D*). Las efiras se alimentan sobre todo de protozoarios, los cuales son atrapados sobre las solapas, pasando después a la boca y manubrio. La efira que se forma en el invierno, en la primavera o verano se habrá transformado en una medusa adulta que se reproduce sexualmente.

Se conocen modificaciones del ciclo vital que evitan la necesidad de un substrato. Algunas escifomedusas pelágicas, como ciertas especies de *Pelagia*, *Atolla*, y *Periphylla*, producen un individuo adulto a partir de un solo huevo. En especies de *Chrysaora* y *Cyanea* la larva queda incluida en quistes en el progenitor. Se observan quistes y escifistomas altamente especializados en las cámaras incubadoras gástricas de la especie *Stygiomedusa* de aguas marinas profundas, la cual quizá sea realmente vivípara, pues la medusa en trance de desarrollo obtiene su nutrición de la medusa progenitora.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE SCYPHOZOA

Orden Stauromedusae, o Lucernariida. Escifozoos sésiles fijados por un tallo en el lado aboral del cuerpo en forma de trompa. Principalmente en aguas frías del litoral. *Haliclystus*, *Craterolophus*, *Lucernaria*.

Orden Cubomedusae, o Carybdeida. Escifomedusas con campanas que poseen cuatro lados aplanados y bordes simples. Océanos tropicales y subtropicales. *Carybdea*, *Chiropsalmus*, *Chironex*.

Orden Coronatae. Campana de medusa con una constricción o surco profundo, llamado surco coronal, que se extiende en torno a la exumbrela. Muchas especies de aguas profundas. *Periphylla*, *Nausithoe*, *Linuche*, *Atolla*.

Orden Semaeostomeae. Escifomedusas con campanas en forma de plato o escudilla y bordes festoneados. La cavidad gastrovascular con canales o conductos radiados se extiende desde el estómago central al borde de la campana. Se encuentran en todos los océanos del mundo. *Cyanea*, *Pelagia*, *Aurelia*, *Chrysaora*, *Stygiomedusa*.

Orden Rhizostomae. Campana de medusa carente de tentáculos. Brazos orales de manubrio ramificados que llevan aberturas bucales secundarias que conducen a los brazos. Los canales de los brazos del manubrio pasan al estómago. Boca original perdida por fusión del brazo oral. Escifozoos del litoral, tropicales y subtropicales. *Cassiopeia*, *Rhizostoma*, *Mastigias*, *Stomalophus*.

CLASE ANTHOZOA (ANTOZOARIOS)

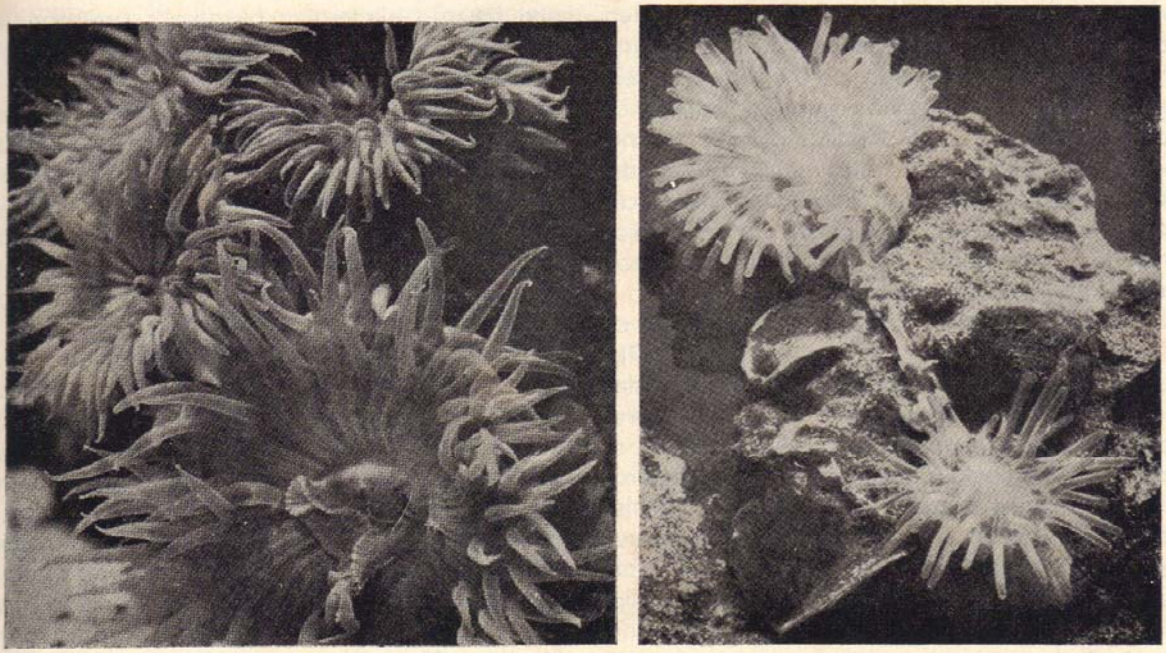
Los antozoos o antozoarios son celentéreos polipoides solitarios o coloniales en los que no se observa etapa medusoide. Son miembros de esta clase muchas formas bien conocidas como anémonas de mar, gorgonias, corales, y trinitarias marinas. Es sin duda la clase más nutrida de los celentéreos, ya que incluye más de 6 000 especies.

Aunque los antozoos son polipoides difieren netamente de los pólipos de hidrozoos. La boca conduce a una faringe tubular que se extiende a más de la mitad de camino en la cavidad gastrovascular (figs. 5-27; 5-31; y 5-35). La faringe deriva del ectodermo invaginado. La cavidad gastrovascular está dividida por tabiques o mesenterios longitudinales, en compartimientos radiados, y los bordes mesentéricos ostentan nematocistos. Las gónadas, como en los escifozoos, son gastrodérmicas, y la mesoglea es generalmente celular. Los nematocistos, en oposición a lo observado en hidrozoos y escifozoos, no poseen tapa u opérculo. El nematocisto del antozoo tiene su extremo superior dividido en tres partes que se pliegan hacia atrás durante la expulsión. No existe cnidocilo en el nematocisto del antozoo.

Con objeto de simplificar el estudio de esta clase, sin duda algo heterogénea, nos ocuparemos separadamente de las anémonas de mar, los corales pétreos, y los corales alcionarios.

Anémonas de mar. Son las anémonas de mar pólipos solitarios más voluminosos y más pesados que los pólipos de los hidrozoarios (fig. 5-26). La longitud de las anémonas varía de dos a varios centímetros, y su diámetro de uno a tres centímetros, si bien algunas especies alcanzan mayor tamaño. Determinadas especies de *Stoichactis* de la Gran Barrera de Arrecifes de Australia, pueden tener un diámetro de más de 90 cm en su extremidad oral. Con frecuencia, las anémonas de mar ostentan brillantes colores, que pueden ser blanco, verde, azul, anaranjado, o rojo, o una combinación de ellos. Algunas son verdaderamente espectaculares.

Las anémonas de mar habitan aguas costeras en todos los confines del mundo, pero abundan de manera muy especial en los océanos tropicales. Suelen vivir adheridas a las rocas, conchas, y maderos sumergidos, y algunas labran madrigueras en el lodo o en la arena. Algunas especies son comensales en las conchas de cangrejos ermitaños. Ciertas variedades de cangrejos buscan determinadas especies de anémonas, ejercen fric-



A B

FIG. 5-26. A, Grupo de la anémona de mar, *Anthopleura elegantissima*, común en las costas del Pacífico. (Cortesía de Turtox News.) B, Dos individuos hijos de *Anthopleura elegantissima* inmediatamente después de división asexual. (Cortesía de M. Woodbridge Williams. En Buchsbaum, R. M. y Milne, L. J., 1961: *The Lower Animals*, Chanticleer Press, Nueva York.)

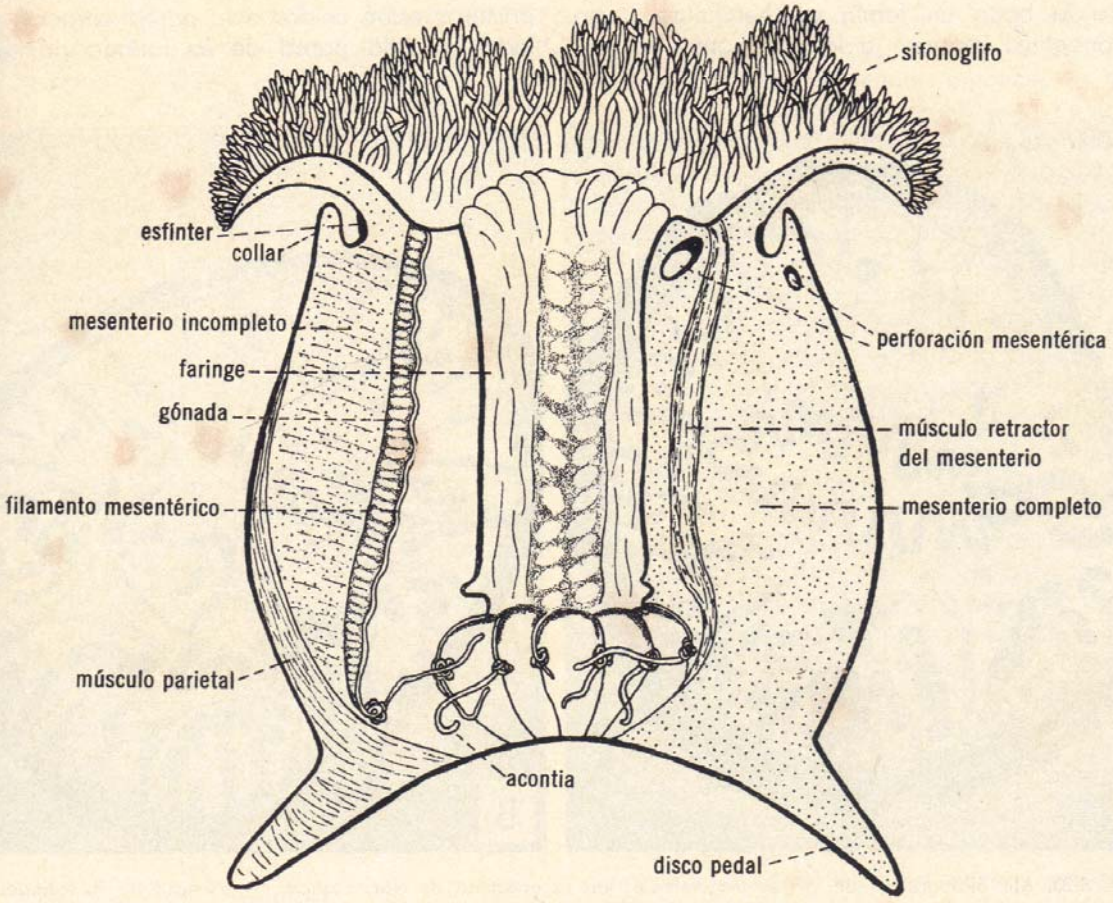


FIG. 5-27. Anémona de mar (sección longitudinal). (Según Hyman.)

ción sobre su columna hasta que se desprenden, y después la aplican sobre su concha hasta lograr que queden bien adheridas. Es más, el cangrejo lleva consigo a su anémona cuando cambia de concha. Tales fenómenos obedecen a que la anémona proporciona protección y camuflaje al cangrejo, y quizá a su vez ella obtenga algún alimento atrapado por aquél. Algunos congrejos fijan anémonas a sus pinzas, las cuales tienden hacia sus enemigos rapaces como medio de defensa.

La mayor parte del cuerpo de la anémona de mar está formado por una fuerte columna (fig. 5-27). En el extremo aboral de dicha columna destaca un disco pedal aplanado que le sirve para fijación. En el extremo oral la columna se ensancha ligeramente para formar el disco oral, en el cual se aprecian buen número de tentáculos huecos. En el centro del disco oral se observa una boca en forma de hendidura, que presenta en uno o en ambos extremos un surco ciliado llamado sifonoglifo que facilita la circulación del agua hacia la cavidad gastrovascular. La función de la corriente de agua quizá sea conservar un esqueleto interno líquido o hidrostático contra el cual actúa el sistema muscular. Es posible también que el flujo de agua en la cavidad gastrovascular proporcione una oportunidad más para el intercambio de gases a través de la superficie gastrodérmica.

Tanto la boca en forma de hendidura como los sifonoglifos imponen a las anémonas de mar una simetría bilateral o birradial, correspondiendo el primer tipo a la presencia de dos sifonoglifos, y el segundo a la de uno.

Cuando la anémona de mar se contrae, la superficie superior de la columna es impulsada hacia adelante y cubre el disco oral. En muchas anémonas, incluyendo la bien conocida *Metridium* de la costa atlántica, la columna presenta un pliegue circular en su unión con el disco oral, llamado collar, que cubre la superficie oral al contraerse la anémona (fig. 5-27).

Sigue a la boca una faringe aplanada, que se prolonga sobre unas dos terceras partes de la longitud de la columna (figs. 5-27 y 5-28, *A*). La pared de la faringe, que deriva de un estomodeo verdadero, posee las mismas capas que la pared corporal. El lado interno está cubierto por una epidermis ciliada, y el externo por gastrodermis; entre las dos se encuentra una capa de mesoglea. La faringe se conserva cerrada y plana por la presión del agua en la cavidad gastrovascular. El sifonoglifo permanece abierto por acción de una mesoglea especial, gruesa, y por la presencia de células epidérmicas voluminosas.

Como en todos los antozoarios, la cavidad gastrovascular de la anémona de mar se halla dividida por mesenterios longitudinales radiados. En estos animales suelen observarse dos tipos de mesenterios, llamados completo e incompleto. Los primeros están unidos a la pared corporal por un lado, y a la pared de la faringe por el otro

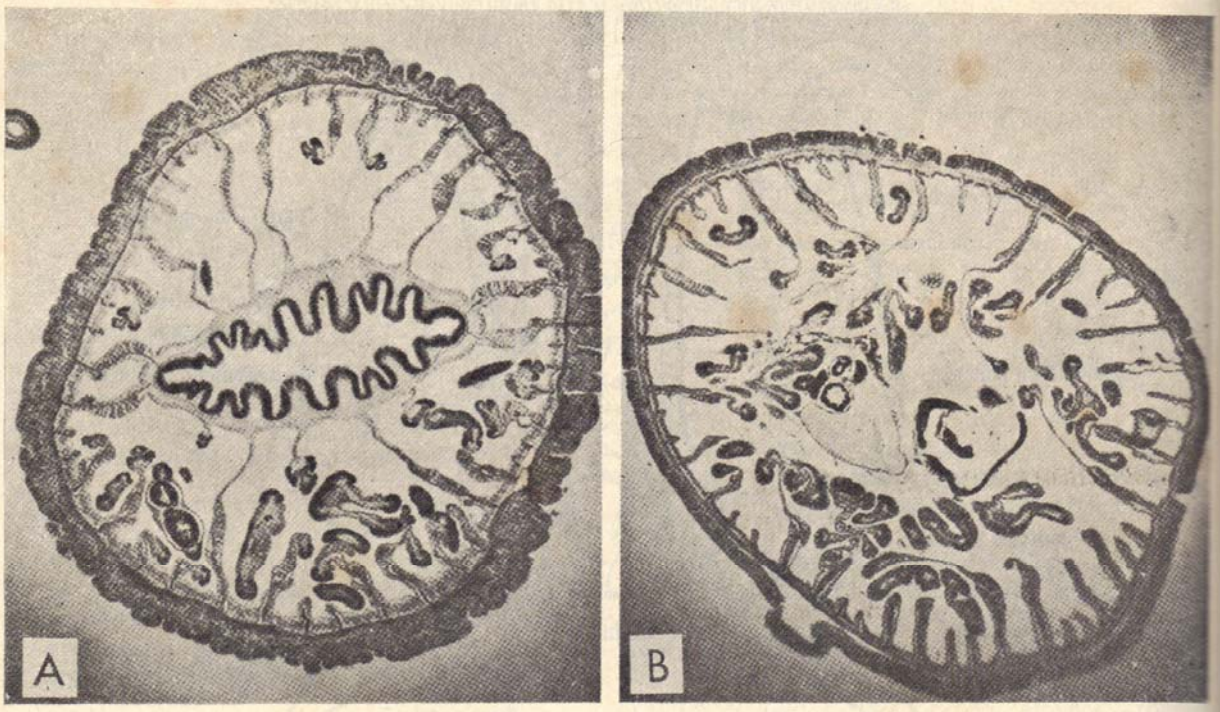


FIG. 5-28. Microfotografías de cortes transversales de la anémona de mar, *Epiactis*. A, A nivel de la faringe. B, Por debajo de la faringe. En *A*, nótese la capa espesa de mesoglea entre la gruesa epidermis externa y la fina gastrodermis interna. En la pared faríngea se observan las mismas capas aunque en posición invertida.

(figs. 5-27 y 5-28, *A*). Los mesenterios incompletos sólo se hallan unidos a la pared corporal extendiéndose sólo en parte en la cavidad gastrovascular. Los mesenterios están localizados en pares adyacentes, y su posición en relación con otros pares está relacionada con la simetría bilateral o birradial del animal.

Hay siempre un par de mesenterios completos llamados directores en cada uno de los lados afilados de la faringe. Es decir, que sobre cada par de mesenterios sobre un lado de la faringe, existe un par correspondiente en el lado opuesto. Los pares de mesenterios suelen observarse en múltiplos de seis. Cuando solamente hay seis pares, como en la especie primitiva *Halcampoides*, son completos y reciben el nombre de ciclo primario. La adición de un ciclo de pares incompletos secundarios localizados entre los pares primarios (no entre los miembros de un par), eleva el número total a doce pares. Un ciclo terciario de pequeños tabiques incompletos hace que el número ascienda a 24 pares, y así sucesivamente. Existen muchas excepciones a la simetría numérica que acabamos de describir. Por otra parte, la reproducción asexual produce muchas irregularidades, muy especialmente en *Metridium*.

En la parte superior de la región faríngea, los mesenterios están perforados por algunas aberturas que facilitan la circulación del agua (fig. 5-27). Por debajo de la faringe los mesenterios completos poseen bordes libres que se dirigen hacia la pared corporal.

Desde el punto de vista histológico cada mesenterio consta de dos capas de gastrodermis separadas por una capa de mesoglea; cada una de ellas se continúa con las capas correspondientes de la pared corporal, y también con las de la faringe, cuando los mesenterios son completos.

El borde libre de cada mesenterio incompleto es trilobulado y recibe el nombre de filamento mesentérico (figs. 5-28, *A*, y 5-29). Los lóbulos laterales, que no continúan por debajo de la faringe, están compuestos de células ciliadas y ayudan en la circulación del agua. El lóbulo medio consta de nematocistos y células glandulares enzimáticas, y se observa en todos los mesenterios por debajo de la faringe. En algunas anémonas de mar, incluyendo *Metridium*, el lóbulo medio se continúa en la base del mesenterio con un filamento llamado acontia, que se proyecta en la cavidad gastrovascular.

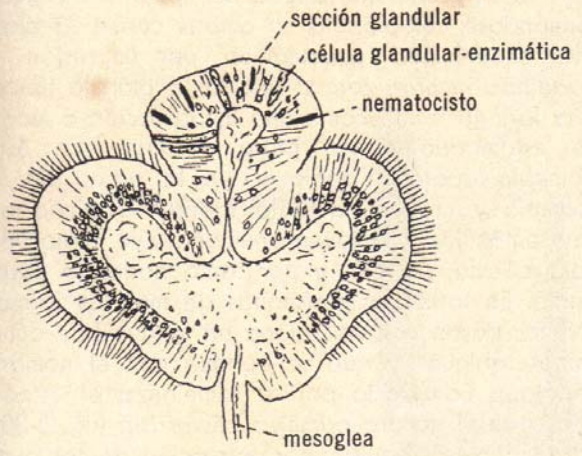


FIG. 5-29. Filamento mesentérico de una anémona de mar.

La histología de la anémona de mar es más o menos típica. La epidermis es muy rica en células glandulares mucosas y puede ser ciliada. La mesoglea, mucho más gruesa que la de los pólipos de hidrozoarios, posee gran número de fibras y amibocitos errantes.

Las anémonas de mar se alimentan de diversos invertebrados, y las grandes especies pueden capturar peces. La presa es paralizada por los nematocistos, atrapada por los tentáculos, y llevada por ellos a la boca, la cual se abre por acción de músculos radiales de los mesenterios. En el Mar Rojo y en la región del Indo-Pacífico, un pequeño pez comensal inmune a los nematocistos vive entre los tentáculos de *Stoichactis* y otras grandes anémonas marinas. Este pez se supone que ahuyenta a las tortugas de mar y ciertos pescados que pudieran alimentarse de anémonas. Muchas de éstas son en realidad alimentadores en suspensión. Los cilios de la superficie de la columna laten hacia el disco oral, mientras que cilios similares llevan el alimento a los extremos de los tentáculos, los cuales entonces se incurvan hacia abajo y depositan el alimento en la boca. Los organismos del plancton son atrapados en la superficie de la columna y tentáculos, donde el moco y los nematocistos desempeñan indudablemente un papel en su captura.

La acontia y el lóbulo medio de los filamentos mesentéricos, que toman contacto con el alimento, producen las enzimas para la digestión extracelular, en cuyo curso se digieren no sólo proteínas, sino también grasas. Estos filamentos son además sitio principal de absorción y digestión intracelular.

El sistema muscular en las anémonas de mar es mucho más especializado que en las otras dos clases de celentéreos. Las fibras epidérmicas longitudinales de la columna y faringe han desaparecido salvo en las especies primitivas; sin embargo, persisten en los tentáculos. Así, el sistema muscular es en gran medida gastrodérmico. Los haces de fibras longitudinales en los mesenterios forman los músculos retractores para acortamiento de la columna (figs. 5-28 y 5-30). Las fibras musculares circulares en la gastrodermis columnar están bien desarrolladas. En la unión de la columna y el disco oral, las fibras circulares forman un esfínter bien definido en muchas especies para cubrir dicho disco durante la retracción de los tentáculos (fig. 5-27).

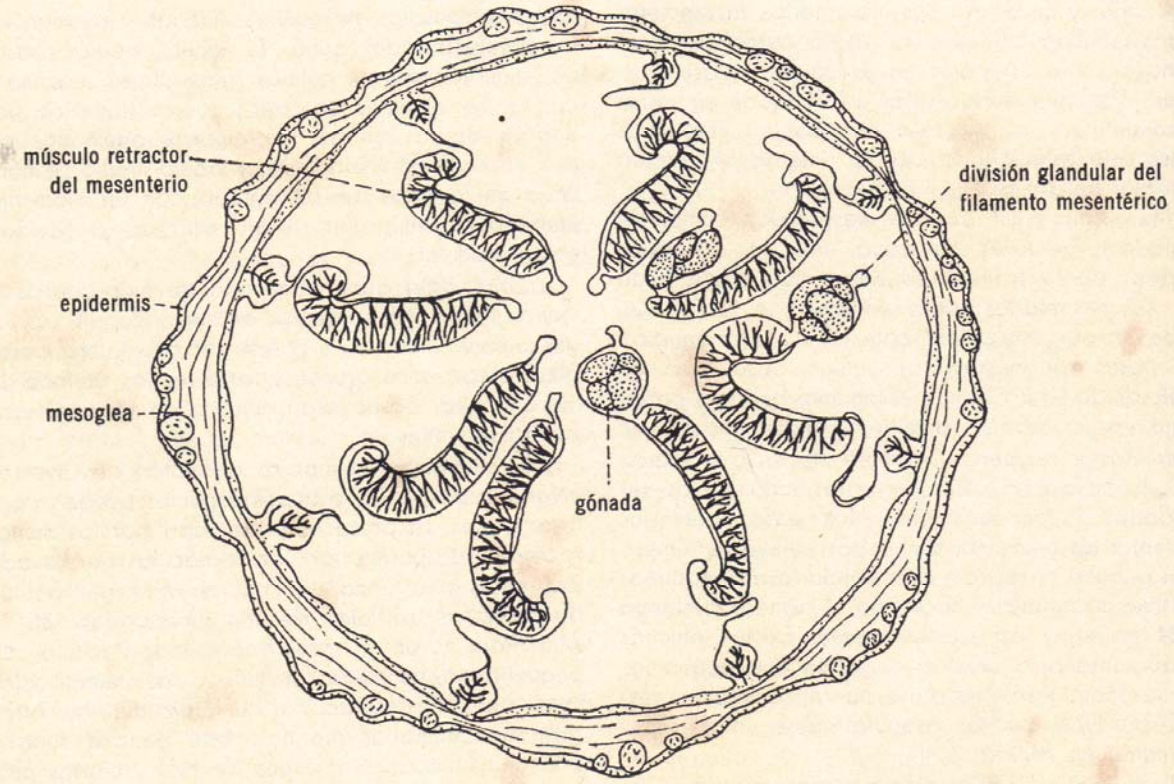


FIG. 5-30. Corte transversal de *Edwardsia* por debajo de la faringe. (Según Hyman.)

La presencia de mesenterios completos puede facilitar la función del esqueleto hidráulico interno al limitar la extensión máxima del diámetro de la columna cuando se contraen los músculos retractores. Si bien las anémonas de mar son esencialmente animales sésiles, muchas especies pueden cambiar de localización, mediante deslizamiento lento sobre el disco pedal, por flotación, o por marcha sobre los tentáculos. La especie *Stomphia coccinea*, norteamericana y europea, puede escapar a ciertos enemigos rapaces desprendiéndose de su punto de fijación y desplazándose mediante nado. El impulso natatorio lo obtiene a partir del movimiento de incurvación de su cuerpo. La dirección en que se moviliza depende exclusivamente del azar. Otras anémonas marinas nadan gracias a un movimiento de latigazos de los tentáculos.

El sistema nervioso adopta la modalidad típica de los celentéreos y es sináptico; no existen órganos especializados de los sentidos.

No es rara la reproducción asexual en las anémonas de mar. Un método frecuente es el denominado de laceración pedal, en la cual van quedando atrás partes del disco pedal a medida que el animal se mueve. En algunos casos brotan del disco lóbulos que salen por presión. Estas porciones desprendidas se regeneran y dan lugar a pequeñas anémonas marinas. Muchas anémonas se reproducen por fisión asexual longitudinal.

Estos animales pueden ser hermafroditas o dioicos; las gónadas se hallan localizadas en la gastrodermis, sobre los mesenterios en forma de bandas longitudinales por detrás del filamento mesentérico (figs. 5-27 y 5-30). En las especies hermafroditas, se producen óvulos y espermatozoos en diferentes épocas y a partir de las mismas gónadas, fenómeno conocido como protandria, muy frecuente entre los invertebrados.

Los huevos pueden ser fecundados en la cavidad gastrovascular con desarrollo del mismo en las cámaras mesentéricas; también puede tener lugar la fecundación fuera del cuerpo en el agua del mar. La segmentación puede ser igual o desigual, formándose celoblástula en ambos casos. La blástula experimenta gastrulación por ingresión o invaginación para formar una larva plánula típica. Una faringe forma como una invaginación a modo de estomodeo en la parte posterior. En este momento aparecen tabiques en la pared de la columna y crecen hacia la faringe. Todavía no hay tentáculos y la joven anémona vive como una bola ciliada, no fija, y por tanto nadando libremente. En todas las anémonas de mar las formas jóvenes pasan por una etapa en la que hay ocho únicos tabiques y que se conoce con el nombre de etapa Edwardsia por su semejanza al estado adulto en el género primitivo *Edwardsia* (fig. 5-30). Esta etapa es seguida por formación de tabiques adicionales para constituir el plano corporal del

adulto. Durante la etapa Edwardsia, la larva suele fijarse y formar tentáculos.

Corales pétreos o madrepóricos. Existe relación muy íntima entre las anémonas de mar y los corales pétreos. A diferencia de la anémona, el coral produce un esqueleto de carbonato de calcio. Algunos corales son solitarios con pólipos que alcanzan 25 cm de diámetro, pero en su mayor parte son coloniales con pólipos muy pequeños con diámetro promedio de 1 a 3 mm. Sin embargo, la colonia en su totalidad puede llegar a ser muy grande. Los pólipos coralíferos tienen estructura muy parecida a la de las anémonas de mar, pero no poseen sifonoglifos (figs. 5-31 y 5-32, C). Los filamentos mesentéricos contienen solamente un lóbulo glandular con nematocistos. Estos filamentos se proyectan en la porción central de la cavidad gastrovascular y pueden incluso proyectarse desde el interior de la boca durante la alimentación.

La ingestión de alimento se efectúa durante la noche, y siguiendo los mismos métodos que las anémonas, esto es, por alimentación de suspensión y actuando como rapaces. Los desechos son eliminados gracias a corrientes ciliadas especiales de dirección descendente que parten de la columna.

El esqueleto está compuesto de cristales de carbonato de calcio y es secretado por la epidermis de la mitad inferior de la columna, así como por el disco basal. Este proceso secretante produce una estructura esquelética en forma de copa llamada teca dentro de la cual el pólipo queda inamovible y fijo. El fondo de la copa contiene tabiques radiados. Cada tabique esquelético se proyecta hacia arriba, en la base del pólipo entre un par de mesenterios. Hand (1966) postuló que cabe interpretar semejante disposición como un fenómeno adaptativo para la eliminación completa del agua de la cavidad gastrovascular cuando el pólipo se contrae hacia abajo. Además, cree este autor que tal adaptación podría explicar la existencia de mesenterios en pares, o parejas. Es, pues, perfectamente concebible que los corales fueran los antecesores de las anémonas de mar, que también poseen mesenterios apareados.

Los pólipos de los corales coloniales están todos conectados entre sí, pero la fijación es lateral, y no aboral como en los hidroides. La pared de la columna se pliega hacia afuera por encima de la copa esquelética y conecta con pliegues similares de pólipos vecinos. Así, todos los miembros de la colonia están unidos por una lámina horizontal de tejido (fig. 5-31). Como esta lámina es, en realidad, un pliegue de la pared corporal, contiene una parte de la cavidad gastrovascular, y posee dos capas, superior e inferior de gastrodermis y epidermis, respectivamente. La capa epidérmica inferior secreta la parte del esqueleto localizada entre las copas en las cuales residen los pólipos. La colonia viviente de coral, por lo tanto, se encuentra enteramente encima del esqueleto y lo cubre por completo.

Las configuraciones esqueléticas de diversas especies de corales dependen en parte de la modalidad de crecimiento de la colonia, y en parte de la disposición de los pólipos en la misma (figs. 5-32 y 5-33). Unas especies forman masas esqueléticas planas o redondeadas, mientras otras crecen en forma ascendente o se ramifican. Cuando

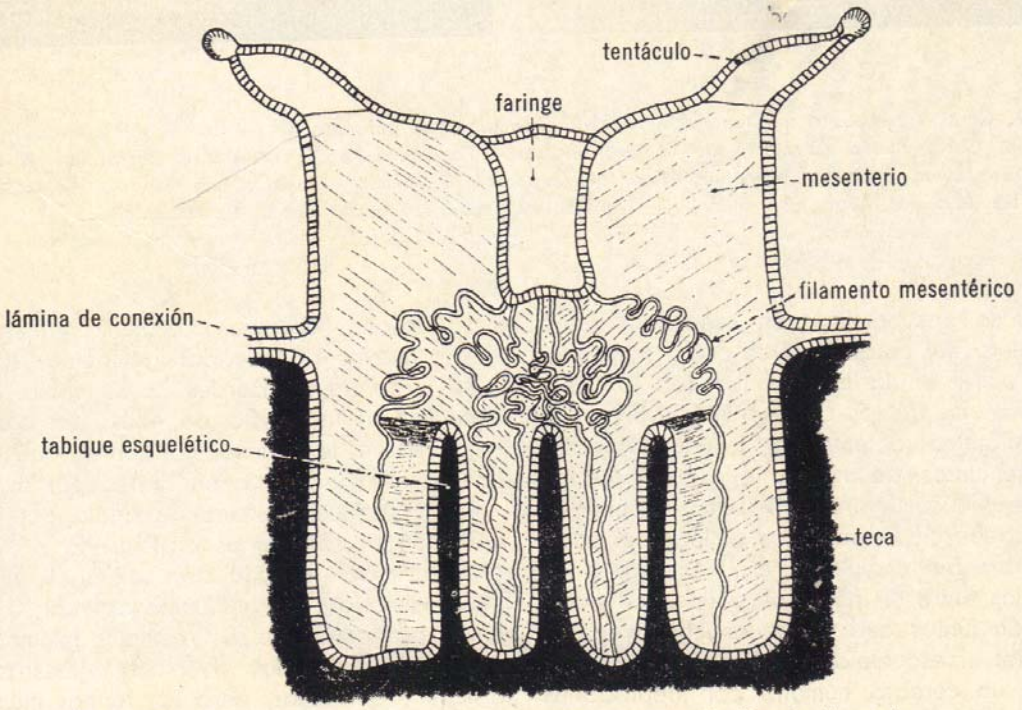


FIG. 5-31. Pólipo de coral en su teca (sección longitudinal). (Según Hyman.)

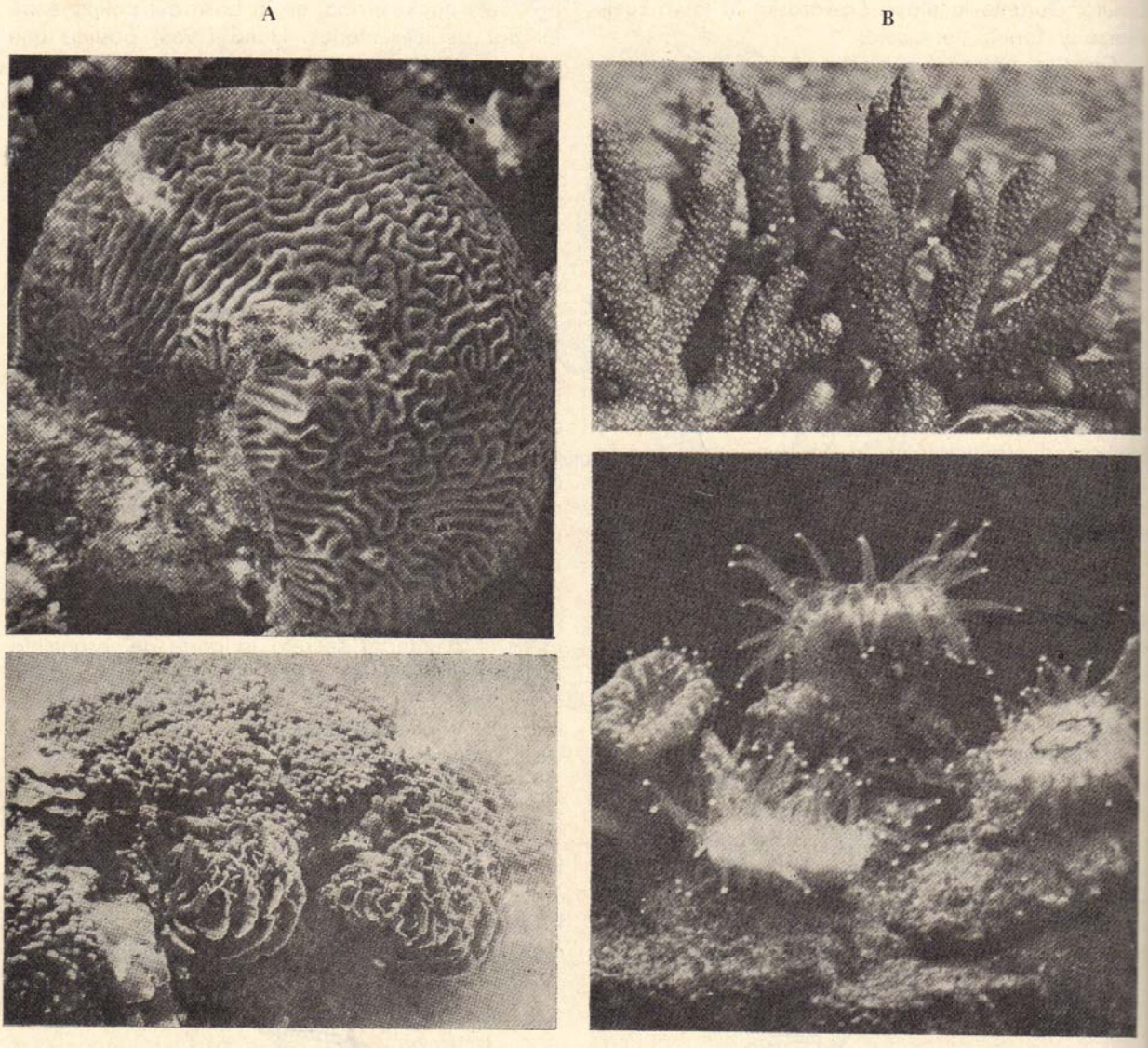


FIG. 5-32. Corales pétreos o madrepóricos. *A*, Coral encefaloide del arrecife de la Gran Barrera. (Cortesía de Fritz Goro.) *B*, Coral cuerno de ciervo de la Gran Barrera. (Por Allen Keast, cortesía de Buchsbaum, R. M. y Milne, L. J., 1961: *The Lower Animals*. Chanticleer Press, Nueva York.) *C*, Coral nudoso y con aspecto de lechuga de un arrecife de las Bahamas. (Por John Storr.) *D*, Corales en forma de copa. (Por D. P. Wilson.)

los pólipos se encuentran bien separados entre sí, el esqueleto del coral aparece como sembrado de hoyos, como en la especie llamada *Oculina*. En *Astrangia*, uno de los corales que viven en la costa del Atlántico septentrional, los pólipos están relativamente juntos, de manera que hay bastante material esquelético interpuesto para hacer que la teca destaque claramente. Los pólipos del coral encefaloideo están dispuestos en filas (fig. 5-32, *A*), separadas entre sí; pero los pólipos de cada fila están tan juntos que sus tecas confluyen. En consecuencia, el esqueleto de la colonia tiene el aspecto de un cerebro humano con depresiones o valles separados por lomos esqueléticos.

La colonia coralífera aumenta de tamaño al surgir nuevos pólipos por gemación, sobre todo a lo largo de los bordes de la misma. Según las especies, el fenómeno de gemación puede tener lugar sobre la lámina horizontal que establece la conexión lateral, o en los pólipos mismos.

La reproducción sexual es análoga a la observada en las anémonas de mar. El pólipo único, originado por reproducción sexual, se fija, y después valiéndose de gemación asexual se convierte en el progenitor de los restantes miembros de la colonia. Los corales viven en aguas templadas, árticas y antárticas, pero las faunas más ricas se encuentran en mares tropicales. Los corales que

forman arrecifes radican en océanos de aguas tibias. En las Antillas hay unas 35 especies formadoras de arrecifes, y alrededor de 200 especies participan en la Gran Barrera Australiana.

Muchas especies de corales necesitan aguas relativamente superficiales, y no viven a profundidades por debajo del nivel de penetración de la luz. Tal hecho es sobre todo cierto en algunas especies constructoras de arrecifes, las cuales tienen una distribución vertical de 90 metros o menos por debajo de la superficie del agua. Esta restricción vertical es impuesta probablemente por algas simbióticas del género Zooxanthellae (dinoflagelados en estado de palmela) que viven en los tejidos de los corales de arrecifes como en muchas otras especies de corales. Estas algas requieren luz solar para fotosíntesis, y los corales utilizan el oxígeno y quizá los carbohidratos de las mismas. Por otra parte, las algas también facilitan de algún modo la formación de depósitos para el esqueleto del coral, pues la calcificación se acelera durante la fotosíntesis y es más rápida en corales con este tipo de alga que en las que disponen de otros simbiontes. Goreau (1961) sugirió que la fotosíntesis en las algas puede aumentar la producción de carbonato de calcio por eliminación de bióxido de carbono [$Ca(HCO_3)_2 \leftrightarrows CaCO_3\downarrow + H_2CO_3\uparrow$] y también puede aumentar la eficacia metabólica del huésped por eliminación de sus productos de desecho, esto es, bióxido de carbono, amoniaco, fosfatos, y otros.

Los corales brindan un substrato para otras muchas especies de animales. Un arrecife tropical es en realidad una asociación de varios millares de especies de distintos tipos de animales que ocupan diversos nichos ecológicos (fig. 5-33). De las muchas asociaciones íntimas entre corales y otros animales quizá la más notable sea la de cangrejos y camarones comensales formadores de cápsulas o cuevas. Vemos que estos crustáceos habitan en ciertos tipos de corales que crecen ramificándose. En el caso del cangrejo, la pequeña hembra inmadura, después de varias etapas larvarias queda en reposo en una bifurcación u horquilla del coral. Las corrientes de agua creadas por este cangrejo sobre sus branquias afectan el tipo de crecimiento del coral, el cual tiende a crecer en la vecindad de la horquilla alrededor del cangrejo y sobre el mismo, formando una cámara de la cual el ocupante ya nunca escapará. Pequeñas aberturas en la colonia coralífera permiten la entrada de machos diminutos, así como de plancton que sirve de alimento al cangrejo.

Corales octocoralarios. Las anémonas de mar y los corales, por virtud de sus similitudes estructurales se incluyen en la subclase Zoantharia

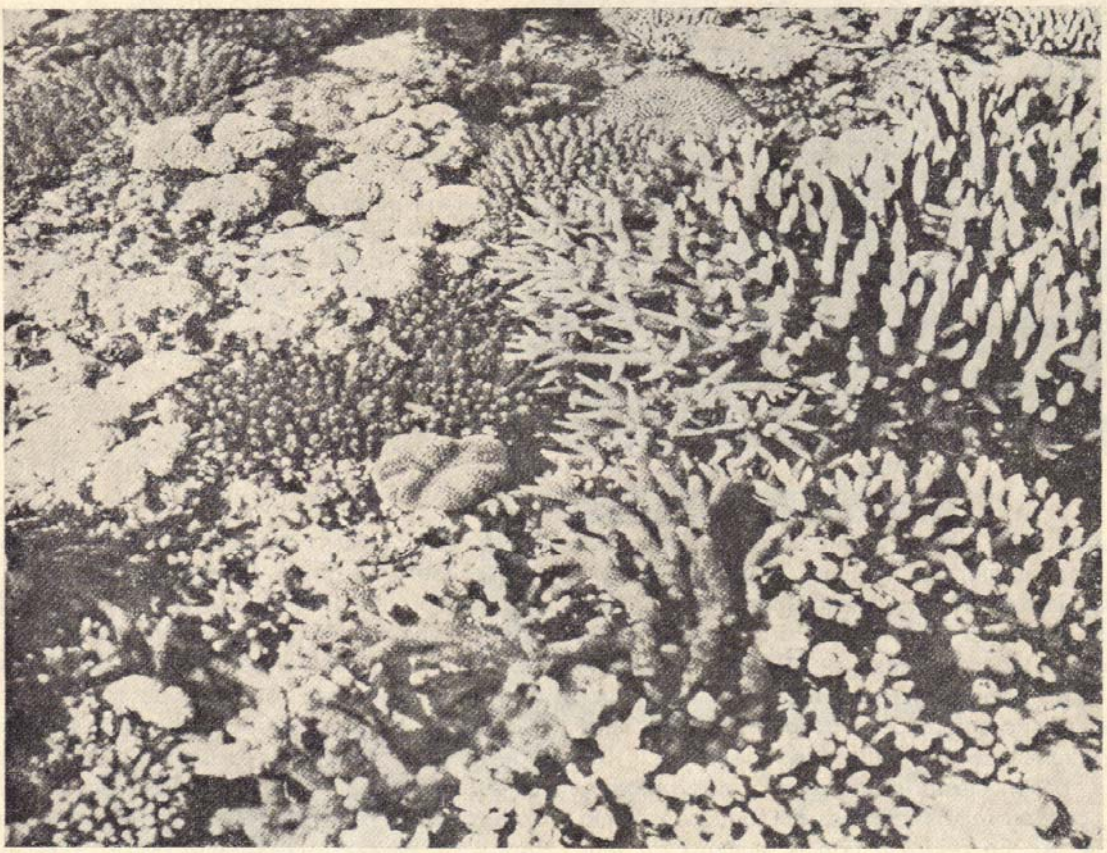
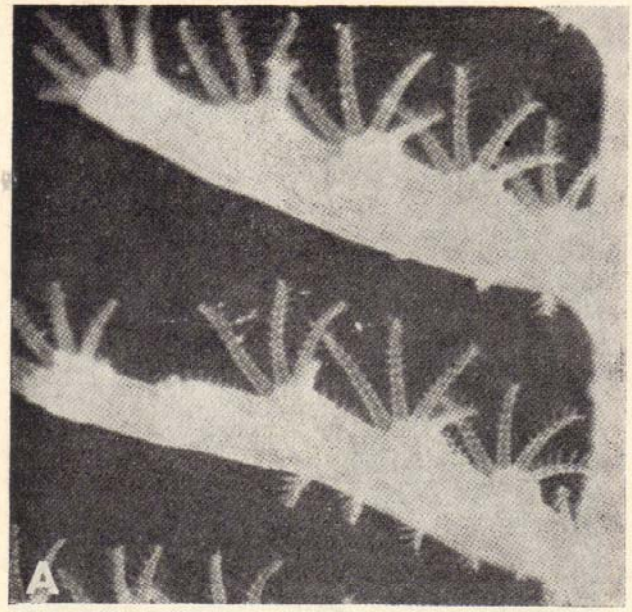
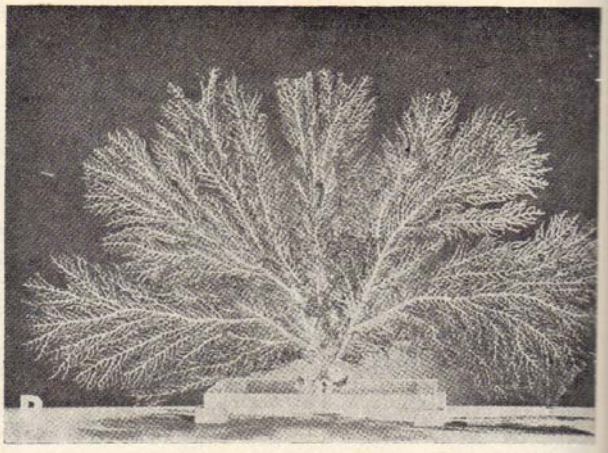
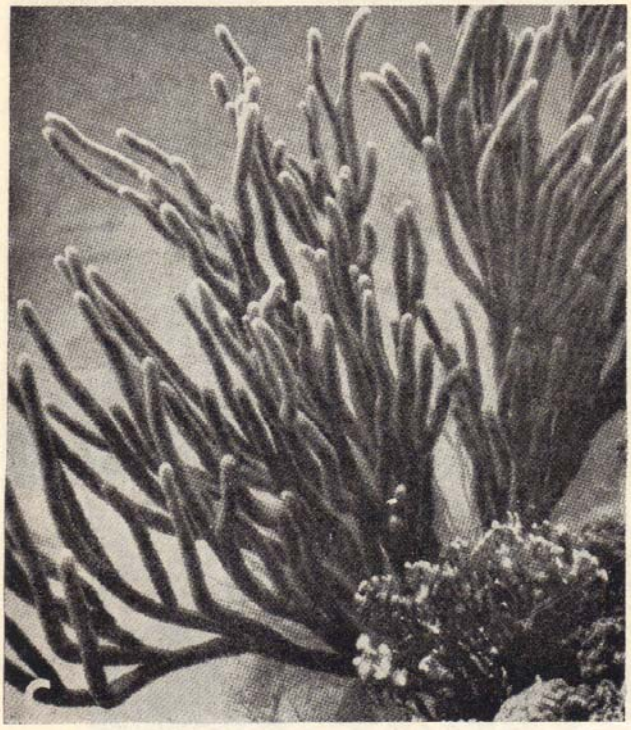


FIG. 5-33. Corales en el arrecife de la Gran Barrera a cierta distancia de la costa nordeste de Australia. Nótense las diferentes formas de crecimiento de las distintas especies. (Cortesía de Australian News and Information Bureau.)







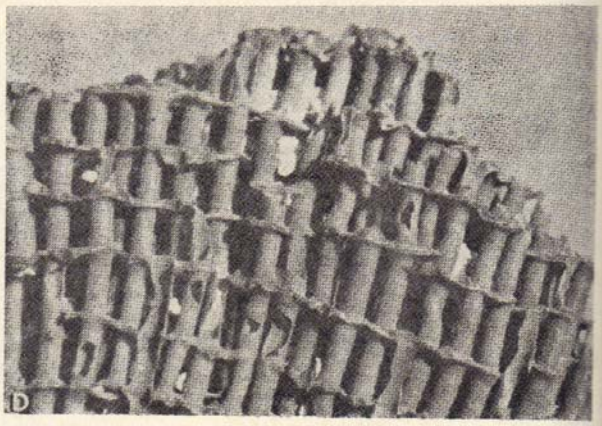


FIG. 5-34. Octocorales. *A*, Pólipos de pluma de mar. (Cortesía de Turtox News.) *B*, Abanico de mar. (Cortesía del American Museum of Natural History.) *C*, Látigos de mar. (Cortesía de T. Parkinson.) *D*, Tubos esqueléticos del órgano del mar.

(zoantarios). Los restantes antozoarios, entre ellos muchas formas marinas comunes, como plumas de mar, abanicos de mar, pensamientos de mar, órganos de mar y el coral látigo forman la subclase Octocorallia (octocorales) o Alcyonaria (alcionarios). Octocorales y zoantarios tienen estructura general parecida, pero poseen cierto número de características específicas y distintivas. Los primeros, tienen siempre ocho tentáculos pinados, esto es, poseen ramas laterales en forma de pluma (fig. 5-34, *A*). En relación con el número de tentáculos, hay siempre ocho mesenterios completos. Estos animales poseen un solo sifonoglifo.

Los octocorales son celentéreos coloniales, y sus pólipos más bien pequeños, parecidos a los de los corales pétreos. Los pólipos (fig. 5-35) de una colonia de alcionarios están unidos por masas de tejido que reciben el nombre de cenénquima y que consisten en porciones de mesoglea perforadas por tubos gastrodérmicos que se continúan con las cavidades gastrovasculares de los pólipos. La superficie de la masa carnosa en su totalidad está cubierta por una capa de epidermis que se une con la correspondiente de la columna del pólipo. Solamente la porción superior del pólipo se proyecta arriba del cenénquima.

Los amibocitos del cenénquima secretan material esquelético que sirve de sostén a la colonia. Así, pues, el esqueleto de los octocorales es interno y forma parte integral del tejido. Esta disposición brinda neto contraste con la observada en los corales pétreos en los cuales el esqueleto es enteramente externo. La armazón esquelética de los octocorales puede estar compuesta de espículas calcáreas fusionadas o libres, o de material córneo.

Entre las formas más conocidas de octocorales destacan las gorgonias o corales córneos (orden Gorgonacea), que incluye las plumas de mar, abanicos de mar, el coral látigo, y el preciado coral rojo *(Corallium)*. El cuerpo de la mayor parte de los corales gorgónidos posee un bastoncillo axial central compuesto de una substancia orgánica llamada gorgonina. En torno al eje hay un cilindro de cenénquima y pólipos (fig. 5-35). El cenénquima posee osículos o espículas calcáreas enclavadas, de diferentes formas y colores. Es precisamente el color de las masas calcáreas del esqueleto el que presta su matiz amarillo, anaranjado o rojo a la colonia. El coral rojo, muy valioso, *Corallium*, encontrado primariamente en el Mediterráneo y a cierta distancia de las costas del Japón se emplea en joyería. En este género la gorgonina orgánica central es substituida por un eje sólido de espículas calcáreas rojas fusionadas. La forma de crecimiento de los corales gorgónidos es parecida a la observada en las plantas, y a menudo distintiva. El coral látigo

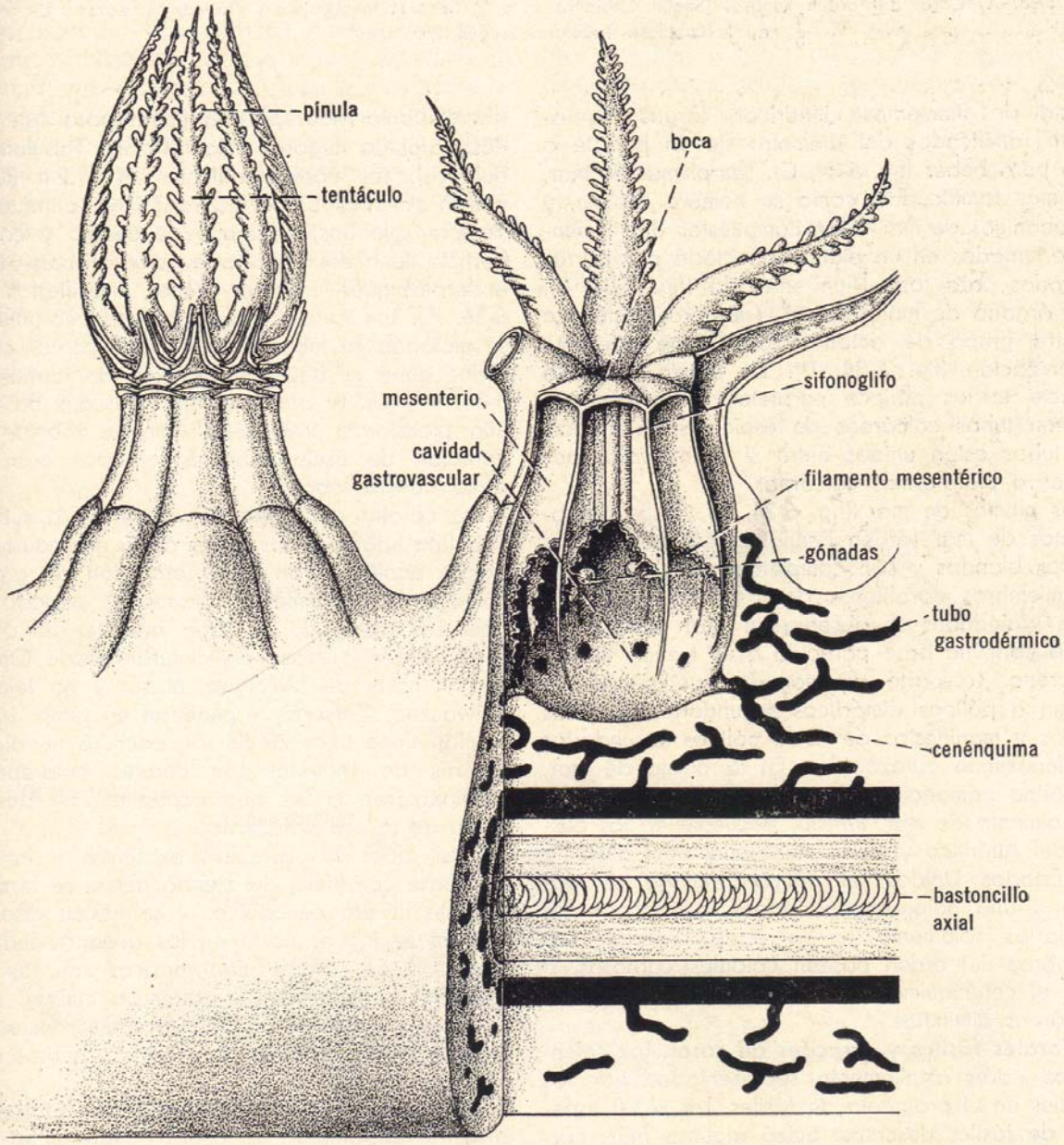


FIG. 5-35. Estructura de un coral gorgónido de la subclase Octocorallia de los antozoarios. (Según R. C. Moore.)

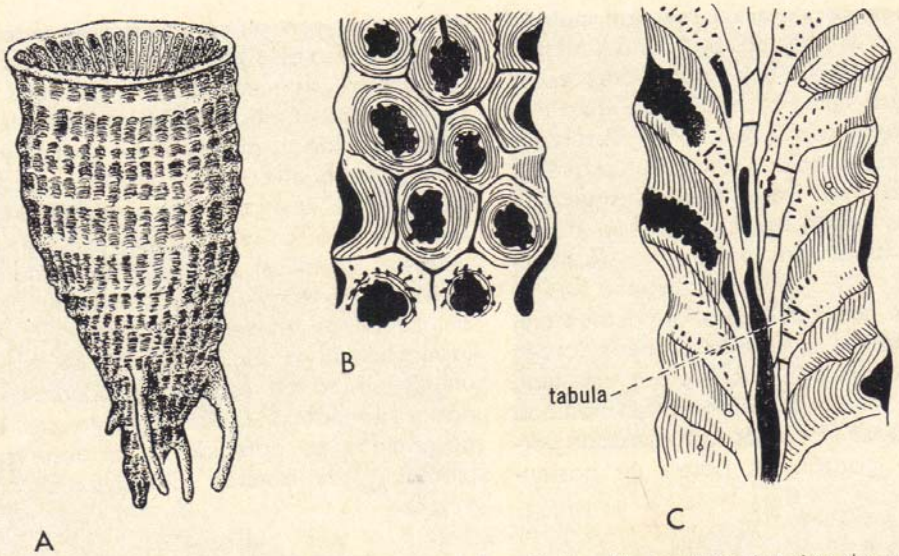


FIG. 5-36. A, Coral del orden Rugosa. (Según Orbigni.) B, y C, Sección longitudinal y vista de un extremo de un coral de la subclase Tabulata. (Según Rominger.)

consta de filamentos cilíndricos, largos, ligeramente ramificados del diámetro de un popote o paja para beber (fig. 5-34, *C*). Las plumas de mar, son más ramificadas, como su nombre implica, y los abanicos de mar están compuestos de filamentos orientados en un plano conectado por barras cruzadas para formar un enrejado (fig. 5-34, *B*).

El órgano de mar tropical, *Tubipora*, pertenece a otro grupo de octocorales y tiene diferente organización (fig. 5-34, *D*). En efecto, en esta especie largos pólipos paralelos están encerrados en tubos calcáreos de espículas fusionadas. Los tubos están unidos entre sí a intervalos por placas o plataformas calcáreas.

Las plumas de mar (fig. 5-34, *A*), y los pensamientos de mar (orden Pennatulacea) habitan los fondos blandos y son completamente distintos de los miembros coralíferos de los octocorales. En estas variedades se observa un gran pólipo primario con una base parecida a un tronco fija en la arena. La parte superior de este pólipo da origen a pólipos dimórficos secundarios; los más típicos y manifiestos de estos pólipos secundarios se denominan autozooides. En la pluma de mar, el pólipo primario es alargado y cilíndrico. En el pensamiento de mar, *Renilla*, frecuente en las costas del Atlántico y en la meridional de California en Estados Unidos, el pólipo primario se parece a una hoja, encontrándose los pólipos secundarios solamente en la parte superior. Los miembros del orden poseen colonias carnosas, si bien el cenénquima contiene osículos o espículas calcáreas diminutas.

Corales fósiles y arrecifes de coral. Los celentéreos están ampliamente representados por los corales en el protocolo de fósiles. Las 6 000 especies de fósiles descritas, quizá algunas más, pertenecen a tres grupos principales: el orden hoy día existente Madreporaria (madreporarios); el ya desaparecido Rugosa; y la subclase Tabulata (tabulados). Los correspondientes al orden Rugosa fueron similares a los madrepóricos, aunque casi siempre solitarios, en forma de cuerno y con superficie llena de rugosidades; presentaban además esclerotabiques más o menos manifiestos (fig. 5-36, *A*). Los corales tabulados eran coloniales y se alojaban en tubos esqueléticos externos conectados entre sí de las más diversas formas (fig. 5-36, *B* y *C*). La base del tubo descansaba sobre una plataforma transversal llamada *tabula*, pero carecían de esclerotabiques o éstos eran muy poco desarrollados.

Los corales del orden Rugosa y de la subclase Tabulata habitaron los mares de la era paleozoica donde contribuyeron a la formación de grandes arrecifes, especialmente durante el periodo silúrico. Los restos de un gran arrecife del silúrico se extienden a modo de cinturón desde Ontario, por el norte de Michigan, al sur y no lejos de Milwaukee, Chicago, y penetran en Ohio. La formación tiene unos 75 Km de anchura en algunos lugares de Indiana. Los corales madrepóricos reemplazaron a los que acabamos de describir al fin de la era paleozoica.

Casi todos los arrecifes existentes y las islas con base coralífera del mundo actual se formaron durante la era cenozoica, y se hallan diseminados en su mayor parte en los océanos Indico y Pacífico. Los corales madrepóricos son los principales constituyentes de estos arrecifes y sirven de base para otros organismos sésiles, incluyendo muchos de los corales alcionarios descritos en la sección anterior.

La formación de islas coralíferas, atolones y arrecifes marginales, tal como ocurre en el Pacífico, depende de la sumersión de un cono vol-

cánico saliente. El desarrollo del arrecife durante la sumersión se vio complicado por las fluctuaciones periódicas del nivel del mar. Los cilindros de roca extraídos con taladro en el atolón de Eniwetok ilustran respecto a la evolución histórica de este arrecife. En efecto, Eniwetok es un anillo insular incompleto que rodea una laguna interior de unos 30 Km de un lado al otro (fig. 5-37, *A*, *B* y *C*). En el lado externo del atolón hay un arrecife plano que está a flor de agua durante la marea baja, y que se dirige en forma escalonada en dirección descendente hacia el mar. Es precisamente a lo largo de este borde donde es más abundante el crecimiento de corales. El lado interior del arrecife está rodeado por una zona de vegetación que desciende suavemente hacia la laguna.

Las perforaciones en Eniwetok permitieron comprobar la presencia de más de un kilómetro de espesor de roca coralina antes de llegar a un estrato basáltico, el cual marca la cima de un cono volcánico que se eleva más o menos un kilómetro desde el fondo del océano. El análisis de muestras obtenidas con taladro revela estratos que contienen sedimentos recristalizados y fósiles de plantas terrestres. Los sedimentos más antiguos y profundos datan de los comienzos de la era cenozoica. Con las pruebas disponibles en factible reconstruir la historia probable del atolón de Eniwetok.

En los albores de la era cenozoica, Eniwetok era una montaña marina volcánica cuya cumbre emergía sobre el océano como una isla. En torno al perímetro de dicha isla surgió un arrecife coralífero, llamado marginal. Durante el curso de la era cenozoica, y en forma gradual, se hundió el cono volcánico saliente. El arrecife marginal continuó creciendo hacia arriba a un ritmo análogo al del hundimiento, formando así una pared vertical que descansaba sobre la base volcánica basáltica. En el espacio formado por las paredes de coral la actual laguna del atolón llenó el área antes ocupada por el cono sumergido. Puede medirse el grado de sumersión por el kilómetro y medio de altura del arrecife, dato comprobado por perforaciones sucesivas. Ahora bien, la sumersión no fue uniforme. La era cenozoica se caracterizó por fluctuaciones del nivel del mar causadas en parte por periodos de glaciación. Cuando descendía el nivel del mar el arrecife se convertía en una isla circular, en la que desarrollaba la vegetación, y en la que se producía erosión, con cambio en el nivel de crecimiento más activo del coral. Estos cambios son registrados en el polen y fósiles vegetativos enclavados en las paredes de coral del atolón existente, y en los terraplenes erosionados sumergidos cuyo contorno circular es su perímetro externo. Por el contrario, cuando ascendía el nivel del mar la escena cambiaba a un arrecife circular bañado por las olas. La última fluctuación del nivel del mar fue de unos 200 cm, y dio lugar al atolón saliente del Eniwetok actual.

Se encuentran muchos ejemplos de arrecifes y atolones marginales en zonas donde existen corales formadores de arrecifes. Varían notablemente en grado de desarrollo, y la naturaleza del arrecife o isla asociada puede presentar algunas di-

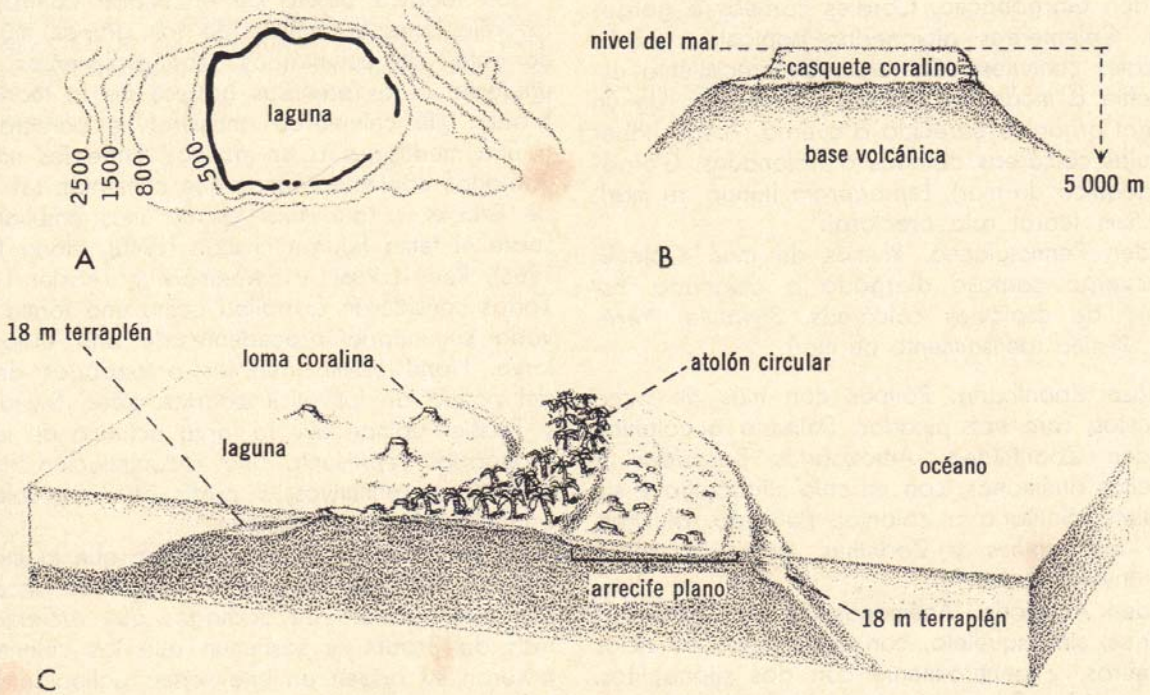


FIG. 5-37. Esquemas de la topografía del atolón de Eniwetok. A, Configuración del atolón y aguas profundas circundantes. B, Corte a través del casquete de coral y base volcánica. C, Corte que atraviesa parte del atolón.

ferencias, cuando la comparamos con la historia que acabamos de referir de Eniwetok.

A lo largo de ciertos litorales pueden formarse arrecifes en forma de barreras, y probablemente el ejemplo más notable al respecto sea la Gran Barrera de Australia. Este gran arrecife se extiende unos 1 800 Km a lo largo de la costa oriental de aquel continente, y la laguna situada entre el arrecife y la tierra firme tiene una anchura que varía entre 15 y 225 kilómetros.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE ANTHOZOA

Subclase Octocorallia, o Alcyonaria. Pólipo con ocho tentáculos pinados. Casi enteramente colonial.

Orden Stolonifera. Masa sin cenénquima; pólipos originados en un estolón reptante. Esqueleto de tubos calcáreos, o de espículas aisladas, también calcáreas; otras veces sin esqueleto. Residente en aguas templadas y tropicales, y además superficiales. *Tubipora* (órgano de mar), *Clavularia*.

Orden Telestacea. Pólipos laterales sobre tallos simples o ramificados. Esqueleto de espículas calcáreas. *Telesto*.

Orden Alcyonacea. Corales blandos. Cenénquima en forma de masa parecida a caucho; colonia con crecimiento en forma de hongo o lobulada. Esquelto de espículas calcáreas aisladas. Netamente tropical. *Alcyonium, Gersemia*.

Orden Coenothecalia. Incluye solamente al coral azul del Indo-Pacífico, *Heliopora*, con esqueleto calcáreo masivo.

Orden Gorgonacea. Corales córneos o gorgónidos. Celentéreos alcionarios tropicales y subtropicales comunes, con forma de crecimiento ascendente a modo de plantas, y esqueleto de un material orgánico parecido a cuerno. Puede haber espículas calcáreas aisladas o fusionadas. *Gorgonia* (abanico de mar), *Leptogorgia* (látigo de mar), *Corallium* (coral rojo precioso).

Orden Pennatulacea. Plumas de mar. Colonia con cuerpo carnoso alargado o aplanado. Esqueleto de espículas calcáreas. *Stylatula, Veretillum, Renilla* (pensamiento de mar).

Subclase Zoantharia. Pólipos con más de ocho tentáculos, rara vez pinados. Solitario o colonial.

Orden Zoanthidea. Antozoarios parecidos a pequeñas anémonas, con un solo sifonoglifo y sin esqueleto. Solitario o colonial. *Polythoa*. Muchos, como *Epizoanthus* y *Zoanthus*, epizoicos sobre otros invertebrados.

Orden Actiniaria. Anémonas de mar. Antozoos solitarios, sin esqueleto, con mesenterios en ciclos hexámeros, y generalmente con dos sifonoglifos. *Halcampoides, Edwardsia, Metridium, Epiactis, Stoichactis*.

Orden Madreporaria, o Scleractinia. Corales pétreos. En su mayor parte antozoarios coloniales que secretan un esqueleto calcáreo externo resistente. Esclerotabiques dispuestos en ciclos hexámeros. *Fungia, Acropora, Porites, Astrangia, Oculina*. Muchas especies fósiles.

Orden Rugosa o Tetracoralla. Orden ya desaparecido de corales, casi todos solitarios, que poseen un sistema de esclerotabiques radiados mayores y menores. Periodos cámbrico o pérmico. *Zaphrentis*.

Orden Corallimorpharia. Tentáculos radiados. Parecidos a corales verdaderos, pero sin esqueleto. *Corynactis*.

Orden Ceriantharia. Antozoarios parecidos a anémonas con cuerpos muy alargados, adaptados para vivir en madrigueras labradas en la arena. Un sifonoglifo; mesenterios todos completos. *Cerianthus*.

Orden Antipatharia. Corales negros o espinosos. Especies de tipo gorgónido, y colonias erectas parecidas a plantas. Pólipos dispuestos en torno a un esqueleto axial compuesto de un material negro y espinoso y provisto de púas. Residente en aguas tropicales profundas. *Antipathes*.

Subclase Tabulata. Antozoarios coloniales, ya desaparecidos, con tubos esqueléticos calcáreos firmes, conteniendo plataformas horizontales o *tabulas*, sobre las cuales descansa el pólipo. Esclerotabiques ausentes, o poco desarrollados. *Favosites, Halysites*.

FILOGENIA DE LOS CELENTEREOS

Son todavía objeto de enconada controversia las relaciones evolutivas de los grupos más importantes de celentéreos. Los argumentos giran en torno a las premisas básicas de la teoría de Brooks. ¿El celentéreo ancestral se parecía más a una medusa o a un pólipo? Entre los muchos zoólogos contemporáneos que comentan las ideas de Brooks, y que han escrito más ampliamente sobre el tema figuran Hyman (1940), Hand (1959, 1966), Rees (1966), y Swedmark y Teissier (1966). Todos consideran al pólipo como una forma derivada secundaria procedente de una etapa de larva. Hand estima que los antozoarios derivan del pólipo de los escifozoarios. Rees, Swedmark, y Teissier opinan que la larva actínula de los hidrozoarios representa una recapitulación de los celentéreos primitivos a partir de los cuales se originó la forma medusoide.

En oposición a los que postulan que la medusa es la forma más cercana al celentéreo ancestral, hay buen número de zoólogos que rechazan la tesis de Brooks, y sostienen que los celentéreos tuvieron su origen en una forma polipoide primitiva. Los puntos de vista de muchos de estos zoólogos guardan relación con otras teorías evo-

lutivas y serán estudiados en el último capítulo de este volumen. Sin embargo, Theel (1966), especializado en filogenia de los celentéreos, afirma que la forma polipoide es la más primitiva y que los escifozoarios y antozoarios evolucionaron a partir de un antecesor polipoide común. Theel insiste en que la medusa nació independientemente tanto en hidrozoarios como en escifozoarios como un simple medio de dispersión.

BIBLIOGRAFIA

Bayer, F. M. y Owre, H. B.: The Free-Living Lower Invertebrates. The Macmillan Co., New York, pp. 25-123., 1968.

Brien, P.: Contribution a l'étude des hydres d'eau douce. Bull. Soc. Zool. France, *76*:277-296., 1951.

Carlgren, O.: A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria. Kungl. Svenska Vetenska. Handl., ser. 4, vol. 1, no. 1. (A monograph on the sea anemones of the world; includes a list of all known species and keys to genera.), 1949.

Chapman, D. M.: Evolution of the Scyphistoma. (Véase Rees, The Cnidaria and Their Evolution.), 1966.

Fraser, C.: Hydroids of the Atlantic Coast of North Amerrica. University of Toronto Press. (A monograph on the American North Atlantic hydroids. Keys, figures, and extensive bibliography included.), 1954.

Goreau, T. F.: On the relation of calcification to primary productivity in reef building organisms. (Véase Lenhoff and Loomis, pp. 269-285.), 1961.

Hand, C.: On the origin and phylogeny of the coelenterates. Syst. Zool., *8(4)*:191-202., 1959.

Hand, C.: On the evolution of the Actinaria. (Véase Rees, The Cnidaria and Their Evolution.), 1966.

Hyman, L. H.: The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora, vol. 1. McGraw-Hill, New York, pp. 365-661. (An excellent general account of the coelenterates; includes an extensive bibliography. The chapter *Retrospect* in the fifth volume (1959) of this series summarizes investigations on coelenterates from 1938-1958 and also discusses current ideas regarding invertebrate phylogeny)., 1940.

Hyman, L. H.: Coelenterata. *En* W. T. Edmondson (dir.): Ward and Whipple's Freshwater Biology. 2a. ed. John Wiley, New York, pp. 313-322. (Illustrated key to the North American fresh-water coelenterates.), 1959.

Kline, E. S.: Chemistry of the nematocyst capsule and toxin of *Hydra littoralis*. (Véase Lenhoff y Loomis, pp. 153-168.), 1961.

Kramp, P. L.: Synopsis of the medusae of the world. Mar. Biol. Assoc., U. K., *40*:1-469. (Brief descriptions and distributions of all known hydromedusae and scyphomedusae. Exhaustive bibliography.), 1961.

Lane, C. E.: The Portuguese man-of-war. Sci. Amer., *202(3)*: 158-168, 1960.

Lenhoff, H. M. y Loomis, W. F. (dirs.): The Biology of Hydra and Some Other Coelenterates. University of Miami Press, Coral Gables, Florida. (A collection of papers presented at a symposium on the physiology and ultrastructure of hydra and other coelenterates.), 1961.

Lytle, C.: Patterns of budding in the fresh-water hydroid, *Craspedacusta*. (Véase Lenhoff y Loomis.), 1961.

McCullough, C. B.: The contraction burst pacemaker system in hydras. Proc. XVI Intern. Congr. Zool., Washington, D. C., *1*:25., 1963.

Newell, N. D.: Questions of the coral reefs and West Indian reefs. Natural History, *68(3)*:118, and *68(4)*: 226. (A popular account of reef corals and reef formation.)

Pennak, R. W.: Fresh-water Invertebrates of the United States. Ronald Press, New York, pp. 98-113. (A brief treatment of the fresh-water hydrozoans with a key to the North American species.), 1953.

Rees, W. J. (dir.): The Cnidaria and Their Evolution. Academic Press, New York. (This volume represents a collection of papers presented at a symposium held by the Zoological Society of London in 1965.), 1966.

Rees, W. J.: The evolution of the Hydrozoa. (Véase Rees, The Cnidaria and Their Evolution.), 1966.

Swedmark, B. y Teissier, G.: The Actinulida and their evolutionary significance. (Véase Rees. The Cnidaria and Their Evolution.), 1966.

Theil, H.: The evolution of the Scyphozoa. (Véase Rees, The Cnidaria and Their Evolution.), 1966.

Yonge, C. M.: Ecology and physiology of reef building corals. *En* A. A. Buzzati-Traverso (dir.): Perspectives in Marine Biology. University of California Press, Berkeley, pp. 117-135, 1958.

Capítulo 6

CTENOFOROS

El pequeño filo Ctenophora está integrado por animales marinos generalmente conocidos como nueces de mar o peines gelatinosos. Posee unas 90 especies, algunas de las cuales abundan en aguas costeras. *Pleurobrachia* y *Mnemiopsis* son géneros frecuentes a lo largo de la costa del Atlántico septentrional.

Se cree que los ctenóforos descienden de celentéreos medusoides ancestrales. Esta relación con los celentéreos se pone de manifiesto en buen número de características de los ctenóforos. Así, vemos que poseen estos animales simetría radial y que el plan general del cuerpo es parecido al de una medusa. La cavidad gastrovascular adopta la forma de sistema de canales, y la gruesa capa corporal es comparable a la mesoglea de los celentéreos. Por otra parte, los ctenóforos han experimentado considerable especialización y presentan cierto número de innovaciones que señalan una discrepancia neta en relación con la línea celenterada. Se advierten con claridad estas diferencias en la descripción del filo que a continuación se inicia.

Los ctenóforos más primitivos o generalizados, como *Pleurobrachia* (fig. 6-1) y *Mertensia*, tienen forma ovoidal o esférica y su tamaño varía desde el de un guisante al de una pelota de golf. Suelen ser transparentes, pero algunas de sus estructuras, como tentáculos y filas de peines, presentan a veces matiz blanco, anaranjado o púrpura.

La pared corporal está compuesta de una epidermis externa de epitelio cilíndrico, cuboideo o sincitial. Poseen células sensoriales y a menudo glandulares-mucosas, pero no existen nematocistos, salvo en una especie. Debajo de la epidermis se encuentra una capa gruesa, homóloga de la mesoglea de los celentéreos, y que como ésta se compone de una materia de aspecto gelatinoso en la que abundan fibras y amibocitos, y que puede considerarse como una especie de mesénquima laxo. Sabemos que el mesénquima de los ctenóforos posee células musculares verdaderas, lisas y dispuestas en forma de red.

El cuerpo esférico puede dividirse en dos hemisferios (figs. 6-1 y 6-2). La boca en la parte inferior forma el polo oral; el punto del cuerpo diametralmente opuesto sostiene un órgano apical y señala el polo aboral.

El cuerpo es ulteriormente dividido en secciones iguales por ocho bandas ciliadas. Estas bandas, llamadas filas de paletas, dispuestas a modo de púas de peine, son características de los ctenóforos, hasta el punto de que de las mismas deriva el nombre de filo. Cada banda se extiende a lo largo de unas cuatro quintas partes de la distancia existente entre el polo aboral y el extremo oral del cuerpo, y está formada de placas transversales cortas de cilios largos fusionados, llamados peines, los cuales están dispuestos en sucesión, uno detrás del otro, para formar una fila de ellos.

Estos peines proporcionan su capacidad locomotora a los ctenóforos. El latido o vibración ciliar es ondulatorio y se inicia en el extremo aboral de la fila. El impulso eficaz de cada peine es hacia el polo aboral, de manera que el animal es dirigido con la boca, o extremo oral, hacia adelante. Los ctenóforos suelen conservarse en posición vertical con la boca dirigida hacia arriba, pero pueden nadar en dirección descendente y enderezarse cuando son inclinados por las corrientes de agua. El latido ciliar puede invertirse temporalmente cuando el cuerpo tropieza con algún objeto. El sistema nervioso y el órgano apical sincronizan y coordinan los movimientos de las ondas ciliares.

De cada lado del hemisferio aboral se halla suspendido un largo tentáculo ramificado. A diferencia de los tentáculos de los celentéreos, los correspondientes a los ctenóforos no están adheridos a la superficie de la esfera, sino que salen del fondo de un conducto epidérmico ciliado profundo llamado bolsa o vaina tentacular. Hay dos aberturas de bolsa localizadas entre filas de peines en lados opuestos del cuerpo, cada una en ángulo aproximado de 45 grados en relación con

el polo aboral. Aunque las filas de peines están dispuestas radialmente, los dos tentáculos imponen en los ctenóforos una simetría birradial más que radial verdadera.

Cada tentáculo consta de un núcleo central de mesénquima cubierto por epidermis. Las células musculares del mesénquima están frecuentemente dispuestas en haces de manera que los tentáculos son muy contráctiles. La epidermis tentacular, aunque carece de nematocistos, posee unas células adhesivas peculiares llamadas coloblastos provistas de una cabeza hemisférica localizada en la superficie de la epidermis (fig. 6-1, *B*). La cabeza está unida al núcleo de mesénquima del tentáculo por medio de un filamento recto en torno al cual se enrolla un filamento espiral contráctil. La super-

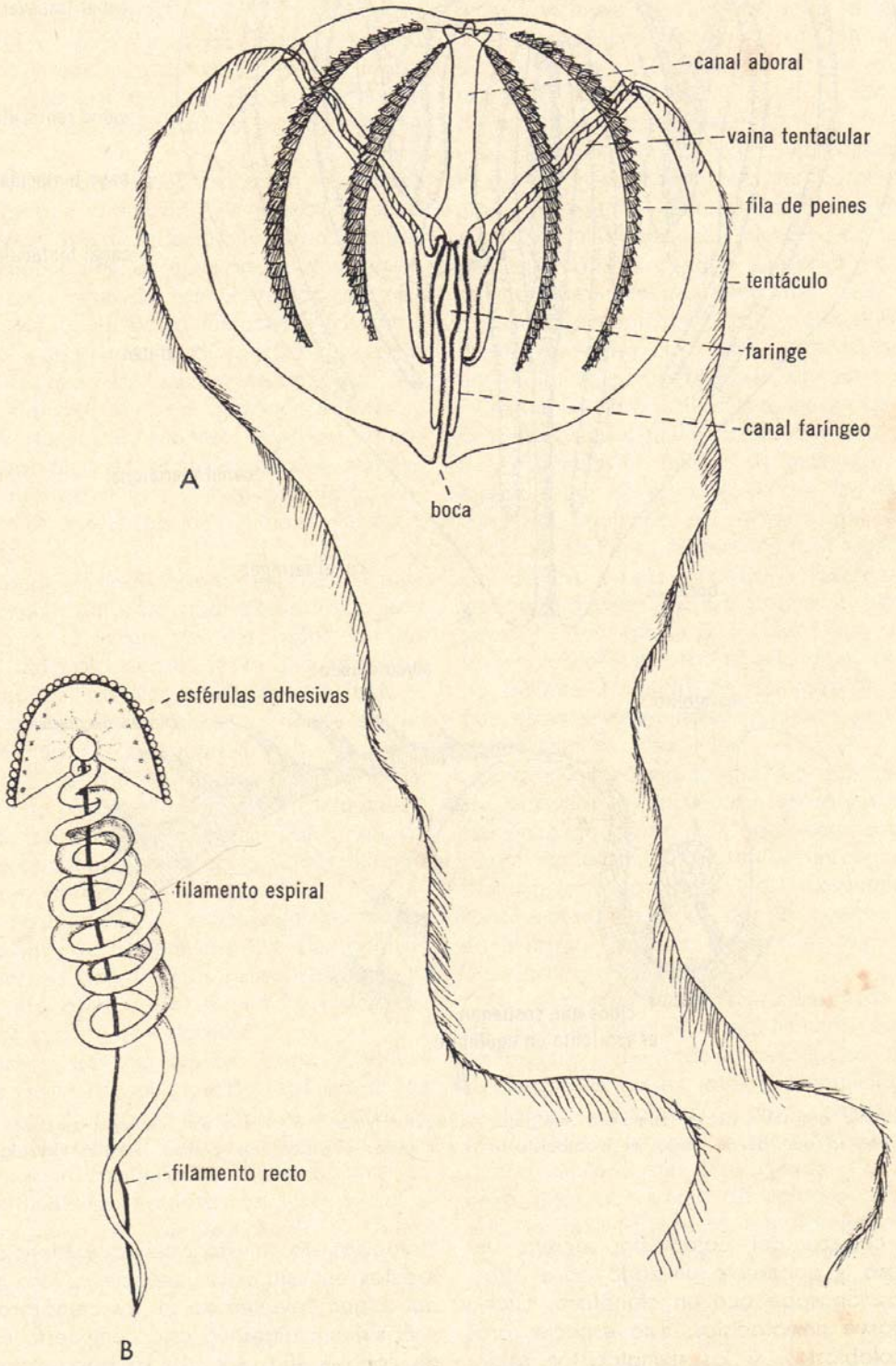


FIG. 6-1. *A, Pleurobrachia.* (Según Hyman.) *B,* Coloblasto. (Según Koma, tomado de Hyman.)

UNIVERSIDAD DEL VALLE

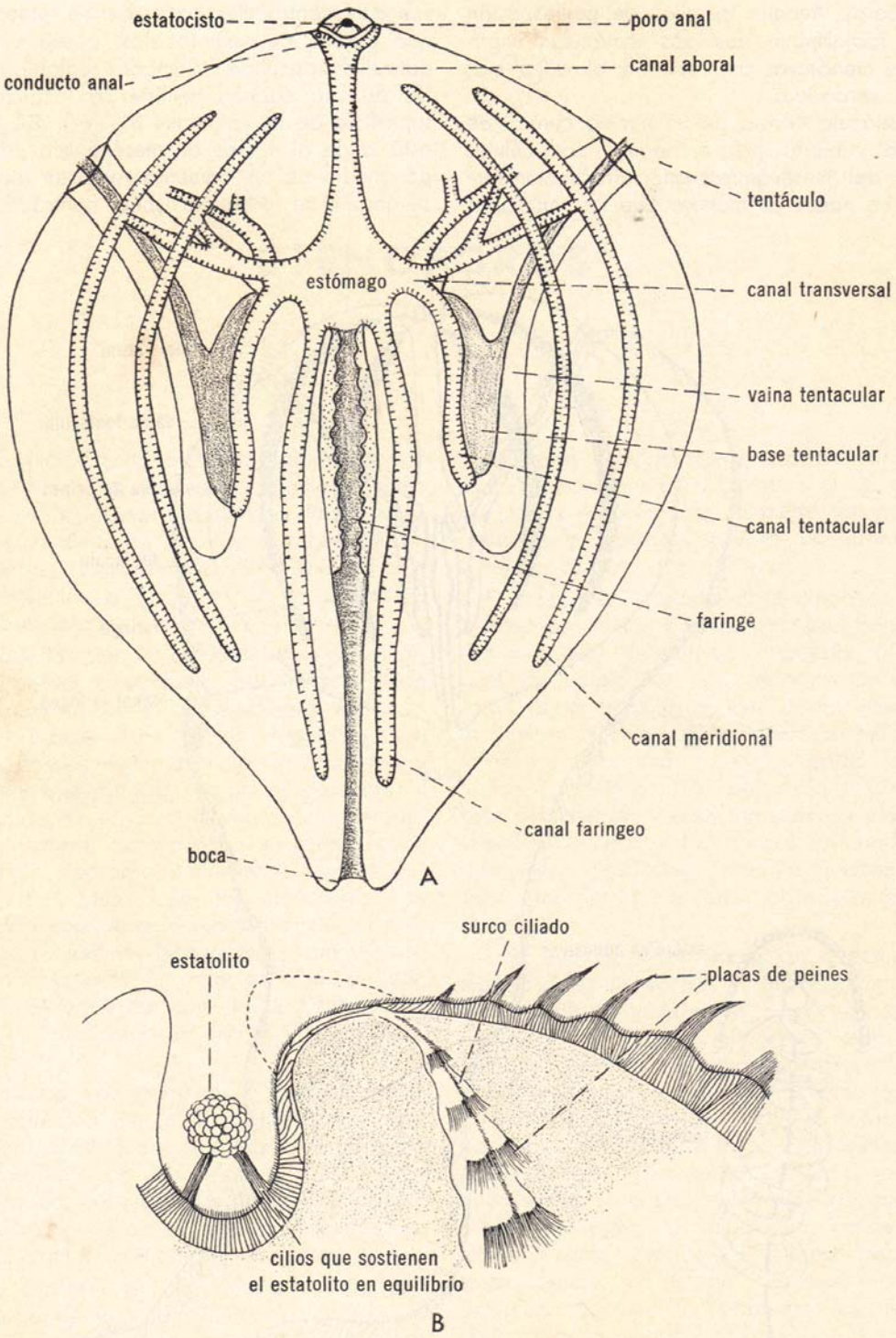


FIG. 6-2. A, Sistema digestivo de un ctenóforo cidipideo. (Según Hyman.) B, Parte del extremo anterior de un ctenóforo, en la que puede verse el estatocisto, surco ciliado, y placas de peines. (Según Horridge.)

ficie de la cabeza del coloblasto secreta un material viscoso y adherente utilizado para atrapar las presas. Se sabe que un ctenóforo, *Euchlora rubra*, posee nematocistos. Esta especie rara carece de coloblastos, y los nematocistos están dispuestos en cordones longitudinales sobre los tentáculos no ramificados. La existencia de nematocistos en esta única especie es una prueba más del origen celenterado de los ctenóforos.

El sistema digestivo está compuesto de una serie de canales (fig. 6-2, *A*). La boca conduce a una faringe tubular de gran longitud que se extiende

a lo largo del eje polar hacia el polo aboral. Las paredes de la faringe presentan muchos pliegues y están compuestas de células glandulares y epiteliales largas y ciliadas. La faringe deriva de una invaginación del estomodeo como en los antozoarios.

En un punto situado a unos dos tercios de la distancia hacia el polo aboral, la faringe se abre en un pequeño estómago, desde el cual parten cinco canales: dos de ellos faríngeos que se extienden hacia la boca desde el piso del estómago; dos transversales, que nacen de lados opuestos del estómago, y uno aboral que lleva al techo gástrico. Los canales transversales y faríngeos están orientados paralelamente al plano tentacular.

Los dos canales faríngeos discurren a ambos lados de la faringe y terminan en fondo de saco poco antes de alcanzar la boca. Los transversales son relativamente cortos y terminan en tres ramas; la primera rama llamada canal tentacular termina a los lados de la bolsa tentacular. Las otras dos ramas del canal transversal se conocen como canales interradiales, los cuales se inclinan durante una corta distancia en dirección aboral y se dividen de nuevo, de manera que hay cuatro canales interradiales a cada lado del cuerpo. Cada canal interradial se une con otro largo llamado meridional que corre por debajo de cada fila de peines.

El quinto canal, llamado aboral, es único y progresa en dirección del poro anal desde la bóveda del estómago a lo largo del eje polar. En las proximidades del polo aboral se ramifica en cuatro canales cortos, de los cuales dos reciben el nombre de anales que se abren a través de un poro anal encima de la superficie aboral cerca del estatocisto. Los canales anales están orientados también paralelamente al plano tentacular. Los otros dos canales son ciegos. Cabe señalar asimismo que el sistema de canales está edificado sobre un plano birradial.

El sistema digestivo, salvo la faringe, está revestido por epitelio gastrodérmico. En los canales el revestimiento es siempre más grueso en el lado que mira al eje polar, esto es, en el interno, y más fino y ciliado en el externo.

Los ctenóforos son carnívoros, y se alimentan de pequeños animales del plancton. Los productos alimenticios son atrapados por los coloblastos de los tentáculos extendidos y de aquí llevados a la boca. La digestión comienza extracelularmente en la faringe, y el líquido caldoso resultante pasa al estómago y sistema de canales, donde la digestión se completa intracelularmente. Las células localizadas en el lado externo ciliado de los canales quizá tengan como única función facilitar la circulación de líquido dentro del sistema. Los desechos no digeribles salen al exterior a través del poro anal y la boca.

Se caracterizan estos animales por su luminiscencia.

La luz se origina en las paredes de los canales meridionales, de manera que desde el exterior parece emanar de las filas de peines.

Se observan localizados también en los canales digestivos grupos de células llamadas en roseta, que se cree desempeñan cierto papel en la excreción u osmorregulación. Estas estructuras en roseta constituyen un círculo de células ciliadas que custodian una abertura entre la luz del canal y el mesénquima. Es muy probable que los productos de desecho o los líquidos en exceso abandonen el mesénquima y pasen a los canales siguiendo estas aberturas.

No existen órganos para intercambio de gases. El sistema nervioso de los ctenóforos es en esencia una red nerviosa subepidérmica desarrollada en forma muy especial debajo de las filas de peines. El único órgano sensorial es uno apical que contiene un estatolito (fig. 6-2, *B*), situado en una depresión profunda, y que descansa sobre cuatro penachos de cilios que lo sostienen en equilibrio. A partir de cada penacho de cilios se extiende un surco ciliado a modo de bifurcación que establece comunicación con una fila de peines. Cuando el animal es inclinado, la presión ejercida por el estatolito sobre los cilios respectivos del equilibrio es recibida por estas estructuras sensoriales, transmitiéndose señales por la vía de los surcos ciliados a las filas de peines correspondientes. De esta forma se altera la intensidad de los latidos y el ctenóforo se endereza. La sección de un surco ciliado en el órgano apical no detiene el latido de las filas de peines, sino que éste se independiza y pierde su coordinación con el de las otras filas.

Todos los miembros del filo son hermafroditas. Las gónadas se encuentran en forma de dos bandas localizadas en la pared engrosada de cada canal meridional; una banda es un ovario y la otra un testículo. Los óvulos y espermatozoos son expulsados al exterior por la boca y fecundados en el agua del mar, excepto en algunas especies que incuban sus huevos.

La embriogenia de los ctenóforos anticipa la de los protostomados en muchos aspectos. Nos limitaremos a una breve descripción de la misma. La segmentación es total y determinada. A veces se forma una blástula sólida compuesta de gran número de micrómeros suprayacentes a un pequeño número de macrómeros. La gastrulación tiene lugar por medio de epibolia e invaginación, esto es, los micrómeros, que formarán el ectodermo, crecen hacia abajo y envuelven a los macrómeros, los cuales simultáneamente se invaginan hacia el interior para convertirse en endodermo. El mesénquima parece derivar del ectodermo como el de los celentéreos, y por lo tanto debe considerarse como ectomesodermo.

La gástrula pronto se desarrolla en una larva que nada libremente. Esta larva, llamada cidipídea, es muy parecida a los ctenóforos adultos descritos anteriormente, y caracterizados por estructura corporal esférica u ovoidea. Las especies planas de ctenóforos poseen también una larva esférica cidipidea, que experimenta mayor transformación al alcanzar la estructura adulta. La existencia general de larvas esféricas en los ctenóforos confirma la creencia de que las formas primitivas eran esféricas u ovoideas.

El cuerpo de los ctenóforos manifiesta tendencia evolutiva a agrandarse o extenderse a lo largo del meridiano tentacular, y a comprimirse o

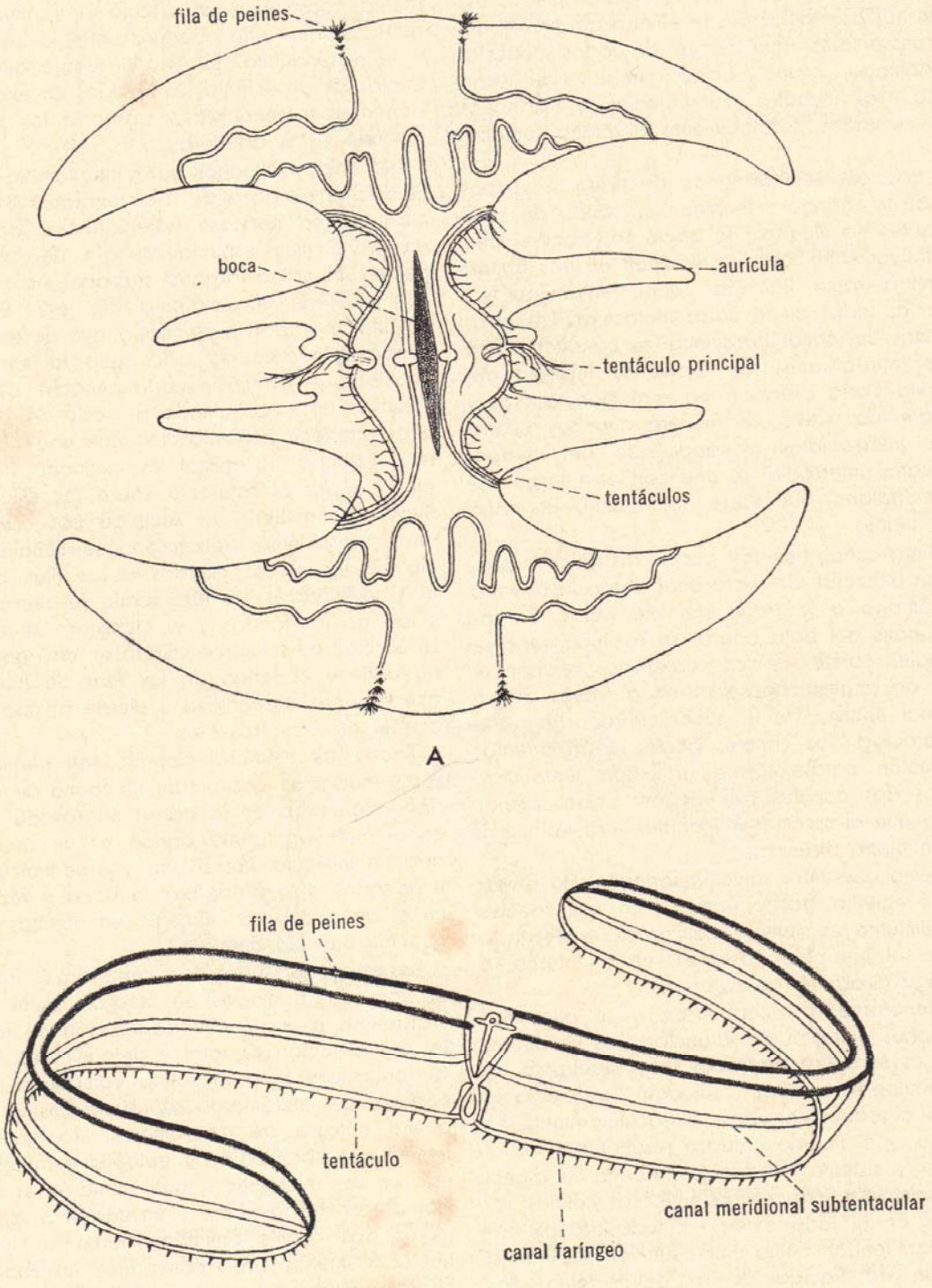


FIG. 6-3. A, Mnemiopsis (vista oral). B, Velamen. (Ambos según Mayer, tomado de Hyman.)

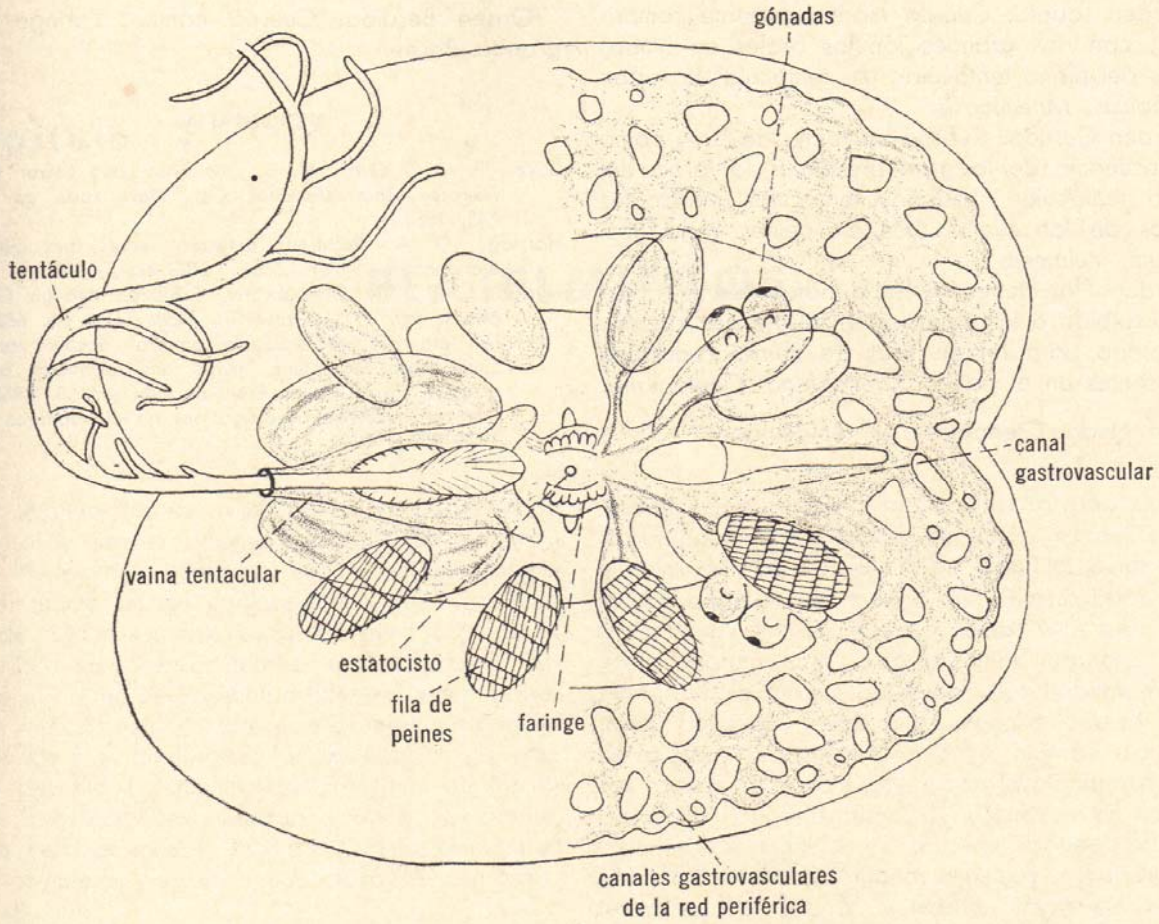


FIG. 6-4. *Ctenoplana*. (Según Komai, tomado de Hyman.)

aplanarse en el sentido del meridiano opuesto. Los ctenóforos actuales ilustran varios grados de esta modificación. Así, vemos que géneros como *Pleurobrachia* y *Mertensia* han conservado las estructuras primitivas u ovoides y no son netamente planos.

Mnemiopsis, género frecuente en la costa del Atlántico norte, es moderadamente aplanado (fig. 6-3, *A*). Sin embargo, a medida que se produjo especialización ulterior, experimentó constricción en la parte media del cuerpo en el sentido del plano tentacular, quedando las porciones externas ensanchadas en forma de grandes lóbulos. La forma resultante es parecida a una almeja. En los ctenóforos lobulados, los tentáculos son cortos, carecen de vainas, y han adoptado una posición cercana a la boca. Como consecuencia de este cambio de posición y tamaño de los tentáculos, se ha modificado algo el tipo de alimentación si lo relacionamos con el que acabamos de describir, aunque todavía se utiliza el plancton como alimento.

Velamen (fig. 6-3, *B*) y *Cestum*, género conocido como cinturón de Venus, se ha ensanchado y aplanado de tal forma que recuerda un cinturón transparente de celuloide. Una de las especies de *Cestum* tiene una longitud de más de un metro, y nada no sólo por medio de las filas de peines, sino también por ondulaciones musculares.

Otro grupo de ctenóforos lo constituyen varios géneros muy peculiares y netamente anormales, como *Ctenoplana* (fig. 6-4) y *Coeloplana*, que integran el orden Platyctenea. En contraste con algunos ctenóforos como *Cestum*, todos los miembros de este orden son aplanados en sentido dorsoventral, esto es, aboral-oral, y la mayor parte han adoptado un modo de existencia reptante o incluso sésil.

Debido a la semejanza de estos ctenóforos con los platelmintos policládidos, algunos antiguos zoólogos sostuvieron la teoría de que la línea artrópodos-anélidos-platelmintos de invertebrados deriva de los ctenóforos. Sin embargo, la similitud con los gusanos planos es sin duda superficial. Los ctenóforos que acabamos de describir poseen en la mayor parte de los casos todas las estructuras típicas características de otros miembros del filo.

RESUMEN SISTEMATIZADO

Clase Tentaculata. Ctenóforos con tentáculos.

Orden Cydippida. Cuerpo redondeado u oval; tentáculos ramificados y retráctiles dentro de bolsas. *Mertensia, Pleurobrachia.*

Orden Lobata. Cuerpo moderadamente comprimido, con dos grandes lóbulos orales en ambos lados del plano tentacular. Los tentáculos no están en bolsas. *Mnemiopsis*.

Orden Cestida. Cuerpo en forma de cinta como consecuencia de la gran presión a lo largo del plano tentacular. Los dos tentáculos principales y dos de las cuatro filas de peines reducidos. *Cestum, Velamen*.

Orden Platyctenea. Cuerpo notablemente aplanado debido a la reducción en el eje oral-aboral. Adaptado para reptar. Filas de peines reducidas o ausentes en el adulto. *Ctenoplana, Coeloplana*.

Clase Nuda. Ctenóforos sin tentáculos.

Orden Beroida. Cuerpo cónico. Faringe muy grande. *Beroë*.

BIBLIOGRAFIA

Bayer, F. M. y Owre, H. B.: The Free-living Lower Invertebrates. The Macmillan Co., New York, pp. 124-143, 1968.

Horridge, G. A.: Relations between nerves and cilia in ctenophores. Amer. Zool., 5:357-375., 1965.

Hyman, L. H.: The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. vol. 1, McGraw-Hill, New York, pp. 662-696. (An old but still valuable general account of the Ctenophora; excellent figures and extensive bibliography. The Chapter *Retrospect* in vol. 5 (1959) of this series surveys investigations on ctenophores from 1938-1958.), 1940.

Capítulo 7

PLATELMINTOS

Los restantes filos del reino animal poseen simetría bilateral y se les designa por ello en conjunto con el término Bilateria. Puede existir simetría radial, como en los equinodermos, pero es siempre de origen secundario. En el último capítulo se describen las diversas teorías encaminadas a explicar el origen de la simetría bilateral, pero de hecho muchos zoólogos están de acuerdo en que de todos los filos bilaterales, los platelmintos de vida libre del filo Platyhelminthes son los más primitivos. Estos animales muestran en forma elocuente, y de muchos modos, la transición a estructuras más complejas de seres más elevados con simetría bilateral.

El filo Platyhelminthes comprende tres clases de vermes, dos de ellas enteramente parásitas. La clase Trematoda incluye duelas y la Cestoda, tenias. La tercera clase, Turbellaria, está integrada por especies de vida libre que son sin duda antecesoras de las dos clases parasitarias. Los miembros del filo, aplanados en sentido dorsoventral, de aquí el nombre de tenias, presentan un grado de estructura sólido o acelomado. La boca es la única abertura hacia el aparato digestivo, cuando éste existe. Los protonefridios son órganos excretores u osmorreguladores, y el sistema reproductor es hermafrodita.

CLASE TURBELLARIA (TURBELARIDOS)

La clase Turbellaria, como las otras de los platelmintos, suele ser aplanada en sentido dorsoventral, y la forma del cuerpo, variable, puede ser ovalada o alargada. No son frecuentes en estos animales las prolongaciones cefálicas, y cuando existen pueden adoptar la forma de tentáculos (fig. 7-9, *A*), en número y posición variables, o de proyecciones laterales llamadas aurículas (fig. 7-1, *A*), como se observan a menudo en planarias de agua dulce. La coloración suele ser a base de matices de negro, pardo, y gris, aunque algunos grupos ostentan colores brillantes. Unas cuantas especies son verdes debido a la presencia de algas simbióticas. El tamaño de los turbeláridos varía desde especies microscópicas a otras de más de 60 cm de longitud, aunque la mayor parte miden menos de 10 mm. Estos animales son primariamente acuáticos, y la gran mayoría marinos. Si bien algunas especies son pelágicas, la mayor parte de ellas habitan en el fondo del mar y viven en la arena o lodo, debajo de piedras o conchas, o entre hierbas marinas. Las formas de agua dulce, como la planaria de laboratorio, *Dugesia* (fig. 7-1, *A*), viven en lagos, lagunas, manantiales y arroyos, donde ocupan hábitats profundos. Algunas especies se han hecho terrestres (fig. 7-1, *B*), y habitan solamente zonas muy húmedas, ocultándose debajo de palos y hojas durante el día, para salir en la noche en busca de alimento. Las planarias de tierra son los gigantes de los turbeláridos, ya que algunas alcanzan 60 cm o más de longitud. Son fundamentalmente tropicales, pero unas cuantas, como *Bipalium adventitium* norteamericana, viven en regiones templadas. Se han descrito unas 3 000 especies de turbeláridos.

Acoela (acelos)

Para muchos zoólogos, el orden Acoela es el más primitivo de los correspondientes a la clase Turbellaria, ya que estos pequeños vermes marinos muestran muchos caracteres primitivos, así como diversas etapas en el desarrollo de estructuras y sistemas de órganos observadas en animales más elevados de simetría bilateral. Buen número de zoólogos sostienen que los acelos están secundariamente reducidos y que los policládidos, o los rabdocelos macrostómidos (Ax, 1963; fig. 7-11, *A*) son el grupo más primitivo de turbeláridos. El autor considera muy convincentes las pruebas en pro de la posición primitiva de los acelos, y en este sentido será estudiado el orden en la siguiente exposición. Sin embargo, debe el alumno tener presente que muchos de los caracteres primitivos citados son de índole regresiva en opi-

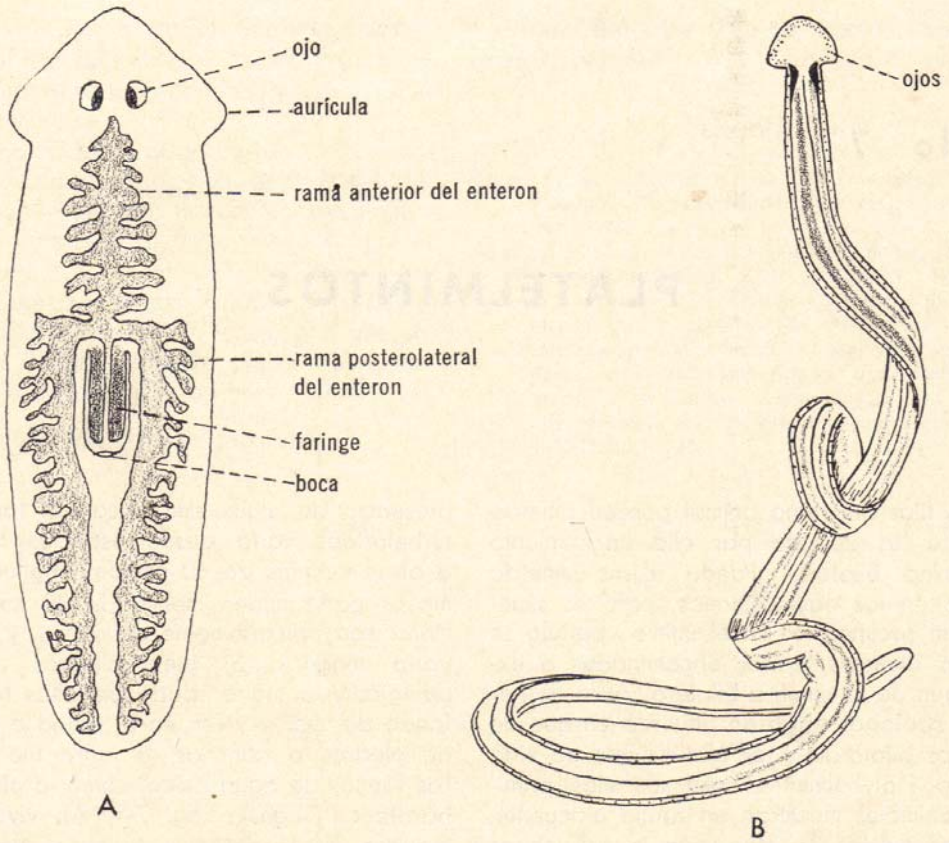


FIG. 7-1. A, Planaria de agua dulce, tricládido. B, Planaria terrestre, *Bipalium kewense*. Es cosmopolita, se encuentra en Florida, Louisiana, California, y distribuida en los invernaderos por toda la extensión de los Estados Unidos. (Según Hyman.)

nión de los zoólogos que no admiten la naturaleza primitiva del grupo. En el capítulo 21 se estudiará la significación filogenética de los diversos puntos de vista.

La mayor parte de los acelos tienen menos de 2 mm de longitud. El cuerpo de contorno ovalado o elíptico está cubierto por una sola capa de epidermis ciliada (fig. 7-2) que a menudo tiende a ser sincitial. En la etapa más primitiva, las bases de las células epidérmicas poseen prolongaciones contráctiles que forman una capa epidérmica muscular, disposición característica de los celentéreos. Sin embargo, en casi todos los acelos se ha producido por evolución una capa muscular bien definida compuesta de células contráctiles, y ya sin relación alguna con la capa epidérmica, sino situada inmediatamente por debajo de ella. La capa muscular suele estar compuesta de otras varias, una externa circular, otra interna longitudinal, y una tercera de fibras diagonales interpuesta entre las anteriores. Además, se extienden tiras musculares dorsoventrales por el interior del cuerpo.

La mayor parte de los acelos son nadadores y no animales reptantes; la locomoción tiene lugar a favor de cilios epidérmicos.

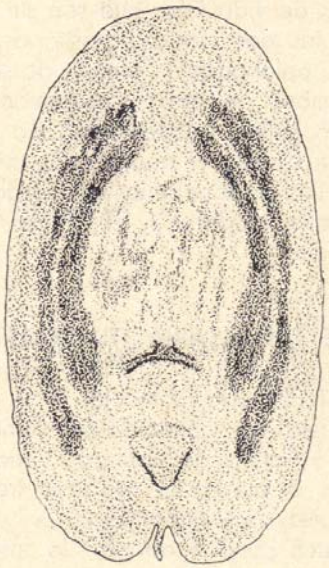


FIG. 7-2. El acelo *Polychoerus*. Nótese el filamento caudal parecido a una cola. La región central pálida es la zona digestiva; se ve flanqueada por cordones longitudinales de gametos en desarrollo. Las masas de huevos están rodeadas de espermatozoos. El cuerpo cónico posterior es el pene.

Sistema nervioso. Los acelos primitivos poseen un sistema nervioso de tipo reticular parecido al de los celentéreos, situado en la base de la capa epidérmica. En el extremo anterior y sobre un estatocisto se observa una red perfectamente desarrollada, la cual quizá sea, como ha sugerido Hyman (1951), precursora del cerebro.

En otros acelos, el sistema nervioso se ha hundido hacia el interior, durante su desarrollo evolutivo, viniendo a situarse debajo de las capas musculares de la pared corporal; esta formación reticular se ha organizado también en tiras o cuerdas. Primitivamente estos cordones nerviosos constaban de cinco pares: dorsal, dorsolateral, lateral o marginal, ventrolateral y ventral (fig. 7-3, *B*). Vemos, pues, que presentan una disposición radiada y además que están unidos entre sí por comisuras o tiras transversales. En algunas formas ha desaparecido el par marginal, quedando reducido a ocho el número total. Si bien la porción principal del sistema nervioso se ha desplazado hacia el interior, en muchas especies ha persistido una delicada red subepidérmica. En casi todos los acelos el cerebro se ha convertido en

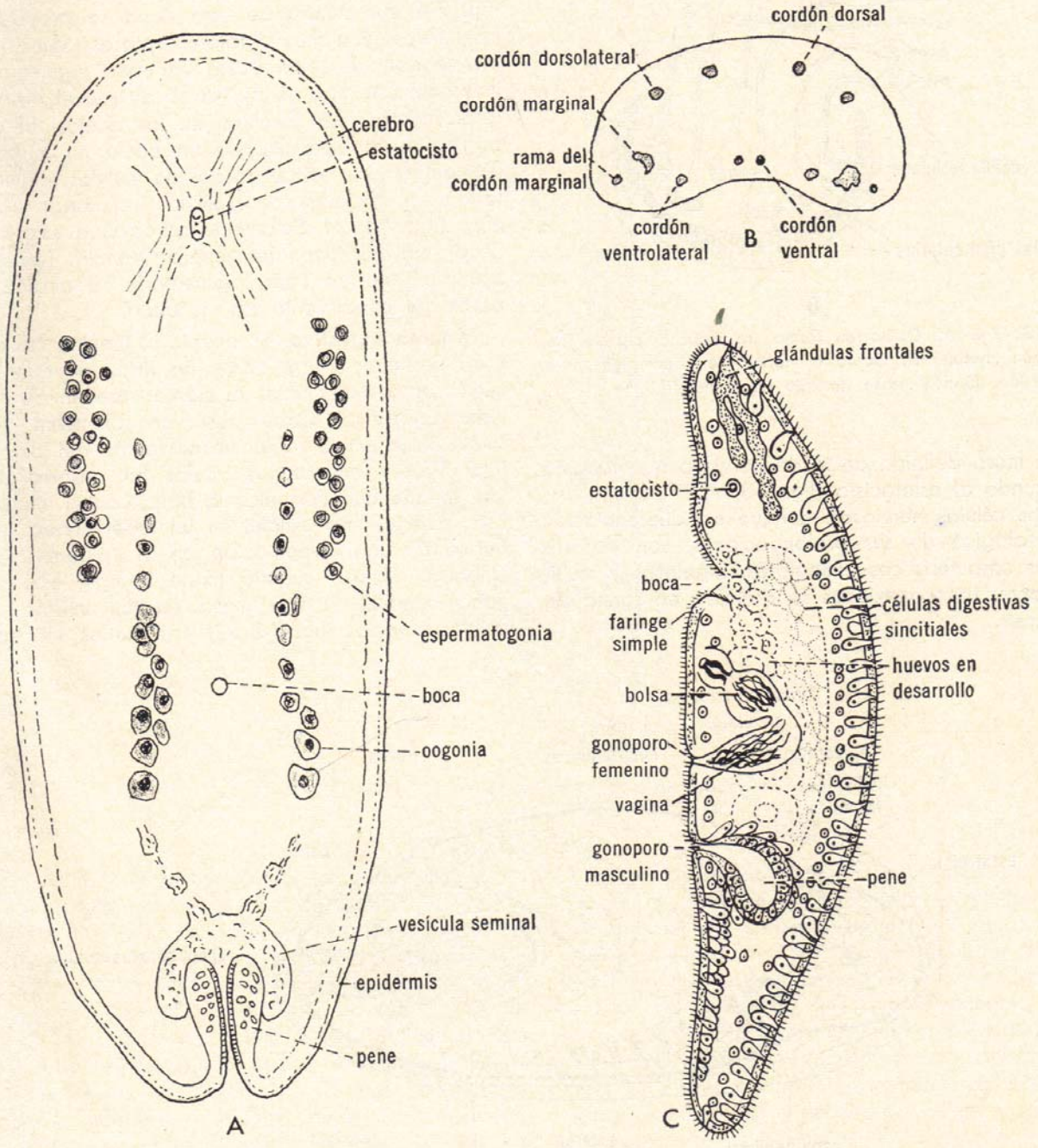


FIG. 7-3. *A*, Corte frontal a través del acelo, *Afronta*, que posee el tipo de sistema reproductor más simple entre los miembros de la clase Turbellaria. (Según Hyman.) *B*, Corte transversal del acelo *Convoluta*, en el que se advierten los cordones nerviosos. (Según Graff, tomado de Hyman.) *C*, Corte sagital semiesquemático del acelo *Convoluta*. (Según Westblad.)

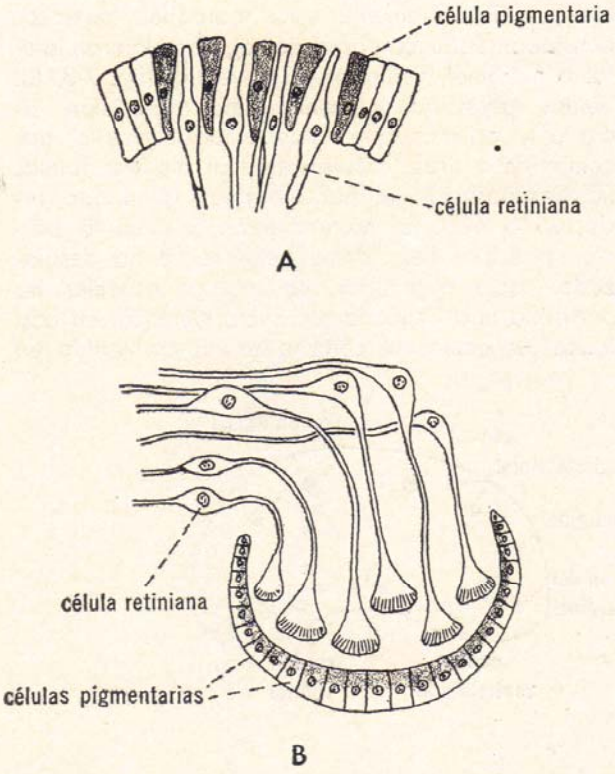


FIG. 7-4. A, Ocelo en forma de mancha pigmentaria. (Según Hyman.) B, Ocelo en forma de copa pigmentaria invertida. (Según Hesse, tomado de Hyman.)

una masa definida de tejido nervioso que todavía circunda al estatocisto (fig. 7-3, *A*).

Las células nerviosas, aunque sin diferenciación morfológica de sus prolongaciones, son de tres tipos característicos: unipolares, bipolares y multipolares. Las conexiones se realizan en forma de sinapsis.

Organos de los sentidos. En los acelos los órganos sensoriales más primitivos son las células táctiles y los estatocistos. Las primeras poseen prolongaciones parecidas a cerdas que penetran en las células epidérmicas. El estatocisto se encuentra en el interior del cerebro, y consta de una vesícula con dos concreciones, cada una de ellas cubierta por una célula especial llamada litocito (fig. 7-17, *C*).

Es característica de algunos acelos la presencia de dos a cuatro ojos, la mayor parte de los cuales parecen una copa de células pigmentarias con la parte abierta, o cóncava, dirigida hacia afuera (fig. 7-4, *B*). Dentro de esta copa se proyectan las células retinianas o fotorreceptoras. Semejante ojo se conoce como ocelo en copa pigmentaria invertida. Este tipo de ojo quizá no sea el órgano fotorreceptor más primitivo en los acelos; el ojo original probablemente fue un ocelo en mancha pigmentaria, un disco plano de células pigmentarias superficiales, con células retinianas entre ellas (fig. 7-4, *A*). Solamente se observa este tipo de ojo en individuos del género *Otocelis*. Teóricamente el ojo en copa pigmentaria se origina a partir del hundimiento de un disco.

Sistema digestivo. Se aceptó el término Acoela para designar a este orden en virtud de que los miembros pertenecientes al mismo carecen de cavidad digestiva. Cabe observar solamente una simple boca en la región medioventral del cuerpo (fig. 7-3), y en muchos acelos ha desarrollado una faringe que comunica la boca con el interior. Esta faringe, muy simple, es un tubo ciliado que deriva de una invaginación de la epidermis. Sin embargo, incluso cuando existe faringe, este órgano conduce a una masa sincitial interna de células nutricias (fig. 7-3, *C*). Los acelos son car-

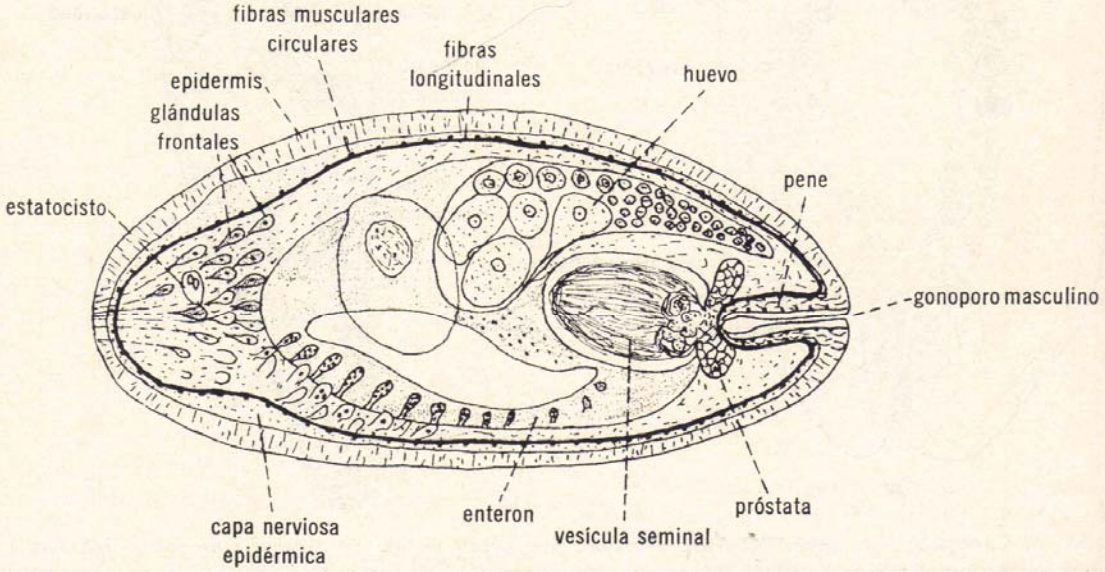


FIG. 7-5. Corte sagital del acelo *Nemertoderma*. Este acelo constituye una excepción por poseer cavidad digestiva. (Según Westblad, tomado de Hyman.)

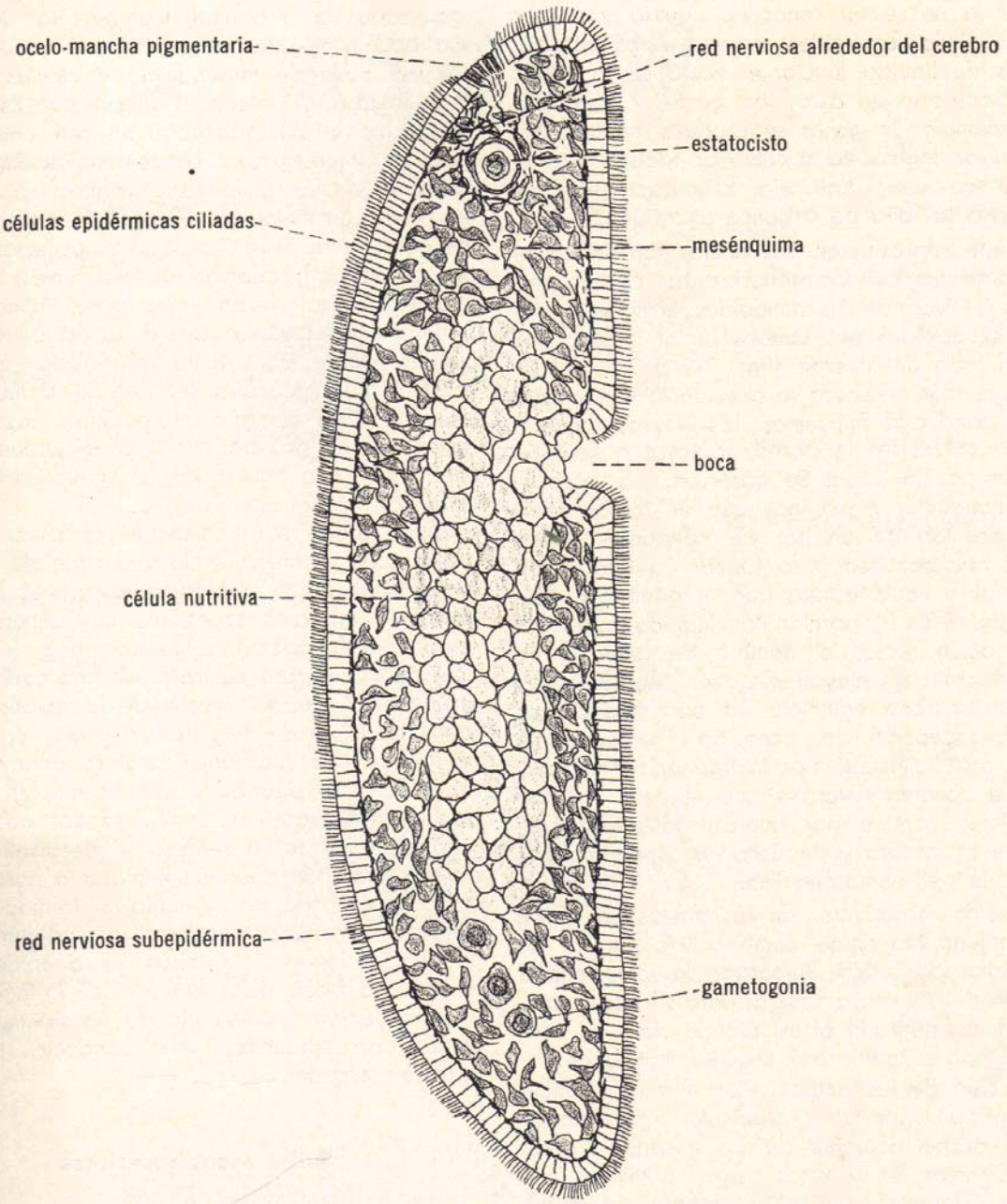


FIG. 7-6. Platelminto aceloide ancestral hipotético (sección sagital.)

rívoros y se alimentan de animales pequeños como protozoarios, copépodos y otros crustáceos. Jennings (1957) comprobó en estudios sobre *Convoluta paradoxa* que la pequeña presa es capturada y englobada por la masa interna de células digestivas dispuesta en eversión parcial a nivel de la boca; las presas grandes son deglutidas después de ingresar en la boca. Terminada la ingestión la presa es incluida en la masa interna de células nutricias, que son auténticos fagocitos, iniciándose así la digestión intracelular. En las especies que ingieren organismos voluminosos, quizá sean extracelulares las etapas iniciales de la digestión. A veces, puede formarse una cavidad digestiva temporal alrededor del alimento.

Células glandulares. En las cercanías del cerebro de los acelos existe un grupo de células glandulares que en conjunto reciben el nombre de glándula frontal (figs. 7-3, C, y 7-5). Estas células tienen largos cuellos que aparecen en el extremo anterior del verme. Se cree que la glándula frontal ayuda de alguna manera en la captura de la presa. No es raro observar en el extremo posterior otro grupo de células glandulares llamadas glándulas caudales, utilizadas quizá por el animal para adherirse al substrato.

Mesénquima. Entre la pared corporal y las células nutricias internas del acelo, el cuerpo está ocupado por una red sincitial de células conocida como mesénquima. Los espacios en el inte-

rior de la red están llenos de líquido y poseen además células amiboides errantes. Estos espacios repletos de líquido funcionan hasta cierto grado en el transporte de alimentos, gases, y desechos. El intercambio de gases se produce enteramente por difusión tegumentaria como en todas las especies de la clase Turbellaria. Es característica en los acelos la falta de órganos excretorios.

Sistema reproductor. Los acelos son hermafroditas, pero carecen de gónadas. Las células germinales derivan de las amiboides errantes y vienen a situarse en dos bandas en el mesénquima a cada lado del cuerpo (figs. 7-2 y 7-3, *A*). En las etapas más primitivas se observa incluso ausencia de conductos femeninos. Los huevos escapan por una rotura de la pared corporal o son expulsados por la boca. Se observan, por el contrario, conductos masculinos que en su fase más simple constan de un par de conductos espermáticos que se unen para formar un corto tubo que se abre hacia afuera por un gonoporo posterior (fig. 7-3). La porción terminal de este conducto común recibe el nombre de pene, y en muchos acelos es muscular y más especializado. En caso de falta completa de partes femeninas para la recepción del pene, la copulación se efectúa probablemente por impregnación hipodérmica. Se observa entonces que el pene armado de estiletes perfora por punción la pared corporal de la hembra y deposita los espermatozoos directamente en el mesénquima.

El sistema reproductor de los acelos no es en modo alguno tan simple como cabría deducir de esta descripción. Sin embargo, la complejidad creciente del sistema aconseja, para su mejor comprensión, considerarlo al estudiar la clase en conjunto, y por lo tanto será descrito más tarde.

Evolución de los acelos. Con el fin de simplificar, podría esgrimirse el siguiente argumento en pro del origen aceloide de los gusanos planos. Si combinamos los diversos rasgos primitivos que ostentan diferentes acelos es posible reconstruir la imagen de un platelminto ancestral hipotético (fig. 7-6). Este verme remoto fue un animal marino de unos cuantos milímetros de longitud, aplanado en sentido dorsoventral, que se desplazaba arrastrándose sobre el fondo del océano. El cuerpo estaba cubierto de una capa única de células epidérmicas ciliadas que proporcionaban movimiento al animal. Las bases de estas células estaban provistas de prolongaciones contráctiles que formaban una capa muscular.

Debajo de la epidermis de este platelminto primitivo había una red de células nerviosas a través de la cual se proyectaban las cerdas minúsculas de células sensoriales. Debajo de la epidermis, y en la parte anterior, se encontraba un estatocisto cubierto con una delicada red nerviosa. También en la parte anterior había a veces ocelos en forma de mancha pigmentaria sensibles a la luz. Localizada en la porción medioventral destacaba una boca derivada del blastoporo que se abría en una masa de mesénquima y células nutricias que llenaba el interior del cuerpo. Esta masa interna de células formaba una red sincitial con espacios intercelulares llenos de líquido y conteniendo células amiboides errantes. La nutrición era quizá en esencia idéntica a la observada en los acelos modernos. Los amibocitos errantes fueron con toda probabilidad totipotentes, pero en cualquier caso dieron lugar a la gametogonia. Si bien, en todos los acelos de la actualidad existe cuando menos un sistema reproductor masculino rudimentario, probablemente en la forma ancestral no había aparato reproductor masculino ni femenino. Los gametos maduros seguramente pasaban por una rotura de la pared corporal o salían al exterior por la boca.

Si los acelos son realmente primitivos, su evolución subsiguiente anuncia una serie de cambios fundamentales que pueden observarse en la mayor parte de animales superiores con simetría bilateral: 1) disgregación de la epidermis de la función contráctil para centrarse en una capa muscular definida situada debajo de la epidérmica; 2) reorganización de una red nerviosa epidérmica en una serie de cordones nerviosos longitudinales subepidérmicos dispuestos radialmente; 3) concentración del tejido nervioso alrededor del estatocisto para formar un cerebro; 4) desarrollo de un ojo en forma de copa pigmentaria a partir de la mancha aplanada de pigmento; 5) formación rudimentaria de un sistema digestivo mediante repliegue hacia dentro o inversión de la epidermis en torno a la boca para formar una faringe corta, y 6) formación rudimentaria de un sistema reproductor con estructuras para conducir, transmitir y recibir espermatozoos.

Turbeláridos superiores

Las restantes especies de la clase Turbellaria se agrupan en cuatro órdenes:* Rhabdocoela (rabdocelos), Alloeocoela (aleocelos), Tricladida (tricládidos) y Polycladida (policládidos). El último de estos cuatro órdenes es estrictamente marino; los otros tres tienen representantes de agua dulce. Las planarias terrestres pertenecen al orden Tricladida.

La estructura general del cuerpo de los acelos persiste en el resto de los turbeláridos. Son nota-

* Autoridades especializadas en turbeláridos han dividido los rabdocelos en tres órdenes y los aleocelos en cuatro, de manera que la clase consta ahora de ocho órdenes incluyendo los acelos. Con objeto de simplificar esta exposición general de la clase y no agotar la paciencia del alumno, seguiremos utilizando los viejos grupos. Se incluye la clasificación más moderna al hacer el resumen sistematizado de la clase Turbellaria en este mismo capítulo.

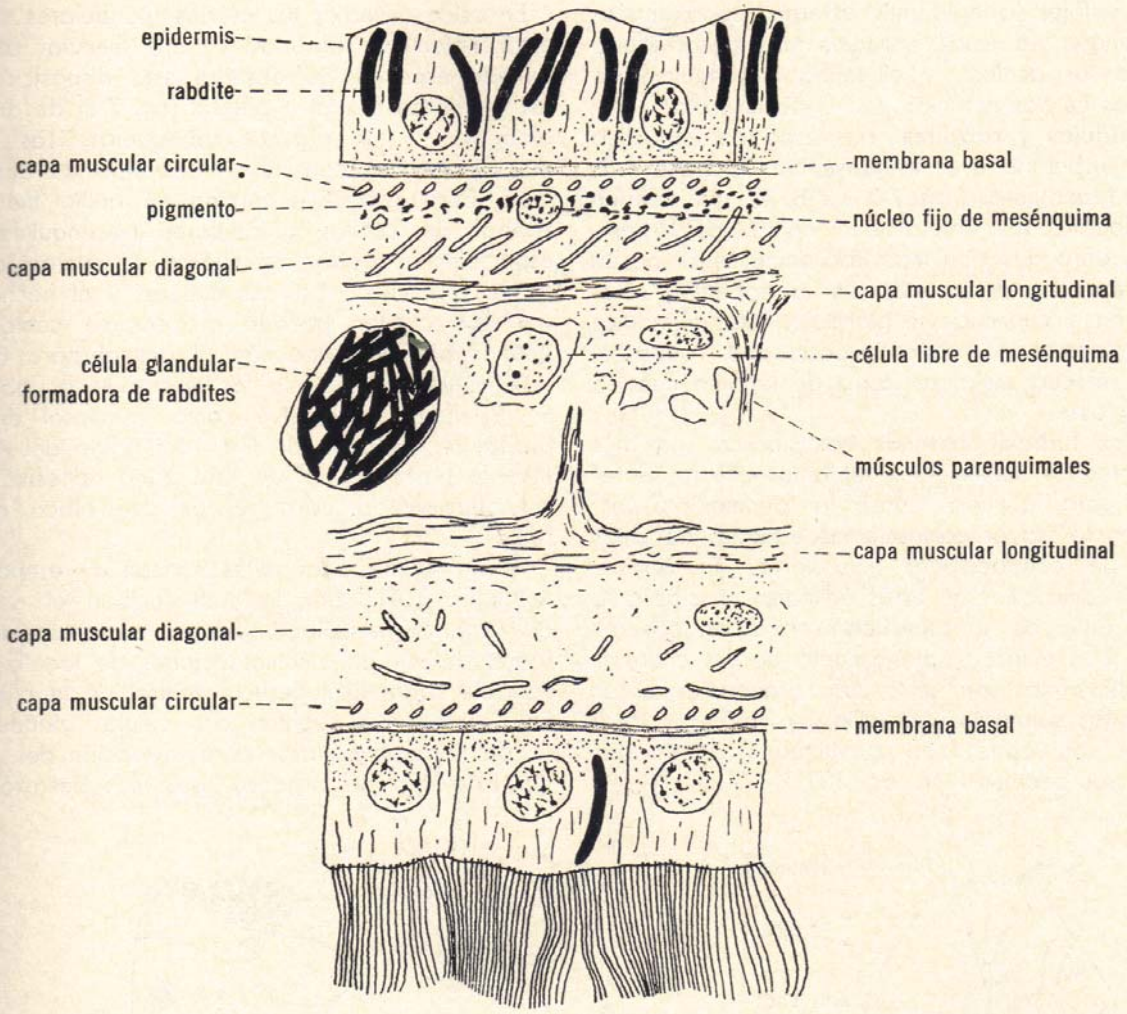


FIG. 7-7. Paredes corporales dorsal y ventral de una planaria de agua dulce (sección longitudinal.) (Según Hyman.)

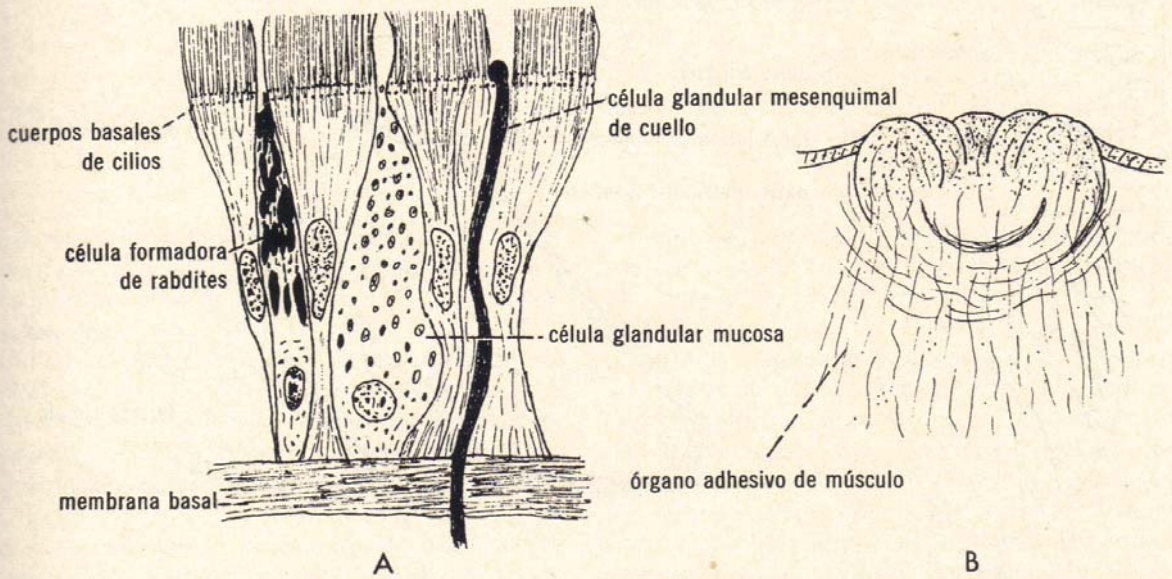


FIG. 7-8. A, Corte de la epidermis de un policládido. (Según Bock, tomado de Hyman.) B, Organo adhesivo glandulo-muscular de la planaria de agua dulce *Procotyla*. (Según Hyman.)

mente visibles la epidermis externa, capa muscular (aunque en estos animales más desarrollada que en los acelos), y el tejido mesenquimatoso entre las células nutricias y la capa muscular.

Glándulas y rabdites. Un rasgo característico de los turbeláridos es la presencia de numerosas células glandulares (figs. 7-7 y 7-8, *A*), que pueden estar localizadas enteramente dentro de la epidermis, pero que con más frecuencia se sitúan en el mesénquima penetrando en la epidermis solamente en el cuello de la glándula. Estas glándulas proporcionan una capa mucosa que rodea al animal, el cual deja un rastro de légamo cuando se desplaza.

En los turbeláridos más voluminosos son más frecuentes los movimientos reptantes que los natatorios, pero la fuerza para la locomoción procede en la mayor parte de las especies de cilios y no de contracciones musculares. Es posible la propulsión ciliar en estos animales gracias a la amplia área de su superficie ventral en concordancia con el gran aplanamiento de sus cuerpos. Los policládidos son demasiado grandes para ser impulsados solamente por cilios, y ya en su totalidad o en parte, son movilizados por ondas musculares pedales (ver pág. 139).

En estos animales las células glandulares suelen estar netamente agrupadas para ejecutar alguna función especial. Se observa esta disposición en las glándulas frontal y caudal (fig. 7-5) de acelos, aleocelos, y en algunos rabdocelos. Las glándulas adhesivas constituyen otro tipo de agregación. Estas glándulas forman un anillo marginal ventral de células glandulares mesenquimatosas especiales alrededor del cuerpo. La secreción pegajosa producida por las mismas, y el hecho de que sus cuellos puedan proyectarse como pequeñas papilas, capacitan al animal para adherirse muy firmemente a los más diversos objetos. En *Bdelloura*, que vive como comensal en las branquias en forma de libro del límulo del Atlántico, la parte caudal de esta zona adhesiva está muy aumentada para formar una placa adherente.

Otros órganos adherentes implican la presencia de tejido muscular, por lo cual reciben el nombre de órganos musculoglandulares; se presentan en forma de fóveas o tumefacciones de localización variable sobre la superficie ventral de la cabeza. Estas estructuras cuentan con células glandulares y con fibras musculares para retracción del órgano. Este tipo de órganos está más desarrollado

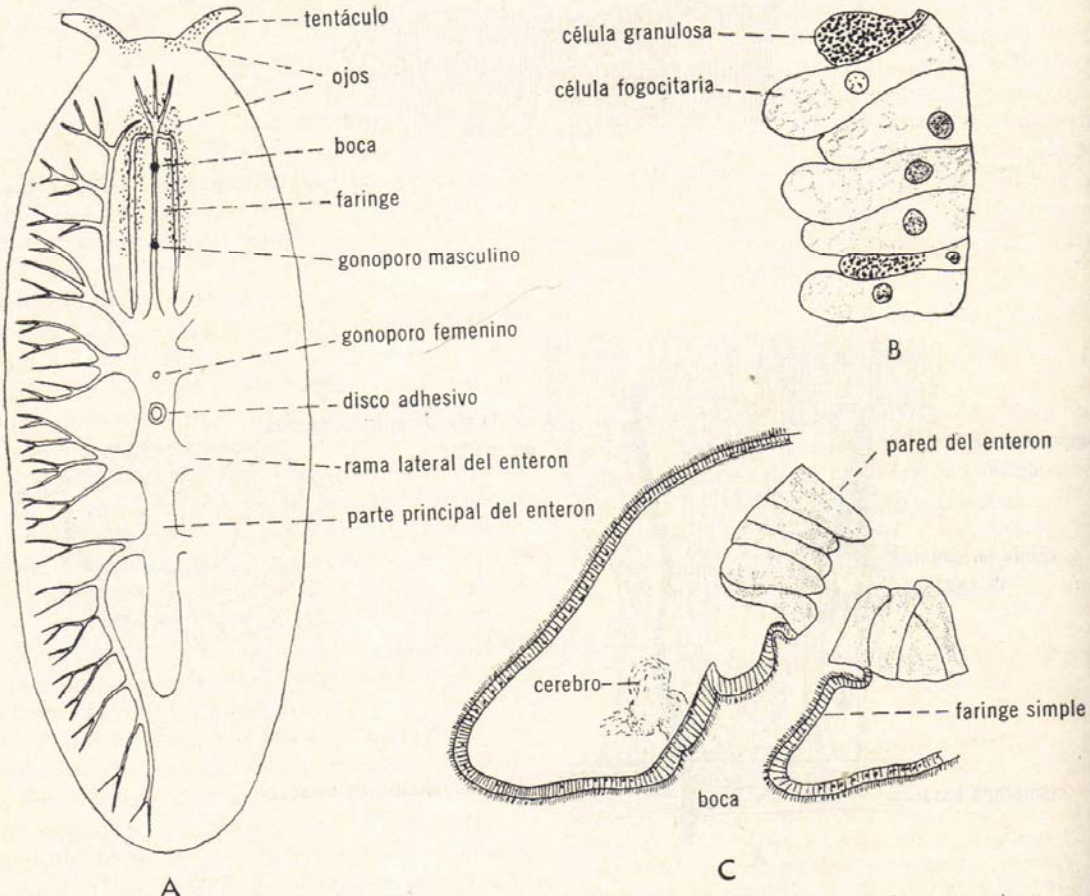


FIG. 7-9. A, Sistema digestivo de un policládido. B, Células del enteron de una planaria. C, Corte por el extremo anterior de un rabdocelo *Macrostomum*, con faringe simple. (Todo según Hyman.)

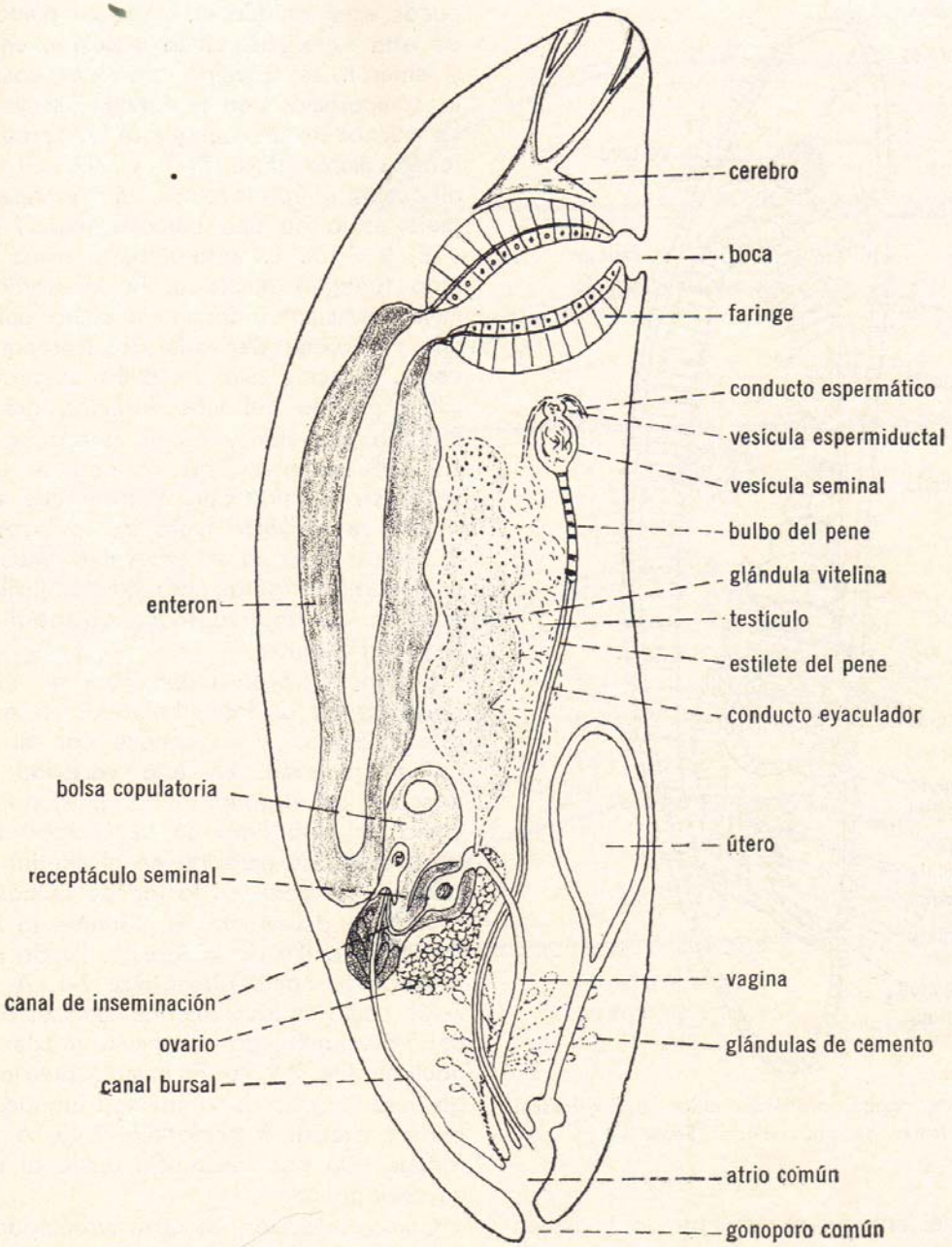


FIG. 7-10. El rabdocelo *Anoplodiera voluta*, que vive en el intestino de los pepinos de mar (sección sagital). (Según Westblad, tomado de Hyman.)

en los tricládidos (fig. 7-8 *B*), donde las secreciones ayudan a que el animal pueda asirse mejor a la superficie durante la locomoción o la captura de la presa.

Una característica final de la epidermis de los turbeláridos, que no se observa en los acelos ni en los miembros primitivos de otros órdenes, es la presencia de buen número de cuerpos en forma de bastoncillo conocidos con el nombre de rabdites (figs. 7-7 y 7-8, *A*). Dispuestos en ángulo recto con respecto a la superficie, los rabdites son secretados por células glandulares mesenquimatosas o epidérmicas. La función de estos organitos no ha sido dilucidada, pero existe una teoría aún no confirmada según la cual los rabdites son descargados y desintegrados para contribuir a formar una envoltura viscosa alrededor del animal.

Sistema digestivo y nutrición. En los turbeláridos, con la única excepción de los acelos, las células nutricias fagocitarias se organizan con el fin de circundar una cavidad digestiva permanente, llamada enteron o intestino, y consistente en un saco ciego con una boca que sirve como órgano de ingestión y de egestión. La pared del enteron está compuesta de una sola capa de grandes células fagocitarias cilíndricas junto con pequeñas células glandulares (fig. 7-9, *B*).

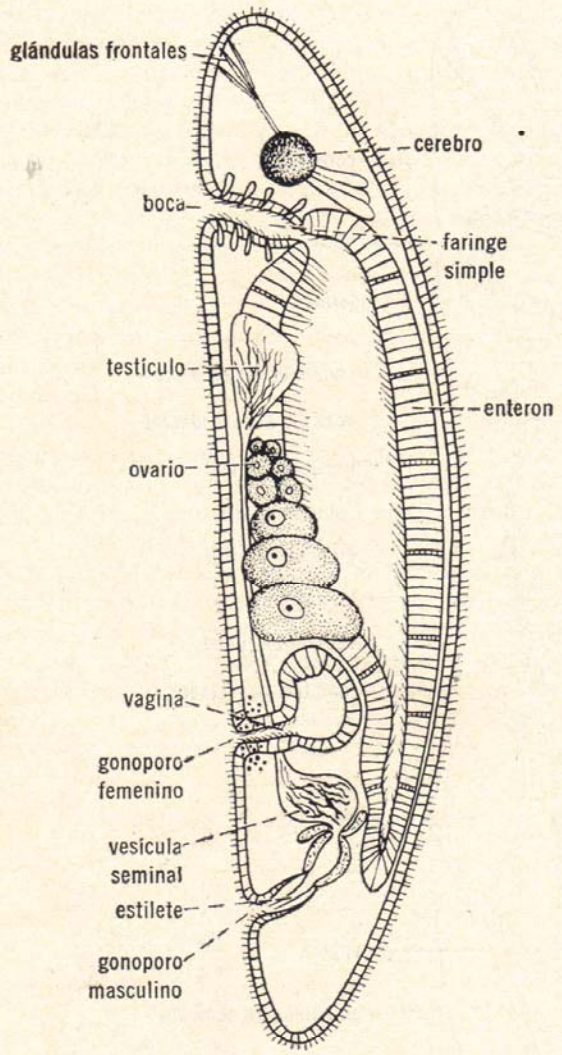


FIG. 7-11. Corte sagital semiesquemático del rabdocelo *Macrostomum* de agua dulce. (Según Ax.)

La forma del enteron es útil para la identificación de los órdenes; así vemos que en los rabdocelos y aleocelos es un simple saco (figs. 7-10; 7-12, *A*; y 7-14), aunque en algunos de estos últimos existen divertículos laterales. Tricládidos y policládidos poseen un sistema altamente ramificado, derivando de su forma los nombres de los órdenes. En efecto, en los tricládidos el enteron consta de tres ramas principales, una anterior y dos posterolaterales (figs. 7-1, *A* y 7-12, *C*); cada una de esta ramas principales tiene a su vez muchos divertículos laterales. Las tres ramas se unen hacia la mitad del cuerpo, por adelante de la boca y faringe. En los policládidos el enteron consta de un tubo central, del cual parten muchas ramas laterales (figs. 7-9, *A*, y 7-13, *A*), las que a su vez se subdividen y pueden anastomosarse con otras ramas.

La boca está primitivamente localizada en la superficie medioventral, como en los acelos, pero puede estar situada en cualquier punto a la largo de esta superficie. En la conexión entre la boca y enteron se advierte creciente complejidad, si la comparamos con la faringe simple encontrada en muchos acelos, aunque se ha conservado dicha forma simple (figs. 7-11 y 7-9, *C*) en algunos aleocelos y rabdocelos. Una faringe más compleja es la de tipo bulboso (figs. 7-10; 7-12, *A* y *B*; y 7-16). En este tipo, la mitad interna del tubo faríngeo simple se ha convertido en altamente muscular y forma un bulbo delimitado por una membrana derivada del mesénquima subyacente. La parte alta del bulbo se proyecta en la mitad externa del tubo faríngeo que ha persistido no muscular y recibe ahora el nombre de cavidad faríngea. Esta cavidad se encuentra a veces en eversión para permitir que el bulbo faríngeo se proyecte fuera de la boca (fig. 7-12, *B*). Fibras musculares especiales unen la faringe a la pared corporal para brindar protrusión y retracción. Se observa faringe bulbosa en aleocelos y rabdocelos.

Se encuentra la etapa final en el desarrollo de la faringe de los turbeláridos en los tricládidos y policládidos, y se conoce con el nombre de faringe plegada. En esta variedad la porción muscular del órgano se ha alargado y proyecta como un tubo libre en la cavidad faríngea. El mesénquima se extiende en el interior del tubo a partir de la base; en la faringe bulbosa no existe membrana delimitante. Es variable la localización del extremo fijo de la faringe. Puede este órgano proyectarse hacia atrás (figs. 7-1, *A*; 7-12, *C*, y 7-15), como en las planarias comunes de agua dulce; o quedar fijo posteriormente y extenderse hacia adelante (fig. 7-9, *A*). En muchos policládidos, cuelga desde el piso de la cavidad faríngea como una cortina circular fruncida (fig. 7-13, *A*, y 7-14). La faringe está con frecuencia unida al enteron por un esófago corto.

Como los acelos, los otros turbeláridos son enteramente carnívoros siendo sus víctimas diversos invertebrados, lo bastante pequeños para poder ser capturados, y algunos cuerpos muertos que van a parar al fondo. Hay turbeláridos con dietas más restringidas, como *Stylochus frontalis*, que se alimenta de ostras vivas que ingiere en trozos pequeños.

Muchos turbeláridos capturan su presa enrollándose alrededor de la misma, incluyéndola en el lodo, o fijándola al substrato por medio de órganos adhesivos, para ingerirla después entera mediante deglución o por acciones de aspiración o bombeo. La presa es deglutida completa por los turbeláridos con faringe simple, por los que poseen faringe de tipo bulboso capacitada para proyectarse, e incluso por los policládidos provistos de faringe plegada. En los tricládidos, el tubo faríngeo se extiende desde la boca y se inserta en el cuerpo vivo o muerto de la presa; la pene-

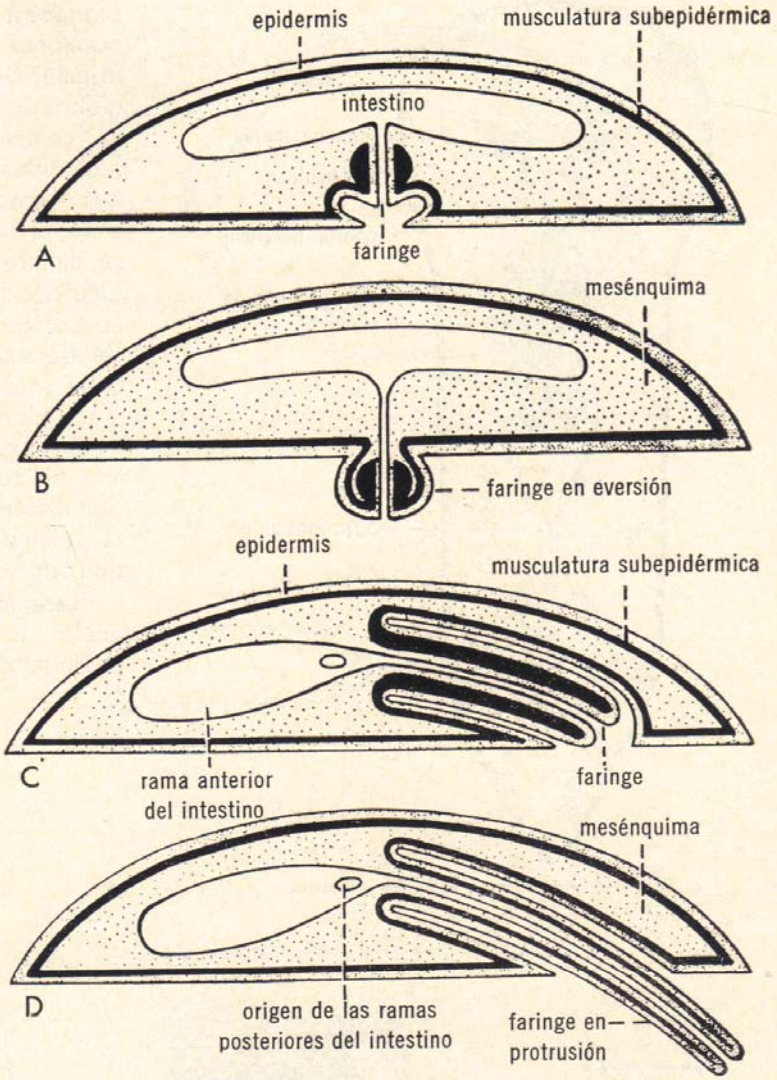


FIG. 7-12. A y B. El rabdocelo, *Mesostoma*, mostrando faringe bulbosa retraída y en eversión (corte longitudinal). C y D. El tricládido de agua dulce *Polycelis*, que muestra faringe plegada, tubular, retraída y en protrusión (corte longitudinal). (Todo según Jennings.)

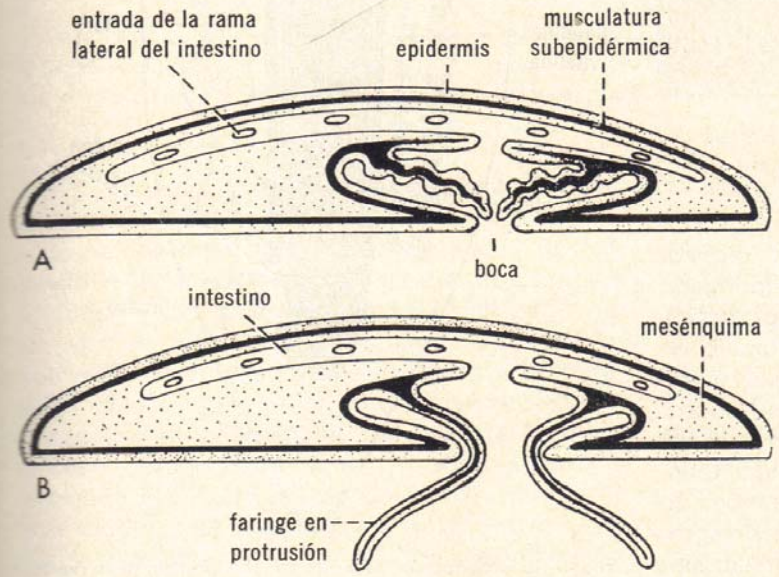


FIG. 7-13. Policládido, *Leptoplana*, con faringe plegada, fruncida, retraída y en protrusión (corte longitudinal). (Según Jennings.)

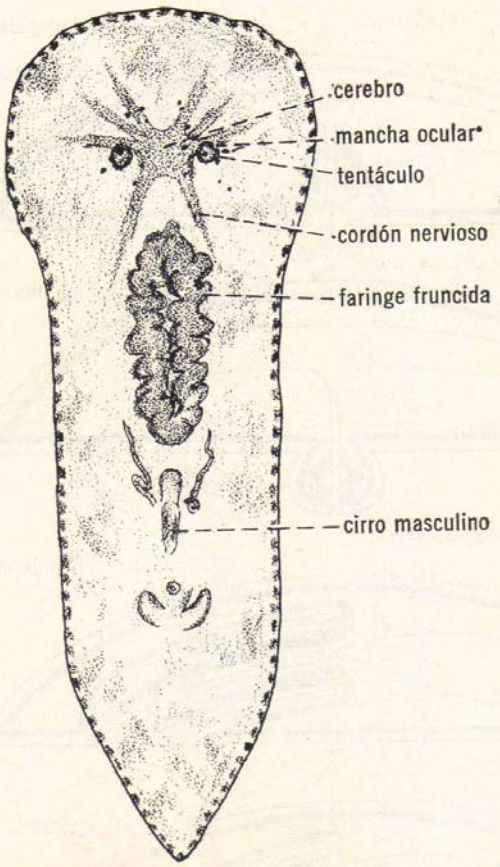


FIG. 7-14. Policládido con tentáculos dorsales y faringe fruncida.

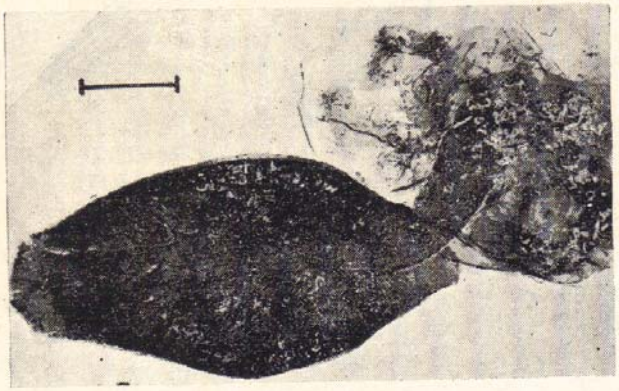


FIG. 7-15. Tricládido *Polycelis*, tomando alimento en una gran *Daphnia*. (Cortesía del Dr. Jennings.)

tración de la faringe es ayudada por enzimas proteolíticas producidas por glándulas faríngeas; el alimento es bombeado al enteron por acción peristáltica (figs. 7-12, *D*, y 7-15). Una planaria terrestre europea del género *Orthodemus* utiliza idéntico mecanismo de alimentación sobre babosas y lombrices. La ingestión por aspiración o bombeo es también empleada por formas cuya faringe bulbosa no es susceptible de protrusión. La digestión es primero extracelular, y la desintegración del alimento ingerido es iniciada por enzimas faríngeas; las células glandulares del enteron proporcionan enzimas proteolíticas adicionales. Los fragmentos alimenticios resultantes son entonces englobados por células fagocitarias en las cuales se completa la digestión intracelularmente. Los tricládidos, cuando menos, pueden digerir proteínas, grasas, y almidones. La vacuola alimenticia pasa primero por una fase ácida durante la cual se digieren las proteínas, y después por una fase alcalina que sirve para la digestión de grasas y carbohidratos. La grasa es el principal producto de depósito, si bien en algunos tricládidos también poseen esta cualidad las proteínas.

Las planarias de agua dulce pueden resistir inanición experimental prolongada. En casos extremos utilizan parte del enteron, y todos los tejidos del mesénquima y tejido reproductor. De hecho, el volumen corporal puede reducirse hasta $^{1}/_{300}$ del original.

Sistema nervioso. Ya se ha descrito en los acelos la reorganización de una red nerviosa epidérmica en un sistema de cinco pares de cor-

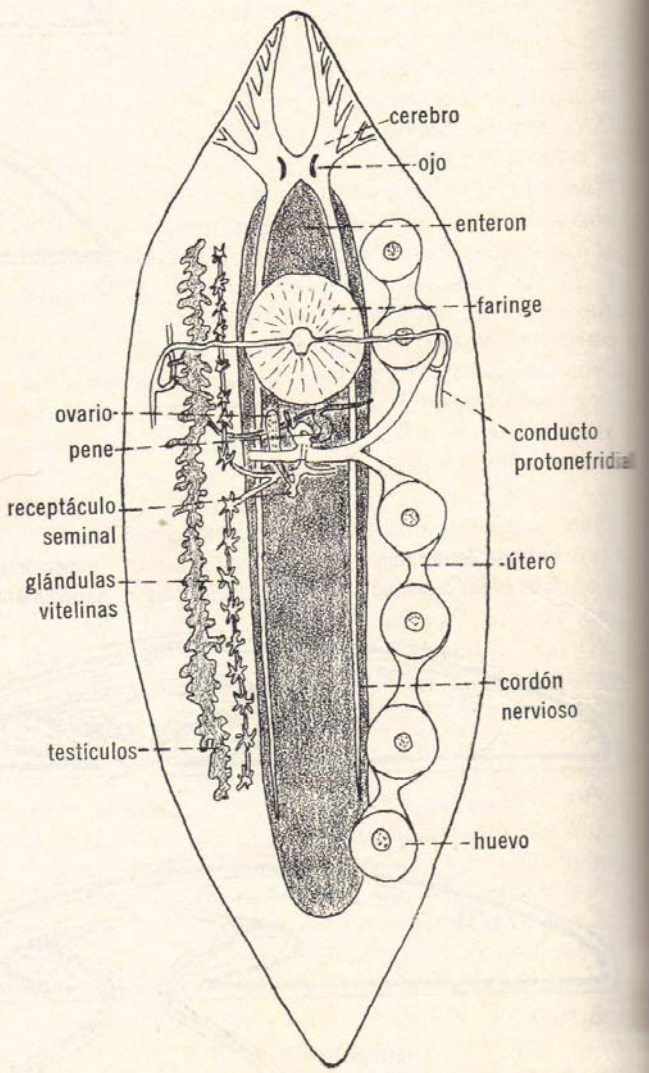


FIG. 7-16. Rabdocelo, *Mesostoma ehrenbergii* (vista ventral).

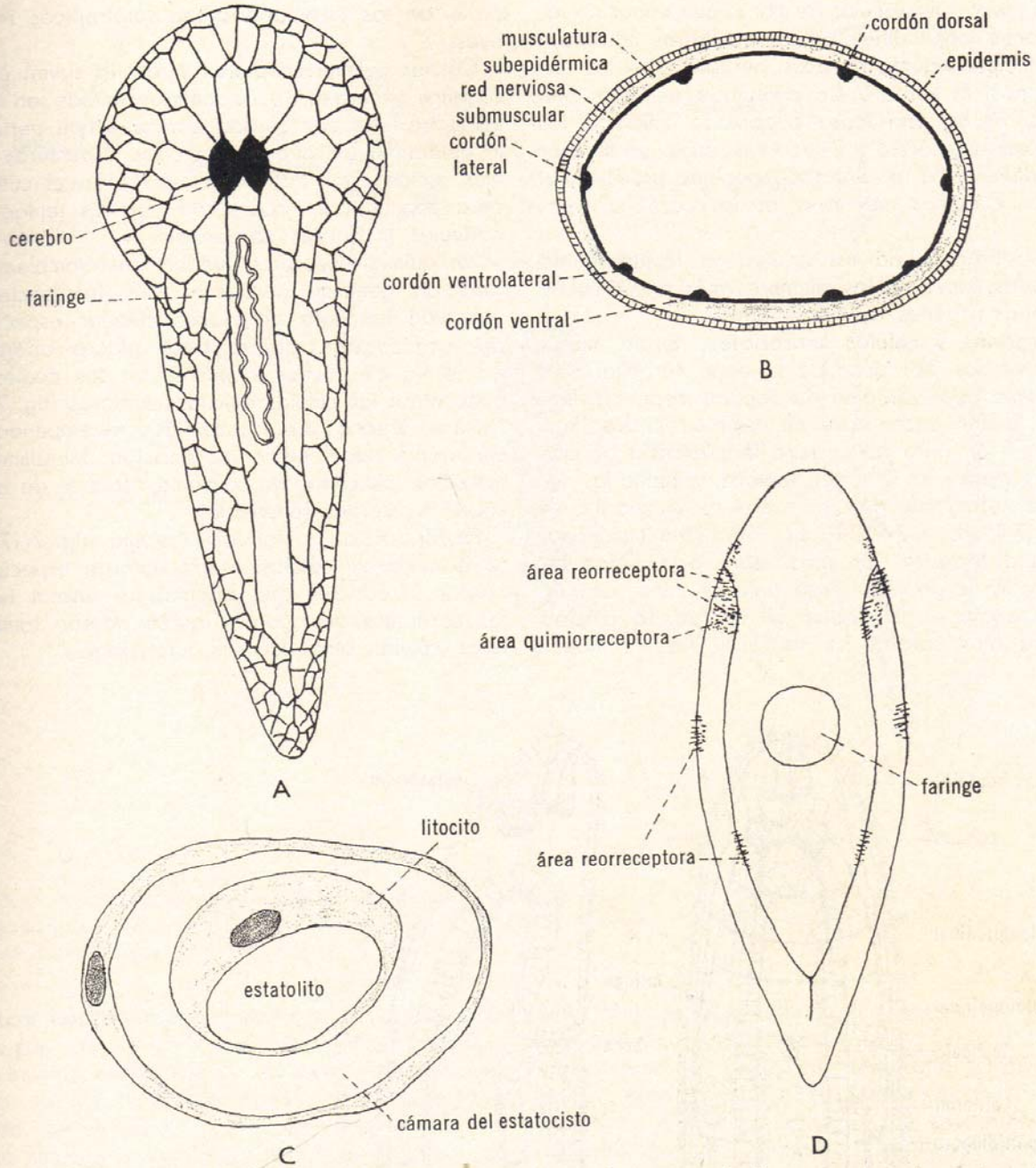


FIG. 7-17. A, Red nerviosa submuscular ventral del policládido *Gnesioceros*. B, Sistema nervioso de un aleocelo (corte transversal.) (A y B, según Hyman.) C, Estatocisto del aleocelo *Hofstenia*. (Según Bock, tomado de Hyman.) D, Zonas reorreceptoras y quimiorreceptoras del rabdocelo *Bothromesostoma*. (Según Müller, tomado de Hyman.)

dones nerviosos longitudinales dispuestos radialmente. Este plan se ha conservado en la mayor parte de los restantes turbeláridos, pero con tendencia a la reducción en el número de pares de cordones y al incremento de la prominencia del par ventral. Este último carácter posee significación evolutiva muy especial, ya que puede representar el comienzo de un cordón nervioso ventral (apareado en el embrión) tan característico de la línea artrópodos-anélidos. Se observa también reducción a un solo par de cordones ventrales en los tricládidos de agua dulce y en la mayor parte de los rabdocelos (fig. 7-16). Son ejemplares intermedios los tricládidos marinos y los aleocelos (fig. 7-17, *B*), que poseen tres o cuatro pares de cordones, dorsal, ventral, lateral, y ventrolateral. Los cordones nerviosos longitudinales de los policládidos experimentan continua ramificación, de manera que el sistema nervioso toma la forma de una red compleja (fig. 7-17, *A*).

Según Ax (1963) y otros, el plan más primitivo de los turbeláridos consiste en cinco pares de cordones longitudinales radiados (figura 7-18). De este plan podrían derivar otros esquemas, como por ejemplo, redes nerviosas o número reducido de cordones.

Un plexo submuscular de fibras que conectan los cordones longitudinales y las comisuras constituye el principal sistema nervioso periférico de los turbeláridos. El cerebro, ya avanzado de estos animales, es ya una masa bilobulada unida a los cordones (figs. 7-16 y 7-17, *A*) o, como en muchos tricládidos, está representado por una prominencia de los extremos anteriores de los cordones ventrales.

El estatocisto de los acelos ha desaparecido en todos, salvo en los miembros más primitivos de los otros órdenes de turbeláridos.

Organos y células sensoriales. En la mayor parte de los individuos de la clase Turbellaria es frecuente observar ojos de tipo de copa pigmentaria. Suelen encontrarse en número de dos (figs. 7-1 y 7-16), pero no es rara la presencia de dos o tres pares; en los policládidos y planarias terrestres, el número de ojos puede ser mucho mayor (figs. 7-1, *B*, y 7-9, *A*). En *Geoplana mexicana*, planaria terrestre, los ojos están distribuidos no sólo a lo largo del borde anterior, sino también hacia abajo en los lados del cuerpo. La función de los ojos consiste en descubrir luz; la mayor parte de los turbeláridos son fototrópicos negativos.

Células quimiorreceptoras y táctiles sirven como órganos generales de los sentidos; ambas son células sensoriales con cerdas terminales que perforan la epidermis. Las que actúan como estructuras táctiles suelen estar distribuidas por todo el cuerpo, pero concentradas sobre todo en los tentáculos, aurículas, y bordes corporales.

Los quimiorreceptores pueden tener también distribución general, pero con más frecuencia se observan tan sólo en placas ciliadas especiales de localización cefálica. Estas placas aparecen en forma de fóveas o surcos en los cuales se concentran las células quimiorreceptoras (fig. 7-17, *D*). Los órganos de los sentidos desempeñan un importante papel en la localización del alimento; los cilios sostienen una corriente continua de agua sobre las cerdas sensoriales.

En *Mesostoma* y *Bothromesostoma* (fig. 7-17, *D*) se encuentran células reorreceptoras especiales, células sensoriales que orientan al animal hacia las corrientes de agua, y quizá posean también estas células otros muchos turbeláridos.

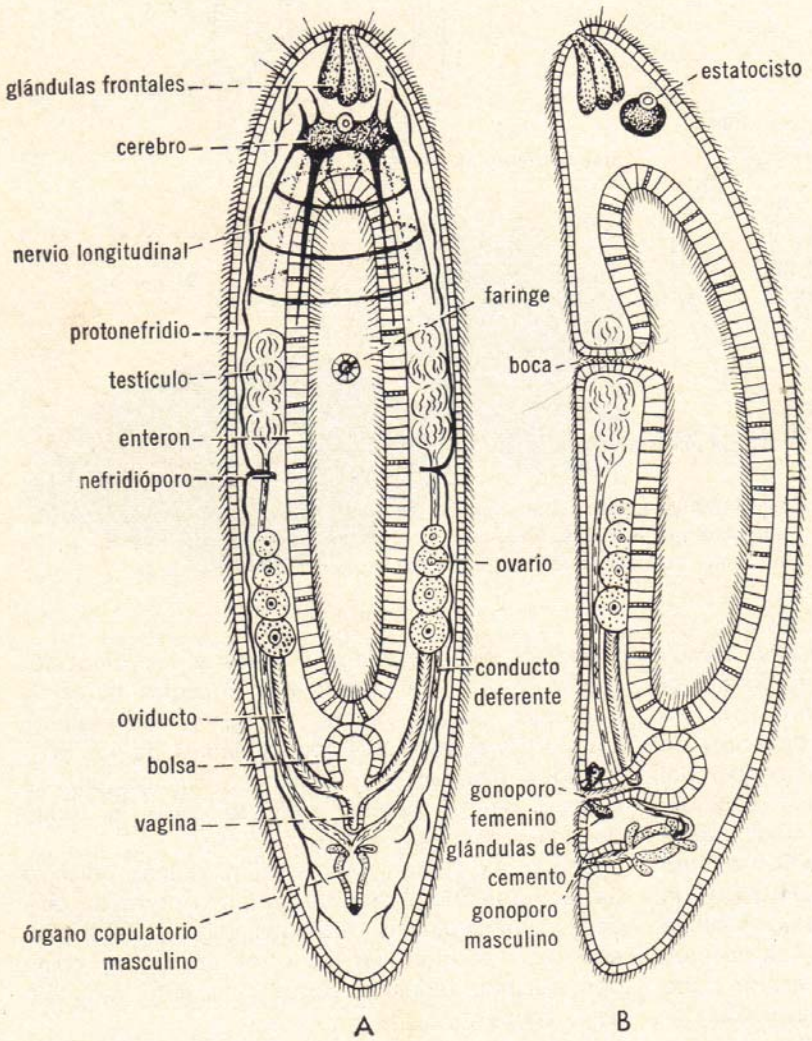


FIG. 7-18. Rabdoceloide hipotético primitivo de los turbeláridos según Ax (1963). A, Corte longitudinal. B, Corte sagital.

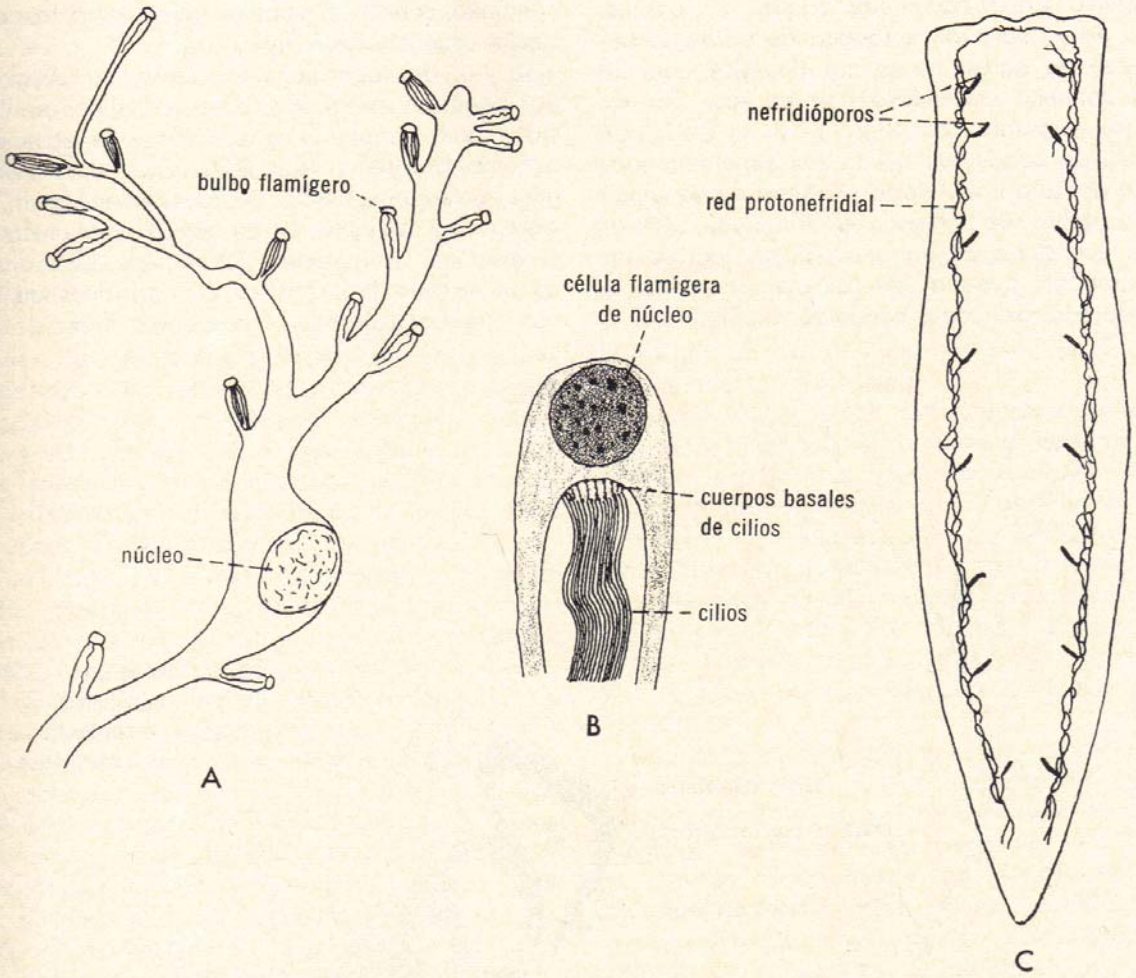


FIG. 7-19. A, Parte de protonefridio de *Mesostoma*. (Según Reisinger, tomado de Hyman.) B, Célula flamígera de un tricládido de agua dulce (Según Willey y Kirschner, tomado de Hyman.) C, Sistema excretorio del tricládido *Dendrocoelum lacteum*. (Según Wilhelmi, tomado de Hyman.)

Excreción y osmorregulación. Los protonefridios son característicos de los gusanos planos, con la sola excepción de los acelos. El protonefridio de los individuos de la clase Turbellaria consta de un túbulo ramificado que termina en cierto número de capilares ciegos que llevan en su extremo interno un penacho de cilios conocido con el nombre de bulbo flamígero. Casi siempre este bulbo y su capilar constan de una sola célula llamada flamígera (fig. 7-19, *B*); ahora bien, este término no es siempre aplicable, ya que en algunas formas una sola célula da lugar a un gran número de capilares y bulbos flamígeros (fig. 7-19, *A*). El túbulo conductor está compuesto de células cuboidales, o es sincitial y generalmente no ciliado, aunque en algunos rabdocelos existen penachos de cilios a lo largo de las paredes.

El número de protonefridios y la posición de los nefridióporos es variable. El protonefridio puede ser único con un nefridióporo mediano dorsal (fig. 7-16), o puede haber uno o más pares. En los tricládidos concurren a veces hasta cuatro pares y a menudo forman una red anastomosante con muchos nefridióporos (fig. 7-19, *C*).

Es muy probable que la función de los protonefridios en los turbeláridos sea más bien osmorreguladora que excretoria. El tamaño y forma del animal probablemente no planteen problemas en cuanto se refiere a eliminación de desechos nitrogenados (amoniaco) por la superficie corporal. Ahora bien, los protonefridios están mejor desarrollados en especies de agua dulce, mientras que son escasos o ausentes en turbeláridos marinos que carecen de problemas para desembarazarse del exceso de agua corporal. Es probable que de los capilares parietales dependa el paso del agua en exceso a la luz.

Sistema reproductor. Casi sin excepción los turbeláridos son hermafroditas. En las etapas primitivas no existen gónadas, característica que se registra también en todos los acelos. Los restantes elementos de la clase Turbellaria poseen gónadas, aunque la gametogonia parece originarse en el mesénquima y emigrar después a las gónadas.

Los sistemas masculino y femenino son tan complicados y variables que resulta sumamente difícil dar una descripción general. Sólo cabe hacer aquí un bosquejo de la estructura básica.

El sistema masculino puede constar de un testículo o de un número cualquiera de pares. Cuando existen en pares, cada uno de ellos conecta por un pequeño conductillo con un solo par de conductos espermáticos (figs. 7-10 y 7-20, C). Estos últimos conductos llevan los espermatozoos hacia el aparato copulatorio y a menudo se juntan al mismo antes de ingresar en él. Cabe señalar también que antes de entrar a dicho aparato los espermatozoos pueden ser almacenados en la base dilatada de cada conducto espermático, o conducto común, el cual recibe el nombre de vesícula espermiductal (fig. 7-10).

La luz del aparato copulatorio en cuyo interior penetran los conductos espermáticos es conocida como conducto eyaculador y se abre en el extremo del pene (fig. 7-20, C). Este último es generalmente muscular y desemboca en un atrio masculino, que por un gonoporo comunica con el exterior. Con frecuencia el pene está armado de un estilete (fig. 7-10) y en ocasiones de espinas. Algunos rabdocelos poseen en lugar de pene

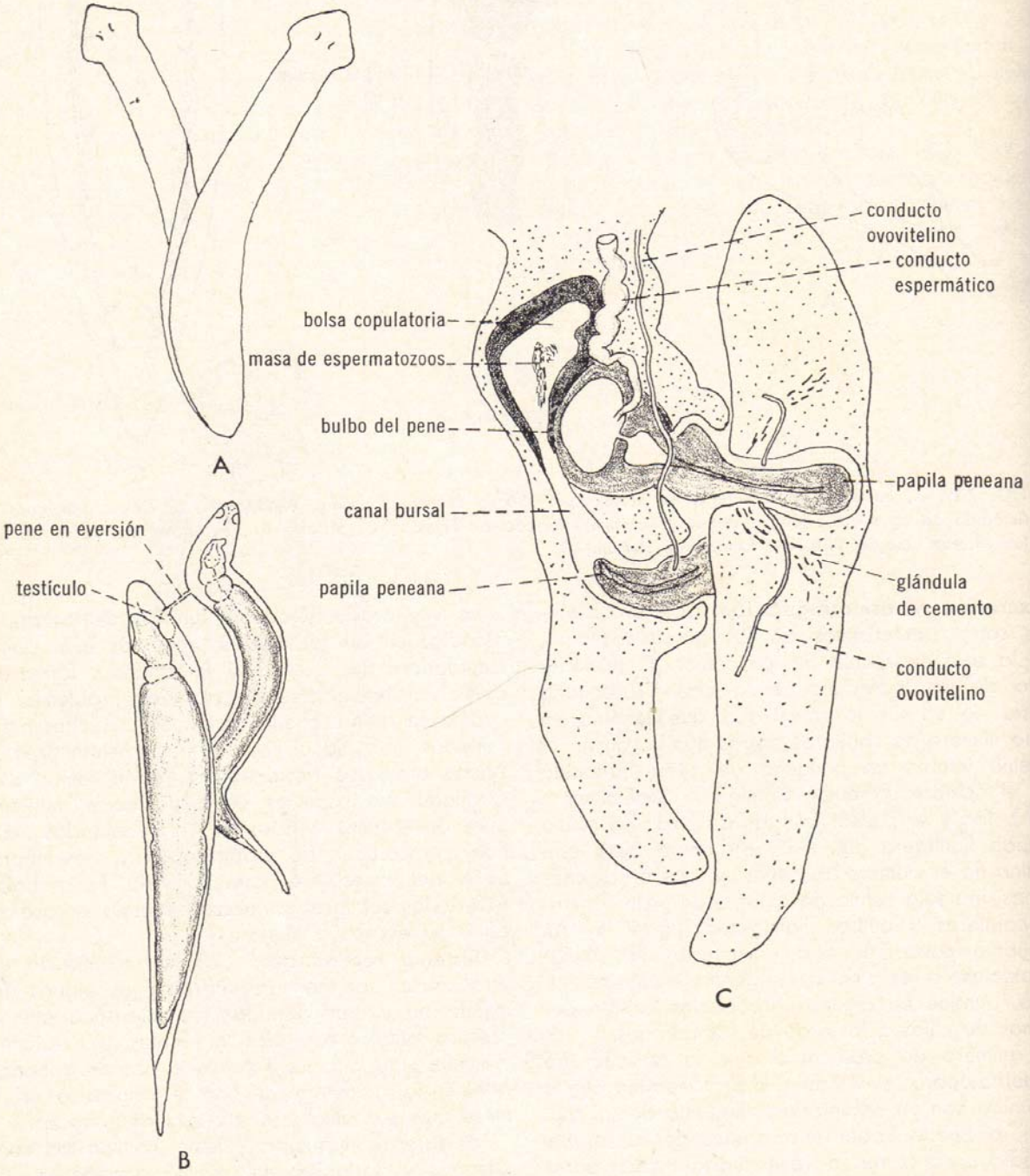


FIG. 7-20. A, Planarias durante la copulación. B. Impregnación hipodérmica en el rabdocelo *Stenostomum*. (A y B, según Hyman.) C, Corte de un par de *Dugesia* durante copulación. (Según Burr, tomado de Hyman.)

un órgano copulatorio llamado cirro, susceptible de eversión. Cuando no existen vesículas espermiductales, parte del conducto eyaculador puede modificarse para formar una vesícula seminal para almacenaje de espermatozoos (figs. 7-5 y 7-11); algunas especies poseen ambos dispositivos (fig. 7-10). Una estructura final a menudo presente en el aparato copulatorio es la próstata, que consta de un grupo de células glandulares que vacían directamente, o por medio de una vesícula prostática, en el conducto eyaculador (fig. 7-5).

Todas las estructuras básicas que componen el sistema masculino están sujetas a un amplio grado de modificación y de detalles cambiantes. Buen número de especies, sobre todo entre los policládidos, presentan la característica peculiar de poseer múltiples partes masculinas, como glándulas prostáticas, vesículas seminales y penes.

En la mayor parte de acelos primitivos no existe sistema femenino y los huevos salen por simple rotura al exterior. En otros acelos se observan diversas etapas que llevan al sistema femenino bien desarrollado que se encuentra en casi todos los miembros de otros órdenes. En su evolución, los conductos femeninos han desarrollado de fuera adentro, esto es, en la etapa más primitiva se abre un gonoporo en una vagina corta y ciega destinada a recibir el pene. En aquellos acelos que poseen solamente una vagina, los espermatozoos emigran al óvulo a través del mesénquima. El paso final, esto es, el desarrollo de oviductos que establezcan unión entre la estructura copulatoria y los ovarios, falta en los acelos, pero se observa en todos los demás órdenes.

En el sistema femenino, como vimos en el masculino, puede haber un solo ovario o uno a varios pares, pero con un solo par de oviductos (fig. 7-20, *C*). Con excepción de los policládidos, casi todos los demás turbeláridos poseen glándulas vitelinas a lo largo del trayecto del oviducto (figs. 7-10 y 7-16). Estas glándulas pueden abrirse directamente en el oviducto o por medio de conductos especiales. Así, vemos, que a medida que el huevo deja el ovario y pasa al oviducto, se unen a él células vitelinas, y la masa en su totalidad queda encerrada finalmente en una sola cáscara. Semejante disposición tan peculiar se observa en muy pocos grupos de otros animales. En el reino animal considerado como un todo se encuentra materia vitelina como parte integrante del citoplasma del óvulo. Los alumnos interesados en el origen evolutivo de las glándulas vitelinas deben consultar los trabajos de Hyman al respecto (1951).

Antes de abrirse en el gonoporo externo, el oviducto entra en el aparato copulatorio femenino, el cual consta de un atrio para la recepción del pene y de regiones que reciben y almacenan espermatozoos. Este centro de almacenamiento tiene forma de saco, recibe el nombre de bolsa copulatoria (figs. 7-10 y 7-20, *C*), y conduce al atrio. Este saco recibe los espermatozoos después de la copulación y los almacena durante corto tiempo, después lo abandonan y emigran al oviducto hacia el ovario antes de la fecundación. Con frecuencia, los oviductos se dilatan para proporcionar todavía otro centro de almacenamiento, un receptáculo seminal (figs. 7-10 y 7-16). Los espermatozoos son almacenados en el receptáculo seminal hasta la fecundación. Dicho receptáculo puede recibir espermatozoos desde la bolsa copulatoria, o si ésta no existe, directamente después de la copulación.

En algunas especies, como *Bdelloura*, la bolsa no está conectada al atrio sino que tiene una abertura separada y vagina para recibir el pene. Unos canales especiales para transferir los espermatozoos unen la bolsa con los oviductos. Semejante disposición, consistente en la presencia de dos aberturas femeninas, una para recepción del pene y espermatozoos, y otra para el paso de los huevos al exterior, no se limita a los platelmintos, sino que se observa también en otros invertebrados.

Una modificación final presente a veces en el sistema femenino es un centro temporal de almacenamiento, o útero, para los huevos maduros. El útero puede ser un saco ciego (fig. 7-16), como en algunos rabdocelos, o una simple parte dilatada del oviducto, como en los policládidos. Sin embargo, en la mayor parte de los turbeláridos falta el útero, ya que se depositan pocos huevos a la vez. El gonoporo y el atrio del sistema femenino pueden estar separados del sistema masculino (figs. 7-9, *A*, y 7-11), pudiendo también observarse un atrio y un gonoporo comunes (fig. 7-10). Algunos aleocelos muestran una disposición única caracterizada porque el sistema masculino con su pene se abre en la región faríngea o bucal.

Reproducción y regeneración. Muchos turbeláridos se reproducen asexualmente, como algunos rabdocelos y planarias terrestres de agua dulce, y el método empleado es la fisión. En los géneros de rabdocelos *Catenula*, *Stenostomum*, y *Microstomum*, la fisión es transversal, pero los individuos permanecen unidos de modo que forman cadenas (fig. 7-21, *D*). Los ejemplares incluidos en tales cadenas reciben el nombre de zooides. Cuando uno de estos zooides alcanza suficiente grado de desarrollo se desprende de la cadena como un individuo independiente.

Algunas planarias de agua dulce, como *Dugesia*, se reproducen también por fisión transversal, pero no se forman cadenas de zooides, produciéndose regeneración después de la separación. El plano de fisión suele formarse por detrás de la faringe, y la separación parece depender de la locomoción. La parte posterior del verme se adhiere al substrato, mientras la mitad anterior continúa mo-

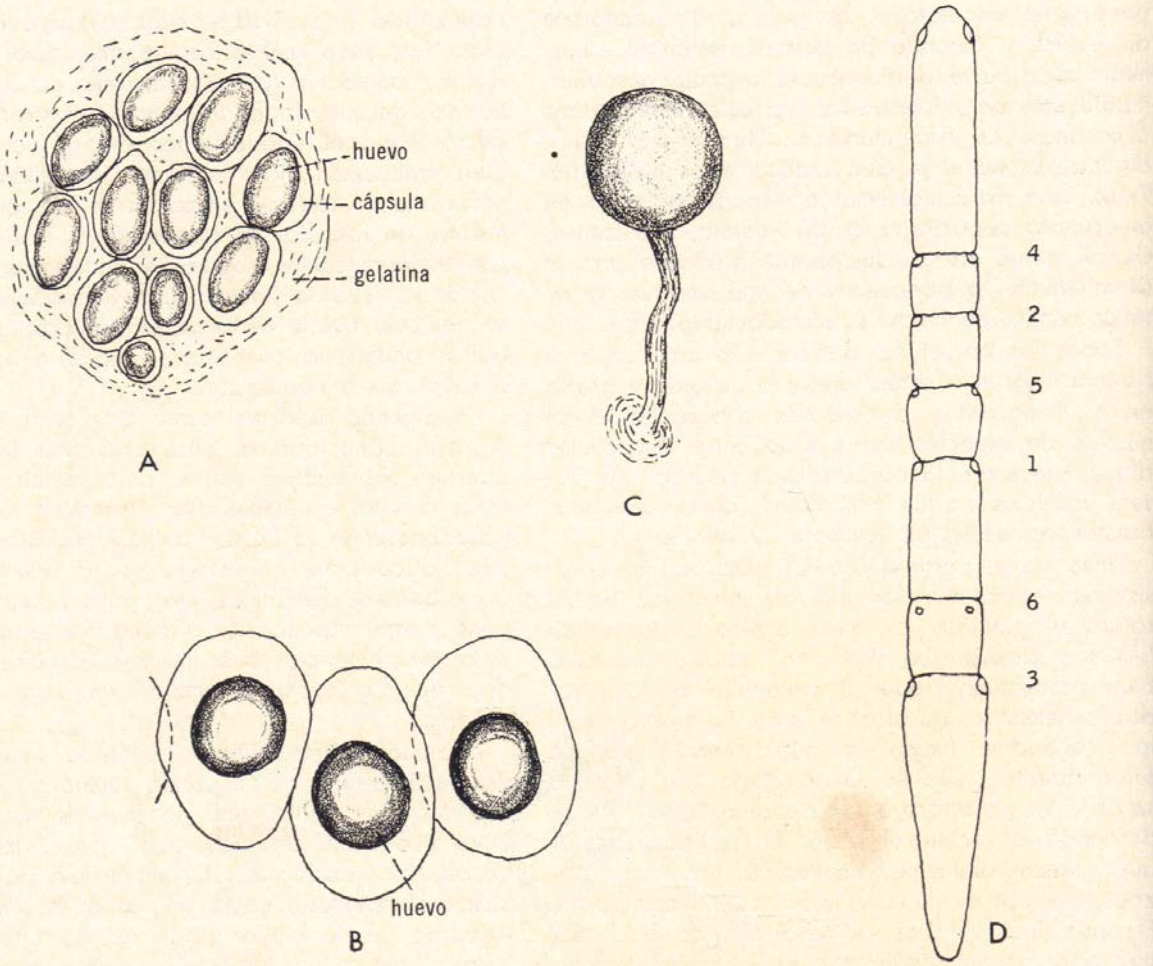


FIG. 7-21. A, Masa de huevos del acelo *Amphiscolops*. (Según Hyman.) B, Sección de una tira de huevos del policládido *Stylochus*. (Según Kato, tomado de Hyman.) C, Capullo en forma de tallo de una planaria de agua dulce. (Modificado de Pennak.) D, Cadena de zooides en *Stenostomum*. Los números indican el orden de los planos de fisión. (Según Child, tomado de Hyman.)

viéndose hacia adelante hasta que el gusano se divide en dos. Después, de cada mitad regeneran las partes faltantes para formar otros dos nuevos pequeños vermes.

Unas cuantas especies de planarias de agua dulce, como algunos miembros del género *Phagocata*, y algunos fragmentos de planarias terrestres experimentan asimismo fisión transversal. En *Phagocata* cada pieza forma un quiste en el cual se produce regeneración y a partir del cual nace un pequeño verme.

No debe sorprender que aquellos platelmintos que se reproducen asexualmente tengan también gran capacidad de regeneración. Hecho que contrasta en forma manifiesta con las muchas formas que no se reproducen asexualmente, y tienen muy limitada su capacidad de regeneración. Dicha capacidad ha sido investigada por buen número de autores, y Hyman (1951) proporciona un excelente resumen de los estudios más importantes. Aquí sólo es posible mencionar algunos aspectos. En los platelmintos existe un gradiente fisiológico preciso, de manera que el cuerpo está polarizado, representando la parte anterior un polo, y la posterior otro. La regeneración guarda una relación clara con esta polaridad. Así, vemos que un fragmento extirpado conserva su polaridad con la superficie del corte hacia la parte anterior produciendo una nueva cabeza, y hacia la superficie posterior, una nueva cola. Además, la rapidez del proceso y el tamaño de los fragmentos necesarios para la regeneración están relacionados con el gradiente original. En efecto, el proceso es más rápido en la parte anterior, y además, para regeneración normal, los fragmentos deben ser más grandes cuanto más posteriormente se corten. Las células mesenquimatosas son sin duda la principal fuente para la regeneración de tejido nuevo.

En la reproducción sexual, la copulación es generalmente mutua; esto es, los dos vermes se juntan, y el pene de cada uno es insertado en el gonoporo femenino o común del otro (fig. 7-20, C). Durante la copulación los vermes se orientan de diferentes maneras con las superficies ventrales

alrededor de la región genital, juntas y elevadas (fig. 7-20, *A*). Se produce impregnación hipodérmica (fig. 7-20, *B*) en algunos rabdocelos y policládidos y en ciertos acelos.

Solamente en casos raros se produce autofecundación. Hyman cree que aunque casi todos los turbeláridos son hermafroditas, la autofecundación está probablemente excluida, ya que el movimiento de la masa de espermatozoos fuera del sistema masculino y la producción de líquido seminal dependen de la eyaculación, y ésta ocurre solamente durante la copulación.

Los acelos y policládidos, ambos marinos, carecen de glándulas vitelinas, y dejan sus huevos en masas gelatinosas (fig. 7-21, *A*), siendo producida la jalea gelatinosa por glándulas del atrio. En los policládidos, son eliminados huevos en serie, que al llegar al exterior forman una cáscara o cápsula en la superficie de cada uno o de varios, la cual después se endurece (fig. 7-21, *B*). Los huevos requieren una semana para madurar y cada individuo puede dejar una buena masa de los mismos.

La mayor parte de rabdocelos y aleocelos, y todos los tricládidos poseen glándulas vitelinas, y como consecuencia está algo modificada la producción de huevos. A medida que los huevos fecundados pasan por el oviducto son acompañados por células vitelinas producidas por glándulas del mismo nombre. Al llegar al atrio, uno o más huevos, junto con muchas células de vitelo, son envueltos por una cápsula dura producida por estas mismas células. Las glándulas del atrio elaboran una substancia parecida al cemento que ayuda a las cápsulas a adherirse al substrato. En muchas formas, incluyendo algunos tricládidos de agua dulce como la conocida *Dugesia*, las cápsulas se fijan por medio de un tallo (fig. 7-21, *C*), de modo que las cápsulas parduscas parecen pequeños globos adheridos a rocas y otros residuos. Un verme puede producir un número variable de cápsulas.

Los turbeláridos de agua dulce producen a menudo dos tipos de huevos, unos de verano, envueltos en una cápsula delgada y que incuban en un periodo relativamente breve, y otros llamados de invierno, con cápsula más gruesa y resistente. Estos últimos permanecen durmientes durante el invierno, resisten la desecación y congelación, y maduran en la primavera al elevarse la temperatura. En algunos rabdocelos, como *Mesostoma*, los huevos durmientes son liberados al morir el progenitor.

Embriogenia de acelos y policládidos. En estos dos órdenes de turbeláridos, el vitelo constituye parte integral del citoplasma del huevo, lo que no ocurre en otros órdenes de esta misma clase. En los aleocelos, rabdocelos, y tricládidos, la formación de vitelo constituye un fenómeno sumamente especializado. Algunos de los ovarios originales han evolucionado dando lugar a glándulas que producen células vitelinas, las cuales pasan al oviducto con los huevos para quedar encerradas con ellos dentro de una cáscara común. Así, pues, el huevo en estos grupos es ectolécito, esto es, el vitelo reside en la periferia, en oposición al endolécito observado en acelos, y policládidos, y en realidad, en todos los demás animales. Este cambio en la localización de la substancia vitelina ha modificado notablemente el tipo de desarrollo, por lo cual deben estudiarse los dos tipos separadamente.

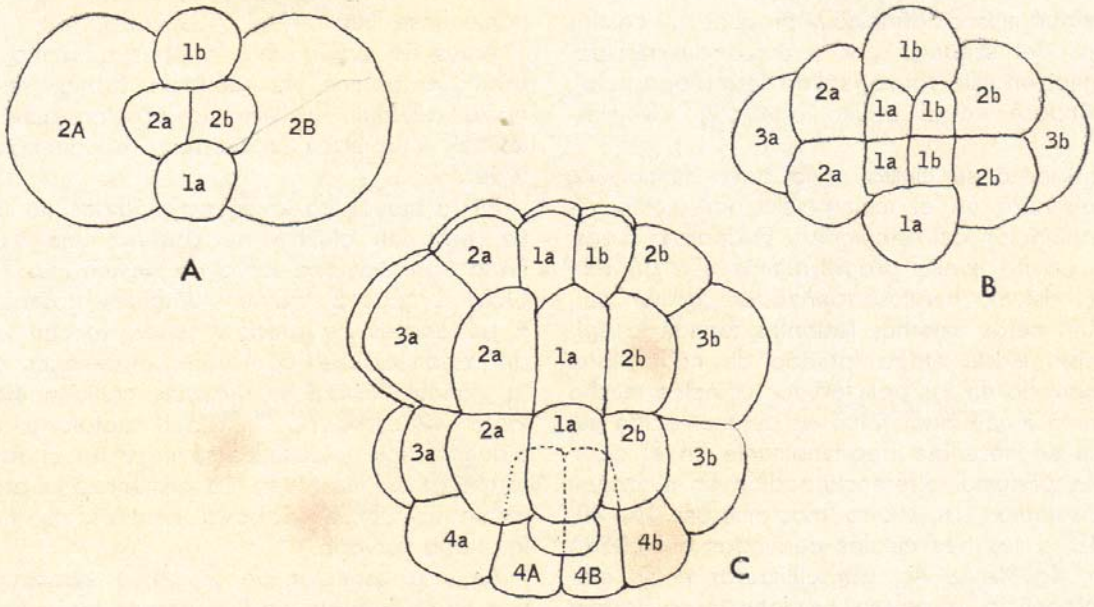


FIG. 7-22. Segmentación en el acelo *Polychoerus*. A y B, Vistas desde el polo animal. C, Vista lateral. (Según Gardiner, tomado de Hyman.)

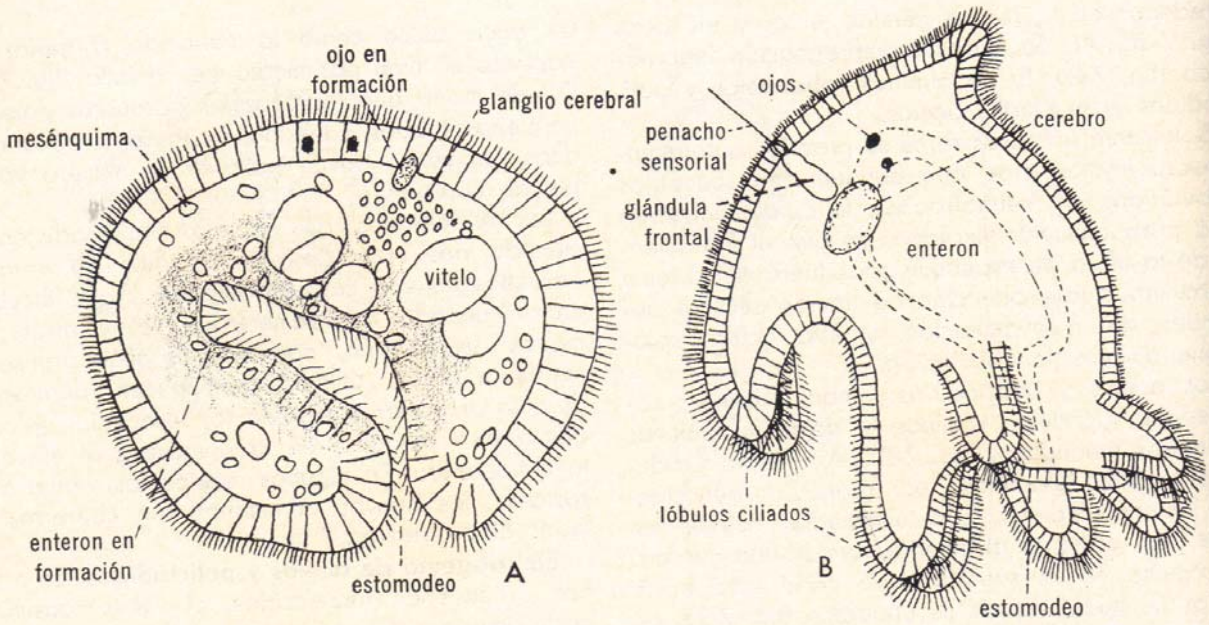


FIG. 7-23. A, Gástrula tardía del policládido, *Hoploplana*. (Según Surface, tomado de Hyman.) B, Larva de Müller (vista lateral). (Según Kato, tomado de Hyman.)

En unos cuantos acelos estudiados, la segmentación es espiral, pero algo diferente de la modalidad descrita en el capítulo 3. El huevo experimenta una sola segmentación vertical en lugar de dos, y como consecuencia hay solamente dos células, A y B, para formar micrómeras, las cuales son producidas en grupos de dos (par) y no de cuatro (cuarteto), aunque se forman las cuatro series típicas (fig. 7-22). Después de la gastrulación que tiene lugar por epibolia de células derivadas de los tres primeros pares, las células 4A, 4B, 4a, y 4b, se hacen internas y forman la masa interior. Como en los acelos no hay intestino, nunca se diferencian bien el endodermo y el mesodermo. Cuando menos parte de la masa interior es de origen mesectodérmico y procede de células derivadas del segundo par y quizá del tercero. La gástrula, en esta forma, sólida (estereogástrula), conservándose en el adulto este nivel de desarrollo.

El blastoporo se cierra, y la boca forma una nueva abertura en el mismo sitio por medio de una invaginación del estomodeo. El aparato digestivo del adulto nunca progresa más allá de este punto. El sistema nervioso deriva del primer par, y las micrómeras externas restantes forman la epidermis. No existe etapa larvaria de nado libre.

El desarrollo en los policládidos coincide mucho más con la modalidad típica de segmentación espiral que se describió oportunamente en el capítulo 3. La principal diferencia radica en el origen del endodermo. Las cuatro macrómeras, 4A, 4B, 4C, y 4D, y las tres células derivadas del cuarto cuarteto, 4a, 4b, y 4c, son utilizadas como material alimenticio y no se emplean para formar endodermo. La célula 4a forma todo el endodermo ($4d^1$) y el endomesodermo ($4d^2$). Este último forma la mayor parte de las estructuras mesodérmicas, mesénquima, gónadas, músculos y glándulas mesenquimatosas. Las micrómeras del primer cuarteto forman el sistema nervioso, los ojos, la epidermis dorsal anterior, y una glándula frontal apical que sostiene un penacho de largos cilios. Los cuartetos segundo y tercero contribuyen a formar el ectodermo superficial, así como el ectomesodermo, a partir del cual deriva la musculatura faríngea.

La gastrulación es por epibolia y produce una estereogástrula. La boca y la faringe se forman a partir de una invaginación del estomodeo cerca del sitio original del blastoporo. Esta invaginación conecta con el enteron, el cual se ha formado de una masa endodérmica, y que termina haciéndose hueco (fig. 7-23, *A*).

Antes de surgir como un nuevo verme, el embrión se aplana, la glándula frontal se desvía hacia adelante y limita la porción anterior del animal, y la boca se desplaza en dirección posterior.

En la mayor parte de policládidos no hay larva, pero en algunos se observa una etapa de nado libre llamada larva de Müller (fig. 7-23, *B*). Ocho brazos o lóbulos, dirigidos posteriormente y portadores de grandes cilios, forman a modo de prolongaciones corporales; el penacho ciliar de la glándula frontal se proyecta hacia adelante. La larva ejerce cierta actividad natatoria durante algunos días, y después se posa en el fondo en forma de verme joven. La alimentación probablemente no comience hasta después de superada la etapa larvaria.

Algunas especies de *Stylochus* atraviesan por una etapa larvaria similar llamada larva de Götte, que se diferencia de la de Müller por tener solamente cuatro lóbulos ciliados.

Embrionegia de aleocelos, rabdocelos, y tricládidos. Los individuos pertenecientes a estos tres órdenes han evolucionado indudablemente a partir de formas cuya segmentación era espiral, pero la presencia de células vitelinas externas alteró en tal forma la modalidad de desarrollo, que ésta ha perdido toda semejanza con el tipo ancestral. (Algunos aleocelos y los rabdocelos catenúlido y macrostómido carecen de glándulas vitelinas y poseen los huevos endolécitos más típicos.)

Las blastómeras iniciales se dividen y separan para formar una masa embrionaria de células entremezclada con células vitelinas. En los aleocelos y rabdocelos, a este fenómeno sigue migración de las células vitelinas a un lado de la masa embrionaria, mientras las blastómeras se juntan en el otro. Las células de vitelo forman un sincitio e indican el futuro lado dorsal del embrión. Las blastómeras se orientan en tres masas ventrales transversales, señalando así el eje anteroposterior del embrión (fig. 7-24, *A*). Células periféricas procedentes de las tres masas emigran en torno al vitelo para encerrarlo y formar la epidermis, mientras que células adyacentes al vitelo forman el intestino y el mesénquima. La masa anterior de blastómeras da origen al sistema nervioso, la media al aparato faríngeo, y la posterior al sistema reproductor y parte posterior del verme.

El desarrollo de los tricládidos difiere del correspondiente a los rabdocelos, principalmente durante la etapa que precede a la formación de las tres masas ventrales de blastómeras. Después de la segmentación inicial y de la separación de las blastómeras, algunas de las células se aplanan y forman una membrana que envuelve las blastómeras restantes y parte del vitelo, recibiendo entonces estas estructuras el nombre de masa embrionaria. El resto del vitelo forma un sincitio que rodea la membrana y la masa embrionaria. Varias de tales masas quedan encerradas dentro de una sola cápsula (fig. 7-24, *B*). Algunas de las blastómeras de semejante masa embrionaria se agru-

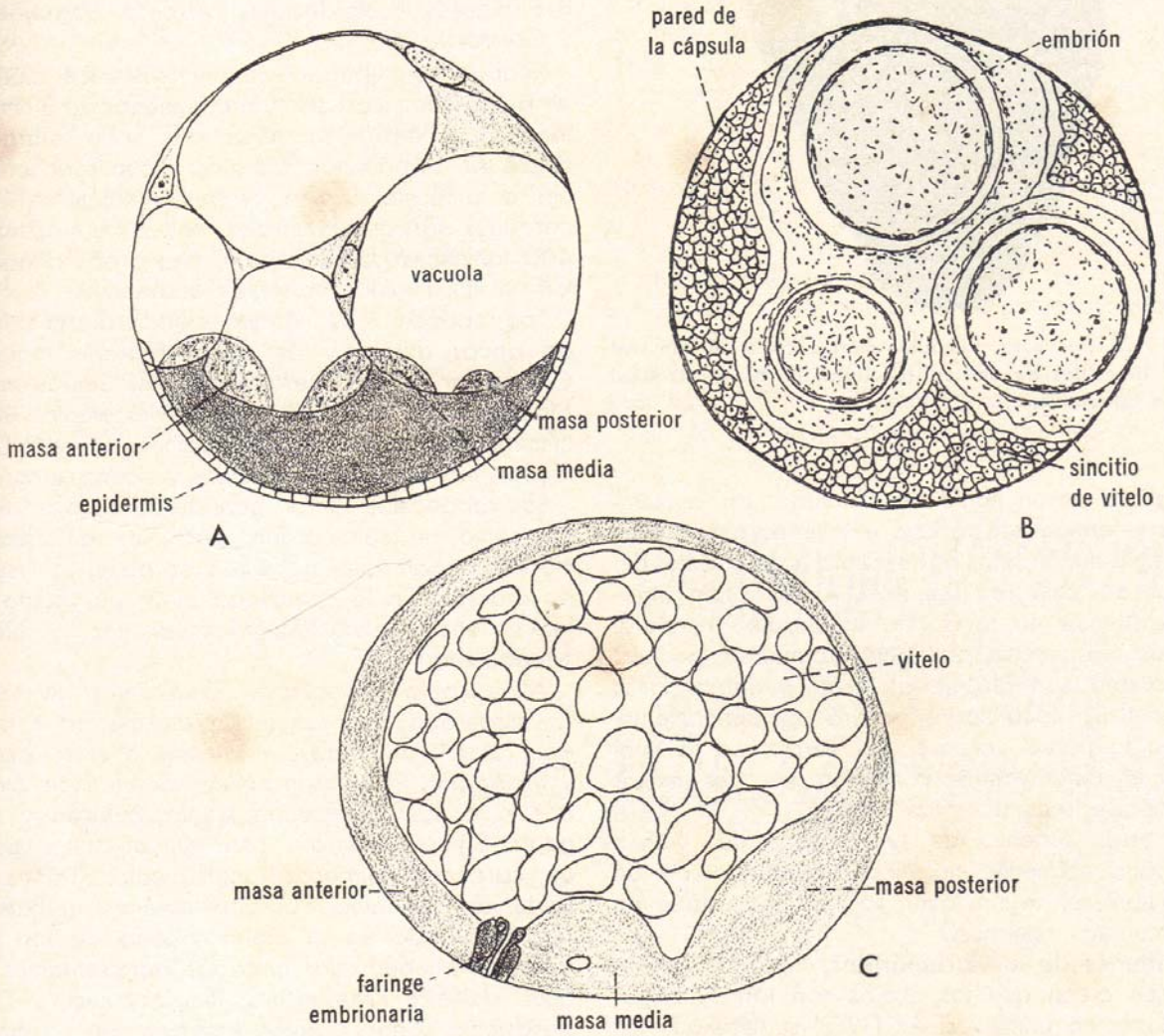


FIG. 7-24. A, Embrión de rabdocelo que muestra la formación de tres masas embrionarias. (Según Bresslau, tomado de Hyman.) B, Corte de una cápsula de tricládido en la que se advierten tres embriones enclavados en el sincitio de vitelo. (Según Metschnikoff, tomado de Hyman.) C, Embrión de tricládido después de ingestión de vitelo y formación de tres masas embrionarias. (Según Fulinski, tomado de Hyman.)

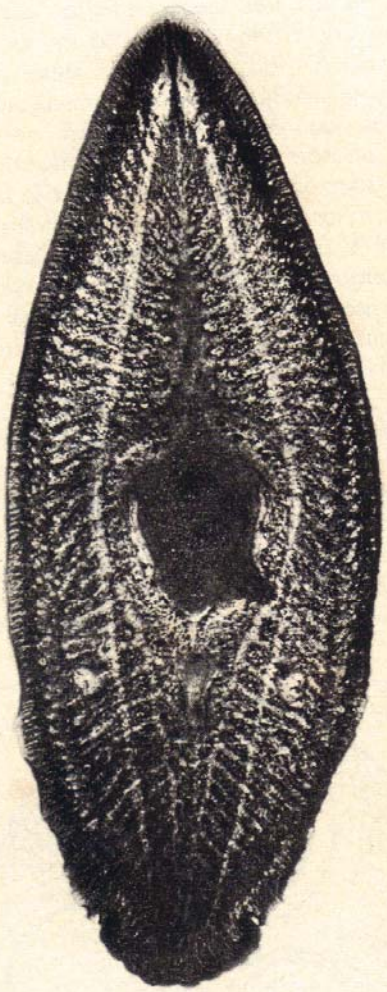


FIG. 7-25. *Bdelloura*, tricládido marino comensal que vive en las branquias de límulos. (Cortesía de Ward's Natural Science Establishment.)

pan ahora en un punto en el interior de la membrana y forman una faringe e intestino temporales, que ingieren el sincitio de vitelo circundante del interior del embrión (fig. 7-24, C). El vitelo ingerido distiende en tal forma el intestino temporal que las blastómeras que antes formaban la masa embrionaria son empujadas a la periferia. Estas blastómeras, localizadas ahora periféricamente, forman la pared corporal del verme, de la cual sobre el lado ventral proliferan las tres masas anteroposteriores descritas antes.

En estos órdenes de turbeláridos que tienen desarrollo ectolécito no existe etapa larvaria de nado libre; el verme joven sale de la cápsula en unas cuantas semanas.

Orígenes de los turbeláridos. Entre los zoólogos que creen que los acelos son formas degeneradas y no primitivas, Ax (1963) sugiere que los rabdocelos macrostomídeos son los platelmintos más cercanos a los antecesores remotos. Semejante turbelárido rabdoceloide hipotético, poseedor de una faringe simple, cavidad intestinal, y sistema radiado de cordones nerviosos longitudinales se ilustra en la figura 7-18.

Un tercer punto de vista sostiene que los policládidos son los turbeláridos ancestrales. La segmentación espiral y la larva característica de las especies de este grupo se consideran como prueba de su posición primitiva.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE TURBELLARIA

Orden Acoela. Pequeños platelmintos marinos de unos 2 mm de longitud. Poseen boca, y a veces faringe simple, pero no cavidad digestiva. Protonefridios ausentes. Gónadas no diferenciadas, los gametos se originan directamente en el mesénquima. Ausencia de oviductos y glándulas vitelinas. Los acelos abundan más en la zona litoral debajo de conchas, en algas, y en el cieno del fondo marino. Unas pocas especies son comensales en el intestino de varios equinodermos. Los géneros Acelo incluyen *Afronta*, *Polychoerus*, y *Convoluta*.

Rhabdocoela (rabdocelos). Platelmintos marinos de agua dulce, casi siempre con menos de 3 mm de longitud. Enteron en forma de saco alargado simple sin divertículos laterales y con faringe simple o bulbosa. Suelen presentar solamente dos cordones nerviosos ventrales; con suma frecuencia estos animales poseen ojos, y una o dos gónadas. Glándulas vitelinas presentes o ausentes.

Los rabdocelos son comunes en la arena y lodo de aguas dulces y de zonas litorales marinas. Cabe citar como géneros frecuentes *Stenostomum*, *Macrostomum*, *Microstomum* y *Mesostoma*. Buen número de rabdocelos son comensales de crustáceos, moluscos, equinodermos y sipunculidos.

Los rabdocelos fueron considerados en un tiempo como un solo orden, pero las autoridades modernas han elevado los subórdenes al rango de órdenes. En la actualidad el grupo consta de los órdenes Catenulida, Macrostomida, y Neorhabdocoela.

Alloeocoela (aleocelos). Platelmintos de tamaño moderado, con longitud promedio de 1 a 10 mm. Estructura variable e intermedia entre acelos y tricládidos. El enteron puede ser un saco simple o ramificado, con faringe simple, bulbosa o plegada. Sistema nervioso con tres o cuatro pares de cordones nerviosos longitudinales. La mayor parte de los aleocelos son marinos y habitan con frecuencia en la arena y lodo de los litorales. Se pueden citar entre los representantes de agua dulce a *Prorhynchus*, *Plagiostomum*, y *Otomesostoma*. Unas cuantas especies son terrestres.

Como en los rabdocelos, los subórdenes del antiguo orden Alloeocoela tienen ahora el rango de órdenes, y son Gnathostomulida, Archoophora, Lecithoepitheliata, Holocoela, y Seriata.

Orden Tricladida (tricládidos). Platelmintos relativamente grandes, conocidos como planarias, cuya longitud varía de 2 a más de 60 cm en las formas terrestres. La cavidad digestiva trifurcada en forma característica; cada rama, con muchos divertículos, se abre al exterior mediante una faringe plegada dirigida hacia atrás. Boca y faringe se encuentran situadas en la mitad del cuerpo. La mayor parte de las especies poseen ojos. Protonefridios en forma de redes laterales con muchos nefridióporos.

El orden se compone de grupos marinos, terrestres y de agua dulce, formando cada uno un suborden separado. Las formas marinas residen en los litorales y viven debajo de conchas y piedras. *Bdelloura* (fig. 7-25) es un comensal común en las branquias de los límulos. Las especies de agua dulce se encuentran en todos los tipos de situaciones acuáticas. Como géneros también frecuentes pueden citarse *Dugesia* y *Phagocata*. El tamaño de los tricládidos terrestres es superior al de cualquiera de los turbeláridos; muchos ostentan brillantes colores. La mayor parte de los mismos se encuentran solamente en regiones tropicales y subtropicales húmedas.

Orden Polycladida (policládidos). Vermes marinos de tamaño moderado y de longitud variable entre 2 y 20 mm, con forma aplanada y más o menos oval; muchos con brillantes colores. Enteron alargado y de localización central con buen número de divertículos muy ramificados. Faringe plegada y que con frecuencia cuelga del techo de la cavidad faríngea. Ojos en gran número, y carencia de glándulas vitelinas.

La mayor parte de las especies habitan en las profundidades de la zona litoral. Otras, las menos, viven en *Sargassum* y unas pocas son comensales del cangrejo ermitaño, chitones, y ofiúridos. *Stylochus frontalis*, sanguijuela de la ostra, constituye una verdadera plaga en los bancos de ostras. Entre los géneros más frecuentes se pueden incluir *Leptoplana*, *Notoplana* y *Stylochoplana*.

CLASE TREMATODA (TREMATODOS)

Los platelmintos pertenecientes a la clase Trematoda y conocidos como duelas, constituyen uno de los grupos más importantes de los metazoarios parásitos. Las duelas, junto con las tenias y los gusanos redondos, incluyen la inmensa mayoría de vermes parásitos, y su estudio comprende el campo de la helmintología.

Estructura y fisiología. Aunque los trematodos son parásitos, su estructura se parece más a la de los turbeláridos que a la que corresponde a la tercera clase de platelmintos, los cestodos parásitos. El cuerpo de los trematodos es de oval a alargado, y su longitud varía de menos de 1 mm a 7 m, pero la mayor parte no suelen sobrepasar de unos cuantos centímetros. Los órganos adhesivos oral y ventral son característicos de la clase, y la boca está típicamente localizada en el extremo anterior.

En oposición a la epidermis ciliada de los turbeláridos, los trematodos carecen de epidermis, y el cuerpo está cubierto por una cutícula inerte que descansa sobre capas sucesivas de músculo diagonal, longitudinal y circular (fig. 7-26). La cutícula es secretada por células localizadas en el mesénquima.

La boca comunica con una faringe muscular que introduce en el aparato digestivo, y valiéndose de un mecanismo de bomba, las células y

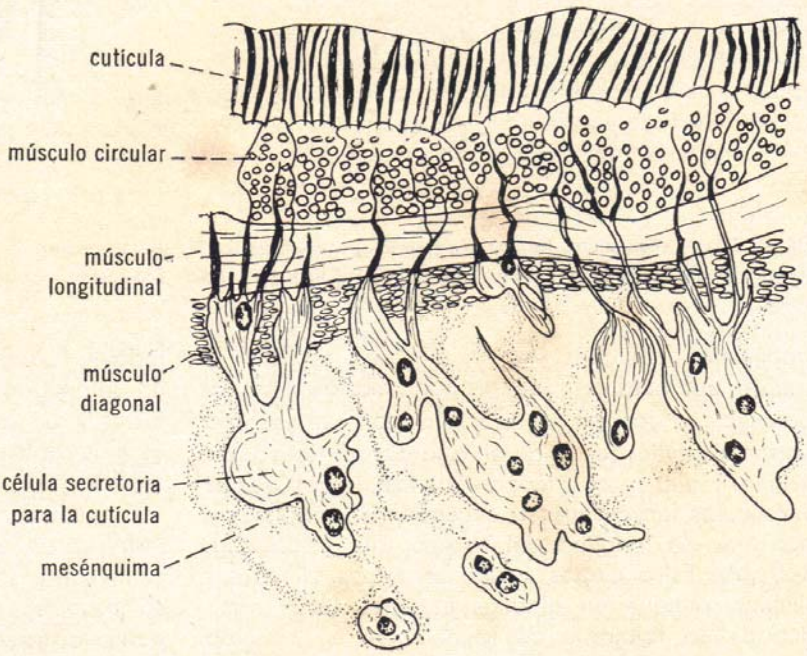


FIG. 7-26. Corte de la pared corporal de un trematodo digenético. (Según Hein.)

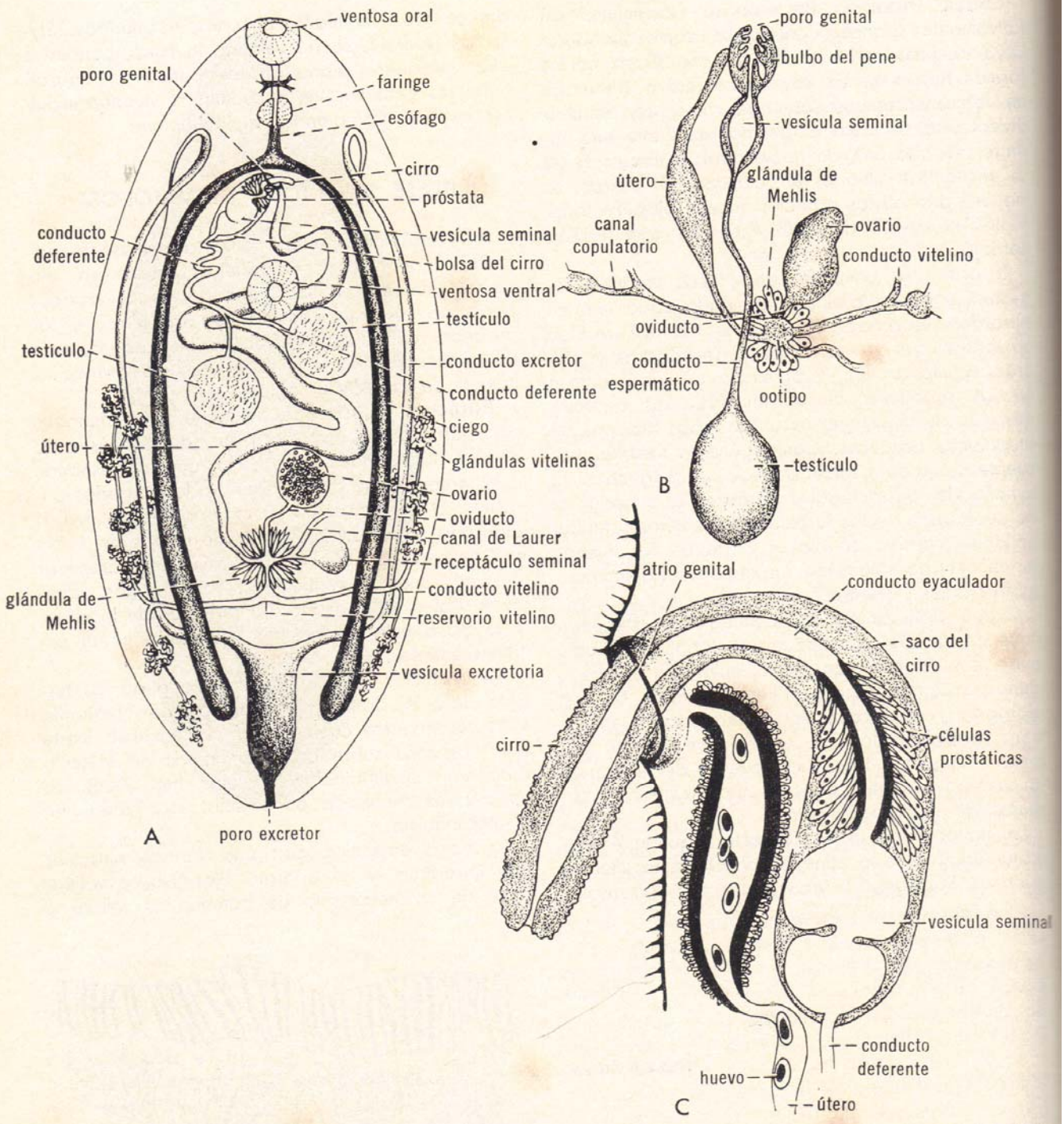


FIG. 7-27. A, Estructura de un trematodo generalizado. (Según Chandler y Read.) B, Sistemas reproductores de un trematodo monogenético. (Según Cheng.) C, Cirro que hace protrusión a partir del gonoporo. (Según Noble y Noble.)

fragmentos celulares, moco, líquidos tisulares y sangre del huésped que proporciona alimento al parásito. La faringe se continúa con un esófago corto a partir del cual el aparato digestivo da origen a uno, y con más frecuencia a dos ciegos intestinales largos que se extienden posteriormente por toda la longitud del cuerpo del animal (fig. 7-27, *A*). Estos ciegos suelen ser tubos cilíndricos simples, aunque en algunas especies están ramificados. La fisiología de la nutrición no ha sido todavía completamente dilucidada, aunque sí se ha informado de la existencia de células secretorias y de absorción, de modo que la digestión es indudablemente, por lo menos en parte, extracelular.

La cutícula desempeña un papel vital en la fisiología de los trematodos. Proporciona protección, sobre todo contra las enzimas del huésped en especies residentes en el intestino. Por otra parte, a través de la cutícula pasan al exterior

los desechos nitrogenados, efectuándose también en la misma el intercambio de gases. En los endoparásitos existe alguna absorción de aminoácidos por la cutícula. La síntesis de proteínas involucrada en la producción de huevos de trematodos y en la de larvas obliga a exigencias apremiantes en cuanto al aporte de aminoácidos.

Los trematodos ectoparásitos son aerobios, pero los endoparásitos son anaerobios facultativos. La cantidad de oxígeno utilizada en la respiración depende de la localización dentro del huésped y también de la etapa del desarrollo del parásito. El ácido láctico es en estos animales el producto terminal de la glucólisis.

Los trematodos, como los otros platelmintos, están provistos de protonefridios; el número de bulbos flamígeros es variable, pero hay típicamente un par de conductos colectores longitudinales. Puede haber dos nefridióporos dorsolaterales anteriores, o con más frecuencia un solo nefridióporo posterior (Digenea). El sistema colector posee en forma típica una vesícula terminal (figs. 7-27, *A*, y 7-28). En los ectoparásitos, los protonefridios probablemente sólo desempeñen función osmorreguladora. Todavía no se sabe con certeza si los protonefridios eliminan o no en los endoparásitos cantidades apreciables de desechos metabólicos.

El sistema nervioso de los trematodos es esencialmente idéntico al de los turbeláridos. En efecto, poseen estos animales un par de ganglios cerebrales anteriores a partir de los cuales suelen extenderse en sentido posterior tres pares de cordones nerviosos longitudinales. El cordón ventral es el más desarrollado, y el dorsal falta con frecuencia en un gran grupo de trematodos (Digenea). Los órganos adhesivos reciben un rico aporte nervioso. Como cabía esperar, los órganos de los sentidos están poco desarrollados, aunque en muchos ectoparásitos existen uno o dos pares de ocelos.

Reproducción. El sistema reproductor es relativamente uniforme en todos los individuos de la clase Trematoda (fig. 7-27, *A*, *B*, y *C*). Suele haber siempre dos testículos, probablemente el número primitivo, y la posición de los mismos posee indudable importancia taxonómica. Los conductos deferentes que se originan en cada uno de los testículos se unen en la parte anterior para formar un conducto único que desemboca en el saco llamado cirro, en el cual se encuentran la vesícula seminal, la próstata y el aparato copulatorio. Dicho aparato constituye el extremo terminal del sistema masculino, y recibe el nombre de cirro cuando es susceptible de eversión y de pene cuando no lo es. El aparato copulatorio se abre en un atrio genital que comparte con el sistema femenino. El gonoporo está localizado en la superficie medioventral en la mitad anterior del verme. Pueden observarse muchas variaciones del plan general que acabamos de describir. El conducto deferente puede penetrar en el cirro separadamente; la vesícula seminal está a veces situada fuera del saco del cirro; el conducto deferente puede abrirse al exterior en forma directa a través del gonoporo, y por último es posible observar en ocasiones gonoporos masculino y femenino separados.

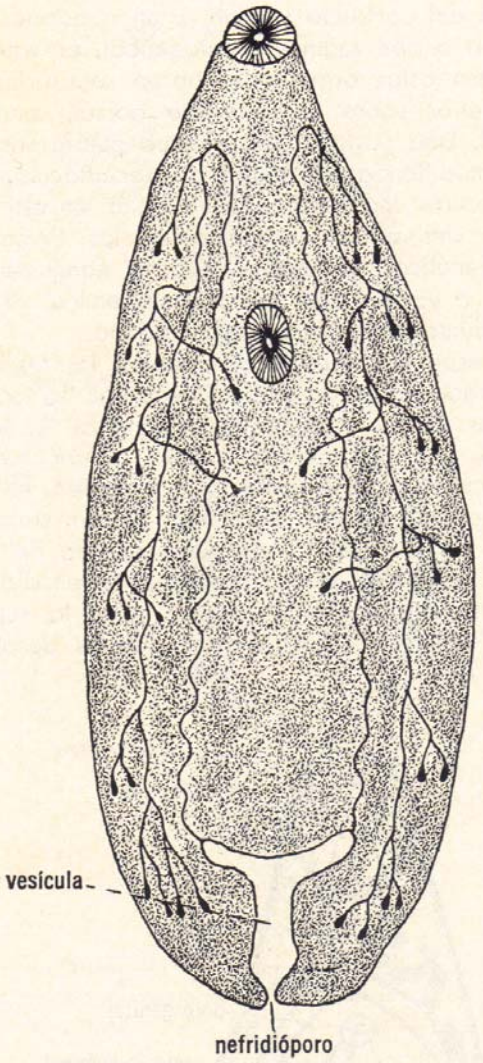


FIG. 7-28. Ventosas y sistema nefridial de *Opisthorchis pedicellata*. (Según Faust.)

La estructura central del sistema femenino es una pequeña cámara llamada ootipo, que recibe los huevos siguiendo un corto oviducto que procede de un ovario casi siempre único. También llegan al ootipo un conducto común que viene de las glándulas vitelinas derecha e izquierda, un conducto del receptáculo seminal, y secreciones procedentes de células glandulares unicelulares, llamadas en conjunto glándula de Mehlis. El ootipo se continúa con el útero que discurre hacia adelante al atrio genital, el cual posee un extremo terminal muscular que facilita la expulsión de los huevos. Otras dos estructuras forman a veces parte del sistema femenino; en efecto, puede haber un reservorio vitelino, que es en esencia una evagi-

nación del conducto vitelino, y en ocasiones existen una o dos vaginas (Monogenea). En este último caso estos órganos se abren separadamente al exterior sobre la superficie dorsal, lateral o ventral. Una parte de la longitud puede ser también modificada en forma de receptáculo seminal. Ocurre una importante variación en este plan básico del sistema femenino en los trematodos monogenéticos, ya que en ellos el conducto vitelino y la vagina o el receptáculo seminal se unen al oviducto antes de entrar al ootipo.

Los espermatozoos, al abandonar los testículos, se almacenan en la vesícula seminal. La copulación es mutua, y como regla general, la fecundación cruzada, aunque puede ocurrir también autofecundación. Durante la copulación el cirro o pene del sistema masculino de un verme se inserta en la abertura vaginal o uterina del otro, siendo entonces eyaculados los espermatozoos; la próstata proporciona semen para la supervivencia de estos últimos, los cuales se desplazan hacia el útero o canal vaginal para ser almacenados en el receptáculo seminal.

El huevo una vez liberado del ovario es fecundado, ya en camino al ootipo, o en el interior de éste. Tiene además el huevo el carácter de ectolécito, como se observa en muchos turbeláridos. Las glándulas vitelinas proporcionan vitelo al huevo y también un material que se endurece alrededor del mismo y forma la cáscara. Los huevos siguiendo la vía del útero salen al exterior. La función de la glándula de Mehlis es dudosa, pero quizá sus secreciones brinden lubricación para el paso de los huevos a través del útero. Si comparamos con los turbeláridos de vida libre, el número de huevos producidos por los trematodos es enorme. Cheng (1964) cita una cifra de producción total de 10 000 a 100 000 veces la registrada en los turbeláridos.

El ciclo vital de los trematodos implica la presencia de uno o varios huéspedes. El huésped primario del parásito adulto es casi siempre un

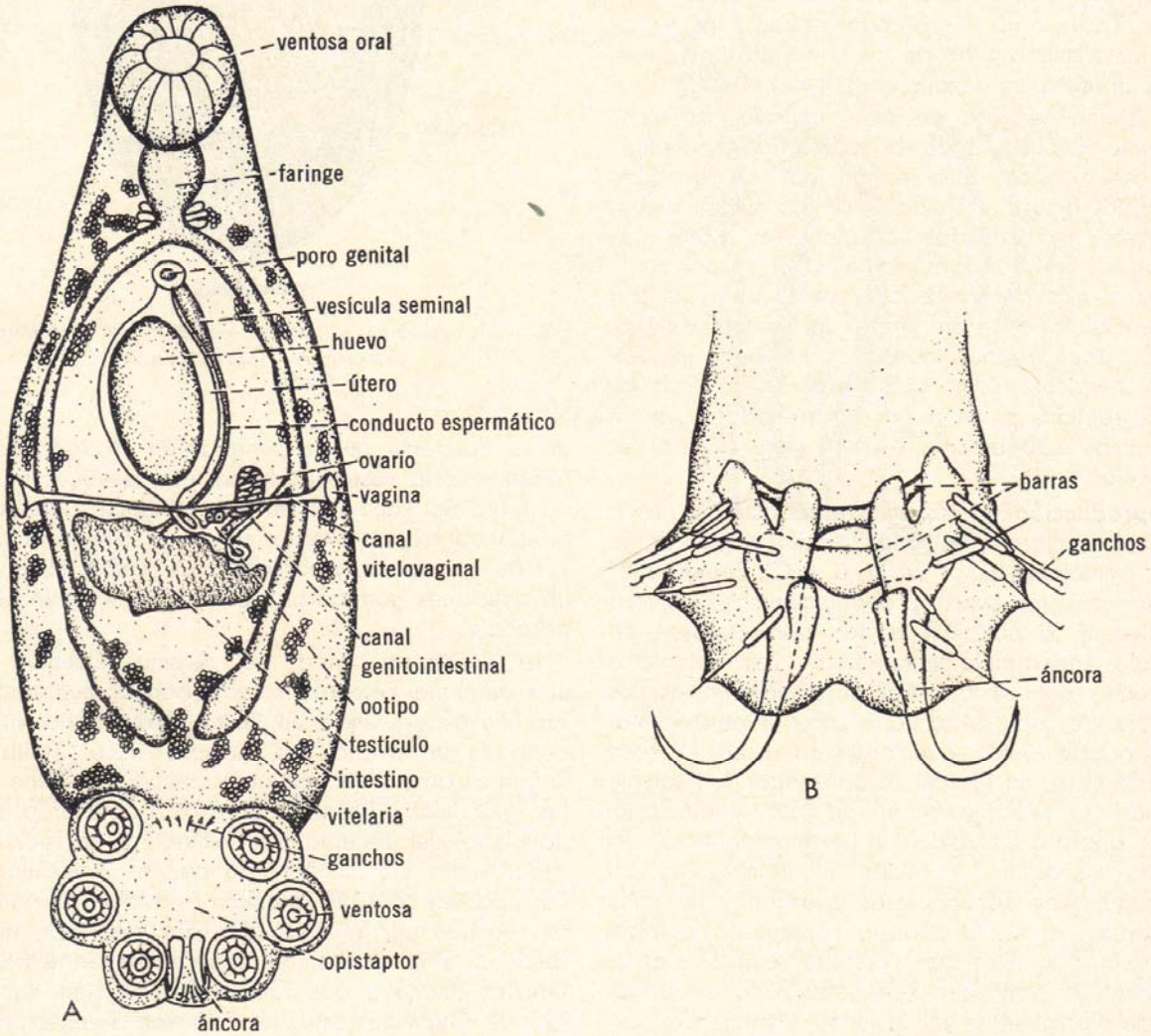


FIG. 7-29. A, *Polystomoidella oblongum*, trematodo monogenético parásito en la vejiga urinaria de tortugas. (Según Coble.) B, Opistaptor de *Dactylogyrus*. (Seggún Mueller y Van Cleave.)

vertebrado. Los peces son con mucho las principales víctimas del parasitismo de los trematodos; los mamíferos, que en modo alguno escapan a la infestación por trematodos, son huéspedes para un número relativamente pequeño de los mismos, si los comparamos con otros grupos de vertebrados.

Con el fin de estudiar los ciclos vitales de los trematodos, es necesario considerar separadamente los tres órdenes que los incluyen:

ORDEN MONOGENEA (MONOGENEOS). El hecho de que exista un solo huésped en el ciclo vital de estos animales ha servido para dar nombre a este orden de trematodos. Se diferencian también de los trematodos digenéticos por poseer un gran órgano adhesivo posterior llamado opistaptor, que en esencia es una estructura muscular compleja que fija el parásito al huésped, y que ostenta cierto número de ventosas, y de piezas esclerosadas que reciben el nombre de ganchos, áncoras y barras (fig. 7-29, *A* y *B*). La disposición de las estructuras del opistaptor es muy variable y se registran modificaciones según las especies. Por otra parte, suelen observarse un par de ventosas anteriores flanqueando la boca (fig. 7-29, *A*).

Los trematodos monogeneos son en gran parte parásitos de peces marinos y de agua dulce, aunque también les sirven de huéspedes anfibios, reptiles e invertebrados. Casi todos son ectoparásitos, pero algunos han emigrado hacia cámaras corporales con aberturas externas, como boca, branquias y aparato urogenital; se han encontrado también algunos en el celoma.

La cáscara del huevo alargado tiene una estructura a modo de tapa y uno o dos filamentos que sirven para fijar el huevo al huésped (fig. 7-30, *A*). El desarrollo temprano experimenta muchas modificaciones como ocurre también en el desarrollo ectolecital de los turbeláridos. Los huevos después de incubación liberan una larva ciliada de nado libre llamada oncomiracidio que capacita al parásito para invadir a un nuevo huésped (fig. 7-30, *B*). La rápida aparición del órgano adhesivo facilita la fijación de la larva. El espacio disponible sólo permite referirnos a unos pocos ciclos vitales específicos, debiendo comprender además que hay muchas variaciones al respecto.

Polystoma integerrimum se encuentra en la vejiga de ranas y sapos y constituye ejemplo de sincronización notable del ciclo vital con el del huésped anfibio (fig. 7-31). Los huevos son puestos cuando el sapo o rana regresa al agua a criar. El oncomiracidio se fija a las branquias de los renacuajos; después de la metamorfosis de estos últimos el parásito abandona la cámara branquial y llega a la vejiga pasando antes por el intestino.

Benedenia melleni es parásito en ojos y epidermis de peces marinos, y puede producir ceguera y lesiones graves en el tegumento del huésped.

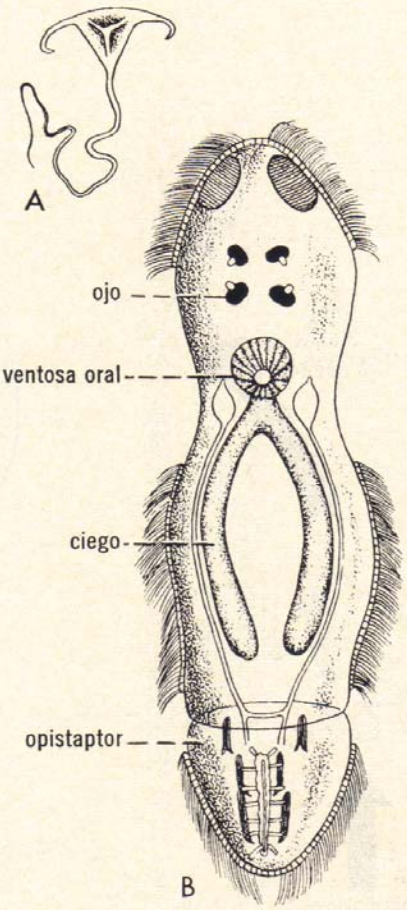


FIG. 7-30. Huevo *(A)* y oncomiracidio *(B)* de *Benedenia melleni*, trematodo monogenético parásito de peces. (Ambos según Jahn y Kuhn.)

El ciclo vital es idéntico al que acabamos de describir. *Dactylogyrus elegans*, que parasita las branquias de la carpa, produce un huevo de verano que se desarrolla rápidamente, y otro de invierno que se deposita en el lodo del fondo marino e incuba en la primavera.

Las especies del género *Gyrodactylus* son ectoparásitos frecuentes de la superficie corporal y branquias de ranas y peces marinos y de agua dulce (fig. 7-32), y pueden convertirse en plagas graves de los criaderos de peces. La larva desarrolla en el interior del útero, pero pronto surge una segunda larva a partir de la primera, una tercera a partir de la segunda, y quizá en ocasiones una cuarta. Una vez liberada la primera larva y fijada al nuevo huésped, es liberada a su vez de la primera, la segunda larva que ya contiene su descendencia.

ORDEN DIGENEA (DIGENEOS). Posee este orden el número más elevado de platelmintos parásitos. Se han descrito hasta la fecha más de 6 000 especies y continuamente se publican nuevas descripciones. Se conocen muchas especies productoras de enfermedades parasitarias en el hombre y animales domésticos.

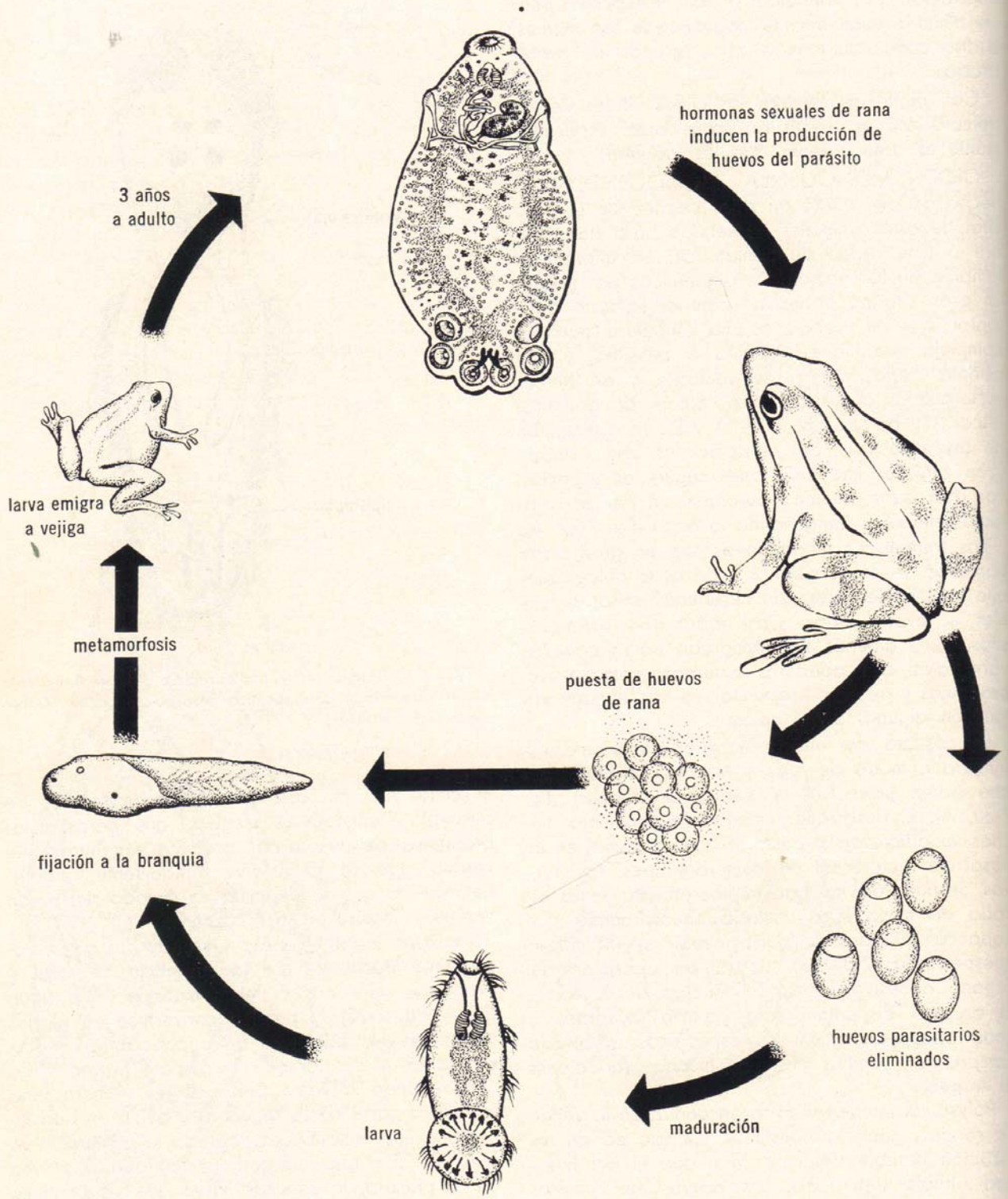


FIG. 7-31. Ciclo vital de *Polystoma integerrimum*, trematodo monogenético encontrado en la vejiga de ranas. (Modificado según Williams y Miretski.)

En oposición a lo observado en los trematodos monogenéticos, los ciclos vitales de los digenéticos implican la intervención de dos a cuatro huéspedes. Se denomina huésped primario el correspondiente al gusano adulto, y reciben el nombre de intermedios los dos o tres huéspedes que corresponden a las diversas etapas larvarias. Los órganos adhesivos son en forma típica dos grandes ventosas (fig. 7-33, *D* y *E*), una llamada oral, localizada alrededor de la boca, y la otra denominada acetábulo, que se encuentra en la parte media o en el extremo posterior del cuerpo y en posición ventral.

Todos los trematodos del orden Digenea son endoparásitos; entre sus huéspedes primarios se incluyen todos los grupos de vertebrados, pudiendo virtualmente ser infectado cualquier órgano o sistema. Los huéspedes intermedios son casi siempre invertebrados, entre los cuales los caracoles son quizá los más importantes.

El ciclo vital es complejo, por lo que haremos primero una introducción de carácter general seguida de la presentación de los ejemplos más específicos.

El huevo incluido en una envoltura o cáscara oval, y provisto de un opérculo, es depositado en el agua. A partir del huevo se obtiene por incubación un miracidio ciliado que nada libremente (fig. 7-33, *A*). Esta primera etapa larvaria al tomar contacto con un molusco penetra en la epidermis de este huésped intermedio y llega al intestino del mismo, terminando su emigración en una glándula digestiva.

En el interior de la glándula digestiva, el miracidio, que pierde sus cilios al entrar en el huésped, se transforma en una segunda etapa larvaria llamada esporocisto (fig. 7-33, *B*). Las células germinales del esporocisto dan lugar a cierto número de masas embrionarias, cada una de las cuales se convierte en otra etapa larvaria, llamada redia, que tiene también forma de cámara (fig. 7-33, *C*). Las células germinales del interior de la redia producen a su vez buen número de larvas llamadas cercarias (fig. 7-33, *D* y *E*).

La cercaria, cuarta etapa de larva en este esquema, posee aparato digestivo, ventosas, y cola. En un momento determinado esta larva abandona el huésped y nada libremente. Si llega a tomar contacto con un segundo huésped intermedio, un invertebrado (generalmente un artrópodo) o un vertebrado, penetra en el mismo y se enquista. La etapa enquistada recibe el nombre de metacercaria (figura 7-33, *F*). Si el huésped de la metacercaria es comido por un huésped vertebrado, último eslabón de la cadena, la larva correspondiente es liberada, emigra y llega a su forma adulta ocupando una localización característica en cada huésped.

Según este esquema generalizado del ciclo vital existen cinco etapas larvarias durante el

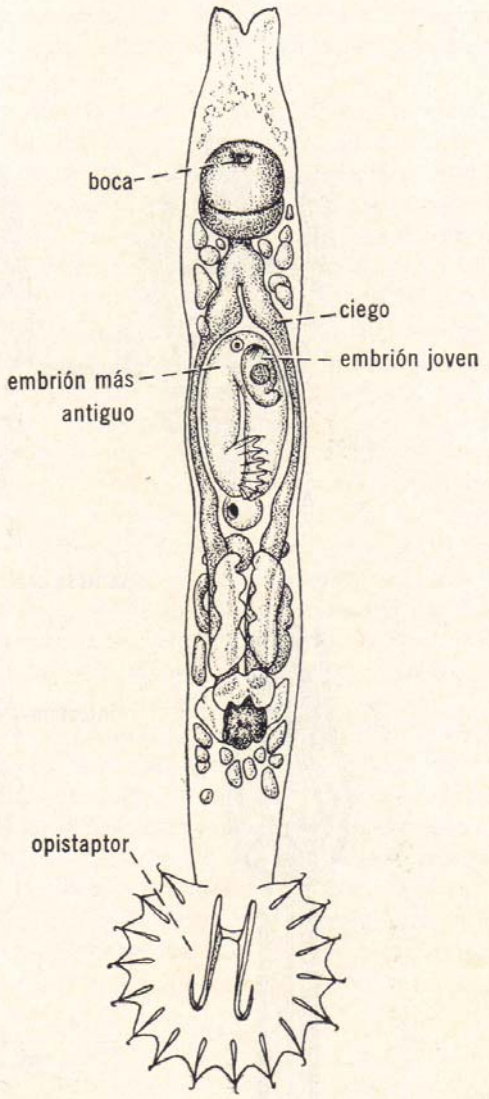


FIG. 7-32. *Gyrodactylus*, trematodo monogenético ectoparásito en peces. (Modificado de Mueller y Van Cleave.)

desarrollo de los trematodos digenéticos, a saber: miracidio, esporocisto, redia, cercaria, y metacercaria. Basándonos en el desarrollo comparado de los invertebrados, cabe afirmar que solamente dos de las etapas larvarias, miracidio y cercaria, son libres y móviles, y que solamente ellas son en realidad larvas, si nos atenemos al sentido estricto del término. Cabría, pues, argüir, y seguramente con justificación, que el ciclo vital de los trematodos del orden Digenea implica solamente dos etapas larvarias, y que el esporocisto, redia y metacercaria no son larvas, sino etapas del desarrollo, que a menudo significan poliembrionía que conduce a larvas móviles verdaderas, o a la forma adulta.

Un gran número de trematodos infectan el intestino o estructuras intestinales derivadas del huésped primario. Se citan como localizaciones frecuentes pulmones, conductos biliares o pancreáticos e intestino. El ciclo vital de *Echinostoma revolutum*, que infecta el intestino de una serie de

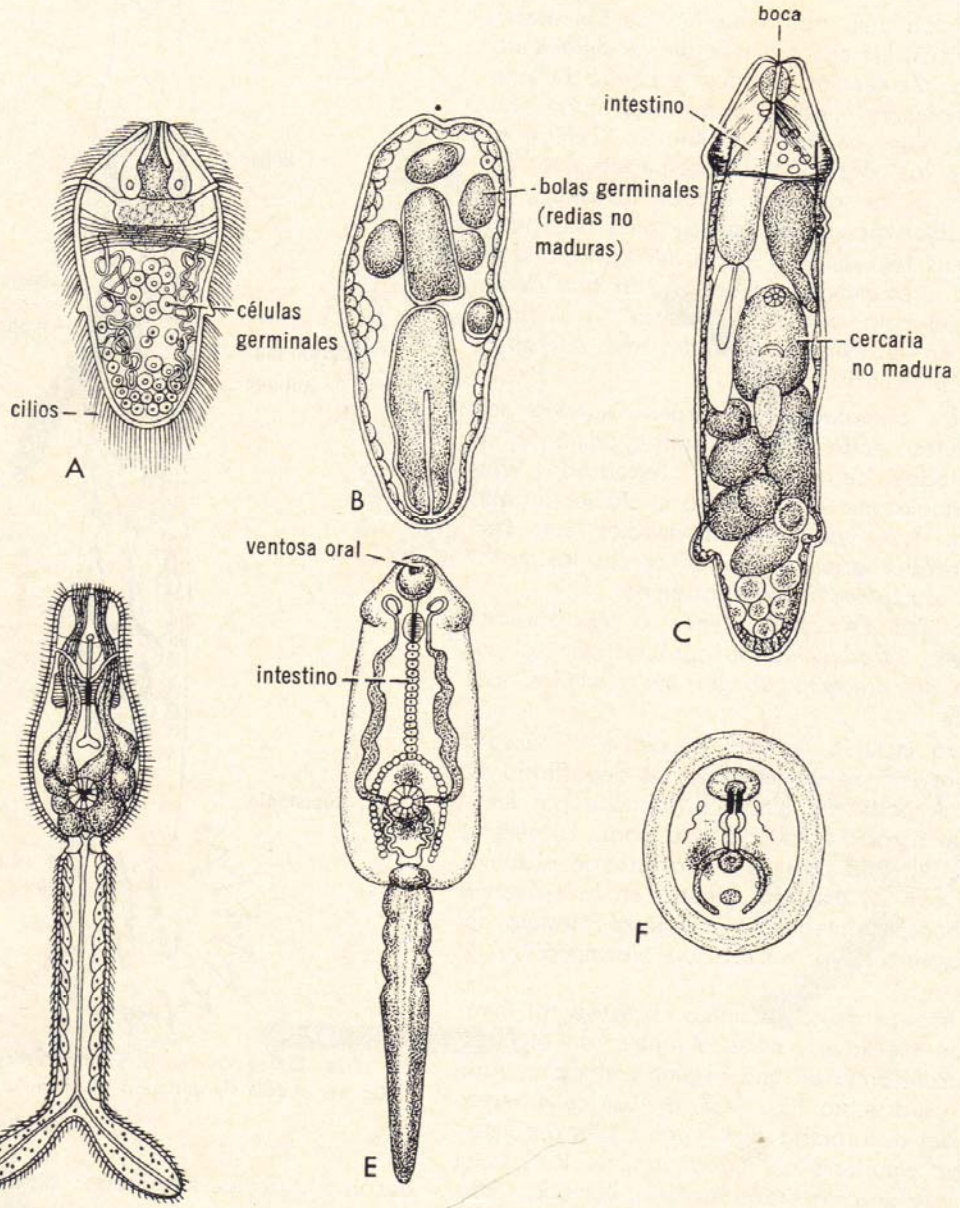


FIG. 7-33. Tipos de larvas de trematodos digenéticos. *A, Miracidium. B, Esporocisto. C, Redia. D y E, Cercaria. F, Metacercaria.* (Todos según Noble y Noble.)

aves y mamíferos, incluyendo gatos, perros y hombre, constituye una buena ilustración del ciclo vital generalizado que acabamos de describir. Los huevos son eliminados con las heces del huésped e incuban en el agua. El miracidio que nada libremente puede penetrar y dar origen a un esporocisto en especies de tres géneros diferentes de caracoles. Dicho esporocisto se desarrolla en una primera y una segunda generación redial. Derivadas de la redia, las cercarias abandonan el caracol y penetran en otros caracoles, donde forman metacercarias. Si el segundo huésped intermedio es ingerido por el huésped primario se desarrolla el gusano en su forma adulta. La duela hepática china, *Opisthorchis (=Clonorchis) sinensis*, y la duela del hígado del carnero, *Fasciola hepatica*, tienen también ciclos vitales típicos y suelen describirse en los cursos elementales de zoología y biología. Los huéspedes intermedios para la duela hepática china son un caracol y un pez; la duela hepática del carnero posee etapas larvarias típicas, pero el único huésped intermedio es un caracol. Las metacercarias se enquistan en la vegetación de las márgenes de arroyos y lagunas.

Los miembros de la familia Bucephalidae son pequeños parásitos (de menos de 1 milímetro de longitud) que se encuentran en el intestino de carnívoros de agua dulce y de peces marinos (fig. 7-34, *A*). Los huevos llegan al agua con las heces

del huésped, y después de incubación el miracidio de nado libre entra en un molusco bivalvo, por ejemplo, ostra o almejas comunes de agua dulce (*Unio* o *Anodonta*). En el interior de la glándula digestiva del huésped se forma un esporocisto. La etapa de redia es omitida y las cercarias se desarrollan directamente a partir del esporocisto. Las cercarias que nadan libremente atacan a un pequeño pez en el que se enquistan debajo de las escamas o de las aletas en forma de metacercarias. Si el segundo huésped intermedio es ingerido por algún pez carnívoro más voluminoso, la metacercaria es liberada y llega a su etapa adulta en el intestino del huésped.

Los trematodos estrigeoideos constituyen un gran grupo de varias familias, caracterizados por tener el cuerpo dividido en porciones anterior y posterior netamente distintas. Los huéspedes primarios son casi todos mamíferos (zorros, gatos, perros, delfines y ballenas) que se alimentan de animales acuáticos. Algunos son parásitos de reptiles. El género *Alaria* (fig. 7-34, *B*), que habita en el intestino de mamíferos carnívoros, es excepcional por poseer tres huéspedes intermedios. Desde el primer huésped, el caracol, las cercarias pasan a vertebrados acuáticos, como renacuajos y ranas, produciéndose solamente desarrollo parcial de las metacercarias, las cuales sólo llegan a su etapa completa cuando el segundo huésped intermedio es ingerido por un ratón, rata, o algún otro mamífero. La metacercaria se convierte en forma adulta cuando un tercer huésped infectado es comido por el huésped primario, un carnívoro voluminoso.

Hay buen número de familias de trematodos que habitan en la sangre de su huésped, pero indudablemente las duelas sanguíneas mejor conocidas pertenecen a la familia Schistosomatidae que posee especies productoras de la enfermedad humana esquistosomiasis o bilharziasis. *Schistosoma mansoni*, una de las varias especies parásitas del hombre, vive en Africa y en algunas regiones tropicales del Nuevo Mundo (fig. 7-35). El adulto, como otras especies de esquistosomas, habita en las venas intestinales. Los miembros de esta familia, en contraste con la mayor parte de los otros platelmintos, son dioicos. El macho tiene de 6 a 10 mm de longitud, y 0.5 mm de diámetro. Un surco ventral se extiende por casi toda la longitud del macho y en el interior de este surco se aloja la hembra, más larga pero más delgada. Los huevos son depositados en la sangre y llevados por la misma al intestino grueso, donde después de atravesar la pared llegan a la luz intestinal y salen con las heces del huésped; si las heces son depositadas en agua los huevos incuban y escapa el miracidio que pronto penetra en un caracol formándose un esporocisto en la glándula digestiva del mismo. Como ocurre con otros muchos trematodos, el miracidio no tiene gran especificidad por el huésped, como lo demuestra el hecho de que actúan como huéspedes

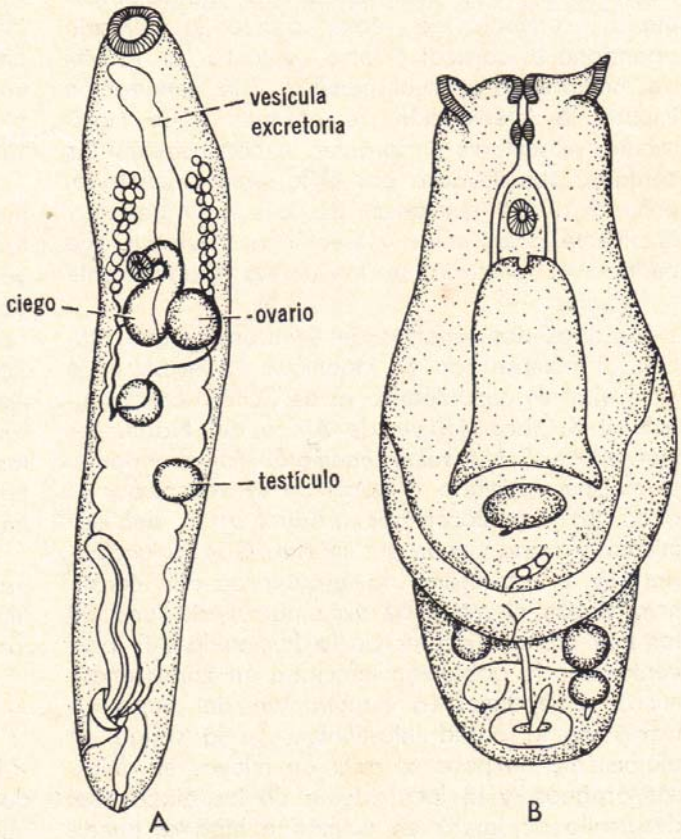


FIG. 7-34. A, *Bucephalopsis ovata*, trematodo digenético encontrado en el intestino de peces. (Según Yamaguti.) B, *Alaria alata*, trematodo digenético estrigeoideo del intestino de algunos carnívoros. (Según Baylis.)

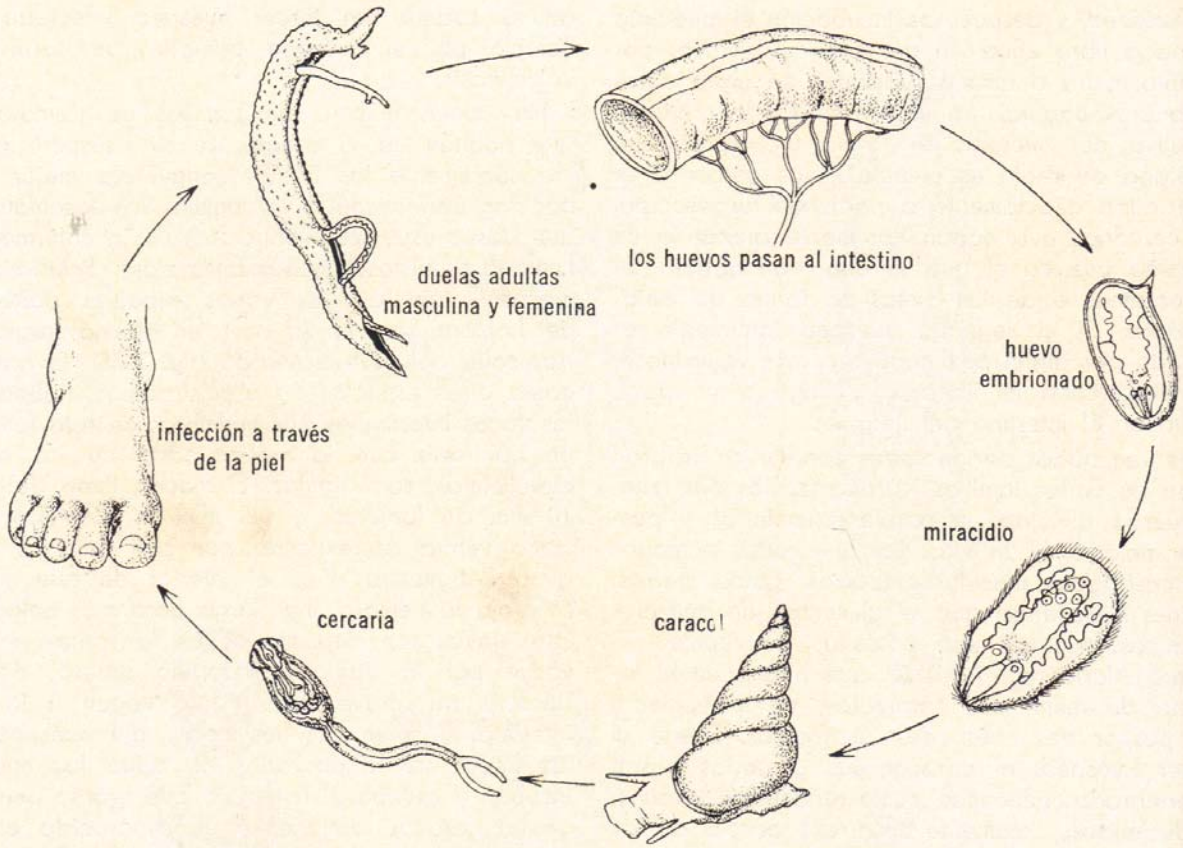


FIG. 7-35. Ciclo vital de *Schistosoma mansoni*. (Modificado según varios autores.)

intermedios 17 especies de caracoles pulmonados, los cuales pertenecen a tres géneros. El esporocisto da lugar a la cercaria sin pasar por la etapa intermedia de redia; pronto la cercaria abandona el caracol y toma contacto con la piel del hombre en la cual penetra. Esta penetración implica la intervención de enzimas y de movimientos musculares perforantes. A continuación, las cercarias son llevadas por el torrente circulatorio, primero a los pulmones, después al hígado, y finalmente a las venas mesentéricas. Durante este periodo la cercaria se transforma gradualmente en adulto.

Las otras dos especies de *Schistosoma* que atacan al hombre son *S. japonicum*, oriental, cuyo ciclo vital es casi idéntico al de *Schistosoma mansoni*, y *S. haematobium* de Africa del Norte. Los huevos de *Schistosoma haematobium* abandonan el huésped primario a partir de la vejiga por la orina. La esquistosomiasis produce gran debilitamiento y hasta puede ser mortal. Con la uncinariasis y el paludismo, la esquistosomiasis constituye, desde el punto de vista parasitario, uno de los tres grandes azotes de la humanidad. El porcentaje de la población infectada en zonas endémicas es enorme. La penetración del huevo a través de la pared intestinal y de la vejiga, el alojamiento un poco al azar de huevos en diversos órganos, y la localización de las etapas del desarrollo de larvas en pulmón e hígado, puede producir inflamación, necrosis, o fibrosis según el grado de infección.

Otros miembros de la familia Schistosomatidae infectan varias aves y mamíferos, incluyendo especies domésticas. El "prurito de los nadadores" es una irritación producida por penetración incompleta en la piel humana de cercarias de duelas sanguíneas de aves.

ORDEN ASPIDOBOTHREA (ASPIDOBOTRIDOS). Incluye este orden un pequeño número de trematodos que presentan similitudes manifiestas con los ya estudiados Monogenea y Digenea. El rasgo característico radica en el órgano adhesivo que consiste en una ventosa que cubre toda la superficie ventral (fig. 7-36, *A* y *B*). La ventosa suele estar subdividida por bordes prominentes. El aparato reproductor es esencialmente idéntico al de los trematodos digenéticos, pero como carácter típico destaca la presencia de un solo testículo en el sistema masculino.

Los individuos de este orden son en su mayor parte endoparásitos del intestino de peces y reptiles, y de las cavidades renal y pericárdica de los moluscos.

Evolución de los trematodos

Es probable que entre los platelmintos turbelários de vida libre hayan sido los rabdocelos los antecesores de los trematodos. Si bien la mayor

parte de los rabdocelos gozan de vida libre, hay algunos grupos comensales y parásitos. Hyman (1951) considera que los rabdocelos dalielioides interesan en forma muy especial desde el punto de vista de la evolución de los trematodos. Los rabdocelos son en gran parte ectocomensales de equinodermos y moluscos; siendo estos últimos un huésped importante para los trematodos. El sistema reproductor de ambos grupos es análogo, y la redia de trematodo es parecida a la del rabdocelo dalielioide. Es perfectamente posible que los trematodos monogenéticos y digenéticos tengan orígenes independientes. Hyman postula que los moluscos podrían haber sido los huéspedes originales de los trematodos digenéticos, y con la evolución de los vertebrados, invadieron este nuevo grupo, pero conservaron sus relaciones con los moluscos que se convirtieron en huéspedes intermedios.

CLASE CESTODA (CESTOIDEA)

La clase Cestoda es sin duda la más especializada entre las correspondientes a los platelmintos. Todos los individuos pertenecientes a la misma son endoparásitos y, como en los trematodos, el cuerpo está cubierto por una cutícula inerte. Los cestodos difieren, sin embargo, de los miembros de las otras dos clases por la ausencia completa de aparato digestivo. La clase se divide en dos subclases, Cestodaria y Eucestoda. La primera representa a un pequeño grupo que tiene ciertas semejanzas con los trematodos y que será estudiada brevemente después de la subclase Eucestoda.

Subclase Eucestoda

Estructuras y fisiología. La gran mayoría de los cestodos pertenecen a la subclase Eucestoda y reciben el nombre de tenias. El cuerpo de la tenia adulta es completamente distinto del correspondiente a los otros platelmintos. Destaca en primer término una región anterior llamada escólex, adaptada para adherirse al huésped (fig. 7-37). Detrás del escólex se observa una región estrecha, el cuello, que da lugar a la tercera parte del cuerpo denominada estróbilo, el cual consta de secciones individuales dispuestas linealmente llamadas proglotidios que componen la mayor parte del verme. Las tenias son generalmente largas, algunas especies alcanzan longitudes hasta de 12 metros. Se considera que el escólex, cuello y estróbilo constituyen el cuerpo de un solo individuo, y que no representan una colonia como se postuló en lo pasado.

Comparado con los proglotidios maduros el escólex es relativamente pequeño; suele tener forma de una prominencia de cuatro lados provista de ventosas, ganchos, o ambos, para adherirse al huésped. Aunque generalmente existen cuatro grandes ventosas alrededor de los lados del escólex, este último es a menudo una estructura más complicada que aquella susceptible de observarse en la tenia *(Taenia)* clásica (fig. 7-38, *A*). Las ventosas principales pueden ser fruncidas o parecidas a hojas, y es también factible que en lugar de los ganchos, o además de ellos, se encuentren ventosas accesorias terminales (fig. 7-38, *C*).

El cuello es una región corta situada detrás del escólex, que produce los proglotidios por medio

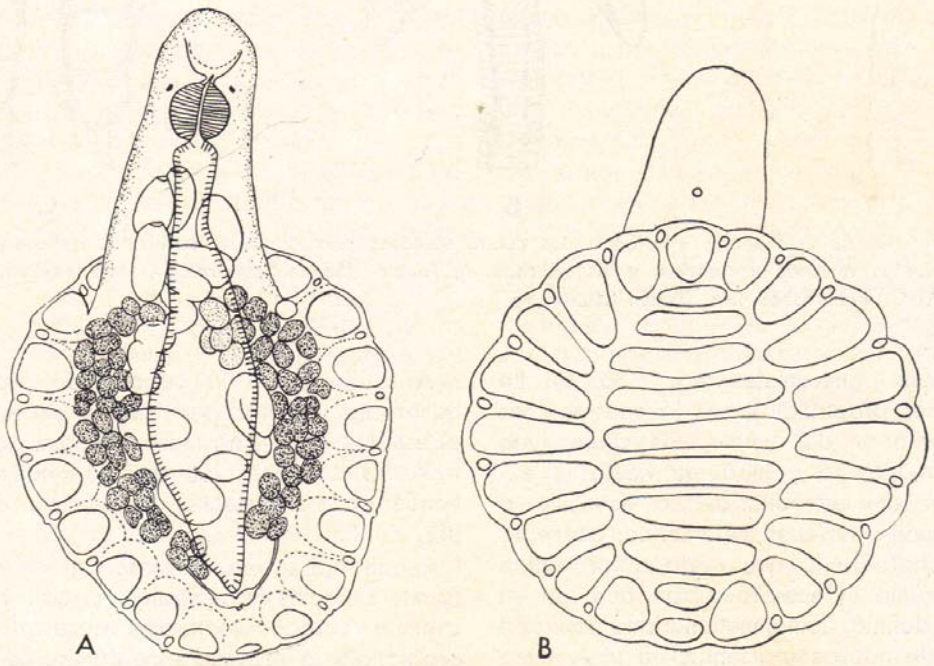


FIG. 7-36. *Cotylaspis insignis*, trematodo aspidobótrido de mejillones de agua dulce. A, Vista dorsal. B, Vista ventral en la que se aprecia gran ventosa ventral con subdivisiones. (Según Hendrix y Short.)

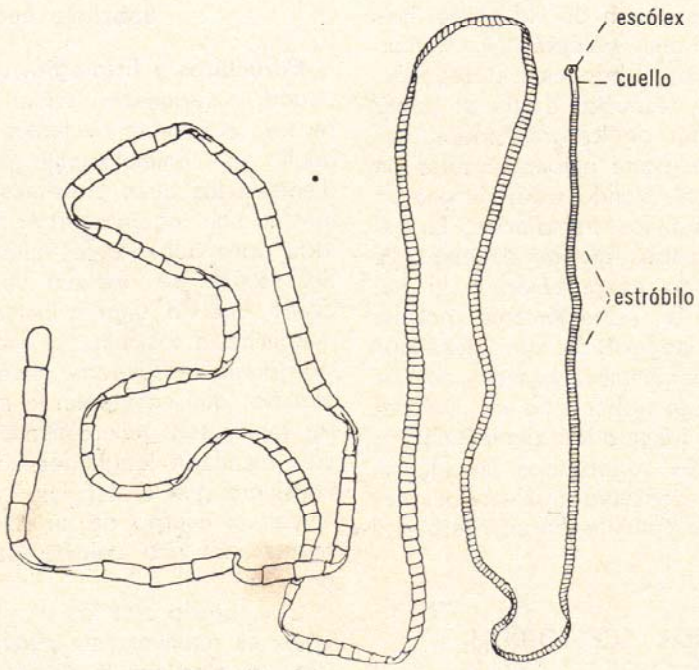


FIG. 7-37. *Taenia solium* que ataca al hombre.

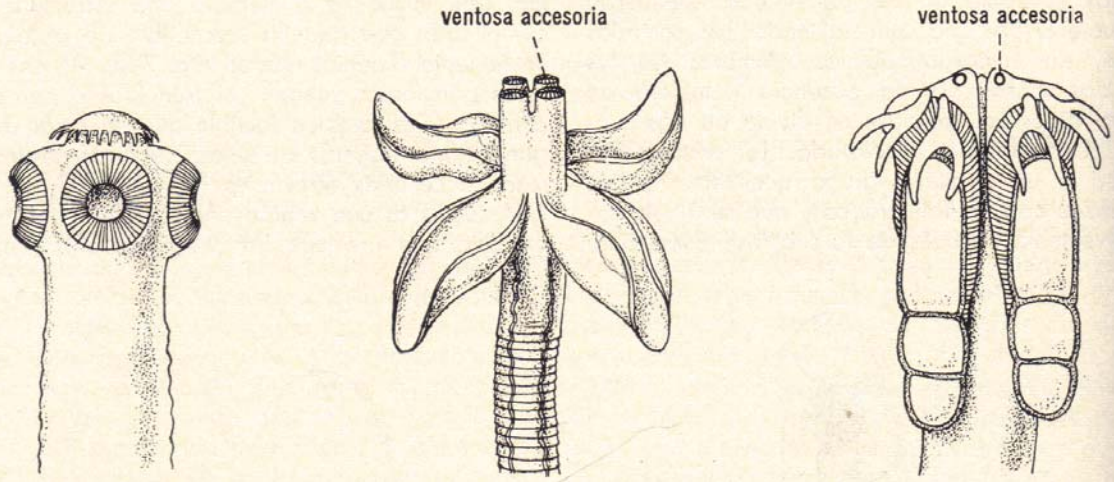


FIG. 7-38. Escólex de tres tenias mostrando las cuatro ventosas principales, o estructuras adhesivas parecidas a ventosas, las pequeñas ventosas accesorias, y los ganchos. *A*, *Taenia*. (Según Southwell.) *B*, *Myzophyllobothrium*. (Según Shipley y Hornell.) *C*, *Acanthobothrium*. (Según Southwell.)

de constricciones transversales (fig. 7-38, *B*). En consecuencia, los proglotidios más jóvenes son los del extremo anterior del verme, los cuales van aumentando en tamaño y madurez hacia el extremo posterior del estróbilo. Dicho estróbilo o cuerpo se considera a veces metamérico, concepto éste que depende de lo que cada autor defina como metamerismo. Cabe recordar que en el capítulo 3 se definió como metamerismo la zona de formación de nuevos segmentos en el extremo posterior, concepción netamente opuesta a lo observado en las tenias.

A lo largo de la cadena de proglotidios se hallan los sistemas nervioso y protonefridial. En el escólex existe una masa nerviosa anterior, mientras dos cordones laterales longitudinales se extienden posteriormente a lo largo del estróbilo (fig. 7-39).

Puede haber, en igual forma, un par de cordones dorsales y ventrales, y con bastante frecuencia cordones laterales accesorios. En cada proglotidio la presencia de comisuras anulares establece conexión entre los cordones longitudinales.

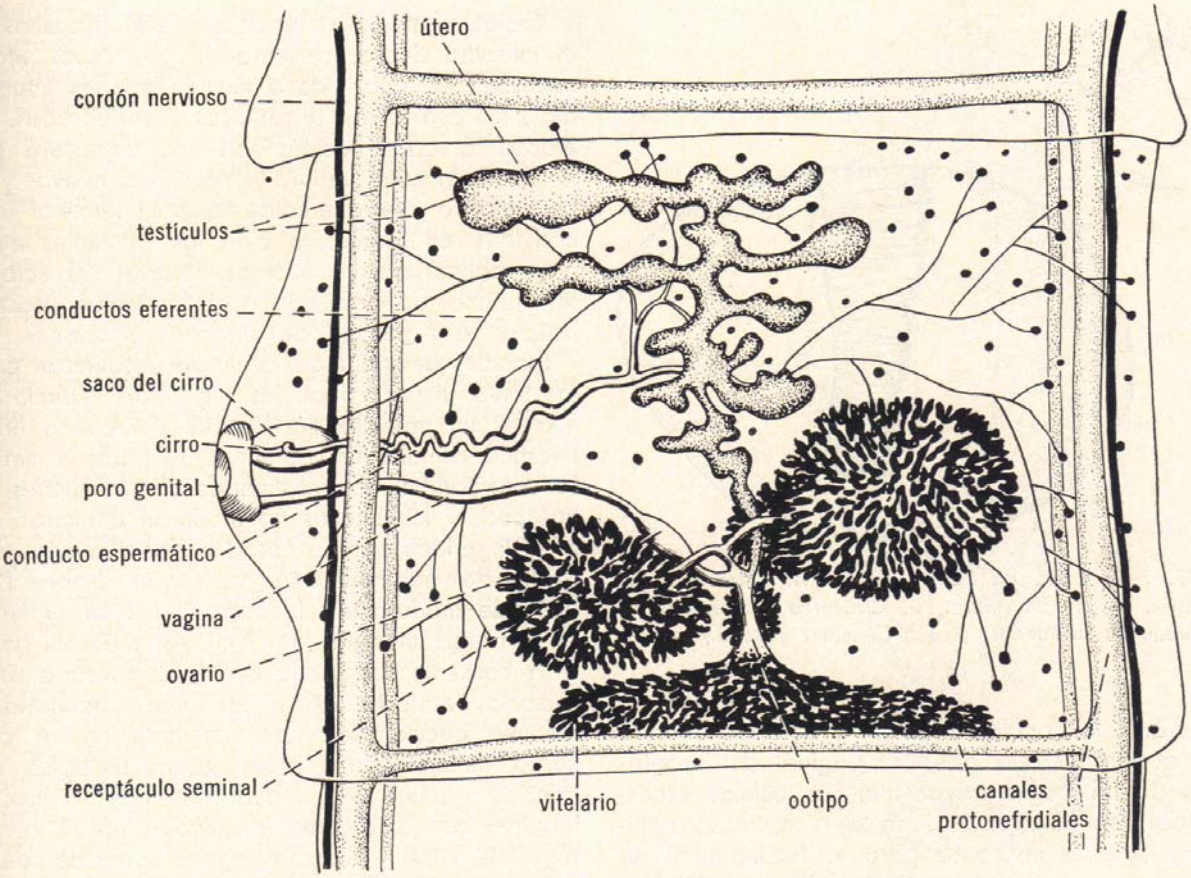


FIG. 7-39. Proglotidio de *Taenia*. (Según Noble y Noble.)

Túbulos y células flamígeras del mesénquima drenan en cuatro canales colectores longitudinales y periféricos, dos de los cuales son dorsolaterales y dos ventrolaterales (fig. 7-39). Los canales longitudinales conectan entre sí en el escólex, y los ventrales suelen conectar por un canal transverso en el extremo posterior de cada proglotidio. Una vez que los proglotidios comienzan a desprenderse, los conductos colectores se abren al exterior a través del último de ellos.

La pared corporal es algo más compleja en las tenias que en los trematodos. Debajo de la región hialina externa de la cutícula hay una capa vacuolada interna, que para algunos sería de naturaleza epidérmica.

El sistema muscular de las tenias consta de las mismas capas longitudinal y circular, pero existe además en ellas una musculatura mesenquimatosa secundaria de fibras dorsoventrales, transversales y longitudinales. Esta musculatura secundaria circunda al mesénquima interior.

La cutícula de las tenias desempeña el mismo papel vital en la fisiología de estos animales que el que vimos desempeñaba la cutícula de los trematodos. Por otra parte, adquiere importancia adicional en la absorción de alimento, ya que las tenias carecen de aparato digestivo. El microscopio electrónico ha revelado la presencia de finos canales que perforan la cutícula. Es neto, aunque no exclusivo en las tenias el predominio del metabolismo anaerobio.

Reproducción. En cada proglotidio existe un sistema reproductor completo que ocupa la mayor parte de cada una de estas secciones corporales. Como muestra la figura 7-39, el sistema reproductor de las tenias es básicamente igual al de los trematodos digenéticos. Suele haber un atrio y gonoporo masculino y femenino comunes. La presencia de un canal vaginal que se extiende entre el atrio y el ootipo constituye un rasgo diferencial con la mayor parte de trematodos; este canal es alargado y recuerda un receptáculo seminal. El útero que parte del ootipo actúa solamente como medio de transporte y de almacenamiento de huevos. En algunas tenias que producen huevos en forma continua el útero discurre en forma de canal hasta el gonoporo; en otras muchas tenias el útero es un saco ciego cuya única función consiste en almacenar huevos.

La fecundación cruzada constituye regla en las tenias, siendo necesaria en la mayor parte de las especies, ya que hasta donde sabemos no ocurre autofecundación entre dos proglotidios del mismo estróbilo, o incluso dentro del mismo proglotidio. Sin embargo, la tendencia del sistema masculino para desarrollar antes que el femenino sería un obstáculo para la autofecundación dentro del mismo proglotidio en muchas especies.

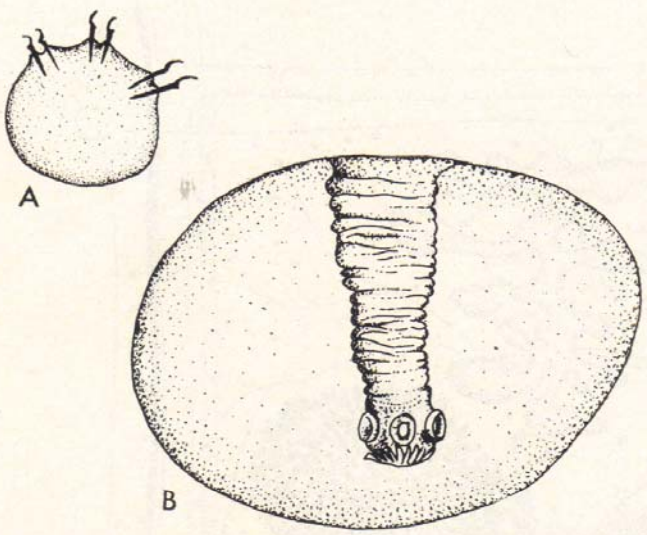


FIG. 7-40. Larva de *Taenia solium*. A, Oncosfera con ganchos. (Según Blanchard.) B, Cisticerco con escólex invaginado en su interior. (Según Chandler y Read.)

Durante la copulación el cirro del macho entra por eversión en la abertura vaginal del proglotidio de un verme adyacente. Las células espermáticas son almacenadas en el receptáculo seminal y después liberadas para la fecundación de los huevos en el ootipo. Como ya se indicó, los huevos pueden ser liberados continuamente siguiendo la vía del gonoporo en el canal uterino o almacenados en un útero ciego. En el último caso los proglotidios terminales repletos de huevos se rompen alejándose del estróbilo. Los huevos son liberados al romperse el proglotidio, lo cual puede ocurrir dentro del intestino del huésped o después que lo abandonan con las heces.

Ciclos vitales. Las tenias son endoparásitos en el intestino de los vertebrados. Sus ciclos vitales necesitan de uno, dos o más huéspedes intermedios, los cuales son artrópodos y vertebrados. Las etapas larvarias básicas son una oncosfera (fig. 7-40, *A*), la cual madura a partir del huevo, y un cisticerco o pleurocercoide, que es terminal y se convierte en adulto. Si bien los siguientes ejemplos, obligadamente escasos, ilustran respecto al tipo normal de ciclo básico en las tenias, procede señalar la existencia de algunas variaciones.

Especies del género *Taenia* se encuentran entre las tenias mejor conocidas (fig. 7-37). *Taenia solium* es un parásito del hombre y alcanza en el intestino humano una longitud de hasta 3 metros. Los proglotidios son eliminados con las heces del huésped, y los huevos no maduran a menos que sean ingeridos por un cerdo o por cualquier otro de los diversos huéspedes, incluso el hombre. Después de maduración las oncosferas se entierran en la pared intestinal (fig. 7-40, *A*), y de allí pasan a la corriente sanguínea que las transporta a los músculos estriados. Aquí la larva abandona el torrente circulatorio y se convierte en un cisticerco, denominado a veces gusano en bolsa, que consiste en una etapa oval de unos 10 mm de longitud con el escólex invaginado en el interior (fig. 7-40, *B*). Si el hombre ingiere carne de puerco cruda o insuficientemente cocida, es decir, que no provoque la muerte del cisticerco, éste es liberado, se evagina el escólex, y se convierte la larva en gusano adulto. Se encuentran especies de *Taenia pisiformis* en gatos y perros, actuando los conejos como huéspedes intermedios. La tenia de las reses, que puede atacar al hombre, pertenece al género afín, *Taeniarhynchus saginatus*, actuando los bovinos como huéspedes intermedios. Los ácaros ori-

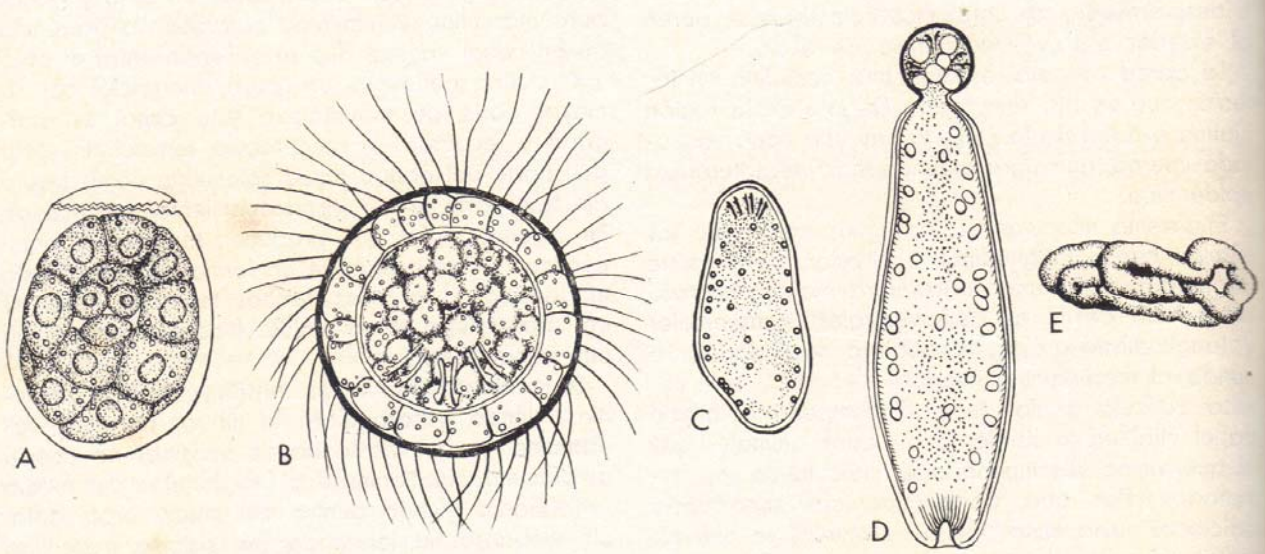


FIG. 7-41. Algunas etapas en el ciclo vital de la tenia de los peces, *Dibothriocephalus latus*. A, Huevo con embrión. (Según Schavinsland.) B, Oncosfera ciliada. (Según Vergeer.) C, Procercoide temprano procedente de un copépodo, huésped intermedio. D, Larva procercoide madura. (C y D, según Brumpt.) E, Larva pleurocercoide, en un pez. (Según Vergeer.)

bátidos son huéspedes importantes para otros miembros del mismo orden (Cyclophyllidea), el cual incluye muchas tenias de mamíferos.

Dibothriocephalus latus, una de las tenias de los peces, ampliamente distribuida, parasita el intestino de muchos carnívoros, incluso el hombre. Si los huevos son depositados en el agua, una oncosfera ciliada, coracidio, que nada libremente madura después de un periodo de desarrollo de unos diez días aproximadamente (fig. 7-41, *B*). Esta larva es ingerida por ciertos crustáceos copépodos, penetra en su pared intestinal, y se desarrolla en el interior del hemocelo convirtiéndose en una larva de seis ganchos llamada procercoide (fig. 7-41, *D*). Cuando el crustáceo es ingerido por cualquiera de una serie de peces marinos y de agua dulce, el procercoide, como la oncosfera, penetra en el intestino del huésped y finalmente alcanza sus músculos estriados donde se transforma en la larva llamada plerocercoide. Cuando esta última, que parece una tenia sin estróbilo, es ingerida por un huésped primario se convierte en el gusano adulto.

Los miembros del orden Proteocephala representan otro grupo con oncosferas ciliadas de nado libre. Las serpientes de mar *(Natrix)* son los huéspedes primarios para el proteocéfalo, *Ophiotaenia perspicua*. Los huevos salen con las heces del huésped y son ingeridos por una gran variedad de especies de copépodos que pueden actuar como huéspedes intermedios para las larvas procercoides. Los renacuajos que ingieren a los copépodos son los huéspedes intermedios para la larva plerocercoide, la cual permanece en el interior del anfibio durante su metamorfosis. Si la rana es ingerida por el huésped primario la tenia completa su ciclo vital.

Subclase Cestodaria

Un pequeño grupo de cestodos constituyen esta subclase en la cual se observan algunas semejanzas con los trematodos. Carecen de escólex y estróbilo y el cuerpo posee solamente un sistema reproductor hermafrodita. Como los trematodos, a veces tienen ventosas (fig. 7-42). Sin embargo, la ausencia de aparato digestivo, y la presencia de una larva parecida a la de muchas tenias ha hecho que se sitúen estos animales entre los cestodos.

Los individuos de esta subclase son parásitos intestinales y celómicos de elasmobranquios y peces teleósteos primitivos, siendo huéspedes intermedios los invertebrados.

Origen de los cestodos

Las similitudes entre los miembros de la subclase Cestodaria y los trematodos se consideran generalmente superficiales y no indican en modo alguno que las tenias se originen de los trematodos. La mayoría de los parasitólogos coinciden en que los cestodos con toda probabilidad evolucionaron independientemente de los trematodos. Si bien se considera a los rabdocelos como los más probables antecesores, no existe en verdad un grupo determinado de ellos al cual considerar como candidato específico. La posición de los individuos de la subclase Cestodaria es un enigma, pudiendo ser muy remotas sus relaciones con los miembros de la subclase Eucestoda.

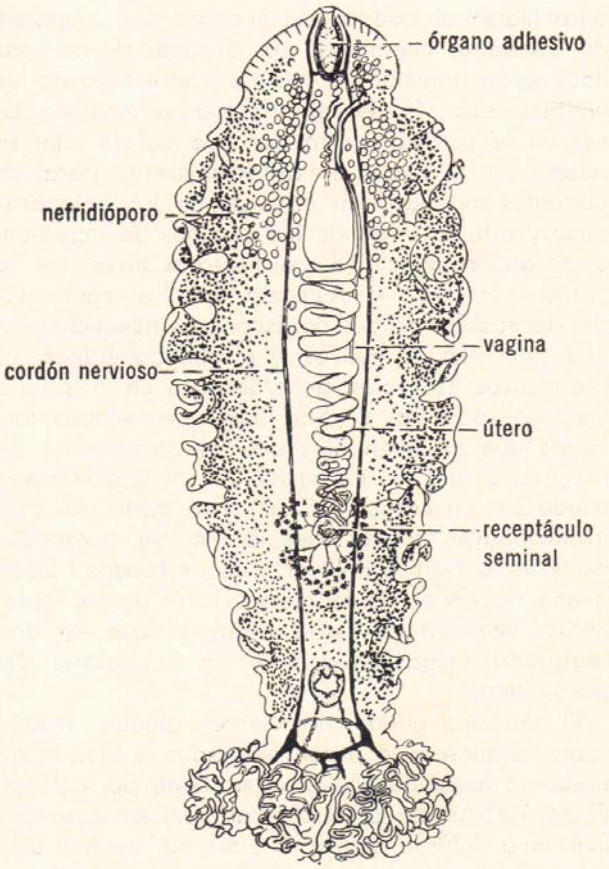


FIG. 7-42. *Gyrocotyle fimbriata*, cestodo de la subclase Cestodaria en pez. (Según Lynch.)

Relaciones huésped-parásito

No es posible dedicar en un libro de esta naturaleza, cuya extensión es deliberadamente limitada, un estudio profundo a las relaciones huésped-parásito, y el alumno especialmente interesado en este tema debe consultar alguna de las obras de parasitología que se citan en la sección bibliográfica de este capítulo. Sin embargo, procede señalar algunos principios generales después del estudio de los dos grupos más importantes de metazoarios parásitos.

Los trematodos y cestodos ilustran la mayor parte de las adaptaciones de los animales para una existencia parasitaria: 1) Poseen órganos adhesivos

para fijarse al exterior del huésped o a la pared de cavidades internas. 2) Los órganos de los sentidos están reducidos al mínimo, sobre todo en los endoparásitos. 3) Se registran varias modificaciones en la nutrición, entre las que cabría citar el desarrollo de zonas de almacenamiento para los alimentos ingeridos en el caso de los ectoparásitos, y adaptaciones de los órganos de ingestión, o absorción directa del alimento a través de la pared corporal. 4) Aumento de las capacidades reproductivas del parásito por incremento en la producción de huevos, y a menudo etapas reproductivas asexuales, generalizadas en la historia vital del parásito. 5) Son frecuentes etapas larvarias que permiten el paso del parásito de un huésped a otro. La utilización de un solo huésped puede ser un carácter primitivo, a partir del cual evolucionaron formas que emplearon huéspedes múltiples, o bien la presencia de un huésped único puede depender de la desaparición de los huéspedes intermedios. Cabe asegurar que se han registrado ambas situaciones en la historia del parasitismo.

El parásito puede no ejercer efectos visibles sobre el huésped o desencadenarlos, y bien manifiestos, a favor de una gran variedad de factores. El parásito utiliza productos alimenticios que normalmente debería utilizar el huésped, aunque esta privación no produzca casi nunca efectos de importancia a menos que la infestación sea masiva. Las alteraciones más graves se refieren a las producidas en las paredes del órgano al cual se fija el parásito, o a la obstrucción de la cavidad que le sirve de residencia. Por ejemplo, en infestaciones intensas, duelas y tenias pueden ocluir completamente el intestino y conductos anexos.

Es probable que las causas de los efectos más graves del parasitismo en el huésped sean la penetración del huevo y la larva, y el enquistamiento de etapas larvarias en diversos órganos. Ya han sido mencionados semejantes efectos en el caso de las duelas. En cuanto se refiere a las tenias se han registrado efectos patógenos similares de las larvas, en *Echinococcus granulosus* y *E. multilocularis*, de caninos y gatos; los huéspedes intermedios son conejos y roedores, pero el hombre puede también ingerir huevos procedentes del perro. La oncosfera, después de madurar en el intestino, penetra en la pared del mismo para llegar a la corriente sanguínea. La larva puede enquistarse en diversos lugares, hígado, pulmones, riñones, corazón, cerebro y otros. La larva enquistada, llamada quiste hidatídico, alcanza unos 10 mm de longitud y puede producir la muerte del huésped.

La liberación de toxinas por el parásito larvario o adulto puede desencadenar efectos nocivos sobre el huésped y ser causa de patogenicidad.

FILO MESOZOA (MESOZOOS O MESOZOARIOS)

Consta este filo de un pequeño grupo de animales parásitos diminutos de estructura muy simple y ciclos vitales muy complejos. Los huéspedes de todos ellos son invertebrados marinos. Se han encontrado miembros del orden Orthonectida en tenias, vermes proboscídeos, poliquetos, moluscos bivalvos, ofiúridos, y otros grupos. Los adultos dioicos no se fijan al huésped, y el cuerpo vermiforme sumamente pequeño consta de una capa externa de células ciliadas que incluye una masa interna de células espermáticas u ovulares. Los

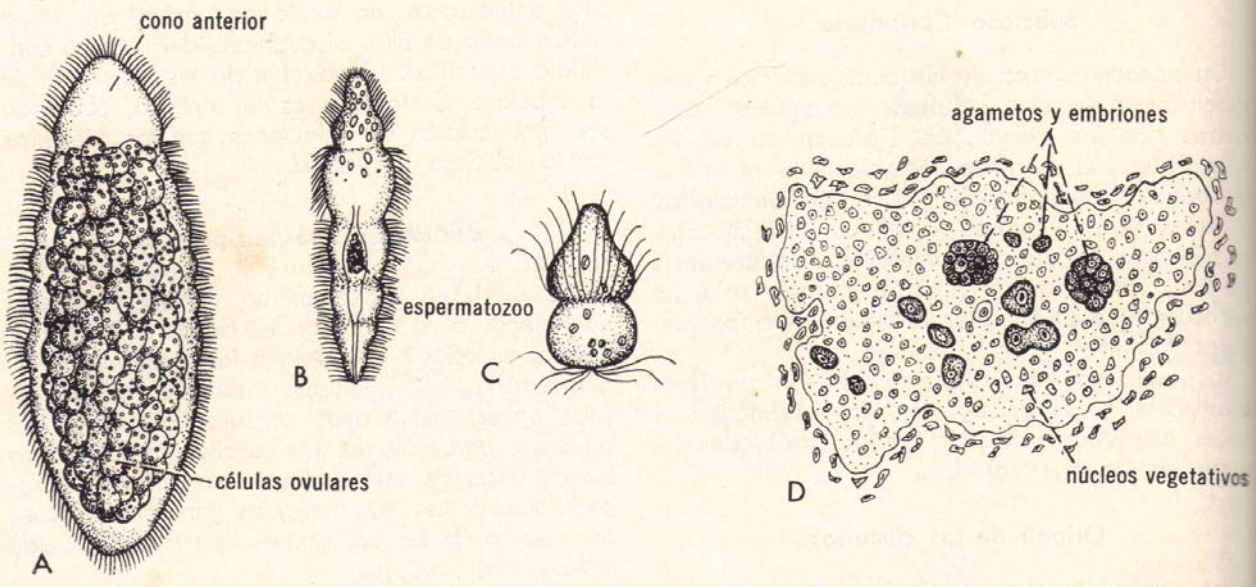


FIG. 7-43. Etapas en el ciclo vital de mesozoarios ortonéctidos. A y B, Hembra y macho maduros del parásito de la almeja, *Rhopalura granosa*. (Ambos según Atkins.) C, Larva ciliada de la misma especie. (Según Atkins.) D, Plasmodio macho de otra especie de *Rhopalura*. (Según Caullery y Mesnil.)

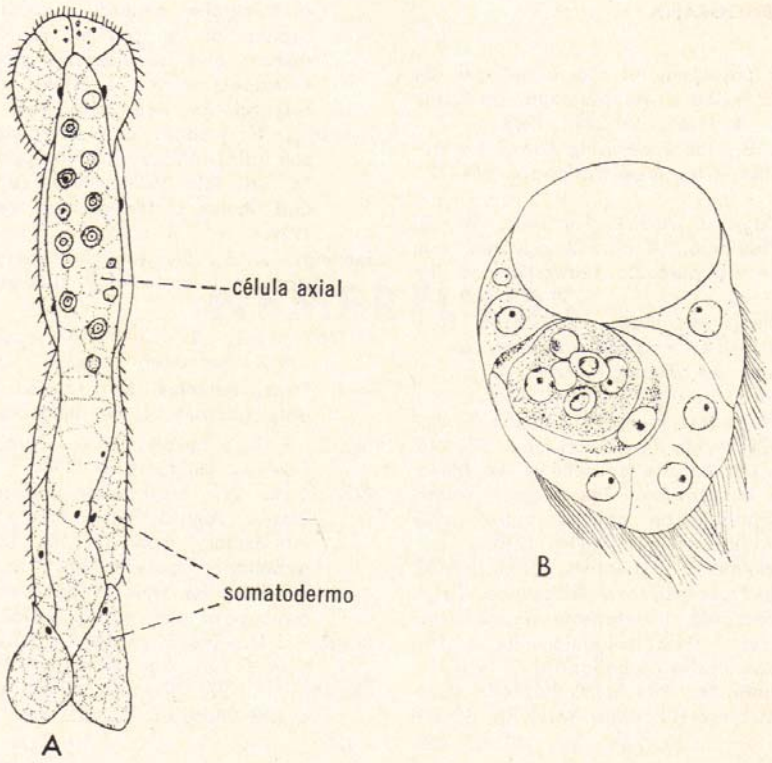


FIG. 7-44. Etapas en el ciclo vital de mesozoarios diciémidos. *A*, Nematógeno de *Pseudicyema*, parásito en el pulpo *Sepia*. (Según Whitman.) *B*, Larva infusoriforme de *Dicyema*, parásito de *Octopus*. (Según Short.)

machos y hembras adultos son liberados del huésped simultáneamente, y los espermatozoos penetran en el cuerpo de la hembra y fecundan los huevos (fig. 7-43, *A* y *B*). La segmentación da origen a una larva ciliada que infecta los espacios tisulares de un nuevo huésped (fig. 7-43, *C*). En el interior del huésped la larva pierde sus cilios, se convierte en sincitial, y da lugar a agametos (fig. 7-43, *D*). Los agametos a su vez se transforman en hembras y machos maduros.

Los mesozoarios comprenden el orden Dicyemida cuyos individuos viven adheridos a la cavidad nefridial de calamares, pulpos, y octópodos. Aunque este orden era ya conocido antes que el de los ortonéctidos, todavía no se ha dilucidado por completo su ciclo vital; al adulto diciémido se le llama nematógeno. El cuerpo consta de una larga célula axial central rodeada de una sola capa de células ciliadas, de las cuales las más anteriores se usan para fijación. La población de individuos en el interior de los huéspedes, especialmente cefalópodos jóvenes, aumenta por producción de nuevos descendientes con la misma forma del progenitor. Estos nuevos hijos reciben el nombre de larvas vermiformes y se forman *dentro* de la célula axial del progenitor (fig. 7-44, *A*).

En los cefalópodos maduros la célula axial del parásito da origen a otro tipo de larva llamada infusoriforme. Los individuos que producen este tipo de larvas se parecen por su forma a los nematógenos pero se denominan con el término de rombógenos. Las larvas infusoriformes producidas por los rombógenos son pequeñas con cilios dirigidos en dirección posterior (fig. 7-44, *B*). Dichas larvas se eliminan con la orina del huésped, y aunque se desconoce su destino, se cree que es necesaria la presencia de un invertebrado residente en las profundidades en calidad de huésped intermedio, para completar su ciclo vital.

Un rasgo peculiar del ciclo vital de los diciémidos radica en el hecho de que las larvas infusoriformes se desarrollan a partir de óvulos y espermatozoos producidos dentro de ellos mismos, lo que McConnaughey (1936) califica como individuos de capacidad hermafrodítica muy reducida, a los que llama infusorígenos. Estos infusorígenos, y las larvas infusoriformes subsiguientes se desarrollan todos dentro de la célula axial del rombógeno, lo cual según esta interpretación es una etapa larvaria altamente desarrollada.

La posición filogenética de los mesozoarios es un enigma. Muchos zoólogos sostienen el punto de vista de que los mesozoarios son platelmintos degenerados; y de hecho, Stunkard (1954) los clasificaría como una clase de los platelmintos. Otros, incluyendo a Hyman (1940) y McConnaughey (1963) creen que representan una rama de los metazoarios primitivos y que tienen una larga historia de parasitismo. La idea de incluirlos en este capítulo responde al deseo de capacitar al alumno para apreciar mejor los puntos de vista relacionados con su filogenia.

BIBLIOGRAFIA

Ax, P.: Relationships and phylogeny of the Turbellaria. *En* E. C. Dougherty (dir.): The Lower Metazoa. University of California Press, Berkeley, 191-224., 1963.

Bayer, F. M. y Owre, H. B.: The Free-Living Lower Invertebrates. The Macmillan Co., New York, pp. 144-177., 1968.

Cheng, T. C.: The Biology of Animal Parasites. W. B. Saunders Co., Philadelphia. (A parasitology text with a good account of the parasitic flatworms and the mesozoans.), 1964.

de Beauchamp, P., Caullery, M., Euzet, L., Grassé, P. y Joyeux, C.: Plathelminthes and Mésozoaires. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, vol. 4, pt. 1, Masson et Cie., Paris, pp. 1-729, 1961.

Hyman, L. H.: The Invertebrates: Protozoa Through Ctenophora. vol. 1. McGraw-Hill, New York, pp. 233-247. (This volume contains a concise account of the Mesozoa, although it is out of date. The chapter *Retrospect* surveys investigations on mesozoans from 1938 to 1958 in vol. 5 of this series [1959].), 1940.

Hyman, L. H.: Platyhelminthes: *Polychoerus*, *Stenostomum*, *Bdelloura*, *Dugesia*, *Procotyla*, and *Holoplana*. *En* F. A. Brown (dir): Selected Invertebrate Types. John Wiley, New York, pp. 141-158. (Directions for laboratory study of representative turbellarians.), 1950.

Hyman, L. H.: The Invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchocoela. vol. 2. McGraw-Hill, New York, pp. 52-219. (Authoritative general account of the flatworms. All aspects of the phylum are covered. Excellent illustrations and an extensive bibliography. The chapter *Retrospect* in vol. 5 (1959) in this series summarizes research on Turbellaria from 1950-1958.), 1951.

Hyman, L. H. y Jones, E. R.: Turbellaria. *En* W. T. Edmondson (dir.): Ward and Whippel's Freshwater Biology. 2a. ed. John Wiley, New York, pp. 323-365. (Key to and figures of the common fresh-water turbellarians.), 1959.

Jennings, J. B.: Studies on feeding, digestion, and food storage in free-living flatworms. Biol. Bull. 112(1): 63-80., 1957.

McConnaughey, B. H.: The Mesozoa. *En* E. C. Dougherty (dir.): The Lower Metazoa. University of California Press, Berkeley, pp. 151-168. (A good, brief, up-to-date account of the mesozoans.), 1963.

Noble, E. R. y Noble, G. A.: Parasitology. 2a. ed. Lea & Febiger, Philadelphia, 1964.

Pennak, R. W.: Fresh-water Invertebrates of the United States. Ronald Press, New York, pp. 114-141. (An introductory work on the taxonomy of fresh-water turbellarian genera. Key, figures, and bibliography included, as well as an introductory section on the biology of the group.), 1953.

Smyth, J. D.: The Physiology of Trematodes. W. H. Freeman & Co., San Francisco, 1966.

Stunkard, H. W.: The life history and systematic relations of the Mesozoa. Quart. Rev. Biol., 29:230-244., 1954.

Capítulo 8

NEMERTINOS

El filo Rhynchocoela, o Nemertinea, comprende un grupo de unas 570 especies de vermes alargados y a menudo aplanados. Son conocidos generalmente como vermes proboscídeos por virtud de la presencia de una trompa bien manifiesta utilizada para capturar alimento. La mayor parte de los nemertes o nemertinos son marinos y residen en las profundidades. Algunos viven en aguas superficiales debajo de conchas y piedras, en algas, o en madrigueras labradas en el lodo y arena. Ciertas especies forman madrigueras semipermanentes revestidas de moco o incluso tubos netamente definidos. Los nemertinos abundan más en mares templados que en los tropicales, y muchas especies habitan las aguas litorales del Pacífico y Atlántico de Estados Unidos.

Hay un solo género de especies de agua dulce, y otro que posee formas terrestres queda limitado a regiones tropicales y subtropicales. Unos cuantos comensales viven con calamares, anémonas de mar, y moluscos, pero no se conocen formas parasitarias.

Evolución. Desde el punto de vista de la filogenia, los nemertinos constituyen una rama de los platelmintos de vida libre. Un plan acelomado de organización, caracterizado por una masa sólida de mesénquima que llena el espacio entre la pared corporal y el intestino, sugiere intensamente su origen a partir de los platelmintos. Por otra parte, platelmintos y nemertinos poseen protonefridios, epidermis ciliada, y sistemas nerviosos y órganos de los sentidos similares.

Sin embargo, a pesar de su origen, los nemertinos tienen una organización mucho más elevada que los platelmintos, y aunque quizá no se encuentren en la línea directa de evolución de los protostomados que conduce a los celomados, sí ostentan un número de cambios que anticipan las condiciones observadas en grupos de invertebrados más superiores. El sistema nervioso consta de dos grandes cordones laterales y uno mediodorsal, y los protonefridios han asumido una función excretoria. Además, aparece por primera vez en estos animales un sistema circulatorio simple, una salida separada (o ano) para el aparato digestivo, y una cavidad celómica, si bien esta última queda limitada al aparato proboscídeo, y no es homóloga del celoma de los invertebrados superiores.

Estructura externa. En su aspecto externo los nemertinos se parecen a los platelmintos aunque tienden a ser algo más grandes y más largos. Muchos géneros, como los conocidos *Cerebratulus* y *Lineus* (fig. 8-1, *A*) de la costa del Atlántico, tienen forma de cinta y hasta dos metros de longitud. No se aprecia cabeza bien definida, pero en la parte anterior se observan lóbulos laterales que comunican a la misma forma de espátula o de corazón aplanado (fig. 8-1, *B*). En algunas especies la cabeza es lanceolada. La mayor parte de los nemertinos son pálidos, pero algunos ostentan brillantes colores o matices de amarillo, anaranjado, rojo y verde.

Pared corporal y locomoción. La pared corporal parecida a la de los platelmintos está mucho más organizada (figs. 8-2 y 8-4, *A*). Una capa externa de epitelio cilíndrico ciliado descansa sobre una dermis de tejido conectivo, siempre muy delgada, salvo en los individuos del orden Heteronemertini. Diseminadas en la epidermis se aprecian glándulas unicelulares secretorias de moco, que otras veces forman grupos, cada uno de ellos provisto de un conducto que comunica con el exterior. Las glándulas compuestas pueden estar localizadas en el epitelio externo o más profundamente en la dermis, debajo del epitelio. Subyacente a la dermis se observa la presencia de una pared muscular bien desarrollada compuesta de fibras circulares y longitudinales de músculo liso, dispuestas en dos o tres capas; en el primer caso, la banda externa es circular y la interna longitudinal. Muchos rincocelos poseen tres capas de músculo, que adoptan una de dos disposiciones, ya las capas interna y externa son circulares con una capa longitudinal entre ellas, o ya las capas interna y externa son longitudinales y la tercera o intermedia es circular. El espacio comprendido entre el aparato diges-

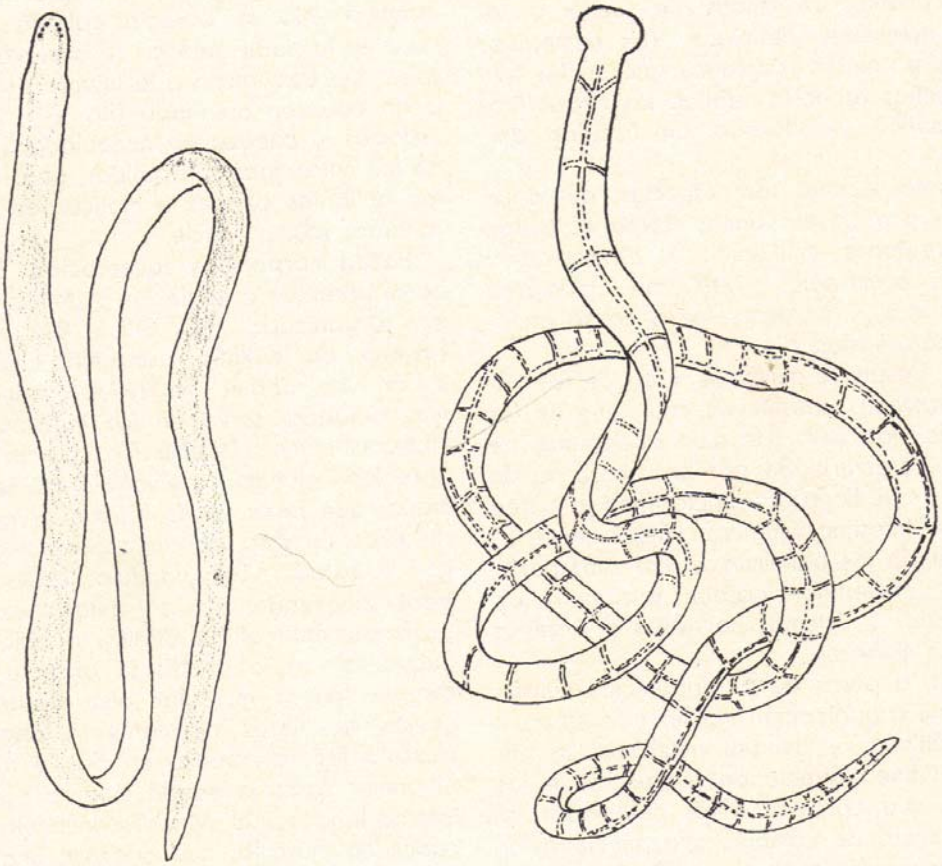
tivo y las capas musculares está ocupado por tejido mesenquimatoso; bandas de músculo se extienden por el mesénquima conectando las paredes corporales dorsal y ventral.

Casi todos los nemertinos se desplazan, como los platelmintos, mediante deslizamiento sobre el substrato y a favor de un rastro de baba. Según el tamaño del verme las contracciones musculares y los cilios contribuyen a la locomoción. Algunas especies, sobre todo formas pelágicas, pueden nadar y recurrir exclusivamente a ondulaciones musculares laterales.

Nutrición y sistema digestivo. El rasgo más característico del filo lo constituye la presencia del aparato proboscídeo. Si bien la probóscide o trompa, cuando existe, suele en los invertebrados guardar relación con el aparato digestivo, la de los nemertinos no está relacionada con dicho aparato en algunas especies. Por otra parte, la embriogenia de la probóscide es en absoluto independiente de la del intestino. El aparato proboscídeo se abre a través de un poro en la extremidad anterior del verme (figs. 8-3 y 8-4, *A*). Este poro conduce a un corto canal llamado rincodeo, que se dirige hacia atrás hasta el cerebro; la histología de la pared de este canal, como la del resto del aparato proboscídeo, es idéntica a la de la pared corporal, ya que la estructura en su totalidad se desarrolla como una invaginación ectodérmica. En la pared de la probóscide de algunas especies se observan rabdites, lo que brinda nueva evidencia de que el filo tiene su origen en los platelmintos.

La luz del rincodeo se continúa con la de la probóscide (fig. 8-4, *A*), la cual es en esencia un largo tubo, a veces sinuoso, que descansa libremente en una cavidad llena de líquido llamada rincocele. La extremidad posterior de la probóscide es ciega y queda fija en la porción terminal del rincocele por un músculo retractor. Una sola capa de mesotelio cubre la superficie externa de la probóscide; también el rincocele está revestido de mesotelio. Dado que el rincocele es de origen mesodérmico y está revestido por mesotelio, debe considerarse como un verdadero celoma, aun cuando sea de extensión limitada.

En dos de los órdenes de nemertinos, paleonemertinos y heteronemertinos, la probóscide es un simple tubo (fig. 8-3, *A*), pero en los hoplonemertinos esta estructura se ha especializado y



A B

FIG. 8-1. A, *Lineus ruber*, heteronemertino encontrado en latitudes septentrionales. (Según Hyman.) B, El paleonemertino, *Tubulanus capistratus*, de la costa del Pacífico. (Según Coe, tomado de Hyman.)

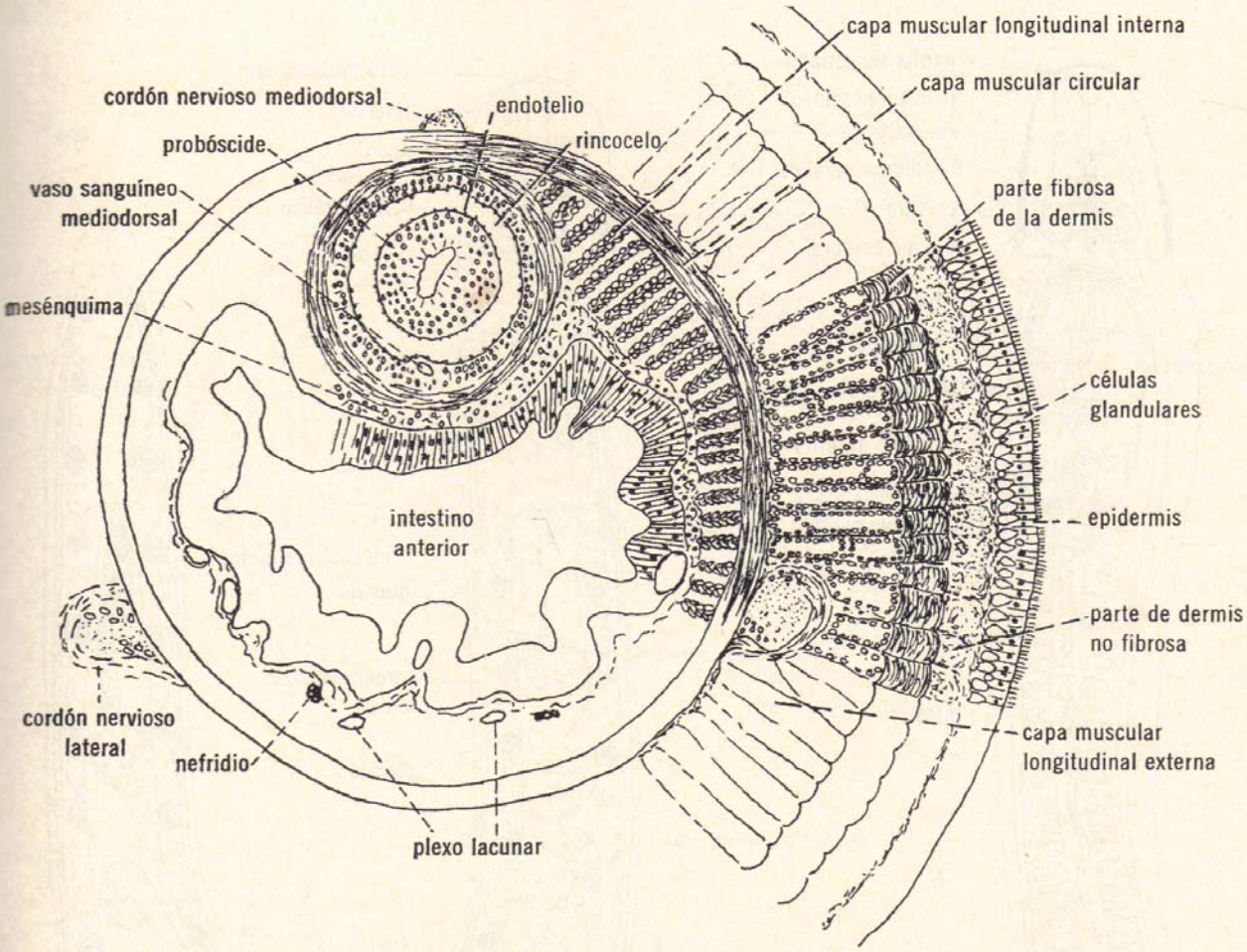


FIG. 8-2. *Lineus*, heteronemertino (sección transversal). (Según Hyman.)

aparece armada con una fuerte púa llamada estilete, engastada en la pared de la probóscide (figs. 8-3, *B* y 8-4, *B*). En el punto de implantación del estilete, a unos dos tercios de distancia del extremo interior del animal, medido desde su punta terminal, la pared de la probóscide aparece tumefacta, sobre todo en un lado, ocluyendo virtualmente la luz del tubo. Esta tumefacción, conocida como diafragma, guarda la base bulbosa del estilete en un receptáculo situado en su parte anterior. Además del estilete principal existen otros accesorios o de reserva, que se utilizan para substituir al principal cuando sea necesario.

La probóscide se usa para defensa y para captura de presas. Es literalmente disparada del cuerpo experimentando eversión durante el proceso, si bien este último fenómeno nunca puede ser completo, ya que la parte posterior de la probóscide se halla firmemente fija a la porción terminal del rincocele por el músculo retractor. En los nemertinos armados la probóscide solamente se proyecta hasta el estilete, que entonces constituye su extremidad anterior (fig. 8-4, *C*). La fuerza para la eversión es proporcionada por la presión muscular sobre el líquido en el rincocele, y la retracción se efectúa por acción del músculo retractor posterior. La probóscide se enrolla alrededor de la presa, y las secreciones glandulares de su pared ayudan a retenerla. El estilete de los nemertinos armados se clava repetidamente en la presa, y quizá lance también secreciones tóxicas.

Hyman (1951) cree que la probóscide de los nemertinos constituye el eslabón de enlace con algunos platelmintos rabdocelos que poseen una probóscide anterior, corta y glandular.

El desarrollo de un ano en el aparato digestivo de los nemertinos señala un cambio importante en cuanto se refiere al sistema digestivo de los platelmintos. Pueden de esta manera efectuarse simultáneamente la ingestión y la egestión, disposición mucho más eficaz que se observa, por otra parte, en casi todos los invertebrados superiores. La boca es ventral y localizada anteriormente a nivel del cerebro (figs. 8-3, *A*; 8-4, *A*, y 8-5). Se abre en un intestino anterior compuesto de cavidad bucal, esófago y estómago glandular (figs. 8-3, *A*, y 8-5). La prominencia de estas tres regiones varía. El intestino anterior se abre en un intestino largo que se extiende posteriormente hasta el ano. Consta además el intestino de divertículos laterales (fig. 8-5), y en algunas especies se extiende en dirección anterior más allá de la unión con el

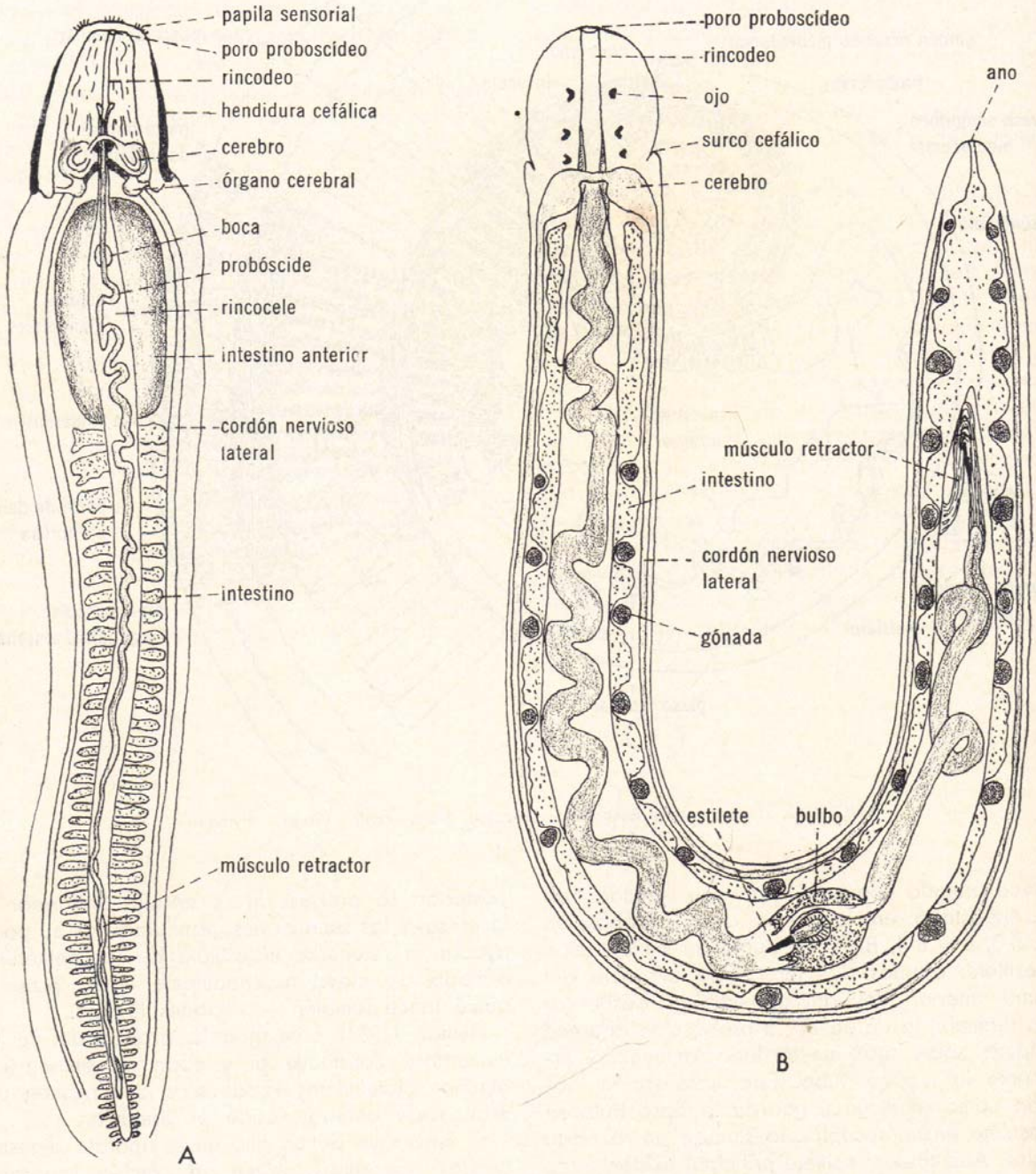


FIG. 8-3. A, *Cerebratulus*, heteronemertino (vista dorsal). (Según Bürger, tomado de Hyman.) B, *Prostoma rubrum*, hoplonemertino de agua dulce. (Según Pennak.)

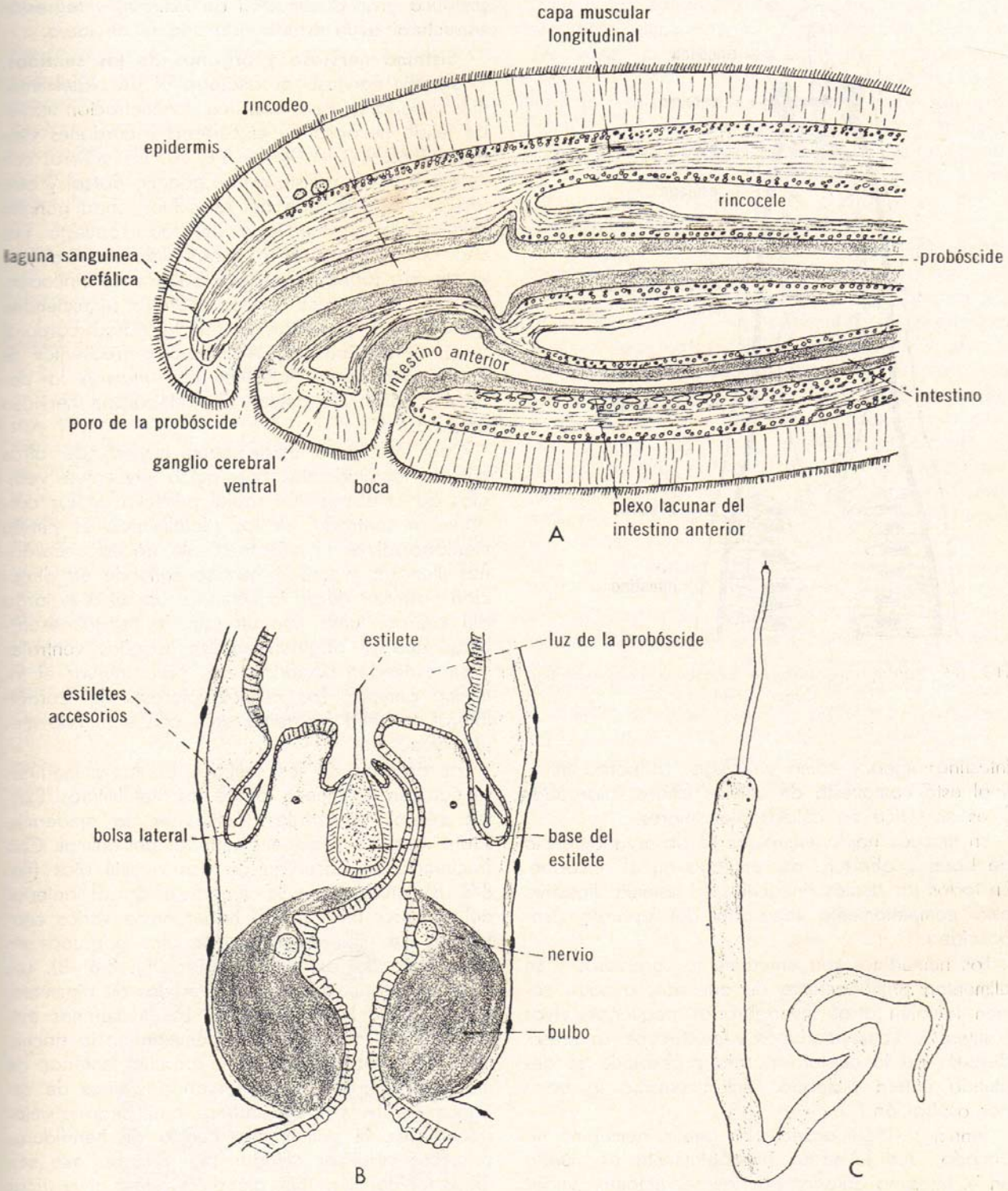


FIG. 8-4. A, Extremidad anterior del paleonemertino, *Procarina* (corte sagital). (Modificado según Nawitzki, tomado de Hyman.) B. Estilete del nemertino de agua dulce, *Prostoma*. (Modificado de Böhmig, según Hyman.) C, Nemertino armado con probóscide en protrusión.

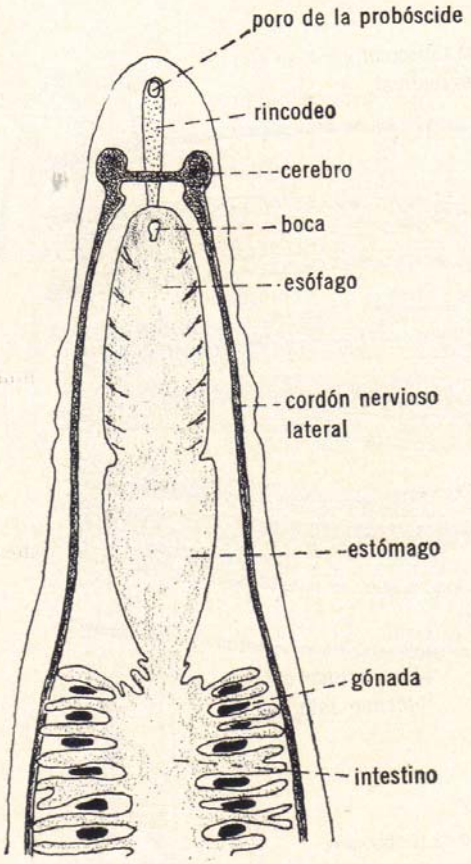


FIG. 8-5. Aparato digestivo de *Carinoma*, paleonemertino. (Según Coe.)

intestino anterior como un ciego. La pared intestinal está compuesta de células ciliares alargadas y es muy rica en células glandulares.

En muchos hoplonemertinos se observa carencia de boca y abertura del esófago en el rincodeo. En todos los demás rincocelos, el sistema digestivo está completamente separado del aparato proboscídeo.

Los nemertinos son enteramente carnívoros y se alimentan primariamente de anélidos, aunque comen también otros invertebrados pequeños, vivos o muertos, como moluscos y crustáceos. La presa, después de la captura por la probóscide es deglutida entera pasando rápidamente a la boca por aspiración.

Jennings (1960) observó en *Lineus*, nemertino no armado, que la presa probablemente es muerta en el intestino anterior por las secreciones ácidas y la digestión intestinal, la cual es en un principio extracelular, pero que termina intracelularmente en células fagocíticas. Son utilizadas las proteínas, grasas, y carbohidratos; las grasas, que son almacenadas en el mesénquima y en el intestino, sirven como reserva alimenticia principal. Los desechos digestivos y los productos alimenticios son movilizados por los cilios a lo largo del intestino.

Como los platelmintos, los nemertinos pueden resistir inanición prolongada. Estudios experimentales con *Lineus* han demostrado que la inanición produce gran disminución de tamaño, y regresión estructural a un estado parecido al de larva.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El sistema nervioso es análogo al de platelmintos más superiores, pero con una concentración mayor de tejido nervioso en el cerebro y cordones ventrales (figs. 8-3, *A*; 8-5 y 8-6, *A*). El cerebro, con cuatro lóbulos, consta de un ganglio dorsal y otro lateral en cada lado del rincodeo. Cada ganglio está unido al homólogo del lado opuesto por una comisura dorsal o ventral, de manera que el cerebro forma un anillo alrededor del rincodeo. Un par de grandes nervios laterales se extienden en dirección posterior, ya en la pared corporal o en el mesénquima. A intervalos frecuentes se desprenden ramas laterales que inervan la pared corporal y conectan con el cordón nervioso opuesto.

Con frecuencia existe buen número de otros nervios longitudinales que quizá presenten vestigios de la disposición radial primitiva de los cordones encontrada en los platelmintos. El nervio mediodorsal es el más frecuente de estos cordones menores (fig. 8-2) que se extiende en dirección posterior desde la comisura dorsal a lo largo del cuerpo, junto con un par de nervios esofágicos que se originan en los ganglios ventrales y se extienden posteriormente para inervar el intestino anterior. Los nervios laterales del cordón lateral se unen frecuentemente con el nervio mediodorsal.

Los órganos de los sentidos de los nemertinos se parecen también a los de los platelmintos. Existen células sensoriales táctiles en la epidermis, sobre todo en el extremo anterior del animal. Con frecuencia se observan de dos a seis ojos (fig. 8-3, *B*) situados en la superficie dorsal anterior del cerebro, pero puede haber hasta varios centenares de ojos, dispuestos en filas o grupos en cada lado del extremo anterior (fig. 8-6, *B*). Los ojos son de tipo de copas invertidas de pigmento, como los de los platelmintos. Los nemertinos evitan la luz y son activos únicamente en la noche.

También localizados en la porción anterior de muchos nemertinos se observan dos tipos de órganos de los sentidos que se cree sean quimiorreceptores. El primer tipo consta de hendiduras o surcos cefálicos ciliados (fig. 8-6, *B*), que son áreas epidérmicas sin glándulas, pero muy ricas en células ganglionares. Estos órganos probablemente desempeñen función táctil y quimiorreceptora.

El segundo tipo, característico de los nemertinos y encontrado en casi todos los miembros del filo, son los órganos cerebrales (fig. 8-6, *A*), los cuales constan de un par de canales o tubos ciliados dorsales que nacen como invaginaciones de la epidermis. Los extremos internos de estos canales poseen células nerviosas y glandulares asociadas

con el cerebro. Las aberturas externas de los canales se encuentran en los surcos o hendiduras cefálicas, o en un par de pequeñas fosas en la región cerebral. En presencia de alimento son activadas corrientes de agua en los canales, como probable expresión de una función quimiorreceptora. *Prostoma*, ejemplar utilizado para observación de los órganos cerebrales, puede localizar partículas pequeñísimas de alimento en agua inmóvil hasta 17 cm de distancia. Algunos investigadores han postulado una función endocrina para los órganos cerebrales por su asociación con el cerebro y por la abundancia de células glandulares presentes.

Circulación y excreción. Los nemertinos son los únicos acelomados que poseen aparato circulatorio verdadero. El sistema es cerrado, esto es, la sangre no baña los tejidos directamente, sino que ocupa espacios o vasos con paredes netamente definidas. En la forma más simple (fig. 8-7, *A*) hay solamente dos vasos, localizados a cada lado del intestino, unidos en las partes anterior y posterior por sendas lagunas cefálica y anal; estas lagunas son espacios mesenquimatosos, revestidos por una membrana delgada. En muchos nemertinos se registran gran variedad de detalles a partir de este plan básico. Una de las adiciones más frecuentes a este plan es la presencia de un vaso mediodorsal (fig. 8-7, *B*), el cual nace de una conexión transversal entre el aparato proboscídeo y el intestino, y se une finalmente a la laguna anal. En la región del intestino, vasos transversales sirven como conexión entre los vasos laterales y los mediodorsales.

Las paredes de los vasos más pequeños están compuestas solamente de dos capas de epitelio escamoso separadas por una membrana. Los grandes vasos poseen tejido conectivo y una capa circular de células musculares, además de su revestimiento endotelial. Los grandes vasos son contráctiles, pero el flujo sanguíneo es muy irregular, y no sigue un circuito definido. La sangre puede fluir hacia adelante y hacia atrás al mismo tiempo en los vasos longitudinales, y el flujo puede incluso invertirse.

La sangre de los nemertinos es generalmente incolora, pero en muchas especies posee pigmentos que pueden ser amarillo, rojo, anaranjado, o verde. Además, los pigmentos se encuentran siempre en corpúsculos, circunstancia que se observa muy rara vez en otros filos; los corpúsculos son discos nucleados, ovales o redondeados, y además de ellos la sangre contiene amibocitos.

El sistema excretorio consta primitivamente de un par de protonefridios; en cada lado del intestino anterior hay un nefridióporo, y desde la abertura de cada nefridióporo se extiende un túbulo en dirección anterior. En casi todos los nemertinos se proyectan bulbos flamígeros en la pared del vaso sanguíneo lateral (fig. 8-7, *C*), la cual en algunos casos incluso ha desaparecido, de manera que los bulbos son bañados directamente por la sangre. Esta asociación estrecha entre el sistema excretorio y el circulatorio sería quizá expresión de una función excretoria verdadera, en oposición a la puramente osmorreguladora observada en los protonefridios de los platelmintos. En los nemertinos, los desechos que llegan

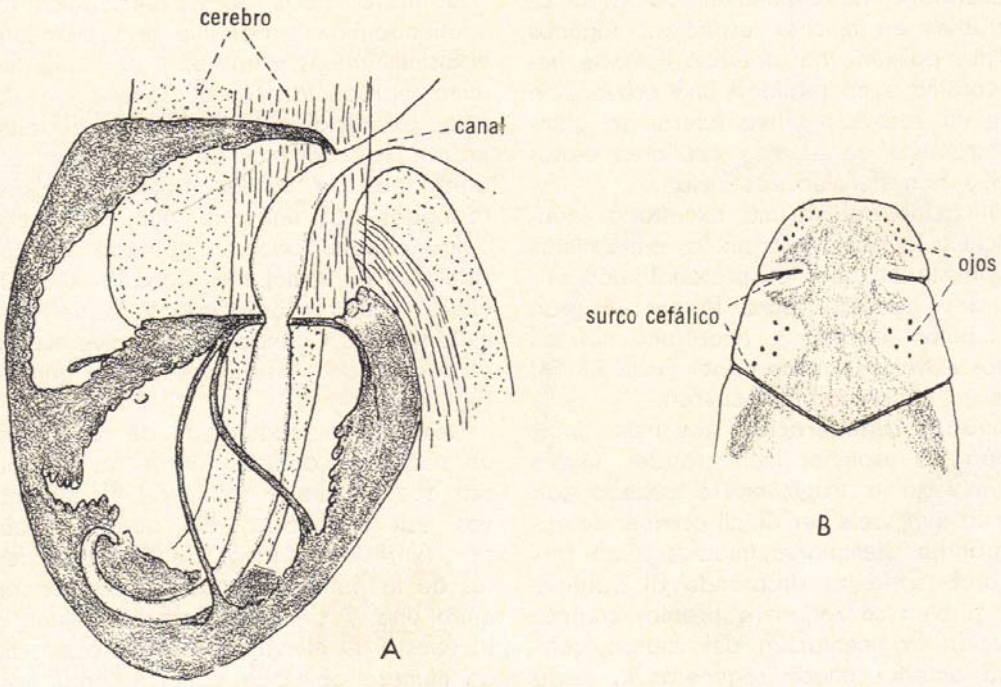


FIG. 8-6. A, Organo cerebral de *Cerebratulus*. Las zonas sombreadas representan células glandulares; las zonas blancas están llenas de células ganglionares, B, Cabeza del hoplonemertino, *Amphiporus angulatus*. (A y B, según Hyman.)

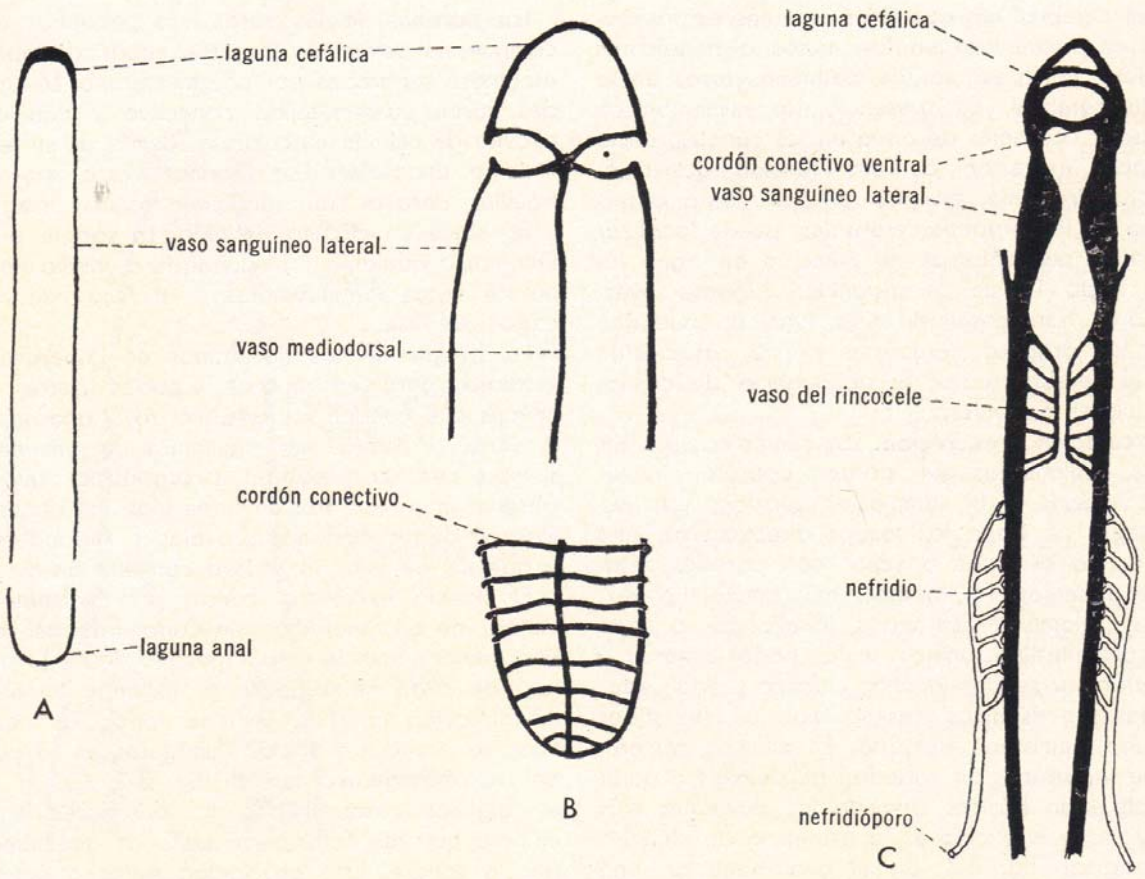


FIG. 8-7. Sistemas circulatorios de varios nemertinos. A, *Cephalothrix*. B, *Amphiporus*. (A y B, según Oudemans, tomado de Hyman.) C, *Tubulanus*. (Según Bürger, tomado de Hyman.)

a la sangre siguen el curso de los capilares y son expulsados al exterior por los nefridióporos. El sistema excretorio ha experimentado variaciones considerables en muchas especies. Algunos paleonemertinos poseen una glándula llamada nefridial, que constituye en realidad una proyección en la luz de un vaso sanguíneo lateral. La glándula está compuesta de muchos capilares protonefridiales que han perdido sus bulbos.

Otra modificación del sistema excretorio idéntica en esencia a la observada en los platelmintos tricládidos consiste en que los protonefridios originales han sido hendidos para formar un gran número de túbulos separados, cada uno con su poro. En casos extremos, puede haber hasta 35 000 nefridióporos en cada lado del cuerpo.

Reproducción y regeneración. Los nemertinos, sobre todo en las especies más grandes, tienen tendencia manifiesta a fragmentarse cuando son irritados, por lo que suele ser difícil obtener colecciones de grandes ejemplares intactos. Con frecuencia la probóscide se desprende al ponerse en eversión, si bien se regenera pronto; cuando se ha producido fragmentación del cuerpo, sólo la extremidad anterior puede regenerar la parte posterior. Algunas especies, incluyendo miembros del género *Lineus*, se reproducen asexualmente por fragmentación, e incluso las secciones posteriores del cuerpo son capaces de regeneración.

La mayor parte de los nemertinos son dioicos, existiendo hermafroditismo principalmente entre los hoplonemertinos terrestres y de agua dulce. El sistema reproductor es muy sencillo, y salvo algunas raras excepciones no existen órganos de la copulación. Los gametos se desarrollan a partir de agregados de células mesenquimatosas que son rodeadas por un saco que actúa como pared delgada para formar la gónada. Un número considerable de semejantes gónadas suele formar una hilera regular sobre cada lado del cuerpo en el mesénquima. Cuando existen divertículos intestinales las gónadas están espaciadas entre los mismos (fig. 8-5).

Después de maduración de los gametos, surge un pequeño conducto desde la gónada al exterior que permite la salida de los mismos. Los huevos son expulsados del cuerpo probablemente por expresión a favor de contracciones musculares de la pared corporal. Cada gónada produce entre uno y cincuenta huevos, según la especie. La puesta de huevos o espermatozoos no requiere de manera obligada contacto entre los dos vermes; en algunas especies los machos se arrastran sobre las hembras durante el desove, o bien un

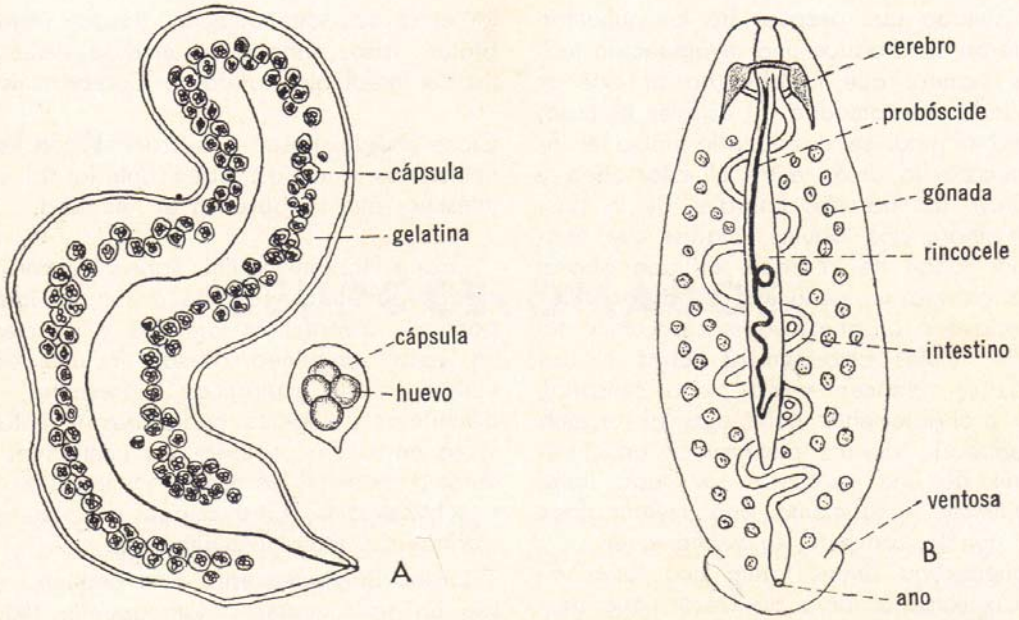


FIG. 8-8. A, Hilera de huevos de *Lineus ruber*. (Según Schmidt, tomado de Hyman.) B, *Malacobdella grossa*, comensal en la cavidad del manto de almejas marinas. La probóscide y el esófago se abren en una cámara común. (Según Coe.)

par de vermes puede ocupar una madriguera común con este fin. Cuando los huevos llegan al exterior son incluidos en filamentos gelatinosos producidos por las glándulas epidérmicas (fig. 8-8, *A*). Unas cuantas especies son vivíparas.

Embriogenia. La segmentación en los nemertinos es de tipo espiral característico, formándose una blástula ciliada hueca. La gastrulación tiene lugar por invaginación, y forma, en la mayor parte de los casos, una estereogástrula sólida. La gástrula es radialmente simétrica con un penacho de cilios en el polo animal, como en los platelmintos policládidos.

Los nemertinos armados no tienen etapa larvaria de nado libre. Después del cercamiento del blastoporo el embrión se aplana, y el penacho ciliar apical se desplaza hacia adelante para indicar la localización de la superficie dorsal anterior. Cerca del sitio del blastoporo cercado, una invaginación del estomodeo forma el intestino anterior, el cual se une con el endodermo interior. El ano se desarrolla a partir de una invaginación del proctodeo. Una invaginación ectodérmica en la extremidad anterior del embrión forma el revestimiento interno del aparato proboscídeo; después se desdobla el mesénquima interior que rodea la invaginación para formar el rincocele; la capa externa del mesénquima forma el revestimiento del rincocele, y la capa interna contribuye a formar la pared de la probóscide y su cubierta mesotelial externa. Los protonefridios probablemente surgen como invaginaciones ectodérmicas, y los vasos sanguíneos están in situ en el interior del mesénquima.

Muchos heteronemertinos, incluyendo *Cerebratulus*, pasan por una etapa larvaria de alimentación y nado libre. La larva se desarrolla directamente a partir de la gástrula y recibe el nombre de larva *pilidium* (fig. 8-9). En aquellas especies que poseen etapa larvaria se forma un arquenteron como consecuencia de la invaginación inicial, y la gástrula no es sólida. El arquenteron forma el intestino larvario y se abre a través del blastoporo persistente, el cual forma la boca de la larva.

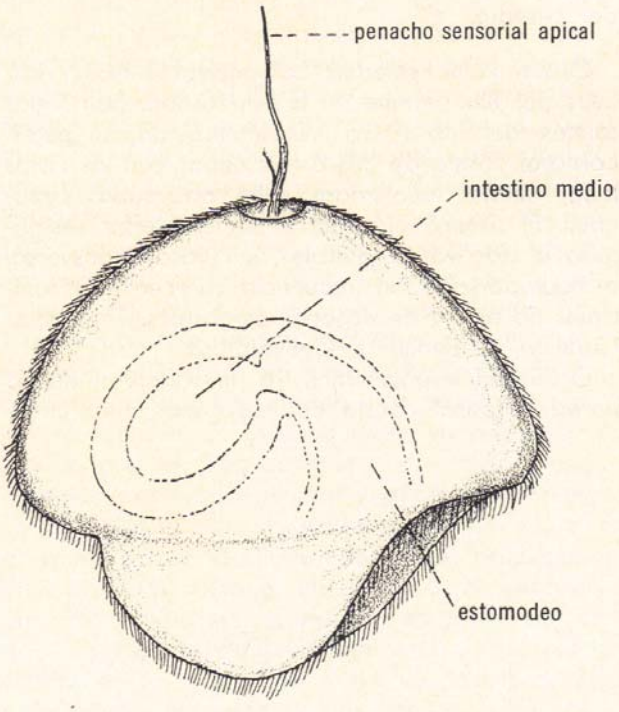


FIG. 8-9. Larva *pilidium* del nemertino *Cerebratulus marginatus*. (Según Coe.)

Se ha postulado que después de la formación del arquenteron se produce una invaginación más extensa, de manera que la abertura al exterior es en realidad un estomodeo. Si este es el caso, el blastoporo original se desplazaría hacia el interior, e indicaría la unión entre el estomodeo y el arquenteron. Las paredes laterales de la gástrula emiten ahora dos lóbulos ciliados que flanquean ambos lados de la boca. El lado aboral de la larva ostenta un penacho de largos cilios que está enclavado en una invaginación en forma de copa de células ectodérmicas. Estas células ectodérmicas se conocen como placa sensorial, la cual es probablemente homóloga al órgano frontal embrionario de los platelmintos policládidos. Después de una existencia de nado libre, la larva *pilidium* experimenta una metamorfosis complicada que la convierte en verme joven.

El heteronemertino *Lineus* forma una larva ciliada esférica llamada larva de Desor, que permanece en el interior de la envoltura del huevo y que en realidad debe considerarse como una modificación de la larva *pilidium*, la cual no posee lóbulos orales ni placa sensorial.

RESUMEN SISTEMATIZADO DEL FILO RHYNCHOCOELA

Se admite que el filo Rhynchocoela posee solamente una clase, que se divide en dos subclases y cuatro órdenes.

Clase Anopla. Posee los dos principales órdenes de nemertinos no armados. Boca localizada detrás del cerebro.

Orden Paleonemertini. Los miembros más primitivos del filo pertenecen a este orden. Son todas formas del litoral. La musculatura de la pared corporal consta de dos o tres capas con las fibras longitudinales localizadas entre dos capas circulares. El sistema circulatorio suele quedar restringido a dos vasos laterales, sin vasos transversal o mediodorsal. Con frecuencia carecen estos animales de ojos y de órganos cerebrales. *Tubulanus*, *Carinina*, *Carinoma* y *Cephalothrix*.

Orden Heteronemertini. La musculatura de la pared corporal consta de tres capas, una circular entre dos longitudinales. Poseen órganos cerebrales, vasos sanguíneos mediodorsales, y divertículos intestinales laterales. *Cerebratulus* y *Lineus*.

Clase Enopla. Posee dos órdenes que incluyen los nemertinos armados. Boca anterior al cerebro o intestino, que se abre en el rincodeo.

Orden Hoplonemertini. Todos los nemertinos armados pertenecen a este orden; el intestino dispone de divertículos laterales y un ciego; existe un vaso sanguíneo dorsal. Incluye este orden varios grupos ecológicos interesantes, como los nemertinos pelágicos nadadores y flotantes, que viven en el mar abierto; los nemertinos de agua dulce *(Prostoma)*; los nemertinos terrestres tropicales y subtropicales *(Geonemertes)*; y muchas formas marinas del litoral *(Amphiporus)*.

Orden Bdellonemertini. Este pequeño orden posee un solo género, *Malacobdella* (fig. 8-8, *B*), con cuatro especies, tres de ellas comensales en la cavidad del manto de almejas marinas, y una comensal en la misma cavidad del caracol de agua dulce. Aunque la probóscide no está armada, probablemente deriva de la de tipo armado. Dicha probóscide y el esófago se abren en una cámara común. La existencia comensal se refleja en la falta de ojos y de otros órganos especiales de los sentidos.

BIBLIOGRAFIA

Bayer, F. M. y Owre, H. B.: The Free-Living Lower Invertebrates. The Macmillan Co., New York, pp. 178-204., 1968.

Coe, W. R.: Biology of the nemerteans of the Atlantic coast of North America. Trans. Connecticut Acad. Arts and Sci., 35:129-328., 1943.

Gontcharoff, M.: Némertiens. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie. Masson et Cie, Paris, vol. 4, p. 1, pp. 783-886, 1961.

Hyman, L. H.: The Invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchocoela. vol. 2. McGraw-Hill, New York, pp. 459-531. (A very complete general treatment of the nemerteans. Excellent figures and extensive bibliography.)

Jennings, J. B.: Observations on the nutrition of the Rhynchocoelan *Lineus ruber*. Biol. Bull., *119(2)*:189-196. 1960.

Capítulo 9

SEUDOCELOMADOS

Entre los animales bilaterales, sólo los platelmintos y nemertinos presentan organización corporal de tipo sólido o acelomado, caracterizada porque el espacio entre el aparato digestivo y las capas musculares de la pared corporal está lleno de mesénquima. Todos los demás animales bilaterales poseen un espacio repleto de líquido llamado cavidad corporal, localizado entre la pared corporal y los órganos internos; o si no existe cavidad corporal, tales grupos derivan claramente de formas que sí la poseen. El desarrollo de una cavidad corporal en los invertebrados superiores probablemente se acompañó de aumento en el tamaño del animal. El líquido de la cavidad corporal puede actuar como esqueleto hidráulico, y puede ayudar también en la translocación de gases, alimentos y materiales de desecho. Además, la presencia de cavidad corporal brinda más espacio para la acomodación de órganos internos enrollados o dispuestos en asas.

En la inmensa mayoría de los animales la estructura corporal es de tipo celomado, esto es, poseen un celoma como cavidad corporal. Un pequeño número posee un seudoceloma como cavidad corporal, y reciben el nombre de seudocelomados. En este capítulo se estudia precisamente el filo de los seudocelomados.

El seudoceloma, como ya se explicó en el capítulo 3, representa un blastocele embrionario persistente. Las estructuras de origen mesodérmico se encuentran localizadas en su mayor parte al lado externo de la cavidad, y los órganos internos son realmente libres en el interior del seudoceloma, esto es, no se encuentran envueltos por peritoneo. Los filos de seudocelomados son muy diversos desde el punto de vista estructural, y aunque sus relaciones filogenéticas son muy obscuras, es muy probable que representen una unidad monofilética. Se acepta generalmente que los grupos de seudocelomados representan una rama colateral procedente del tronco de los acelomados o de alguna línea de celomados. Cabe, sin embargo, subrayar que un seudoceloma no es una etapa en la evolución de un celoma verdadero, sino que en realidad se trata de una consecución evolutiva independiente. En consecuencia, desde el punto de vista evolutivo, los seudocelomados representan un grupo terminal de filos.

Si consideramos el pequeño tamaño de casi todos los seudocelomados en comparación con la mayor parte de los celomados, es probable que las principales funciones del seudoceloma sean la circulatoria y la de conservación de la presión de turgencia interna.

Aschelminthes (asquelmintos)

El mayor número de animales seudocelomados, incluyendo grupos tan conocidos como rotíferos, gastrotricos y nematodos, se sitúan a menudo dentro de un solo filo, asquelmintos. Casi todos los miembros de este grupo son alargados y con frecuencia algo cilíndricos, especialmente los nematodos vermiformes. Aunque la parte anterior del cuerpo está cefalizada en grado variable y provista de boca y algunos órganos de los sentidos, no existe cabeza netamente formada. El cuerpo está típicamente cubierto de una cutícula bien definida de escleroproteína, pero en algunos grupos puede observarse una verdadera envoltura esquelética. Estos animales carecen de estructuras ciliadas o están muy restringidas. Son características de muchas especies las glándulas adhesivas en número variable que a menudo se abren al exterior del cuerpo por proyección de tubos cuticulares. El aparato digestivo suele estar formado por un tubo completo con boca y ano, y además existe casi siempre una región faríngea especializada. Como la mayor parte de las especies son acuáticas y muy pequeñas, no poseen estos animales sistema circulatorio, ni órganos para intercambio de gases; sin embargo, no es rara la presencia de protonefridios. Un carácter peculiar de la mayor parte de los miembros es la constancia numérica de las células, o los núcleos, que componen los diversos órganos. Estos números son característicos para cada especie,

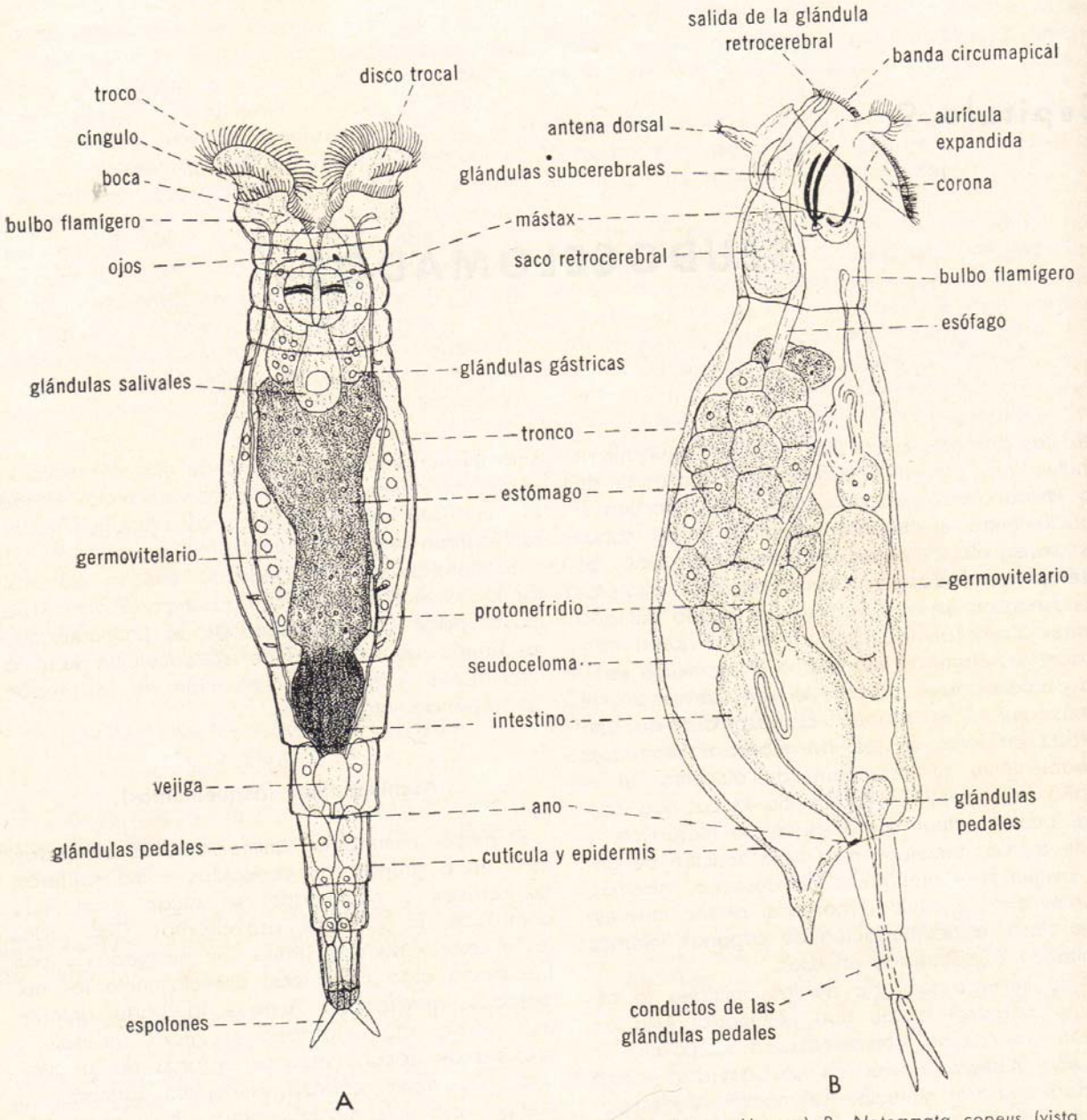


FIG. 9-1. A, *Philodina roseola* (vista ventral). (Según Hickernell, tomado de Hyman.) B, *Notommata copeus* (vista lateral). (Según Hyman.)

pero varían de una especie a otra. Guarda este hecho relación probable con el tamaño extraordinariamente pequeño de muchos miembros del grupo. Casi todos los asquelmintos son dioicos, y su segmentación fuertemente determinada.

A pesar de las similitudes entre los asquelmintos, son notablemente diversos en otros aspectos, y el grupo en realidad carece de caracteres de unificación bien definidos. Ante semejante situación parece justificado preguntarse hasta qué grado son íntimas las relaciones entre los diversos asquelmintos, y si en verdad merece este grupo ostentar el rango de filo. Si bien el concepto de asquelminto como filo ha sido aceptado, aunque en forma parcial, muchos zoólogos prefieren usar este nombre como término adecuado de referencia, pero sin categoría taxonómica, y tratar las diferentes divisiones como filos separados; enfoque que por parecernos correcto será utilizado en este libro. Sin embargo, para aquellos partidarios de un punto de vista ecléctico, cada uno de los siguientes filos de asquelmintos puede considerarse como una clase.

FILO ROTIFERA (ROTIFEROS)

Posee este filo animales de agua dulce muy conocidos y abundantes, generalmente denominados rotíferos, o animálculos "que ruedan". El nombre deriva de la presencia de una corona ciliada que cuando entra en actividad por movimientos de los

cilios, toma el aspecto de una rueda giratoria en muchas especies (fig. 9-1, *A*). Aunque existen algunas especies marinas, y otras viven en ciénagas, la mayor parte residen en agua dulce. Ciertas especies pueden alcanzar 3 mm de longitud, pero casi todos los rotíferos tienen aproximadamente el tamaño de los protozoarios ciliados, y se encuentran entre los metazoarios más pequeños. Una gran parte de rotíferos son animales solitarios de movimientos libres, pero hay especies sésiles (fig. 9-4), y también formas coloniales (fig. 9-8, *A*). El cuerpo suele ser transparente, aunque algunos son verdes, anaranjados, rojos o pardos, según la coloración del aparato digestivo.

Estructura externa. El cuerpo alargado o sacular, que es relativamente cilíndrico, puede dividirse en tres regiones (figs. 9-1 y 9-6, *B*): una anterior, después un tronco grande que forma la mayor parte del mismo, y por último un pie terminal. El cuerpo está siempre cubierto por una cutícula netamente definida, que puede ser anular, parecer esculpida, o estar ornamentada de diferentes modos.

La parte anterior que puede ser ancha o estrecha forma la región de la cabeza y ostenta un órgano ciliado llamado corona, característico de todos los miembros de la clase. En etapas primitivas, se cree que la corona consistió en una gran área ciliada ventral, llamada campo bucal (fig. 9-2, *A*), que rodeaba la boca. Si los rotíferos evolucionaron, como generalmente se cree de un pequeño antecesor ciliado y reptante, entonces quizá el campo bucal represente un vestigio de la ciliación ventral ancestral. Desde el campo bucal los cilios se extienden alrededor de los bordes anteriores de la cabeza para formar un anillo en forma de corona llamada banda circumapical. El área comprendida en el interior del anillo, la cual está desprovista de cilios, recibe el nombre de campo apical.

Los diferentes tipos de coronas características de los diversos grupos de rotíferos se cree derivan de este plan estructural básico. Durante la evolución de dichos tipos se pierden o adquieren desarrollo superior varias partes del campo bucal y la banda circumapical. Con alguna frecuencia ciertos cilios se modifican para formar cirros, membranelas, o cerdas. Describiremos aquí algunos de los tipos más frecuentes de disposición de los cilios de la corona.

En *Euchlanis*, se han conservado el campo bucal original y la banda circumapical, salvo una porción situada detrás de la boca (fig. 9-3), donde sólo permanece un vestigio. Los cilios a lo largo del borde del campo bucal se han modificado para dar lugar a cirros rígidos, y los de la banda circumapical en los lados de la cabeza forman grandes penachos. Cuando el penacho de cilios está localizado en una proyección de la pared corporal, esta última y el penacho reciben el nombre de aurícula. En *Collotheca* y formas afines el campo bucal modificado tiene forma de embudo, y el número de cilios es mucho menor (fig. 9-4). Los bordes del campo bucal se han extendido formando un número variable de lóbulos provistos de cerdas parecidas a espinas, que pueden estar dispuestas en haces o penachos, y las cuales quizá deriven de los cilios. Como consecuencia de esta expansión del campo bucal, la boca se encuentra en el vértice del embudo.

En *Hexarthra* y *Testudinella* el campo bucal se reduce quedando relativamente insignificante, y

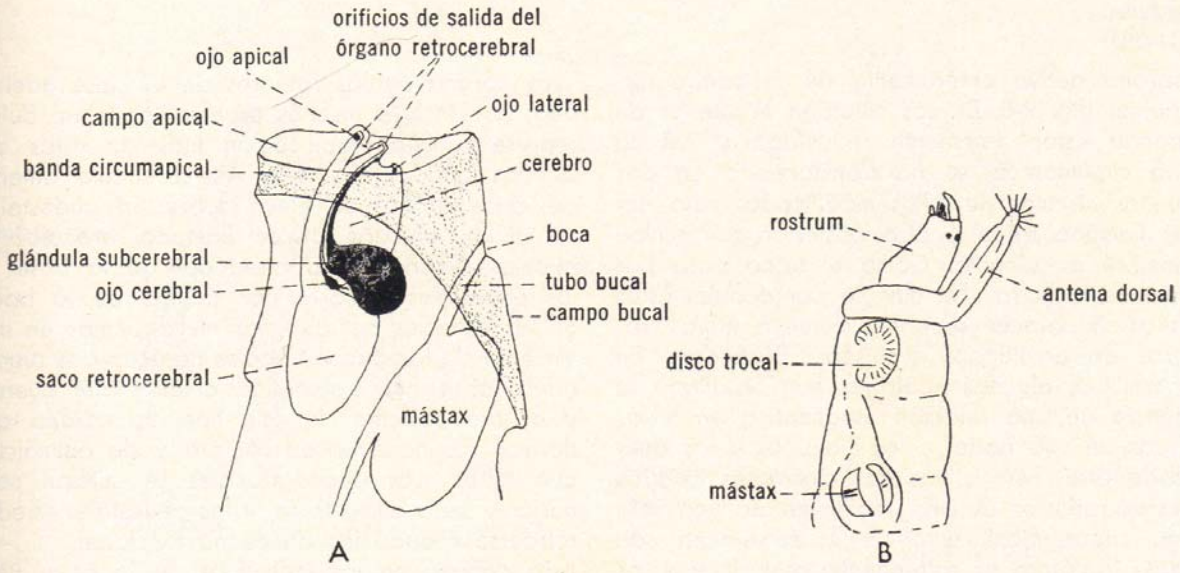


FIG. 9-2. A, Corona primitiva (vista lateral). (Según Beauchamp, tomado de Hyman.) B, Extremo anterior de un rotífero de la clase Bdelloidea con disco trocal retraído (vista lateral). (Según Hyman.)

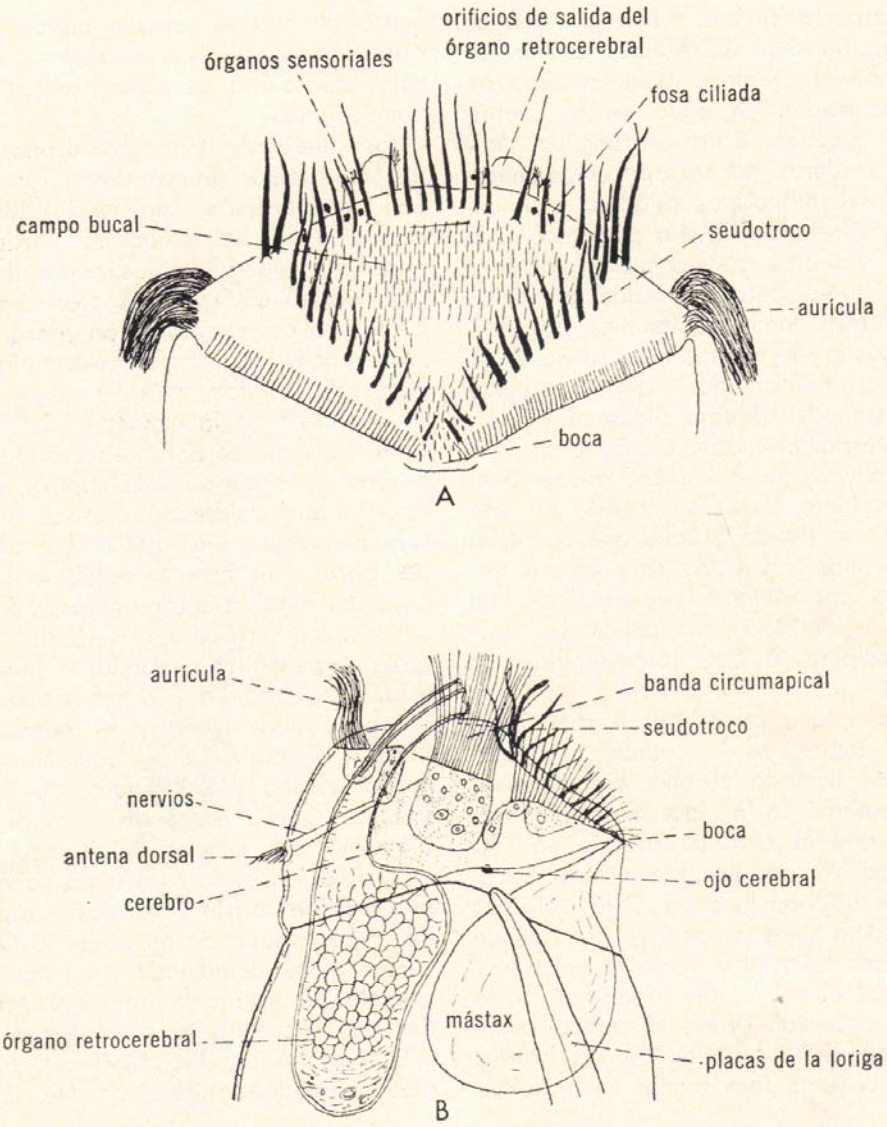


FIG. 9-3. Corona de *Euchlanis*. A, Vista ventral. Según Stoszberg, tomado de Hyman.) B, Vista lateral. (Según Beauchamp tomado de Hyman.)

la corona deriva enteramente de la banda circumapical (fig. 9-5, *B*). Los cilios en el interior de la banda están netamente reducidos, y así, la banda circumapical se ha transformado en dos pequeños círculos de cilios modificados, uno anterior llamado troco y otro posterior que recibe el nombre de cíngulo. Como el troco pasa por encima de la boca y el cíngulo por debajo, estos rotíferos se parecen superficialmente a larvas trocóforas de anélidos y moluscos. Basándose en esta similitud, algunos zoólogos han postulado la existencia de una relación filogenética entre los rotíferos de una parte, y los moluscos y los anélidos de otra. Pero si los dos cinturones ciliados de estos rotíferos derivan realmente de una sola banda circumapical, entonces la semejanza con la larva trocófora es enteramente superficial, estos rotíferos son miembros especializados y no primitivos de la clase.

La corona de los rotíferos de la clase Bdelloidea, que incluye muchas especies de agua dulce, representa una modificación más de estas dos bandas ciliadas (fig. 9-1, *A*). El círculo anterior de cilios (troco) se eleva sobre un pedestal y se divide en dos discos llamados trocales. El círculo posterior pasa alrededor de la base de los pedestales y corre por debajo de la boca. En las especies actuales, las membranelas en movimiento de los discos trocales parecen dos ruedas giratorias en la extremidad anterior del cuerpo, y es precisamente de este tipo de corona que derivan los nombres de rotífero y de animálculo que rueda. Los discos trocales se utilizan para nadar y para alimentarse, y los pedestales pueden retraerse cuando los discos no funcionan.

La cabeza en los individuos de la clase Bdelloidea y en los de la familia Notommatidae posee una prolongación mediodorsal llamada *rostrum*

(fig. 9-2, *B*), que lleva en su punta cilios y cerdas sensoriales. Otras estructuras cefálicas de los rotíferos incluyen el órgano retrocerebral y los ojos, cuyo número y localización varían. Un órgano retrocerebral típico consta de un par de glándulas subcerebrales laterales, situadas por encima y por detrás del cerebro (figs. 9-2, *A*, y 9-3, *B*), y un saco retrocerebral medio, que es drenado por un solo conducto, que se bifurca antes de llegar al exterior para abrirse por dos poros en el campo apical. Los conductos de las glándulas acompañan a los del saco retrocerebral. Hyman (1951) cree que el órgano retrocerebral es quizá homólogo del órgano frontal de los platelmintos. Se desconoce la función de este órgano en los rotíferos.

El tronco alargado o sacular forma la mayor parte del cuerpo. La cutícula se engruesa con frecuencia para formar una cubierta llamada loriga (fig. 9-6), que puede estar dividida en placas o secciones parecidas a anillos y que generalmente aparece ornamentada con lomos o espinas, las cuales son a veces muy largas, y en algunos rotíferos móviles. En *Polyarthra*, las espinas son aplanadas y forman una especie de hojas deslizadoras de gran longitud localizadas en dos grupos de seis a cada lado del cuerpo (figura 9-5, *A*).

Como carácter típico cabe citar la presencia en el tronco de tres pequeñas proyecciones llamadas antenas, dos de ellas laterales dirigidas hacia atrás, y la otra que a veces es un par.

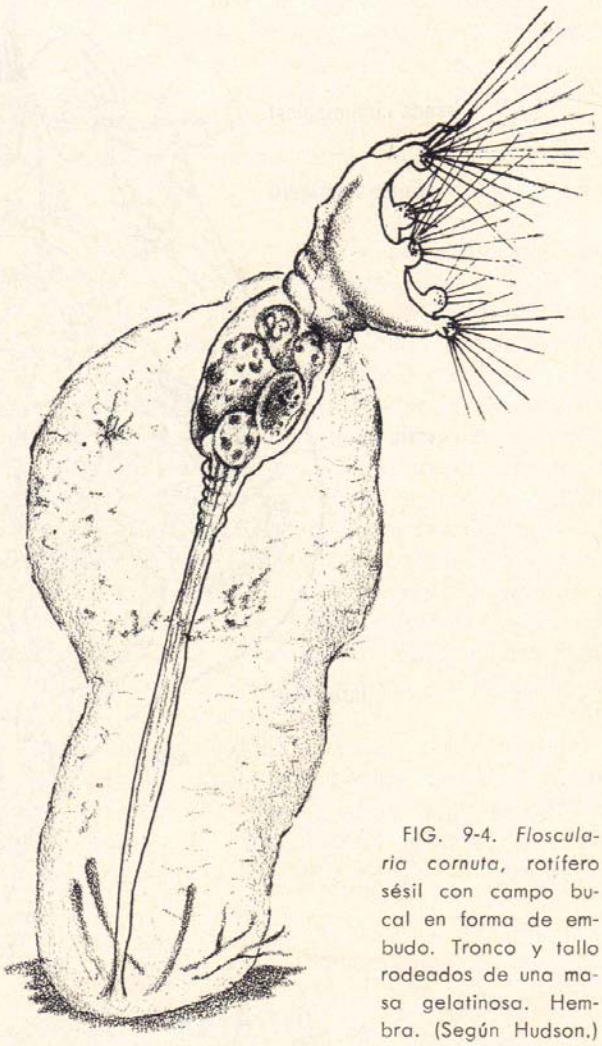


FIG. 9-4. *Floscularia cornuta*, rotífero sésil con campo bucal en forma de embudo. Tronco y tallo rodeados de una masa gelatinosa. Hembra. (Según Hudson.)

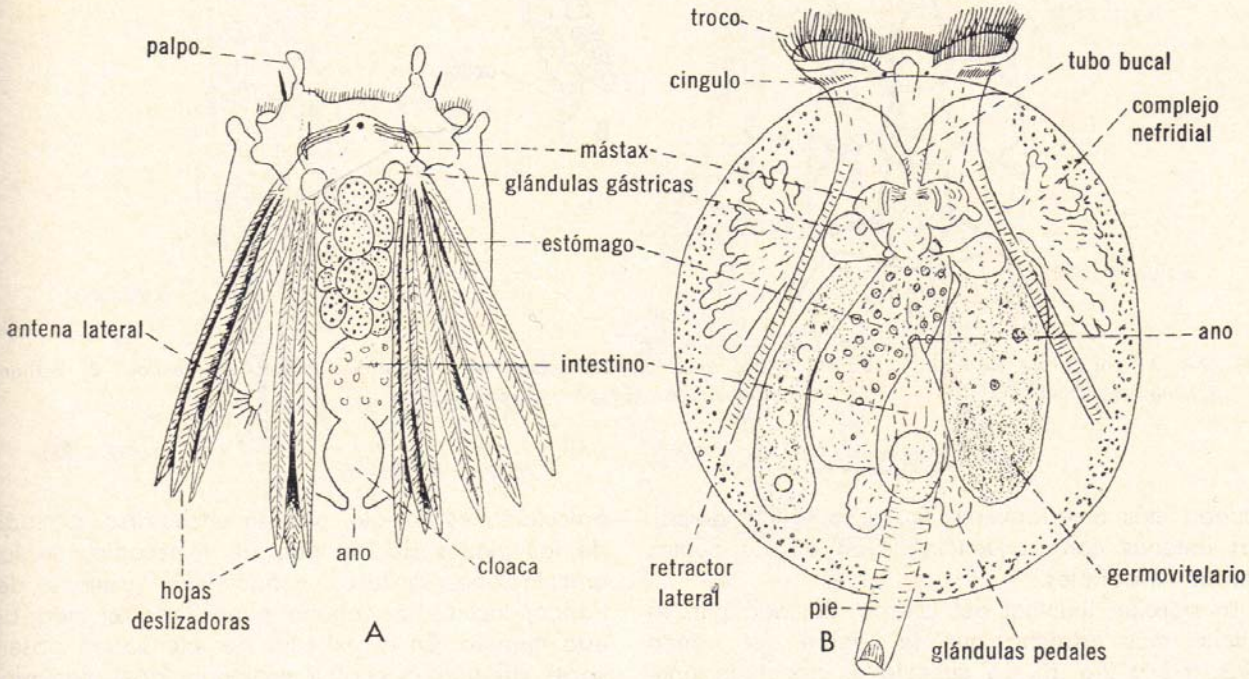


FIG. 9-5. A, *Polyarthra trigla*, rotífero pelágico con hojas deslizadoras. *B*, *Testudinella*, rotífero nadador con forma de tortuga. (Ambas según Hyman.)

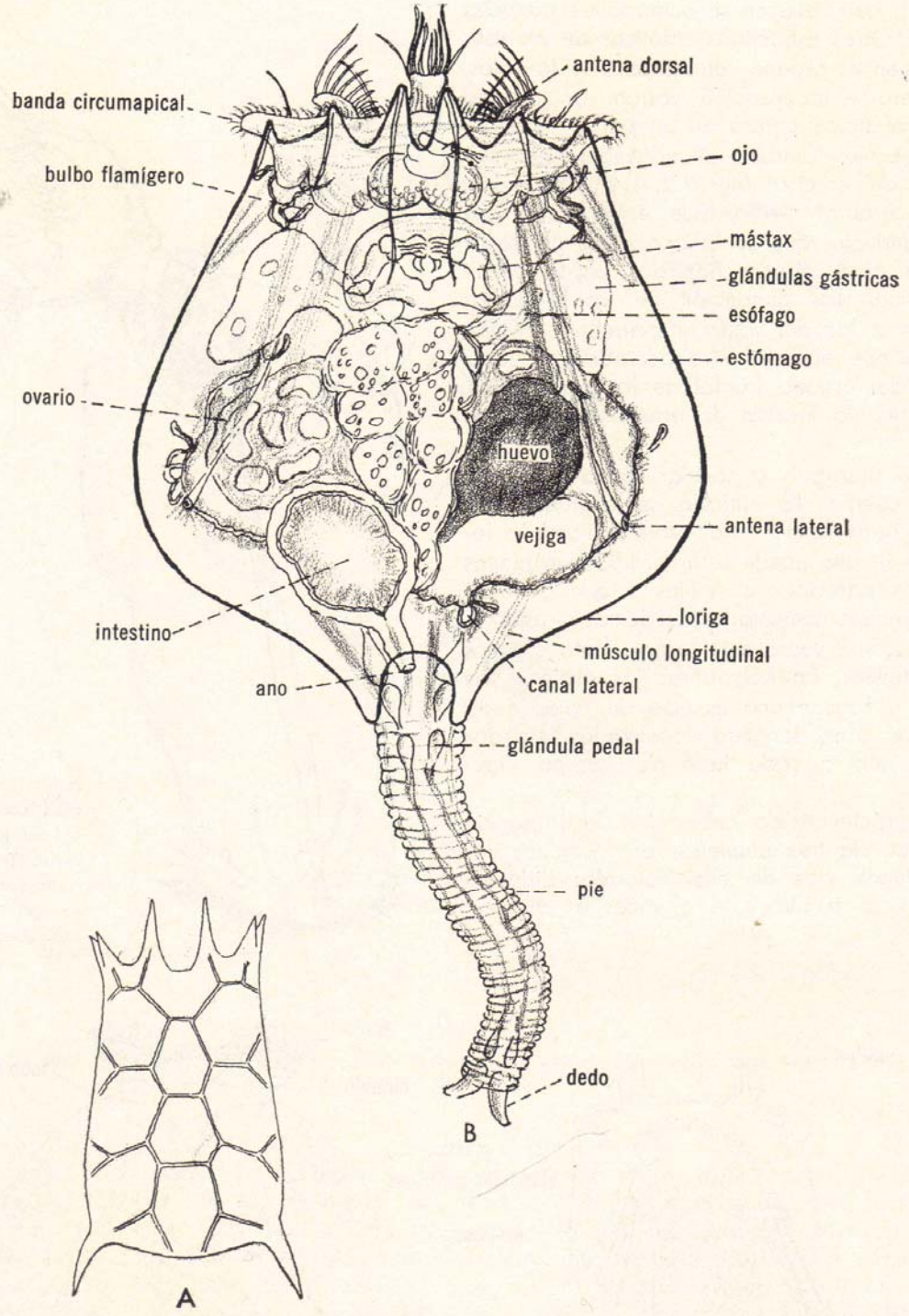


FIG. 9-6. A, Loriga de *Keratella quadrata* (vista dorsal.) (Modificado según Ahlstrom, tomado de Pennak.) B, Rotífero braquiónido. (Según Hudson.)

situada más anteriormente en la superficie dorsal. Las antenas con frecuencia llevan en sus puntas cerdas sensoriales.

La porción terminal del cuerpo, llamada pie, es mucho más estrecha que la región del tronco (figs. 9-1 y 9-6, *B*). La cutícula es frecuentemente anillada y en muchos ejemplares de la clase Bdelloidea (fig. 9-1, *A*), los segmentos resultantes, o articulaciones del pie, pueden enchufarse, a modo de las piezas de un tubo de telescopio, en las articulaciones similares, aunque más grandes, del tronco; incluso la cabeza puede ser retraída de esta manera. En el extremo del pie suelen observarse de una a cuatro prolongaciones llamadas dedos. Tanto en los rotíferos reptantes como en los sésiles, el pie es utilizado como órgano de

fijación; en estos grupos el pie posee de dos a treinta masas sincitiales glandulares llamadas glándulas pedales (fig. 9-7, *A*), productoras de una substancia adhesiva que es llevada al exterior por conductos que se abren sobre los dedos o en otras partes del pie.

En algunos miembros de las clases Bdelloidea, como *Philodina* (fig. 9-1, *A*), y Rotaria, las glándulas pedales se abren en los extremos de dos espolones cónicos largos y divergentes localizados cerca del extremo del pie. Desde el punto de vista funcional, los espolones substituyen a los dedos, que en estos géneros son sumamente pequeños. En algunos rotíferos sésiles se utiliza la secreción procedente de las glándulas pedales en la construcción de cajas parecidas a vasos en las cuales viven estos animales (fig. 9-8, *B*). En algunos rotíferos del plancton el pie suele ser mucho menor, y en otros ha desaparecido enteramente; en ocasiones su localización es ventral.

Pared corporal y seudoceloma. La cutícula es secretada por la epidermis subyacente, la cual es delgada y sincitial y posee siempre un número constante de núcleos. Debajo de la epidermis están los músculos corporales (fig. 9-7, *B*), algunas de cuyas fibras son circulares (músculos anulares) y algunas longitudinales (músculos retractores); la musculatura de la pared corporal no está organizada en vainas circulares ni longitudinales definidas como en los platelmintos. Además de los músculos longitudinales y circulares, se extienden también fibras musculares de la pared corporal al intestino. El seudoceloma situado debajo de la pared corporal rodea el intestino y los otros órganos internos, y está ocupado por líquido y una red sincitial de células amiboides ramificadas.

Locomoción. Los rotíferos se desplazan por movimientos reptantes como sanguijuelas sobre objetos sumergidos en el fondo, o mediante natación. La propulsión en este último caso depende de los latidos de los cilios de la corona, y los movimientos reptantes son ayudados por el pie. Los miembros de la clase Bdelloidea utilizan ambos métodos de locomoción. Cuando el animal se arrastra se retrae la corona, y el pie se adhiere al substrato valiéndose de la secreción adhesiva producida por las glándulas pedales. El animal extiende el cuerpo, fija el *rostrum*, y separa el pie para desplazarse hacia adelante y asir de nuevo el substrato. Durante la natación, empleada solamente para distancias cortas, se extiende la corona, y se retrae el pie.

Los rotíferos pelágicos nadan continuamente y nunca reptan; algunas especies bénticas nadan muy rara vez. Entre las muchas especies estrictamente pelágicas, hay algunas formas coloniales como *Conochilus* (fig. 9-8, *A*), los miembros de

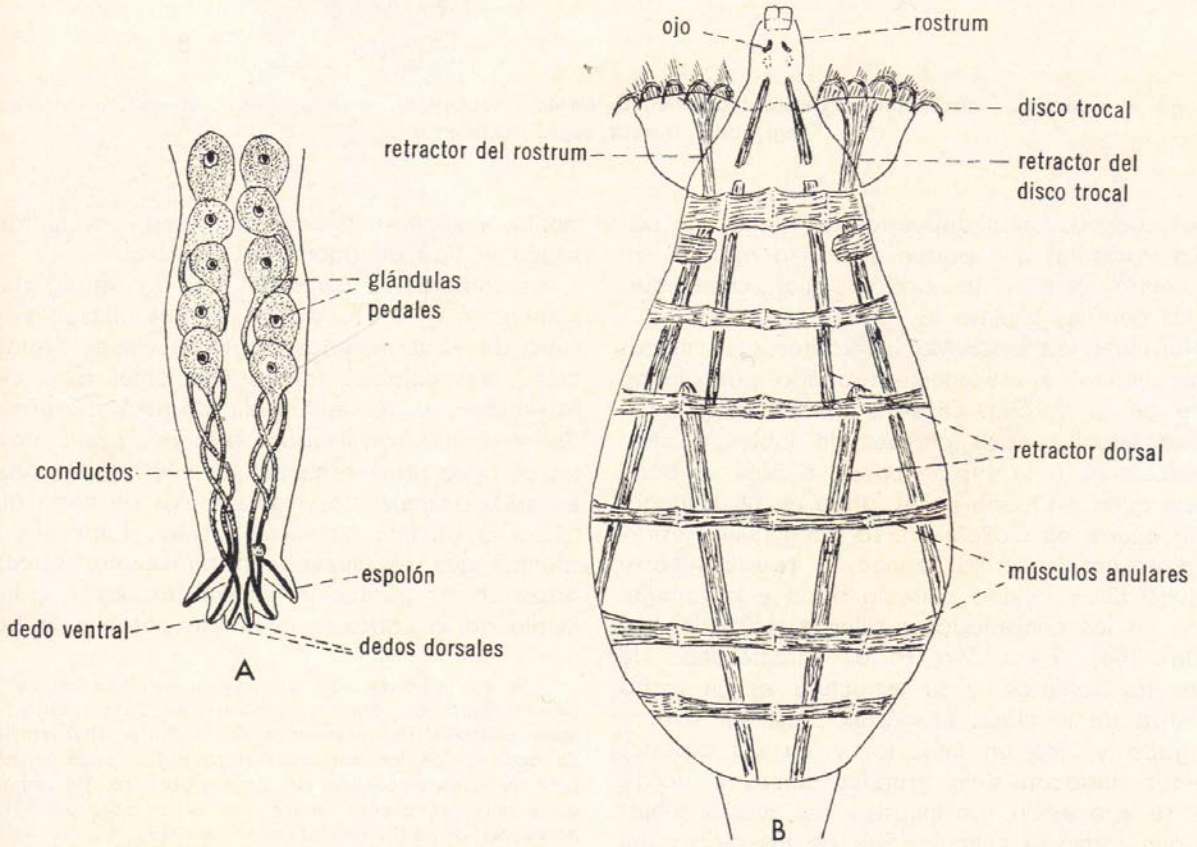


FIG. 9-7. A, Pie de *Embata parasitica*, donde pueden apreciarse las glándulas pedales (vista dorsal). B, Musculatura de *Rotaria* (vista dorsal). (Ambas según Brakenhoff, tomado de Hyman.)

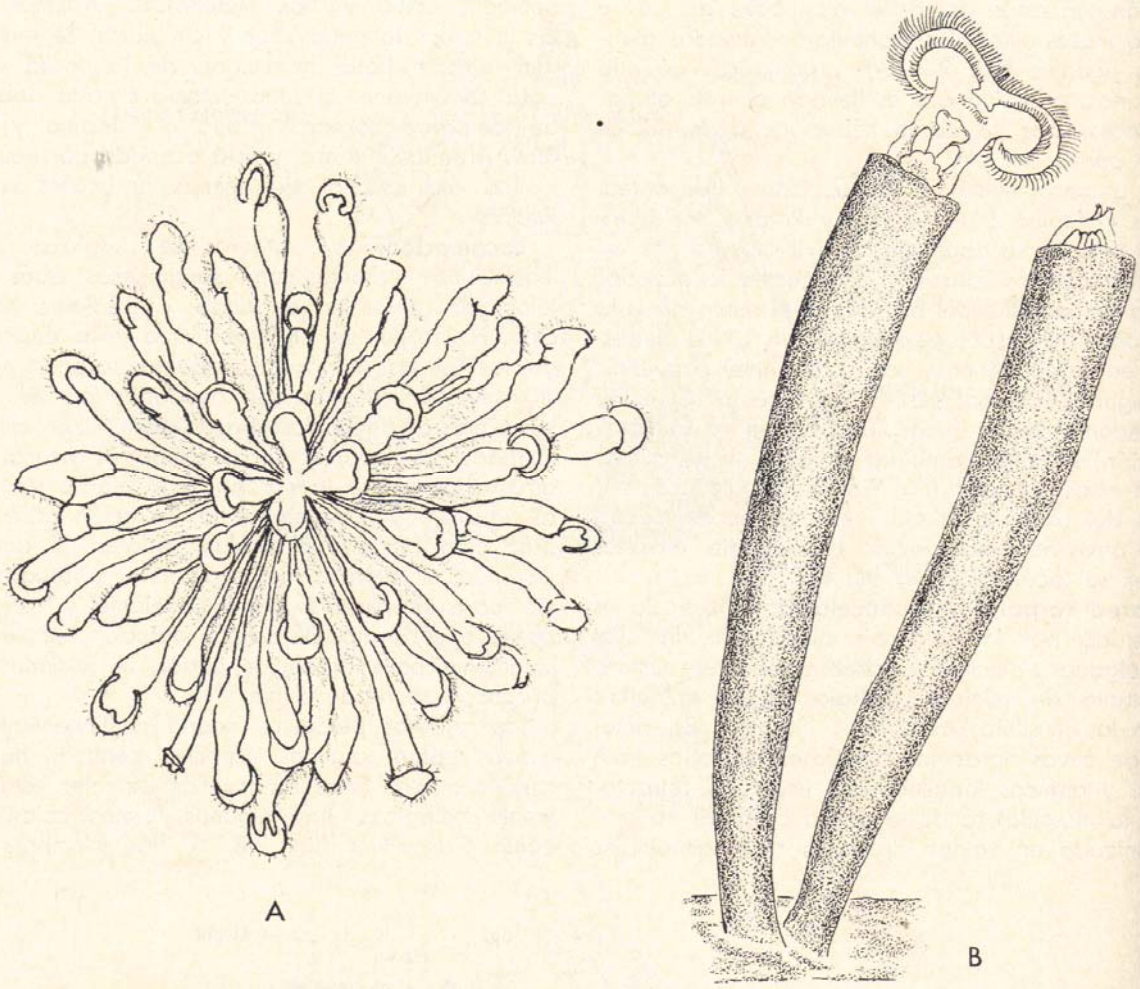


FIG. 9-8. A, *Conochilus volvox*, rotífero pelágico colonial. B, *Limnias ceratophylli*, rotífero tubular, en el cual el tubo es segregado. (Ambas según Hudson.)

cuyas colonias están dispuestos de forma que parecen trompetas que parten en forma radiada de un centro común. La acción ciliar combinada de las coronas impulsa la colonia en el agua.

Nutrición. La boca de los rotíferos es típicamente ventral y usualmente rodeada por alguna parte de la corona. Diversas modificaciones del campo bucal pueden proveer de labios u otras proyecciones a la región bucal, o bien la boca puede quedar situada en el fondo de un embudo, como ocurre en *Collotheca*. La boca puede abrirse directamente en la faringe, o puede situarse un tubo bucal ciliado entre la boca y la faringe, como en los alimentadores ciliados. La faringe o mástax (figs. 9-1 y 9-6, *B*) es característica de todos los rotíferos, y su estructura es un rasgo distintivo de la clase. El mástax suele ser oval o alargado y rico en músculo, y en sus paredes internas destacan siete grandes piezas o trofos, que se proyectan, compuestas del mismo material que forma la cutícula. Seis de las piezas del mástax forman pares, la última es impar. El mástax se utiliza para la captura y maceración del alimento, y su estructura varía mucho, por lo tanto, según el tipo de hábitos alimenticios.

Los rotíferos se alimentan por el método de la suspensión o son rapaces.* Los que utilizan el primero de estos métodos, entre los cuales destacan como más notables los pertenecientes a la clase Bdelloidea, se alimentan de partículas orgánicas diminutas que son llevadas a la boca por corrientes de agua producidas por los cilios de la corona. En estos animales, las membranelas de cada disco trocal crean una corriente circular. Estas dos corrientes que se mueven en direcciones opuestas arrastran las partículas alimenticias hasta la línea media de la cabeza, de donde pasan a la boca

* Se ha utilizado aquí el término *alimentación por suspensión* para los rotíferos, aunque bien cabría argüir que estos animales son alimentadores de filtro. Una corriente de agua dirige las partículas suspendidas hacia la boca, pero no existe mecanismo de tamiz o de filtro. Sin embargo, estos animales pueden utilizar los cilios para seleccionar partículas a partir de las más pequeñas, las cuales son ingeridas. Surge el problema de terminología en virtud de que el mecanismo de alimentación de estos animales no se adapta netamente a las definiciones.

por un surco situado entre los círculos anterior y posterior de las membranelas. El mástax de los alimentadores por suspensión (fig. 9-9, *A*) está adaptado para triturar; dos de las piezas son muy grandes, rugosas y parecidas a placas, las cuales se oponen entre sí, al mismo tiempo que las rugosidades forman una superficie triturante. Es muy probable que el mástax de este tipo de alimentadores actúe también como bomba y aspire las partículas que se han reunido en la boca.

Las especies carnívoras, que se alimentan de protozoarios, rotíferos y otros pequeños metazoarios capturan la presa asiéndola directamente o atrapándola. En el primer caso, las piezas del mástax actúan como un par de pinzas, cuyo extremo se proyecta fuera de la boca para agarrar la presa (fig. 9-9, *B* y *C*). Estas formas carecen de tubo bucal, y la boca se abre directamente en la faringe. Una vez capturada la presa suele ser llevada a la faringe y macerada; con frecuencia se aspira el contenido de la misma, y el resto del cuerpo es descartado. Kolisko (1938) ha descrito detalladamente los hábitos alimenticios del carnívoro *Chromogaster*. Estos rotíferos se alimentan exclusivamente de dinoflagelados. Después de capturar la presa, el extremo en protrusión del mástax en forma de pinzas labra un pequeño agujero en la armadura del dinoflagelado y en seguida aspira rápidamente el contenido del cuerpo. Entre aquellos rotíferos que capturan sus presas por atrapamiento cabe incluir a *Collotheca* y otras formas que poseen un campo bucal en forma de embudo (fig. 9-4). Cuando pequeños protozoarios nadan accidentalmente en dicho embudo, los lóbulos de éste provistos de cerdas parecidas a espinas se pliegan hacia adentro, impidiéndoles escapar. A continuación el organismo capturado pasa a la boca y a la faringe. El mástax de este tipo de rotíferos es a menudo muy reducido.

Situadas en las paredes del mástax pueden observarse de dos a siete masas glandulares llamadas glándulas salivales (fig. 9-1, *A*), las cuales se abren por intermedio de conductos inmediatamente delante del mástax propiamente dicho. Un esófago tubular, ciliado o revestido de cutícula, establece la unión entre la faringe y el estómago. En la unión del esófago con el estómago hay un par de glándulas gástricas (figs. 9-1 y 9-6, *B*), cada una de las cuales se abre separadamente por un poro en cada lado del aparato digestivo. El estómago es un saco voluminoso compuesto de células granulosas bien definidas en número constante, salvo en los miembros de la clase Bdelloidea y en algunos otros.

En torno al estómago existe una red de fibras musculares; este órgano se continúa con un intestino corto, cuya pared es sincitial y a veces ciliada. La transición entre estas dos regiones puede ser gradual o bien precisa, limitada en este último caso

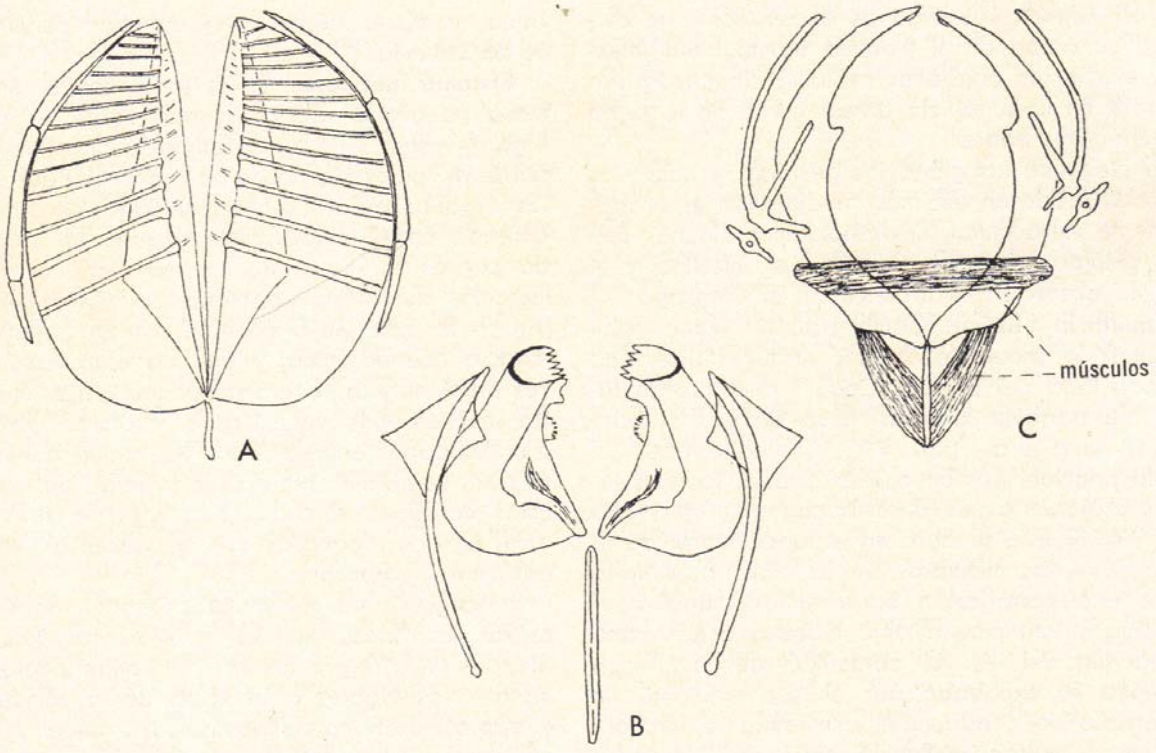


FIG. 9-9. Tres tipos de trofos de mástax. A, Mástax con trofos adaptados para triturar. Nótense las dos grandes placas rugosas que proporcionan superficies trituranteS. (Según Beauchamp, tomado de Hyman.) B, Mástax con trofos adaptados para apresar. C, Mástax de *Synchaeta* con trofos para asir o apresar, en forma de pinzas. (B y C, según Hyman.)

UNIVERSIDAD DEL VALLE

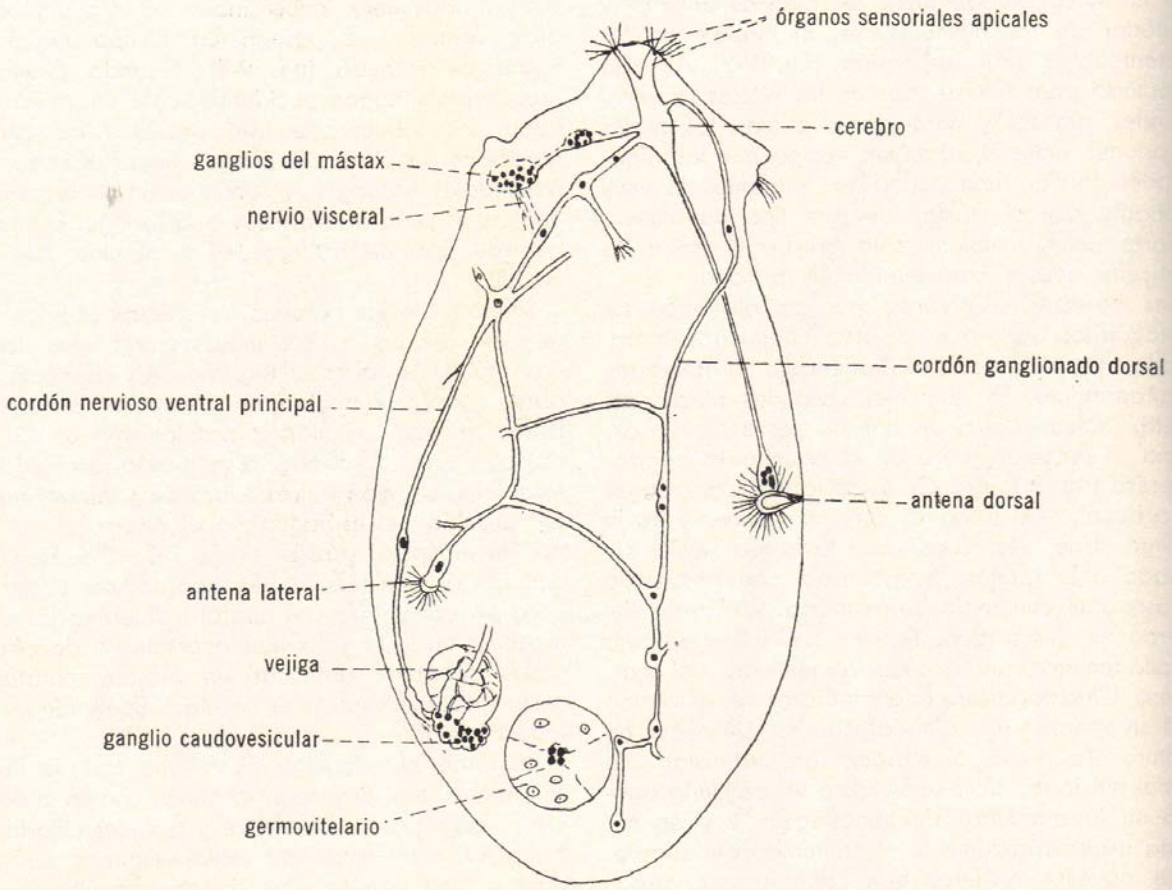


FIG. 9-10. Sistema nervioso de *Asplanchna* (vista lateral). (Según Nachtwey, tomado de Hyman.)

por un esfínter. Los órganos excretorios y el oviducto se abren en el extremo terminal del intestino, el cual en ocasiones se llama cloaca. El ano se abre en la superficie dorsal cerca de la parte posterior del tronco.

Se cree que las glándulas gástricas y quizá las salivales producen enzimas; la digestión es probablemente extracelular, si exceptuamos algunas formas pelágicas que han perdido el intestino y el ano; la absorción se produce en el estómago.

Equilibrio hídrico. Como carácter típico cabe destacar la presencia de dos protonefridios, uno a cada lado del cuerpo. Cada túbulo protonefridial, de bastante longitud, lleva de dos a ocho bulbos flamígeros (fig. 9-1, *A*), conectados al túbulo principal por un capilar ciliado. Los dos túbulos protonefridiales desembocan en una vejiga (fig. 9-6, *B*) que se abre en el lado ventral de la cloaca; en los miembros de la clase Bdelloidea existe una constricción entre el estómago y el intestino, y una cloaca algo bulbosa actúa como vejiga (fig. 9-1, *A*). El contenido de la cloaca o vejiga es expulsado por el ano mediante un mecanismo de constricción; a menudo la frecuencia de la pulsación fluctúa entre una y cuatro veces por minuto, y lo elevado de la misma constituye prueba de la función osmorreguladora de los protonefridios; el agua entra a través de la boca mediante deglución y no por penetración de la cutícula.

Sistema nervioso. El cerebro consta de una masa ganglionar dorsal situada sobre el mástax (figs. 9-3, *B* y 9-10), y da origen a un número variable de pares nerviosos que se prolongan hasta los órganos de los sentidos situados en la parte anterior; emite también este órgano un solo par de nervios faríngeos que se ramifican sobre los músculos del mástax a modo de plexo nervioso (fig. 9-10). Este plexo conecta con un ganglio del mástax, que es único, y que da nacimiento a su vez a dos nervios viscerales que inervan el intestino. Los nervios más voluminosos son dos cordones ganglionados ventrolaterales que salen de los lados del cerebro y discurren a lo largo del cuerpo. Estos cordones ventrales dan lugar a su vez a otros nervios y ganglios que inervan el pie y otras estructuras corporales.

Los órganos de los sentidos constan de cerdas sensoriales, fosas ciliadas, y ojos. Las primeras, situadas en la región cefálica, se hallan localizadas en diversos lugares a lo largo de la banda circumapical o en los campos apical o bucal y quizá representen cilios modificados (fig. 9-3, *A*). Estas cerdas están unidas a una célula sensorial subyacente y con toda probabilidad son órganos táctiles; se encuentran igualmente estructuras muy

similares en las antenas laterales y en las dorsales. En algunos rotíferos, el campo apical posee dos fosas ciliadas sobre una mancha de células nerviosas sensoriales que probablemente actúan como quimiorreceptores (fig. 9-3, *A*). Los ojos, ausentes en algunos rotíferos, sobre todo en las formas sésiles, son simples ocelos y su número varía de uno a cinco (fig. 9-2, *A*). Casi siempre se encuentran enclavados en el cerebro uno o dos ojos cerebrales compuestos de una célula fotorreceptora pigmentada. Además del ojo cerebral, puede haber uno o dos ojos laterales en cada lado de la corona y un par de ojos apicales en el campo apical. Cada uno de los ojos laterales y apicales posee cierto número de células fotorreceptoras dispuestas de forma que recuerdan un cojín. Pueden observarse en los rotíferos diversas combinaciones de estos ojos, aunque sí procede señalar que nunca coexisten en la misma especie ojos apicales y laterales.

Reproducción. La reproducción es enteramente sexual, y como la mayor parte de otros asquelmintos, los rotíferos son dioicos. Los machos son siempre más pequeños que las hembras (fig. 9-11), y algunas estructuras de los mismos, como por ejemplo la cloaca, está degenerada o no existe. La diferencia de tamaño entre los sexos varía desde especies en las cuales los machos son ligeramente más pequeños, hasta formas en las que éste tiene solamente una décima parte del tamaño de la hembra. La partenogénesis es frecuente, y en la clase *Bdelloidea* no se ha informado nunca de la existencia de machos.

El sistema reproductor de la hembra consta en la mayoría de las especies de un solo ovario y de un vitelario productor de vitelo, formando ambos un cuerpo único (germovitelario) situado en la parte anterior del seudoceloma (figs. 9-1 y 9-6, *B*). El vitelario proporciona vitelo a los huevos en desarrollo, que pasan entonces por vía del oviducto a la cloaca.

En el macho se observa un solo testículo en forma de saco y un conducto espermático ciliado (fig. 9-11). Como en los machos generalmente no existe cloaca, el conducto espermático se dirige directamente a un gonoporo homólogo del ano en las hembras y que tiene la misma posición. Dos o más masas glandulares llamadas glándulas prostáticas guardan relación con el conducto espermático, y con frecuencia se registran modificaciones del extremo de este conducto para formar un órgano copulatorio. Vemos, por ejemplo, que toda la pared del gonoporo puede hacer protrusión para actuar como un pene o bien el extremo del conducto espermático puede modificarse convirtiéndose en un tubo revestido por una fuerte cutícula, de manera que el tubo en su totalidad puede ponerse en eversión.

En la mayor parte de los rotíferos, según datos disponibles, la copulación se efectúa por impregnación hipodérmica. El pene puede penetrar en cualquier parte de la pared corporal de la hembra, y depositarse directamente los espermatozoos en el seudoceloma. Asociada con la impregnación hipodérmica se registra una producción peculiar de dos tipos de espermatozoos. Uno, es típico y funciona en la fecundación; el otro, que consiste en una serie de pequeños cuerpos en forma de bastoncillo, según informes sólo actúa brindando ayuda a los espermatozoos normales para penetrar en la pared corporal de la hembra.

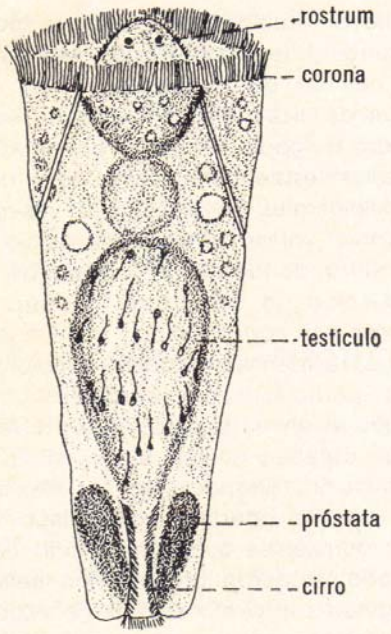


FIG. 9-11. Macho de *Chonochilus* (véase la hembra en la fig. 9-8, *A*). (Según Wesenberg-Lund, tomado de Hyman.)

Cada núcleo ovárico forma un huevo, y como en la mayor parte de las especies solamente existen de diez a veinte núcleos, se observa un límite correspondiente al número de huevos producidos durante la vida de una hembra determinada. Cada huevo está envuelto en una cáscara y en cierto número de membranas ovulares, todas ellas secretadas por el mismo huevo. Los huevos se fijan a objetos sobre el substrato o pueden adherirse al cuerpo de la hembra.

En los miembros de la clase Bdelloidea, en que no existen machos conocidos y el desarrollo es partenogenético, se producen huevos que maduran en las hembras. Sin embargo, en otros rotíferos se elaboran diferentes tipos de huevos. Uno llamado amíctico, de cáscara delgada, no puede ser fecundado, y se desarrolla por partenogénesis en hembras amícticas. En la maduración de estos huevos no se observa reducción en la división.

Un segundo tipo de huevo, llamado míctico, tiene también cáscara delgada, pero es haploide. Si estos huevos no son fecundados producen machos partenogenéticamente, pero si lo son se

acumula mayor cantidad de vitelo, y secreta una cáscara dura y resistente. Estos huevos reciben ahora el nombre de durmientes, y en oposición con los huevos mícticos y amícticos no fecundados y de cáscara delgada que maduran en varios días, los durmientes resisten la desecación y otras condiciones ambientales adversas, y a veces no maduran durante varios meses. Este último tipo de huevos madura dando lugar a hembras.

La producción de huevos de cáscara delgada que maduran en corto tiempo, y de huevos durmientes que resisten condiciones ambientales adversas, es particularmente característico de los rotíferos que viven en charcas y corrientes temporales. Estas especies suelen tener un tipo cíclico de reproducción. Después de las lluvias de la primavera con la aparición de tiempo caluroso, los huevos durmientes que han pasado el invierno en tal estado, maduran produciendo hembras, las cuales originan cierto número de generaciones de hembras partenogenéticas con un lapso de vida no superior a dos semanas.

Al final de la primavera o principios del verano, cuando esta población llega a su punto máximo, y las lagunas y charcas comienzan a secarse, aparecen los machos, después de los cuales los huevos durmientes conservan la especie hasta la siguiente estación. Los rotíferos que habitan en grandes depósitos permanentes de agua dulce pueden presentar una serie de ciclos o periodos culminantes de población durante los meses calurosos, o persistir éstos durante todo el año. Algunos rotíferos como *Asplanchna* y *Rotaria* son ovovivíparos; los huevos se desarrollan en el interior del oviducto.

Embriogenia. La segmentación en los rotíferos es espiral y determinada, pero modificada según la modalidad descrita en el capítulo anterior. La división nuclear se completa desde el principio del desarrollo y no ocurre de nuevo. En especies de movimientos libres no se observa desarrollo larvario. Cuando las hembras maduran, presentan todos los caracteres adultos y alcanzan madurez sexual después de un periodo de crecimiento de algunos días. Los machos, más pequeños, no experimentan periodo de crecimiento, pero son sexualmente maduros cuando salen del huevo. Los rotíferos sésiles maduran como "larvas" de nado libre, muy parecidas desde el punto de vista estructural a las especies que nadan libremente. Después de un breve periodo estas larvas sedimentan, se fijan, y adquieren las características de adultos sésiles.

Ecología y distribución. Los rotíferos son netamente cosmopolitas en su distribución, pues casi todas sus especies viven en el mundo entero, aunque algunas quedan restringidas a regiones determinadas. Son en total unas 50 formas estrictamente marinas, la mayor parte de ellas del litoral. Ahora bien, a estas deben agregarse un número considerable de especies del litoral que habitan también en agua dulce. Una gran proporción de rotíferos de agua dulce se fijan al substrato o viven sobre vegetación sumergida y otros objetos. En las grandes colecciones de agua dulce, casi todas estas especies que habitan en el fondo quedan restringidas a aguas superficiales a lo largo de las riberas. Muchas especies de rotíferos sésiles se fijan a la vegetación, pero seleccionan muy cuidadosamente no sólo la especie de planta o alga a la cual se fijan, sino también el punto de fijación en la misma. Algunas especies, por ejemplo, solamente se adhieren al ángulo formado por el tronco con el tallo de la hoja.

Las especies pelágicas o del plancton nadan continuamente y ponen de manifiesto cierto número de adaptaciones para semejante modo de existencia. Con frecuencia el cuerpo tiene forma sacular con una delgada cutícula, pudiendo presentar varios dispositivos de flotación en forma de largas espinas o de gotitas de aceite. El pie ha desaparecido o tiene localización ventral.

Muchas especies pelágicas experimentan cambios estacionales en las proporciones o forma del cuerpo, fenómeno conocido como ciclomorfosis, que se observa también en los pequeños crustáceos. Vemos, por ejemplo, que algunos individuos durante una estación del año ostentan espinas más largas o más cortas que durante otras. En un tiempo se creyó que estas diferencias dependían de modificaciones de un dispositivo de flotación relacionado con cambios de la densidad del agua. Sin embargo, investigaciones recientes han permitido comprobar que la ciclomorfosis en los rotíferos guarda en realidad relación con la partenogénesis. La primera generación de hembras posee espinas largas, pero en cada generación subsiguiente de hembras partenogenéticas las espinas se van haciendo más cortas. Así, después de una serie de muchas generaciones, las espinas son mucho más cortas que las de los individuos de la misma especie que nacieron al comienzo de la estación.

La mayor parte de rotíferos terrestres están asociados con musgos y líquenes y sólo muestran actividad durante breves periodos que coinciden con abundancia de agua en estas plantas. Durante este tiempo, los rotíferos terrestres nadan en las películas de agua existentes sobre las hojas y tallos de las plantas. Estas especies están capacitadas para experimentar desecación, casi siempre sin formación de quiste, y pueden permanecer en estado durmiente durante largos periodos, a veces de tres o cuatro años. Es notable su resistencia cuando se encuentran en tal estado, a las bajas temperaturas y a la falta de humedad. Algunas especies han sido colocadas en helio líquido (—272°C), en desecantes, y en vacío sin resentir efectos nocivos.

Hay cierto número de rotíferos parásitos y epizoicos, que suelen vivir fundamentalmente sobre pequeños crustáceos, de preferencia en las bran-

quias; las especies endoparasitarias habitan en huevos de caracol, heliozoarios, en el interior de *Volvox*, intestino y celoma de lombriz de tierra, en oligoquetos de agua dulce, y en babosas. Un género, *Proales*, vive como parásito dentro de los filamentos del alga de agua dulce *Vaucheria* y produce excrecencias parecidas a agallas. En rotíferos parásitos, el pie o el mástax se modifican en el sentido de órganos de fijación, al mismo tiempo que se reduce la corona.

RESUMEN SISTEMATIZADO

Clase Seisonacea. Pequeña clase de rotíferos marinos epizoicos sobre algunos crustáceos (*Nebalia*). Cuerpo alargado con corona reducida. Gónadas apareadas. *Seison*.

Clase Bdelloidea. Extremo anterior retráctil y con frecuencia portador de dos discos trocales. Mástax adaptado para trituración; ratíferos nadadores y reptantes. No existe macho; la hembra posee dos germovitelarios. *Philodina, Embata, Rotaria, Adineta*.

Clase Monogonta. Rotíferos nadadores y sésiles; mástax casi siempre de tipo prensil. Un solo germovitelario. *Notommata, Chromogaster, Synchaeta, Polyarthra, Brachionis, Keratella, Euchlanis, Proales, Asplanchna, Testudinella, Pedalia, Trochosphaera, Limmias, Floscularia, Chonochilus, Collotheca*.

FILO GASTROTRICHA (GASTROTRICOS)

Los gastrotricos constituyen un pequeño filo de asquelmintos marinos y de agua dulce. Aunque no tan abundantes como los rotíferos, muchos de los gastrotricos de agua dulce son animales frecuentes en charcas, arroyos y lagos. El filo se divide en dos clases: Macrodasyoidea compuesta en su totalidad de especies marinas, y conocida espe-

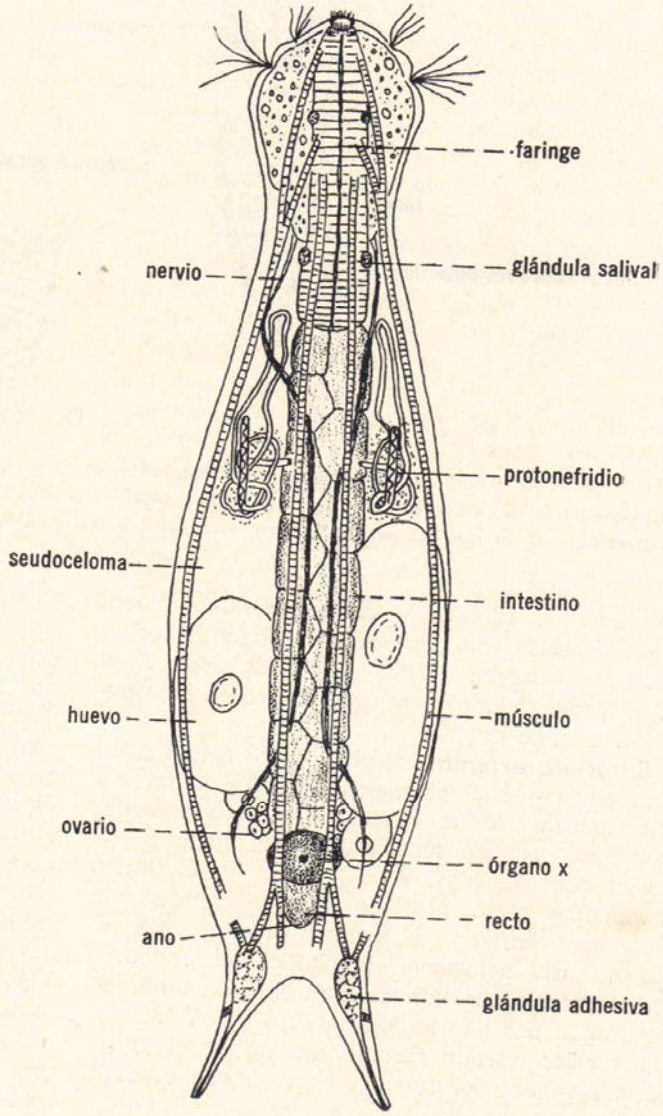


FIG. 9-12. Gastrotrico quetenoto (vista ventral). (Modificado según Zelinka, tomado de Pennak.)

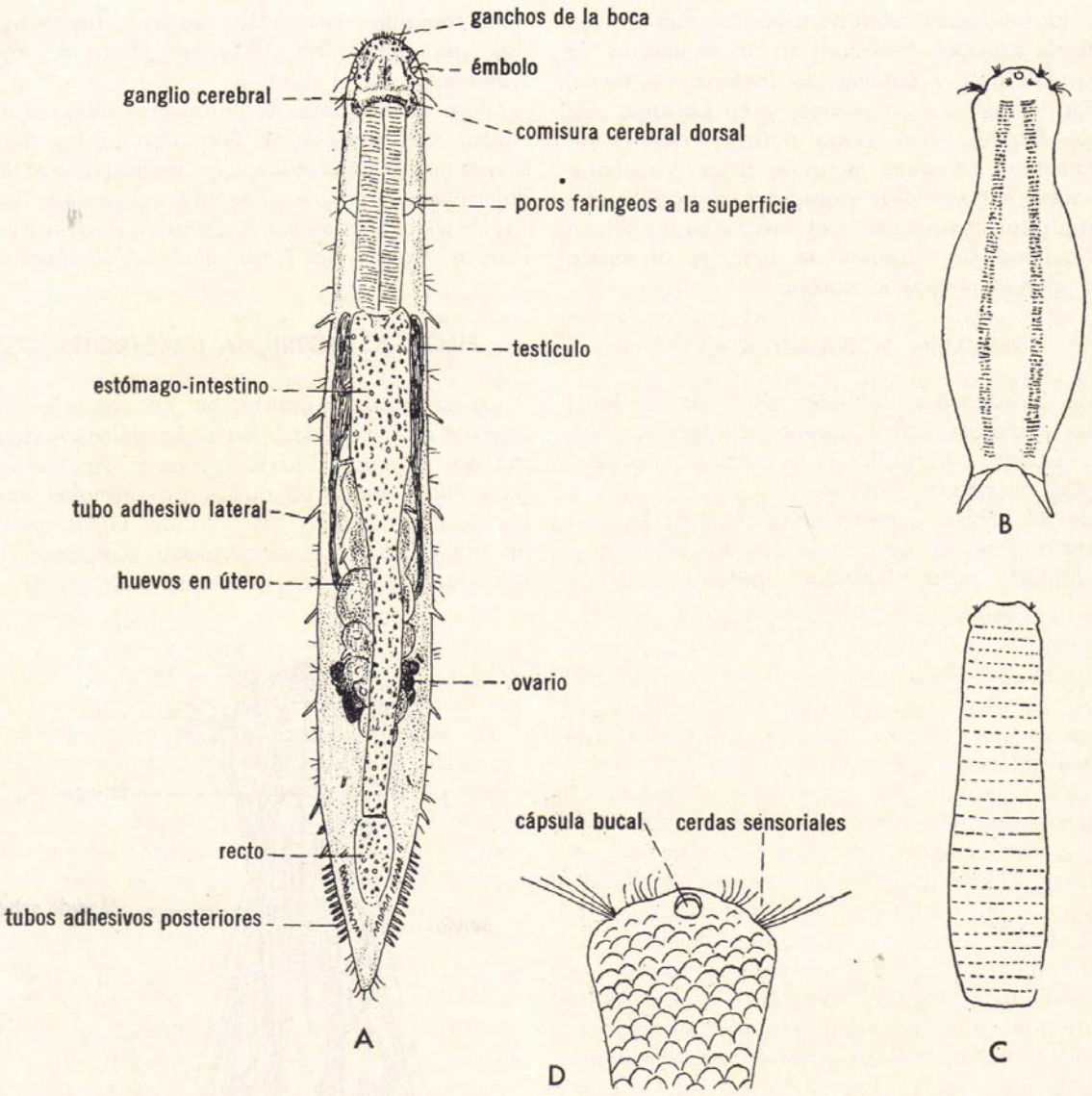


FIG. 9-13. A, *Macrodasys*, gastrotrico macrodasiodo. B, Organización ventral de los cilios en quetonotos. C, Organización ventral de los cilios en *Thaumastoderma*. (A, B y C, según Remane, tomado de Hyman.) D, Parte anterior de *Lepidodermella*, en la que pueden apreciarse escamas cuticulares. (Modificado según Hyman.)

cialmente en Europa, y clase Chaetono oidea, cuyas especies son casi todas de agua dulce, y unas pocas marinas. Estos últimos animales viven en las profundidades y se arrastran sobre la vegetación y otros objetos.

Estructura externa. Los gastrotricos tienen aproximadamente el mismo tamaño que los rotíferos y son también ciliados. El cuerpo es más o menos alargado, con una superficie ventral plana y una dorsal convexa (figs. 9-12 y 9-13, *A*). El tronco típicamente recto presenta con frecuencia una bifurcación posterior; el extremo anterior unas veces no está netamente delimitado del tronco, y otras presenta una cabeza bien definida separada del tronco por una región cervical (fig. 9-13).

Los cilios quedan siempre restringidos a la superficie ventral del tronco y a la cabeza o, como en *Chaetonotus* (fig. 9-13, *B*), pueden disponerse en dos bandas longitudinales ventrales que corren a lo largo del cuerpo. En otros gastrotricos, los cilios adoptan forma de manchas dispuestas en dos bandas longitudinales o en cierto número de filas transversales (fig. 9-13, *C*). En unas pocas especies sólo ocupan la superficie ventral de la cabeza. La organización de los cilios cefálicos es variable y con frecuencia especializada. Casi siempre los cilios están dispuestos en penachos, como en *Chaetonotus*, donde existen en número de cuatro, dos a cada lado de la cabeza. En ocasiones, los cilios por modificación se transforman en cerdas, que eventualmente pueden ser móviles, y que probablemente ejercen una función sensorial. Los cilios, sobre todo los del tronco, son utilizados en la locomoción, la cual tiene lugar por deslizamiento sobre el substrato, similar a la observada en los platelmintos.

El rasgo característico de esta clase es su cutícula altamente especializada. Con frecuencia dicha cutícula se modifica adoptando forma de escamas, que pueden ser ininterrumpidas o superponerse a modo de tejas (fig. 9-13, *D*). Las escamas suelen estar ornamentadas con una o más espinas, a menudo bastante largas. En algunas especies, las escamas vecinas se fusionan para formar placas que cubren la superficie ventral y la cabeza.

Como los rotíferos, también los gastrotricos poseen tubos adhesivos (fig. 9-13, *A*), cuyo número y posición varían, pero casi siempre dispuestos en hileras longitudinales, y en número hasta de 250. Cada tubo es móvil y servido por una sola célula glandular. Sin embargo, en algunas especies los tubos adhesivos están situados en hileras transversales o en grupos sobre la superficie ventral de la cabeza, y la parte terminal del tronco. En *Chaetonotus* (fig. 9-12), cada uno de los extremos bifurcados de la parte posterior del cuerpo lleva uno o dos tubos adhesivos. Algunos gastrotricos se desplazan a modo de sanguijuelas o pueden ser temporalmente sésiles; los tubos adhesivos pueden desempeñar el mismo papel que en los rotíferos en cuanto se refiere a la fijación al substrato.

Estructura interna. La pared corporal es esencialmente como la de los rotíferos, y en consecuencia posee una epidermis sincitial y bandas longitudinales y circulares de fibras musculares. El seudoceloma es mucho menos amplio que en los rotíferos, y en la mayor parte de los gastrotricos consta únicamente de un espacio parecido a una hendidura entre la pared corporal y el intestino. En los macrodasiodos penetran tiras sincitiales desde la epidermis al seudoceloma para formar una especie de tabique que divide la cavidad en dos compartimientos, uno que encierra el intestino, y otro situado inmediatamente debajo de la pared corporal.

La boca terminal, a menudo rodeada de pequeños ganchos, se abre directamente en la faringe, o como en algunos quetonotos, en una pequeña cápsula bucal susceptible de protrusión (fig. 9-13, *D*), revestida de cutícula y portadora de rugosidades y a veces de dientes. La faringe, nada parecida al mástax de los rotíferos, es un tubo alargado que puede contener de una a cuatro tumefacciones bulbosas (ver figuras 9-12 y 9-13, *A*).

La pared faríngea está compuesta de epitelio cilíndrico, fibras musculares radiadas, y algunas células glandulares; la luz es triangular y revestida de cutícula. La faringe desemboca en una región gastrointestinal cilíndrica, terminada en punta, cuyas paredes están compuestas de una sola capa de epitelio cilíndrico o cuboideo; también se hallan presentes células glandulares. El ano se encuentra en el extremo terminal del tronco.

Los gastrotricos se alimentan de pequeñas partículas orgánicas vivas o muertas, como bacterias, diatomeas, y protozoarios diminutos, siendo todos ellos aspirados por la acción de bomba de la faringe, o llevados a la boca por los cilios de la región. Poco sabemos de la digestión de los gastrotricos; probablemente se efectúe en la región gastrointestinal, y con toda seguridad es extracelular.

Solamente en los individuos de la clase Chaetonotoidea, que incluye todas las especies de gastrotricos de agua dulce, se observa un par de protonefridios, cada uno con un solo bulbo flamígero; estos protonefridios probablemente funcionen única y exclusivamente como órganos osmorreguladores. Los tubos nefridiales largos y enrollados se abren separadamente por nefridióporos en la superficie ventrolateral cerca de la parte media del tronco (fig. 9-12).

El cerebro está compuesto de una masa ganglionar (fig. 9-13, *A*) a cada lado de la parte anterior de la faringe; ambas masas están unidas dorsalmente por una comisura. Cada masa cerebral da origen a un cordón ganglionado que se extiende a todo lo largo del cuerpo. Los órganos de los sentidos están representados por cerdas y penachos ciliados localizados en la cabeza, y también por filamentos sensoriales distribuidos por la superficie general del cuerpo. Aunque todavía se desconoce la función exacta de los órganos de los sentidos, probablemente se trate de receptores táctiles. Los quetonotos poseen fosas ciliadas a ambos lados de la cabeza; en algunas especies el fondo de estas fosas se proyecta a manera de tentáculo. Asimismo, en unas pocas especies existen manchas oculares que son en esencia acúmulos de gránulos de pigmento en el interior de ciertas células cerebrales.

Reproducción. En contraste con los otros asquelmintos, los gastrotricos son hermafroditas, aunque el sistema masculino de los quetonotos ha degenerado a tal extremo que funcionalmente todos los individuos son hembras. En la parte posterior del tronco se sitúan uno o dos ovarios formados por grupos de células germinales. Al abandonar el ovario los huevos pasan a un espacio mal definido llamado útero situado inmediatamente por delante de los ovarios, o bien a un compartimiento central del seudoceloma como en los macrodasiodos. El oviducto, sólo presente en estos últimos, es único y contiene un receptáculo seminal anterior y una bolsa copulatoria posterior. El oviducto se abre en el ano o en un gonoporo femenino separado, delante del ano.

Aunque los quetonotos carecen de oviducto, los huevos pasan por una estructura en forma de saco llamada órgano X (fig. 9-12), que se abre en la superficie ventral del cuerpo. El aparato reproductor masculino, que sólo poseen los macrodasiodos, contiene uno o dos testículos (fig. 9-13,

A), cada uno con su conducto espermático, que comunica con el exterior, ya por poros separados o por uno común. Los gonoporos masculinos están localizados ventralmente en la parte anterior del tronco, o cerca del gonoporo femenino. En unos pocos gastrotricos, como *Macrodasys* y *Urodasys*, el extremo terminal del conducto espermático está modificado para servir como pene. Nada se sabe por ahora relativo a la transmisión de los espermatozoos.

Estudios sobre *Lepidodermella* señalan un lapso de vida de 8 a 21 días, en cuyo tiempo la hembra puede depositar hasta cinco huevos. En los quetonotos de agua dulce, que son enteramente partenogenéticos, se producen dos tipos de huevos que se fijan al substrato. Uno es el huevo durmiente, idéntico al de los rotíferos; el otro tipo madura en plazo de uno a tres días. Los gastrotricos jóvenes poseen todas las estructuras de los adultos a la maduración, y logran madurez sexual en unos tres días. La segmentación es de tipo espiral, pero notablemente modificada.

RESUMEN SISTEMATIZADO

Clase Macrodasyoidea. Gastrotricos marinos, cuerpo más o menos recto, y tubos adhesivos localizados en las partes anterior y posterior y lados del cuerpo. Protonefridios ausentes. Hermafroditas. *Macrodasys, Urodasys.*

Clase Chaetonotoidea. Gastrotricos principalmente de agua dulce. Extremo anterior netamente delimitado del tronco, tubos adhesivos casi siempre restringidos al extremo posterior. Protonefridios presentes. La mayor parte de las especies son hembras partenogenéticas. *Chaetonotus, Lepidodermella.*

FILO KINORHYNCHA (QUINORRINCOS)

Este filo, también conocido como Echinodera (equinóderos), consta de un pequeño grupo de seudocelomados marinos que viven en el fondo lodoso de aguas costeras. Los miembros de este filo son algo más grandes que los rotíferos y gastrotricos, aunque su longitud es siempre inferior a 1 mm. La forma general del cuerpo es análoga a la de los gastrotricos, y consta de cabeza y tronco separados por una región cervical (fig. 9-14, *A*). Sin embargo, los quinorrincos difieren de los rotíferos y gastrotricos por carecer de cilios externos.

Un rasgo distintivo de esta clase es la división de la cutícula en segmentos claramente definidos (*zonites* de los autores anglosajones). La cabeza comprende el primer segmento, el cuello representa el segundo, y el tronco en los adultos está formado por once segmentos más. La cutícula de cada segmento está subdividida en una placa dorsal y dos o tres ventrales, y la que se encuentra entre las placas es muy delgada y flexible, permitiendo la articulación (figs. 9-15 y 9-14, *A*). En la placa dorsal de cada segmento se observan grandes espinas curvas medianas y laterales, de aquí el nombre de Echinodera (piel espinosa) utilizado para referirse a este filo. Estas espinas son móviles y huecas, aunque rellenas de tejido epidérmico. En términos generales, existe un solo par de tubos adhesivos en la superficie ventral de la parte anterior del tronco, pero hay especies que poseen gran número de dichos tubos laterales. La boca localizada en la parte anterior se halla en el extremo de un cono susceptible de protrusión rodeado en su base y vértice por círculos de espinas (verticilos) (fig. 9-14, *A*). La cabeza en su totalidad puede desplazarse hacia el cuello o hacia los primeros segmentos del tronco, de aquí el nombre de Kinorhyncha, hocico movible. En el primer caso, las placas cuticulares del cuello se adaptan suavemente para cerrarse sobre la cabeza retraída. Existe un aparato similar de oclusión en los primeros segmentos del tronco, en aquellas especies caracterizadas por su capacidad para retraer la cabeza y el cuello en el tronco.

La pared corporal de los quinorrincos es igual en esencia a la de los gastrotricos y rotíferos, aunque la epidermis está engrosada a lo largo de la línea mediodorsal, y en cada ángulo lateral para formar cordones epidérmicos longitudinales (fig. 9-15), que comban ligeramente el seudocelloma; este último está bien desarrollado y posee células amiboides.

Los quinorrincos se desplazan labrando madrigueras, ya que la mayor parte de ellos viven en el lodo. La cabeza se clava en el lodo y es fijada por las espinas curvas; el cuerpo se dirige entonces hacia adelante mientras la cabeza se retrae en el cuello o tronco. Después la cabeza es impulsada de nuevo hacia adelante en el lodo, y el proceso se repite.

Algunos quinorrincos se alimentan de diatomeas; los otros son todos alimentadores de depósito y obtienen materias orgánicas del lodo que excavan para desplazarse. Una cavidad bucal en el cono del mismo nombre conduce a una faringe en forma de barril revestida de cutícula (fig. 9-14, *A*). Como en los gastrotricos, se observan en estos animales fibras musculares radiadas, pero localizadas fuera del epitelio. La faringe en su totalidad está rodeada por bandas longitudinales de un músculo protractor. El esófago también revestido de cutícula recibe en su parte anterior las secreciones de dos glándulas salivales dorsales y dos ventrales, y en la posterior vacían dos o más glándulas análogas llamadas pancreáticas. El esófago desemboca en un estómago-intestino de extremos puntiagudos, no revestido de cutícula. Un corto intestino posterior o caudal une el estómago-intestino con el ano, el cual se abre al exterior en el extremo terminal del tronco. Se desconocen los detalles de la digestión.

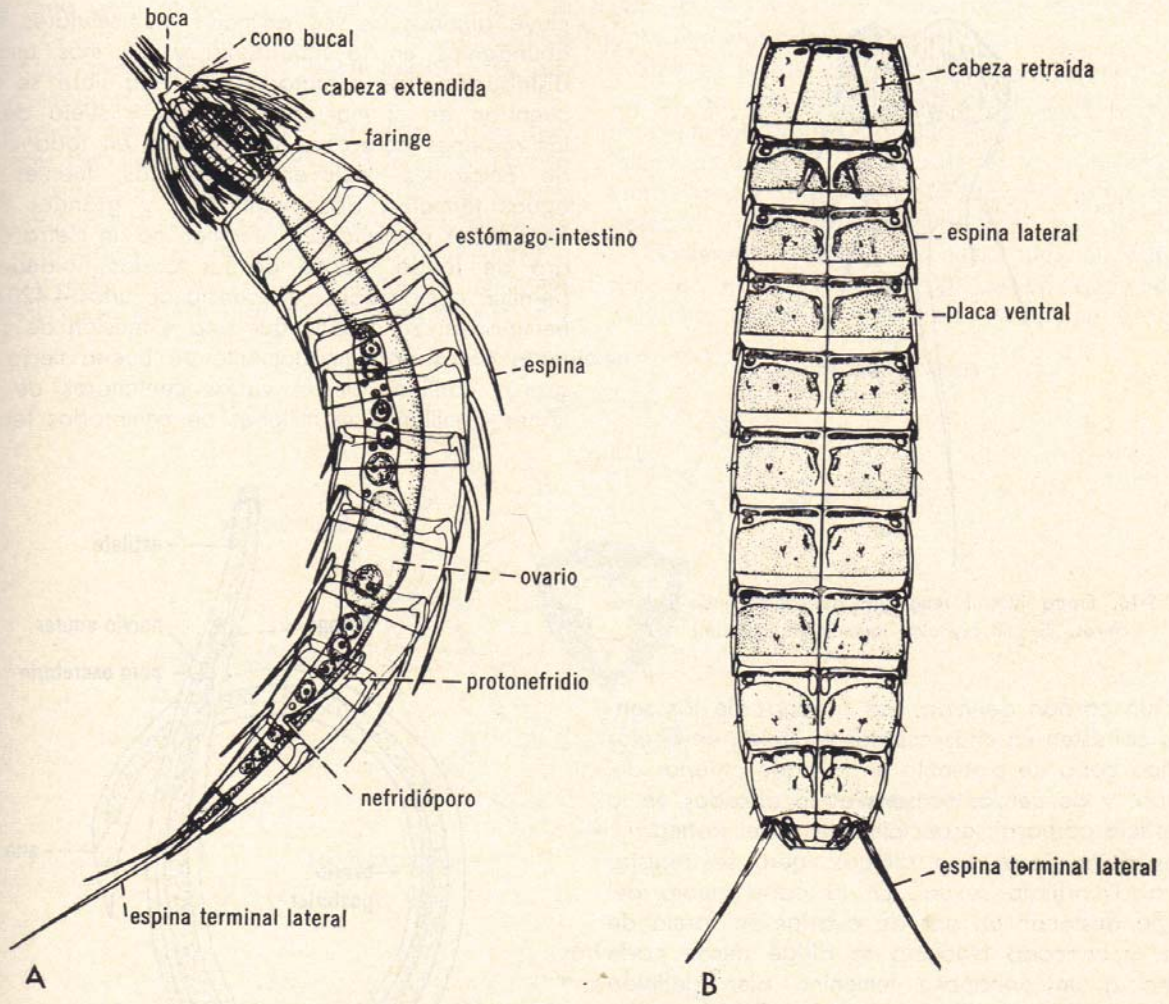


FIG. 9-14. A, *Echinoderes* (vista lateral. B, *Pycnophyes frequens* (vista ventral). (Ambas figuras cortesía de R. P. Higgins.)

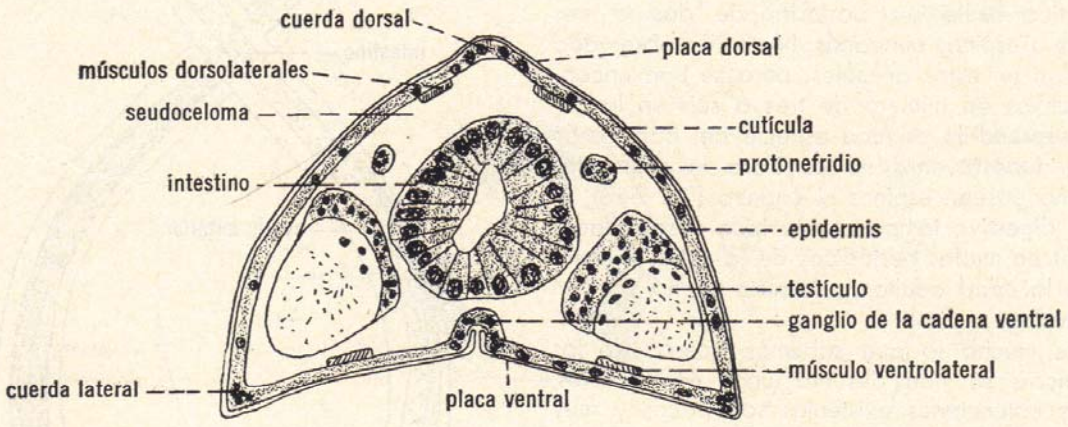


FIG. 9-15. El quinorrinco *Pycnophyes* (corte transversal a nivel del intestino). (Según Zelinka, tomado de Hyman.)

Poseen los quinorrincos dos protonefridios, uno a cada lado del intestino, y cada uno de ellos contiene un bulbo flamígero modificado. Los dos nefridióporos se encuentran situados en la superficie dorsolateral del undécimo segmento.

El sistema nervioso está íntimamente asociado con la epidermis. El cerebro consta de un anillo nervioso en torno al extremo anterior de la faringe, del cual nace un solo cordón nervioso medioventral que posee un acúmulo de células ganglionares en cada segmento. Existen también otros acúmulos de estas células situados en la parte dorsal y lateral de los segmentos, pero sin conexión recíproca, de forma que no llegan a cons-

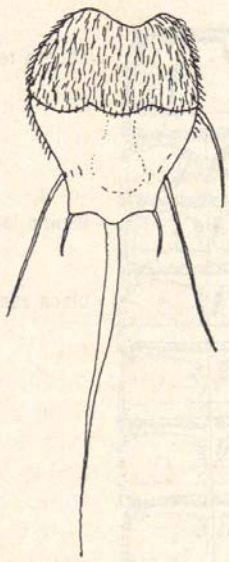


FIG. 9-16. Etapa juvenil temprana del quinorrinco *Echinoderes*. (Según Nyholm, tomado de Hyman.)

tituir un cordón definido. Los órganos de los sentidos consisten en unas cuantas especies, en ocelos de tipo copa de pigmento en la parte anterior del cuerpo, y de cerdas sensoriales localizadas en la superficie corporal, especialmente en el tronco.

Los quinorrincos son dioicos, pero se registra ligero dimorfismo sexual. En la parte media del cuerpo destacan un par de ovarios en forma de saco, y un corto oviducto se dirige desde cada ovario a un gonoporo femenino bien definido localizado en el último segmento. En el macho existen un par de testículos y un par de gonoporos de localización idéntica. El extremo del conducto espermático suele ser portador de dos o tres espículas o espinas peneanas. No se ha observado copulación en estos animales, pero se han encontrado huevos en número de tres a seis en la cutícula desprendida de una especie del Báltico. En los individuos jóvenes no es clara la segmentación, y no poseen espinas ni cabeza (fig. 9-16); el aparato digestivo tampoco está bien desarrollado. Se producen mudas periódicas de la cutícula hasta llegar a la edad adulta, y después ya no vuelven a observarse.

No es mucho lo que sabemos acerca de los quinorrincos; se han descrito unas 64 especies, pero las colecciones existentes son pocas y muy diseminadas. Pueden obtenerse muestras por introducción de burbujas en un recipiente con agua de mar y fondo lodoso. Las burbujas llevan a los animales a la superficie, de donde pueden extraerse en la película que se forma.

FILO NEMATODA (NEMATODOS)

Los individuos de este grupo, llamados gusanos redondos o nematelmintos, forman el filo más importante de asquelmintos (10 000 especies), que incluye algunos de los animales multicelulares más abundantes en la naturaleza y de más amplia distribución. Los nematodos de vida libre se encuentran en el mar, agua dulce, y suelo desde las regiones polares a los trópicos en toda clase de ambientes, incluyendo desiertos, fuentes de aguas termales, altas montañas, y grandes profundidades oceánicas. El examen de un metro cuadro de fondo lodoso de las costas holandesas permitió comprobar la presencia de unos 4 420 000 nematodos. Se calcula que una extensión de cuarenta áreas aproximadamente de buena tierra de granja contiene desde varios centenares de millones a millares de millones de nematodos terres-

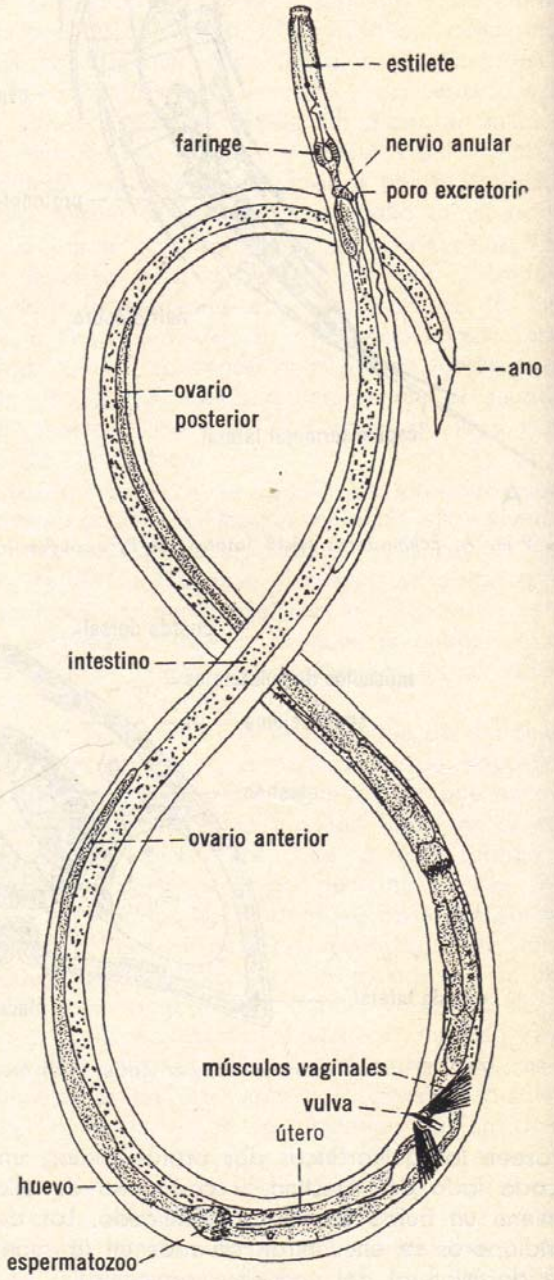


FIG. 9-17. Hembra de *Dolichodorus heterocephalus*, nematodo acuático. (Según Cobb, tomado de Chirwood y Allen.)

tres. Una sola manzana descompuesta sobre la tierra de un huerto ha producido 90 000 gusanos redondos pertenecientes a buen número de distintas especies.

Además de las especies de vida libre, hay muchos nematodos parásitos. Las formas parasitarias muestran todos los grados de parasitismo y atacan virtualmente a todos los grupos de plantas y animales. Las muchas especies que infestan las cosechas de productos alimenticios, animales domésticos, e incluso al hombre hacen de este filo uno de los más importantes entre los grupos de animales parasitarios.

Con el fin de adaptar esta obra a los muchos cursos de zoología de los invertebrados que no incluyen los grupos parasitarios, en la exposición inicial de este filo se estudiarán los miembros de vida libre, y al final de la sección serán consideradas las formas parasitarias.

Estructura externa. Los nematodos de casi todas las especies tienen un cuerpo alargado y delgado, cuyos dos extremos se afilan gradual-

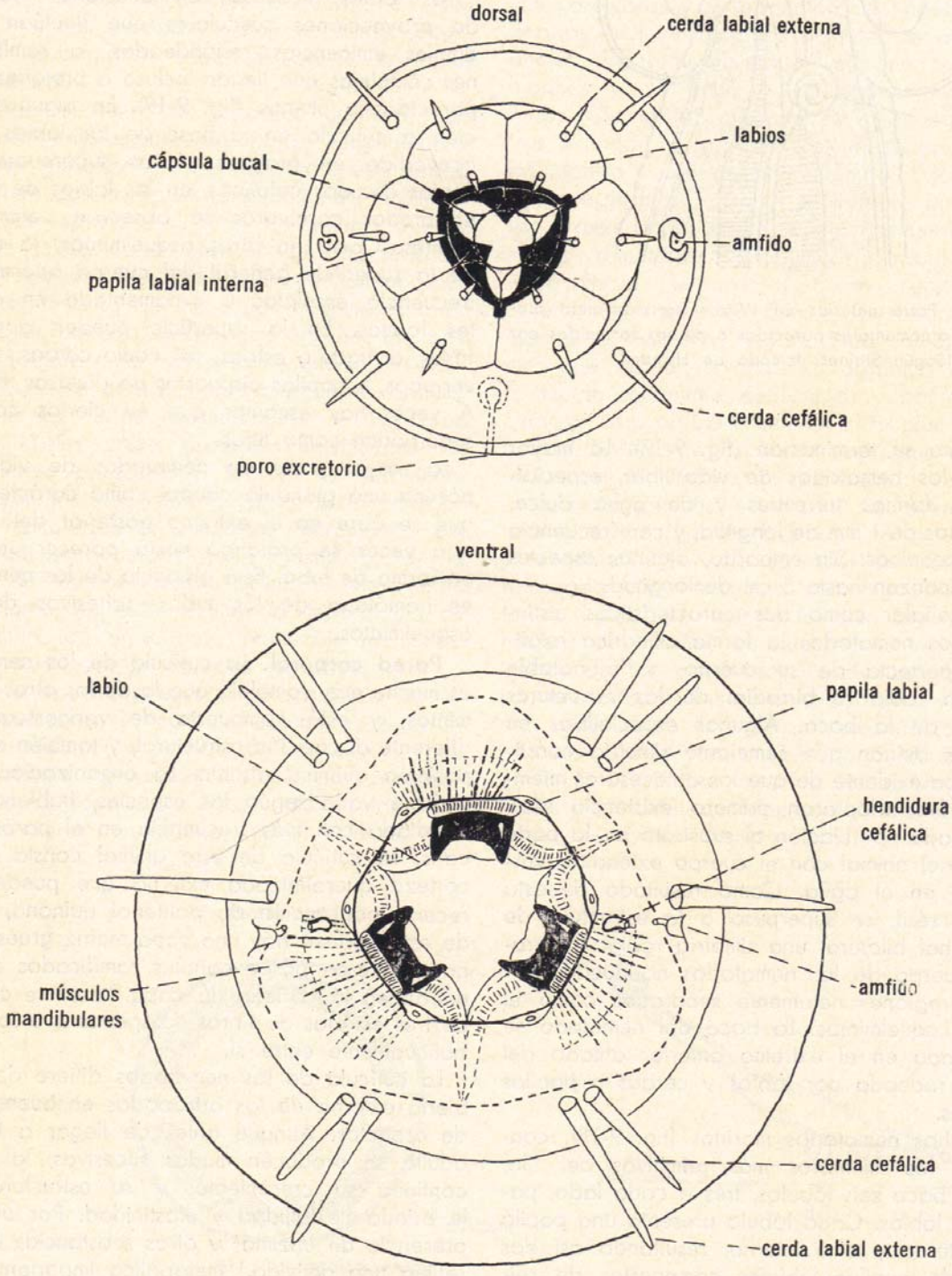


FIG. 9-18. *A*, Extremo anterior de nematodo que muestra el plan primitivo de estructura. *B*, Extremo anterior del nematodo marino *Enoplus*. (Ambas según Coninck, tomado de Hyman.)

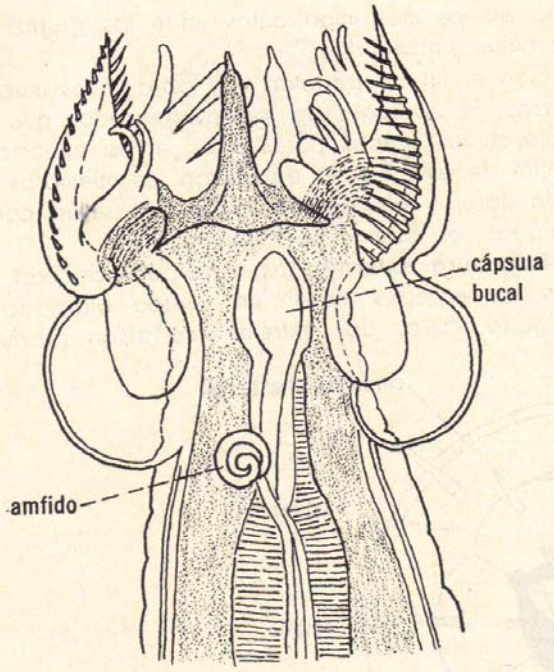


FIG. 9-19. Parte anterior de *Wilsonema* mostrando prolongaciones ornamentales parecidas a plumas sostenidas por los labios. (Según Steiner, tomado de Hyman.)

mente hasta su terminación (fig. 9-17). La mayor parte de los nematodos de vida libre, especialmente las formas terrestres y de agua dulce, tienen menos de 1 mm de longitud, y con frecuencia son microscópicos. Sin embargo, algunas especies marinas alcanzan hasta 5 cm de longitud.

Cabe señalar como dos características distintivas de los nematodos la forma cilíndrica relativamente perfecta de su cuerpo, y la notable disposición radial o birradial de las estructuras alrededor de la boca. Algunos especialistas en nematodos opinan que semejante simetría constituye prueba evidente de que los antecesores miembros del filo adoptaron primero existencia sésil, caracterizada por fijación al substrato de la parte posterior del animal con el cuerpo extendido verticalmente en el agua. Como resultado de esta existencia sésil, se superpuso a la estructura de plan original bilateral una simetría radial o birradial. El cuerpo de los nematodos no puede dividirse en regiones netamente separadas como el de otros asquelmintos. La boca del nematodo se halla situada en el extremo anterior afilado del animal y rodeada por labios y cerdas o papilas sensoriales.

En muchos nematodos marinos (fig. 9-18), considerados los miembros más primitivos del filo, limitan la boca seis lóbulos, tres a cada lado, parecidos a labios. Cada lóbulo presenta una papila labial externa y otra interna, resultando así dos círculos de papilas labiales compuestos de seis papilas cada uno. Localizado fuera de los labios existe un tercer círculo formado por cuatro papilas cefálicas espaciadas en forma equidistante. Esta disposición de tipo primitivo con frecuencia se modifica en varios sentidos; por ejemplo, el número de papilas puede duplicarse, siendo posible también que las papilas cefálicas se desplacen hacia adentro para unirse al círculo labial externo, con formación subsiguiente de dos círculos de los cuales el externo posee diez papilas. Como consecuencia de la fusión hay a menudo solamente tres labios en las especies parasitarias y terrestres.

Los labios presentan en ocasiones una serie de proyecciones cuticulares que fluctúan desde simples eminencias redondeadas, a ramificaciones complejas que llegan incluso a prolongaciones parecidas a plumas (fig. 9-19). En algunas especies la cutícula en la base de los labios se ha convertido en grandes placas superpuestas llamadas escudos cefálicos; en los labios de muchos nematodos carnívoros se observan coronas de dientes. Como en otros asquelmintos, la cutícula de la superficie general del cuerpo aparece con frecuencia esculpida u ornamentada en diferentes formas. En la superficie pueden apreciarse fosas, arrugas o estrías, así como cerdas, espinas, verrugas, y papilas dispuestas de diversas maneras. A veces hay escamas que en ciertos casos se superponen como tejas.

La mayor parte de nematodos de vida libre poseen una glándula caudal como carácter típico que se abre en el extremo posterior del cuerpo, y a veces se prolonga hasta parecer una cola en forma de tubo. Esta glándula de los nematodos es homóloga de los tubos adhesivos de otros asquelmintos.

Pared corporal. La cutícula de los nemotodos es mucho más compleja que la de los otros asquelmintos, y está compuesta de varias capas de diferente disposición estructural, y también de composición química distinta. La organización de la cutícula varía según las especies, habiendo sido estudiada con más frecuencia en el parásito *Ascaris*. La cutícula de este animal consta de una corteza queratinizada externa que puede endurecerse por acción de polifenol quinona; debajo de esta corteza hay una capa matriz gruesa, cuya parte externa posee canales ramificados que penetran en la corteza; la capa basal se compone de tres estratos de fibras colágenas que se cruzan oblicuamente entre sí.

La cutícula de los nematodos difiere de la cubierta externa de los artrópodos en buen número de aspectos. Aunque antes de llegar a la edad adulta se producen mudas sucesivas, la cutícula continúa su crecimiento, y su estructura física le brinda flexibilidad y elasticidad. Por último, la presencia de enzimas y otras substancias químicas refleja una actividad metabólica importante en la fisiología del verme. Es indudable que estudios ulteriores pondrán de manifiesto que algunos de

estos caracteres son compartidos con otros asquelmintos.

La epidermis es usualmente celular, pero puede ser sincitial. Un rasgo característico de la epidermis de los nematodos es la expansión del citoplasma dentro del seudoceloma a nivel de las líneas mediodorsal, medioventral, y mediolateral del cuerpo (figs. 9-20, *A*, y 9-21, *C*). La epidermis así combada forma cordones longitudinales que se extienden a lo largo del cuerpo. Todos los núcleos epidérmicos quedan restringidos a estos cordones y están típicamente dispuestos en hileras. En algunas especies existen cordones secundarios o subsidiarios entre los cuatro cordones longitudinales.

La capa muscular de la pared corporal está compuesta enteramente de fibras longitudinales dispuestas en bandas, y cada tira ocupa el espacio entre dos cordones longitudinales. El seudoceloma es espacioso y lleno de líquido. No se observan células libres, pero sí son características de muchos nematodos células fijas, localizadas ya en el lado interno de las capas musculares o en la pared del intestino y de otros órganos internos.

Locomoción. Casi todos los nematodos se mueven a favor de contracciones musculares ondulatorias de las fibras longitudinales de la pared corporal. Tales ondas producen movimientos de deslizamiento parecidos a los de las serpientes. Constituyen factores importantes en la locomoción de los nematodos el esqueleto hidrostático del líquido del seudoceloma y la elasticidad de la cutícula. El medio acuoso facilita el movimiento notablemente; no cabe ocultar la importancia de las películas de agua para poner de manifiesto la locomoción de las especies terrestres.

Algunas especies pueden desplazarse por movimientos reptantes; la cutícula esculpida ayuda a la adherencia a la superficie. En una especie que posee cutícula anular, la marcha por arrastramiento es análoga a la observada en las lombrices de tierra. En algunas otras especies este tipo de marcha implica movimientos en línea curva o parecidos a los de las orugas, en los cuales la glándula adhesiva o cerdas ventrales alargadas especiales proporcionan un medio de fijación (fig. 9-20, *B*).

Los movimientos de sacudida que involucran incurvamiento y enderezamiento alternativos del cuerpo, observados con suma frecuencia en muchas especies, seguramente no tienen carácter locomotor.

Nutrición. Muchos nematodos de vida libre son carnívoros y se alimentan de pequeños metazoarios, incluyendo otros nematodos; algunas especies son fitófagas. Buen número de especies marinas y de agua dulce comen diatomeas y algas. Un número elevado de nematodos terrestres fitófagos perforan las células de las raíces de las plantas y aspiran su contenido. Estos nematodos que podrían llamarse parasitarios pueden causar graves daños a las plantas comerciales. Hay muchos rematodos microbívoros y saprófagos que viven sobre materias orgánicas muertas, como estiércol, o sobre los cuerpos descompuestos de plantas y animales. Ahora bien, algunas especies que residen en material orgánico muerto se alimentan solamente de hongos y bacterias asociados, como probablemente ocurre con la anguila común del vinagre, *Turbatrix aceti*, que vive en el sedimento del vinagre no pasterizado.

La boca de las nematodos se abre en una cápsula bucal (figs. 9-18 y 9-21, *A*), algo tubular y revestida de cutícula. La superficie cuticular está reforzada con frecuencia con rugosidades, bastones y placas, o puede también presentar gran número de dientes, los cuales son especialmente típicos de los nematodos carnívoros; a menudo son pequeños y numerosos, pero otras veces quedan reducidos a unas pocas prolongaciones voluminosas parecidas a muelas (fig. 9-18, *B*). Steiner y Heinly (1922) han descrito los hábitos alimenticios del nematodo dentado *Mononchus papillatus*, carnívoro terrestre provisto de un gran

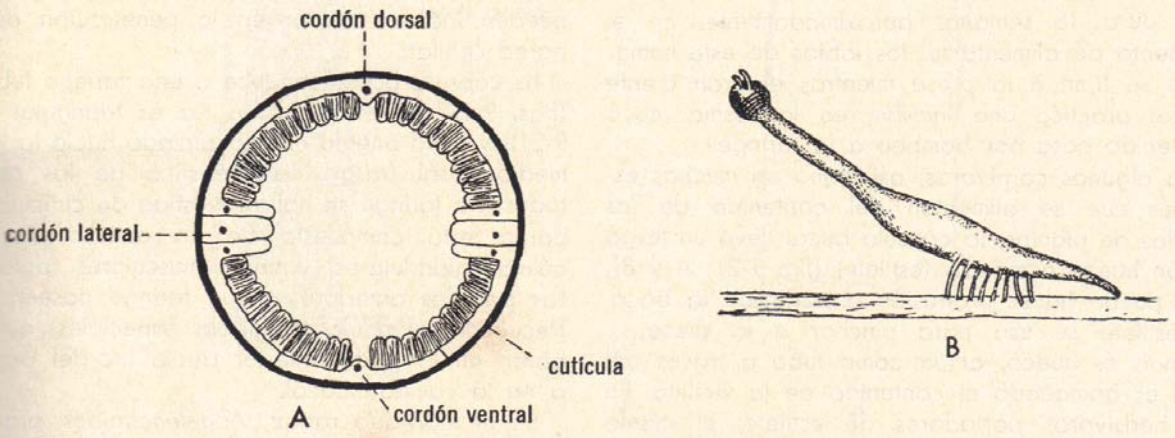


FIG. 9-20. A, Sección transversal de la pared corporal de un nematodo marino. (Según Filipjev, tomado de Hyman.) B, Nematodo draconemátido con cerdas de sostén. (Según Stauffer, tomado de Hyman.)

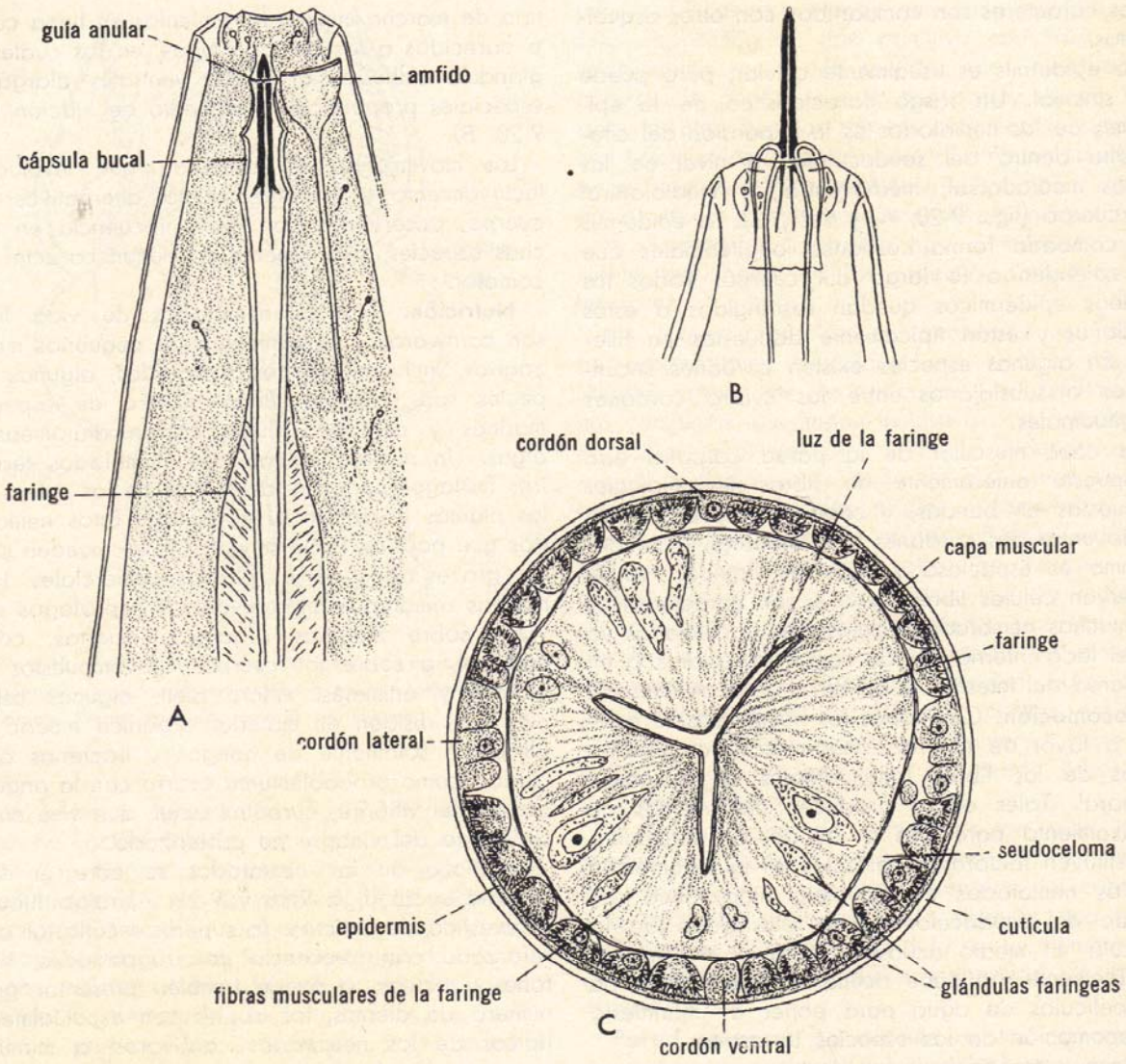


FIG. 9-21. *A*, *Nygolaimus*, nematodo del género *Dorylaumus*; extremo anterior con arpón retraído. *B*, Con arpón proyectado. (*A* y *B* según Thorne, tomado de Hyman.) *C*, Sección transversal de nematodo a nivel de la faringe. (Según Chitwood, tomado de Hyman.)

diente dorsal y dos pequeños ventrolaterales, que consume unos 1 000 nematodos durante su vida que dura 18 semanas aproximadamente. En el momento de alimentarse, los labios de este nematodo se fijan a la presa mientras el gran diente dorsal practica una incisión en la misma, cuyo contenido pasa por bombeo a la faringe.

En algunos carnívoros, así como en muchas especies que se alimentan del contenido de las células de plantas, la cápsula bucal lleva un largo arpón hueco o macizo (estilete) (fig. 9-21, *A* y *B*), que puede hacer protrusión a partir de la boca. El estilete se usa para pinchar a la presa, y cuando es hueco, actúa como tubo a través del cual es bombeado el contenido de la víctima. En los herbívoros portadores de estilete, el mismo se utiliza para penetrar en las paredes de las células de la planta. En ambos grupos, enzimas segregadas por la faringe inician la digestión de la presa o del contenido de la célula vegetal, y pueden incluso ayudar en la penetración de la pared celular.

La cápsula bucal conduce a una faringe tubular (figs. 9-17 y 9-21, *A*), cuya luz es triangular (fig. 9-21), y cuyo ángulo está localizado hacia la línea medioventral (rasgo característico de los nematodos); la faringe se halla revestida de cutícula. La pared está compuesta de un epitelio sincitial, células glandulares, y fibras musculares radiadas. Las paredes anteriores de la faringe poseen con frecuencia glándulas faríngeas especiales, que se abren en la parte anterior de la luz del órgano o en la cavidad bucal.

En el individuo rapaz, *Aphelenchoides*, provisto de estilete hueco, las secreciones procedentes de las glándulas faríngeas pasan al interior de la

presa después de la punción; parece que ejercen una acción paralizante e inician la digestión. No se sabe hasta qué grado ocurra este fenómeno en otros nematodos. Con frecuencia existen en la faringe dos tumefacciones o bulbos (figs. 9-17 y 9-24, *B*), que pueden estar separados por valvas. A partir de la faringe se extiende un largo intestino tubular de epitelio cilíndrico que recorre toda la longitud del cuerpo; una valva localizada en cada extremo del intestino sólo puede ser abierta por contracciones musculares. Estas valvas impiden que el alimento salga del intestino a favor de la presión ejercida por el líquido del seudoceloma. Un recto corto, revestido de cutícula (cloaca en los machos) une el intestino con el ano; dicho recto se encuentra en la línea medioventral inmediatamente por delante del extremo posterior del cuerpo (fig. 9-17). La digestión se completa extracelularmente en el intestino, órgano que es también sede de la absorción.

El metabolismo de la mayor parte de los nematodos es aerobio, aunque algunas especies de vida libre deben considerarse anaerobias, dado el ambiente tan escaso de oxígeno en que viven, ya que generalmente se encuentran en el fondo lodoso de lagos profundos. En muchos parásitos también se observa metabolismo anaerobio, pero el grado en que predomine uno u otro tipo de metabolismo depende de la localización del verme en el huésped.

Excreción y osmorregulación. Los nematodos en su totalidad carecen de protonefridios, los cuales probablemente desaparecieron al mismo tiempo que los antecesores de la clase. Sin embargo, estos animales poseen un sistema peculiar de túbulos o células glandulares que quizá tengan una función osmorreguladora, aunque todavía se carezca de pruebas en este sentido. En etapas primitivas, como ocurre en mematodos marinos, el sistema es de naturaleza glandular y consta de una, a veces dos grandes células glandulares. Esta célula glandular es llamada glándula renoide (fig. 9-22, *A*) y se encuentra localizada ventralmente en el seudoceloma cerca de la unión de la faringe

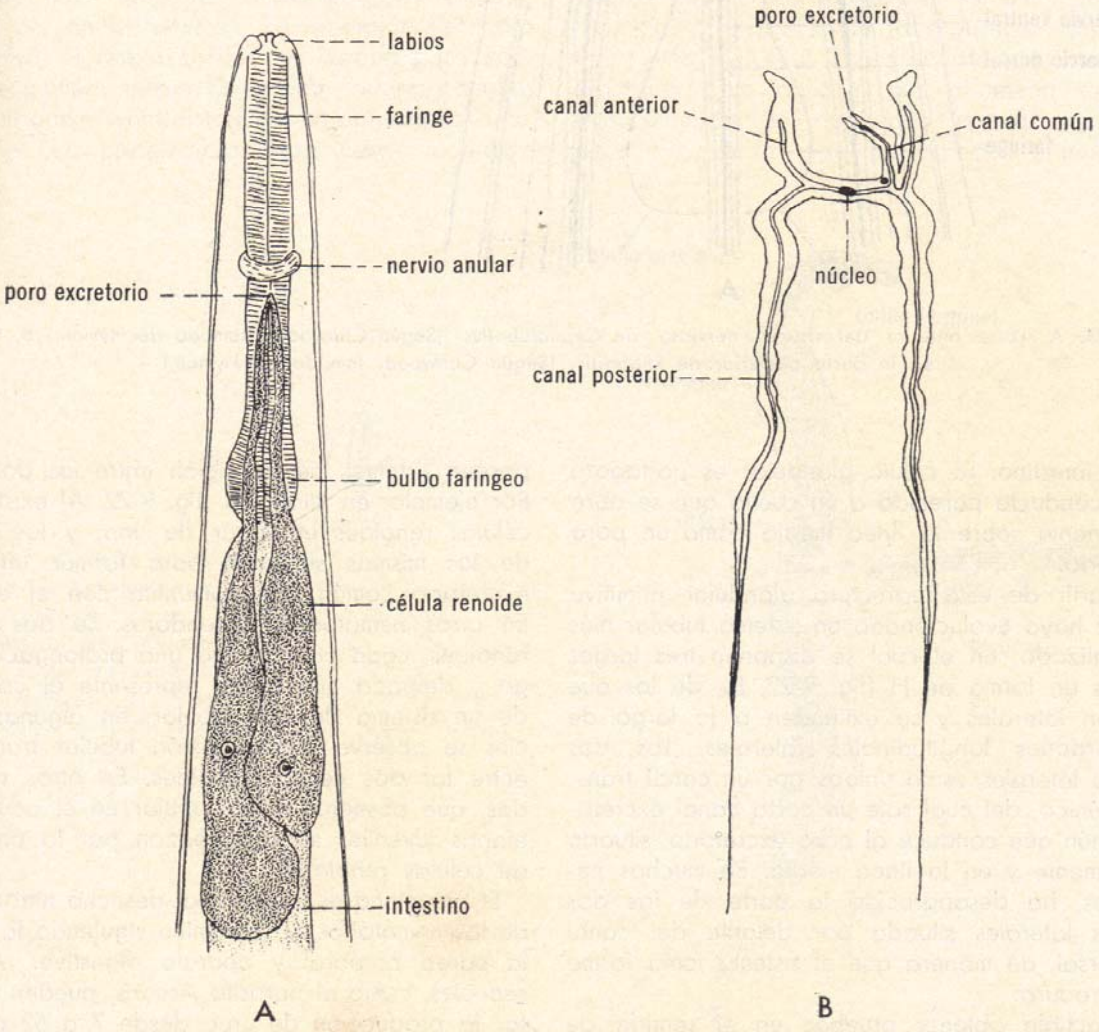


FIG. 9-22. *A*, Renoide de *Rhabdias* de dos células. (Según Chitwood, tomado de Hyman.) *B*, Sistema excretorio tubular de tipo H. (Según Törnquist, tomado de Hyman.)

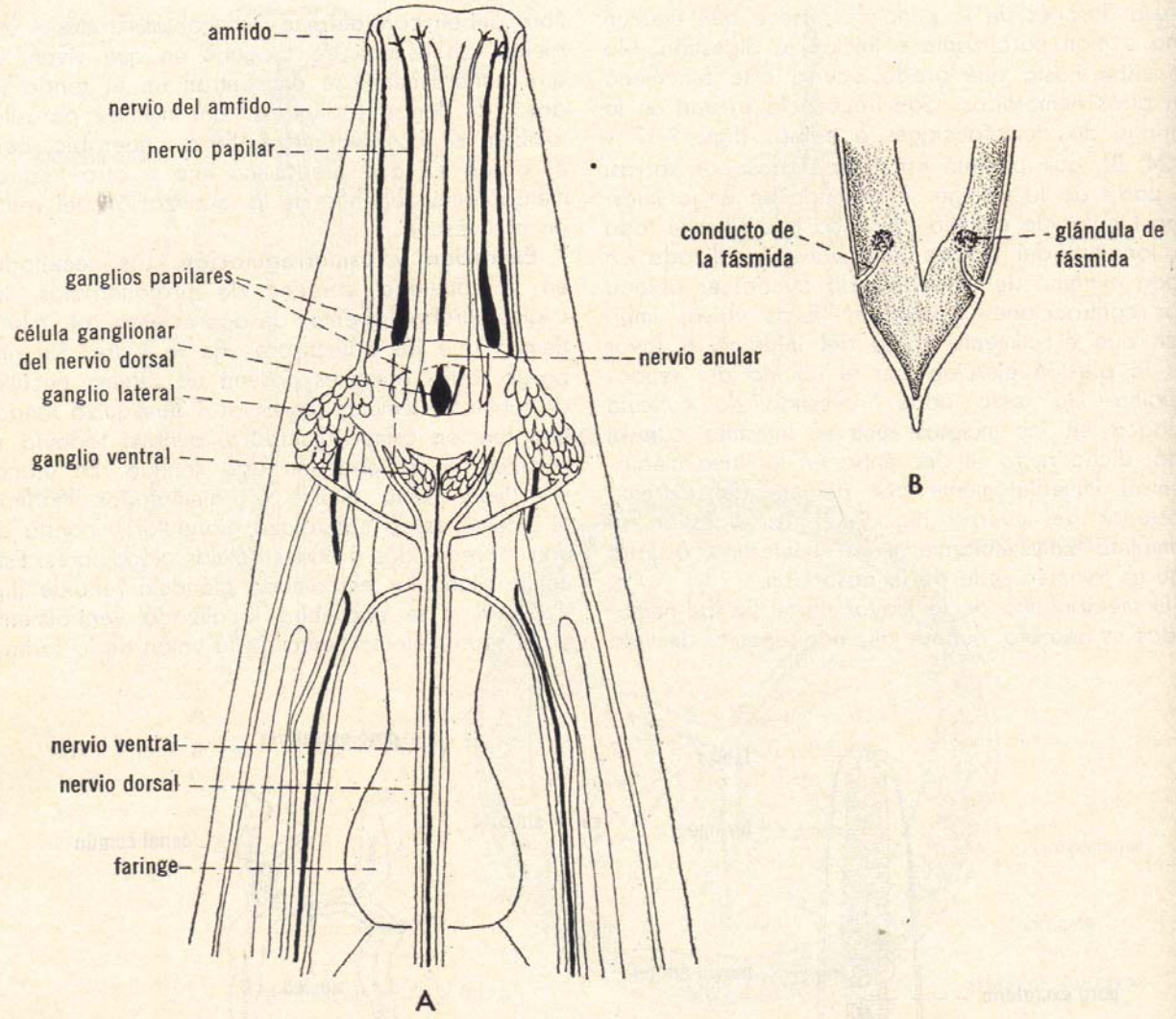


FIG. 9-23. A, Parte anterior del sistema nervioso de *Cephalobellus*. (Según Chitwoods, tomado de Hyman.) B, Fásmidas en la parte posterior de *Rhabditis*. (Según Chitwood, tomado de Hyman.)

con el intestino. La célula glandular es portadora de un conducto parecido a un cuello que se abre ventralmente sobre la línea media como un poro excretorio.

A partir de esta estructura glandular primitiva se cree haya evolucionado un sistema tubular más especializado, en el cual se disponen tres largos canales en forma de H (fig. 9-22, *B*), de los que dos son laterales y se extienden a lo largo de los cordones longitudinales laterales. Los dos canales laterales están unidos por un canal transversal único, del cual sale un corto canal excretorio común que conduce al poro excretorio, situado ventralmente y en la línea media. En muchos nematodos, ha desaparecido la parte de los dos canales laterales situada por delante del canal transversal, de manera que el sistema toma forma de herradura.

Es factible obtener pruebas en el sentido de que el sistema tubular tiene su origen en la glándula renoide, en cierto número de nematodos que poseen sistemas de transición entre los dos tipos. Por ejemplo, en *Rhabdias* (fig. 9-22, *A*) existen dos células renoides en lugar de una, y los cuellos de las mismas se unen para formar un canal excretorio común que comunica con el exterior. En otros nematodos, poseedores de dos células renoides, cada una ostenta una prolongación larga y delgada que quizá represente el comienzo de un sistema de tipo tubular; en algunas especies se observa una conexión tubular transversal entre las dos células renoides. En otros nematodos, que poseen sistema tubular en el adulto, las etapas juveniles se caracterizan por la presencia de células renoides.

El amoniaco es el principal desecho nitrogenado de los nematodos, y se elimina siguiendo la vía de la pared corporal y aparato digestivo. Algunas especies, como el parásito *Ascaris*, pueden aumentar la producción de urea desde 7 a 52 por 100 en condiciones experimentales de excepción. Se desconoce la capacidad que puedan tener otros

nematodos para semejante desplazamiento, o si se trata de un fenómeno normal en estos animales.

La función primaria del sistema renoide es osmoreguladora, pero la importancia de la misma varía según el ambiente. El agua pasa fácilmente a través de la cutícula en especies terrestres y dulceacuícolas, y en algunos nematodos puede servir también para la eliminación de iones y agua.

Sistema nervioso. Es, en términos generales, idéntico al de otros asquelmintos (fig. 9-23, *A*). El cerebro está representado por un nervio anular con un ganglio lateral a cada lado del anillo, de cuya parte anterior se desprenden seis papilas que inervan las cerdas o papilas cefálicas y labiales. Los nervios papilares están dispuestos en forma radiada, dos dorsolaterales, dos laterales, y dos ventrolaterales. Además de los seis nervios papilares existe un par de nervios para los anfidos (órganos de los sentidos que describiremos más tarde).

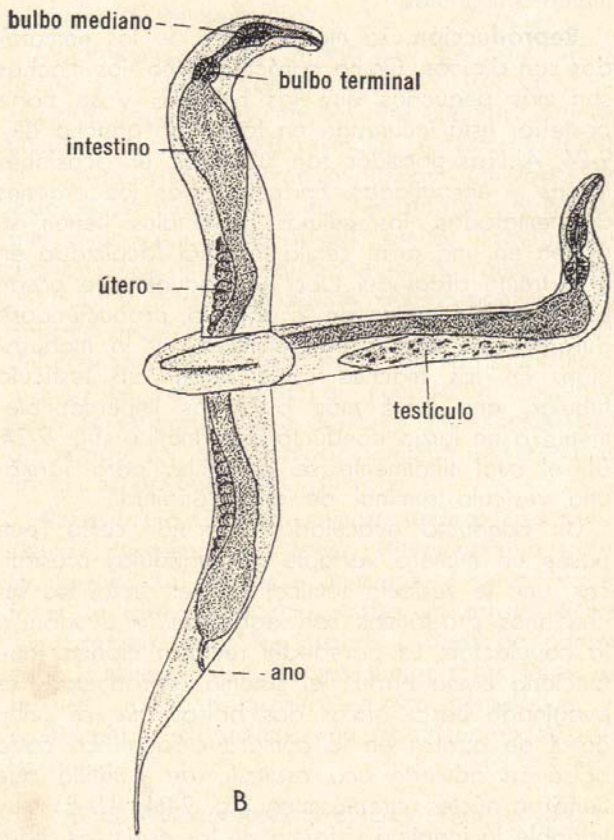
Cierto número de nervios se desprenden también del anillo cerebral en dirección posterior y discurren a lo largo de los cordones longitudinales; el más voluminoso de los mismos es el nervio ventral, que nace como un doble cordón del lado ventral del anillo nervioso. En la región del poro excretorio, el doble cordón se fusiona para continuarse posteriormente como una cadena ganglionada. El nervio ventral termina en un ganglio anal, desde el cual parten fibras para inervar la región de la cola. Otro nervio posterior es el dorsal que tiene su origen en el lado mediodorsal del anillo nervioso; se trata de un nervio motor, y salvo por un pequeño ganglio dorsal localizado cerca de su punto de origen, no existe ganglio a lo largo de su trayecto.

De los ganglios laterales del cerebro parte un par de nervios laterales, sensitivos y ganglionados que llegan al interior de los cordones longitudinales laterales. El ganglio lumbar o terminal de estos nervios también inerva la cola. En algunos nematodos, además de los nervios mediano y lateral se encuentran también nervios denominados ventrolateral y dorsolateral. Poseen también estos animales un sistema nervioso visceral compuesto de una división faríngea y otra rectal; la primera, formada a su vez por tres nervios que desde el cerebro se dirigen a las paredes de la faringe, y la segunda que nace del ganglio anal.

Los principales órganos de los sentidos en los nematodos son las cerdas o papilas y los anfidos. Las papilas cefálica y labial son proyecciones de la cutícula (fig. 9-18), y cada una de ellas posee una fibra nerviosa procedente de los nervios papilares. Las cerdas sensoriales se encuentran también en otras partes de la superficie corporal, y cada una de ellas está provista de una célula glandular. Los anfidos, que alcanzan su forma más elevada de desarrollo en los nematodos acuáticos, sobre todo en especies marinas, son



A



B

FIG. 9-24. A, Parte posterior de un macho de *Aphelenchoides*, con espícula peneana recta. (Según Cobb, tomado de Chitwood y Allen.) *B*, El termite parásito, *Pristionchus aerivora*, en copulación. (Según Merrill y Ford, tomado de Hyman.)

invaginaciones ciegas de la cutícula. Se encuentra un anfido a cada lado de la cabeza, localizado más o menos en el radio de las cerdas cefálicas (figuras 9-18 y 9-19). La naturaleza de la invaginación varía considerablemente; puede parecer una simple bolsa, que se abre al exterior por un poro en forma de hendidura; o con más frecuencia, los anfidos son tubos ciegos, unas veces espirales y otras en forma de asa. El fondo de la bolsa o el extremo del tubo contiene un acúmulo de células nerviosas y glándulas unicelulares. Se cree que los anfidos son quimiorreceptores. El estudio en microscopio electrónico de algunos nematodos ha revelado que los procesos sensoriales de los anfidos son realmente de naturaleza ciliar (Roggen, Raski y Jones, 1966), habiéndose encontrado estructuras ciliadas análogas en algunos otros órganos sensoriales. Antes se creía que los nematodos no poseían cilios.

En la región caudal del nematodo hay un par de glándulas unicelulares, llamadas fásmidas (fig. 9-23, *B*) que se abren separadamente a cada lado de la cola; se trata probablemente de estructuras glandulosensoriales que actúan como quimiorreceptores. Se observa su mayor desarrollo en nematodos parásitos. En unas cuantas especies marinas y de agua dulce se aprecian un par de ojos a cada lado de la faringe; su tipo es de copa de pigmento y con cristalino derivado de la cutícula. Además de los órganos de los sentidos especializados, abundan sobre la superficie general del cuerpo terminaciones nerviosas libres, probablemente sensoriales.

Reproducción. La mayor parte de los nematodos son dioicos. Como carácter típico, los machos son más pequeños que las hembras y su parte posterior está incurvada en forma de gancho (fig. 9-24, *A*). Las gónadas son tubulares, en ocasiones largas y ensortijadas. En casi todos los órdenes de nematodos, las células germinales tienen su origen en una gran célula terminal localizada en el extremo distal del tubo, y gradualmente pasan por toda la longitud de la gónada, produciéndose durante este tiempo el crecimiento y la maduración. En los machos suele haber un testículo tubular, que pasa más o menos imperceptiblemente a un largo conducto espermático (fig. 9-24, *B*), el cual finalmente se ensancha para formar una vesícula seminal de gran longitud.

Un conducto eyaculador muscular corto, que posee un número variable de glándulas prostáticas, une la vesícula seminal con el recto; las secreciones prostáticas son adhesivas y ayudan a la copulación. La pared del recto o cloaca (que funciona como parte del sistema reproductor), es evaginada para formar dos bolsas que se unen antes de abrirse en la cámara cloacal. En cada bolsa se advierte una espícula de cutícula que tiene un núcleo citoplásmico (fig. 9-24, *A*). Es muy variable la longitud y forma de las espículas, pero generalmente son cortas y en forma de hoja curvada y puntiaguda. Músculos especiales facilitan la protrusión de las espículas a través de la cloaca y fuera del ano. En muchos nematodos, la pared dorsal, y a veces la ventral y lateral, poseen piezas cuticulares especiales que actúan como guías en el movimiento de las espículas en la cámara cloacal.

Con frecuencia existen en estos animales dos ovarios rectos o ensortijados orientados en direcciones opuestas (fig. 9-17). El ovario se extiende gradualmente en un oviducto largo y tubular, y después en un útero alargado y ensanchado. Cada uno de los dos úteros se abre en un tubo muscular corto y común llamado vagina, que conduce al exterior a través del gonoporo, que en la hembra se encuentra localizado en la línea ventral media, casi siempre en la región media del cuerpo. El extremo superior del útero funciona con suma frecuencia como receptáculo seminal; en algunos nematodos dichos receptáculos son bolsas separadas que se abren lateralmente a partir del extremo superior del útero.

Durante la copulación, el segmento curvo posterior del nematodo macho suele enroscarse en ángulo en torno del cuerpo de la hembra a nivel de la región de los poros genitales (fig. 9-24, *B*). Las espículas copulatorias del macho se extienden a la cloaca y ano y se emplean para mantener abierto el gonoporo femenino durante la transmisión de los espermatozoos a la vagina. El espermatozoo de los nematodos es en verdad peculiar por su falta de flagelo y por desplazarse en forma más o menos amiboide. Se registra una excepción al mecanismo copulatorio normal en *Trichosmoides crassicauda*, nematodo parásito de las vías urinarias de la rata. El macho de esta especie es muy pequeño y vive en la vagina de la hembra.

Después de la copulación, los espermatozoos emigran a la parte superior del útero, donde tiene lugar la fecundación. El huevo fecundado produce una gruesa membrana de fecundación, que se endurece para formar la parte interna de la cáscara, a la cual se añade una parte externa secretada por la pared uterina. La superficie externa de los huevos de nematodos, esculpida de diferentes maneras, es con frecuencia importante en el descubrimiento de infecciones parasitarias en frotis fecales. Los huevos de estas especies se almacenan en el útero antes de la puesta, no siendo raro que se inicie el desarrollo embrionario mientras los huevos se hallan todavía en la hembra.

Algunos nematodos terrestres, muy especialmente los rhabditoides, son hermafroditas. Los espermatozoos se desarrollan antes que los huevos y son almacenados; después de la formación de los huevos se produce autofecundación; en algunos nematodos terrestres se observa también par-

tenogénesis. Se comprueba un tipo notable de esta última en *Rhabditis monystera* (Belar, 1924). En estas especies hay machos presentes, se producen espermatozoos, y ocurre fecundación. Sin embargo, los espermatozoos solamente inician la segmentación, y no se fusionan con el núcleo de los huevos destinados a desarrollar en las hembras.

No se conoce todavía bien el mecanismo del depósito de los huevos en los nematodos de vida libre. Las especies marinas rara vez producen más de 50 huevos, que con frecuencia son depositados en grupos; las terrestres pueden producir hasta centenares de huevos que son depositados en el suelo. Muchos nematodos parásitos y algunas formas de vida libre, como la anguila del vinagre, son ovovivíparos.

Embriogenia. La segmentación es determinada, si bien ha desaparecido el tipo espiral. Se forma una celoblástula, y la gastrulación es por epibolia; el blastocele persiste como seudoceloma. Un rasgo característico de la embriogenia de los nematodos es la separación muy temprana de las futuras células germinales de las células somáticas. Solamente se conserva la integridad cromosómica en las células germinales. En las células somáticas es clara la tendencia de los cromosomas a desintegrarse, tanto por pérdida como por rotura. Como en otros asquelmintos, los diversos órganos del cuerpo poseen un número fijo de células, que fue logrado definitivamente durante la maduración. Vemos, por ejemplo, que *Rhabditis* tiene 200 células nerviosas, 120 epidérmicas, y su aparato digestivo está compuesto de 172 células.

Los individuos jóvenes, llamados a veces larvas, poseen cuando ya maduran casi todas las estructuras del adulto, menos algunas partes del sistema reproductor. El crecimiento se acompaña de cuatro mudas de la cutícula, de las cuales las dos primeras pueden ocurrir dentro de la cáscara antes de la maduración. Los adultos no mudan, pero pueden continuar aumentando de tamaño.

Ecología. Existen nematodos en la totalidad de tipos de hábitat. Con pocas excepciones, las especies acuáticas quedan limitadas al substrato, y las formas marinas se encuentran por doquiera desde los litorales y orillas hasta las grandes profundidades. Los nematodos marinos concurren en enorme número siempre que haya fondos lodosos ricos en materia orgánica, sea cual sea la latitud; son seguramente los metazoarios más abundantes del fondo de los océanos. Los nematodos dulceacuícolas existen en todos los tipos de hábitat de agua dulce. Algunas especies se han adaptado inclusive a la existencia en corrientes rápidas de las montañas; en estas formas el mecanismo de fijación radica en glándulas adhesivas caudales situadas en el extremo posterior del cuerpo.

Otros hábitat acuáticos, más bien raros, incluyen las fuentes de aguas termales con temperatura hasta de 53°C, y el agua en plantas tropicales epifíticas de la familia Bromeliaceae. Las mayores poblaciones de nematodos dulceacuícolas viven en aguas superficiales alrededor de lagos. En los grandes lagos, se aprecia con frecuencia una serie neta y gradual de zonas habitadas por especies de nematodos, desde la línea de las orillas hasta las aguas más profundas. No existe casi superposición de las faunas marina y dulceacuícola, y es por lo tanto verosímil que los nematodos de agua dulce hayan evolucionado a partir de las especies terrestres, las cuales a su vez derivaron directamente de las formas marinas.

Las especies terrestres viven en la película de agua que rodea cada partícula del suelo, y en realidad son por lo tanto acuáticas. Si bien el número de nematodos es enorme en la superficie del suelo y en los primeros centímetros subyacentes, la población disminuye con rápidez a medida que se profundiza; por lo tanto, el mayor número se encuentra en la vecindad de las raíces de las plantas. En adición a los hábitat terrestres más típicos, se ha informado también de la existencia de nematodos en las acumulaciones de detritos en las axilas de las plantas y en los ángulos de las ramas de los árboles. En los musgos y líquenes existe una fauna característica de nematodos; estas especies, que incluyen rotíferos y otros habitantes del musgo, pueden resistir desecación prolongada e intensa, así como grados extremos de temperatura.

Muchos nematodos terrestres y de agua dulce tienen una distribución cosmopolita. Son sin duda agentes importantes en la diseminación de los nematodos, aves, otros animales, y restos flotantes a los cuales se adhieren pequeñas cantidades de lodo. Buen número de los nematodos saprófagos que viven en el estiércol utilizan los insectos que pululan en el mismo como medio de transporte de un hábitat a otro. *Rhabditis dubia*, por ejemplo, durante una etapa especial, se enrolla alrededor del cuerpo de una mosca de la familia Psychodidae que se cría en el estiércol; cuando la mosca se posa en estiércol nuevo deposita allí el nematodo. Otras especies de nematodos utilizan con el mismo fin los escarabajos del estiércol.

Parasitismo. El gran número de especies parasitarias de nematodos ataca virtualmente a todos los grupos de plantas y animales, y salvo por la falta de formas ectoparasitarias en estos últimos, se observan todos los grados y tipos de parasitismo. Hyman (1951) ha bosquejado los tipos de relación huésped-parásito en los nematodos. A continuación exponemos una modificación de este bosquejo:

1. Vida libre completa. El ciclo vital es directo, y todas las etapas son de vida libre.

DIVISION BIBLIOTECAS

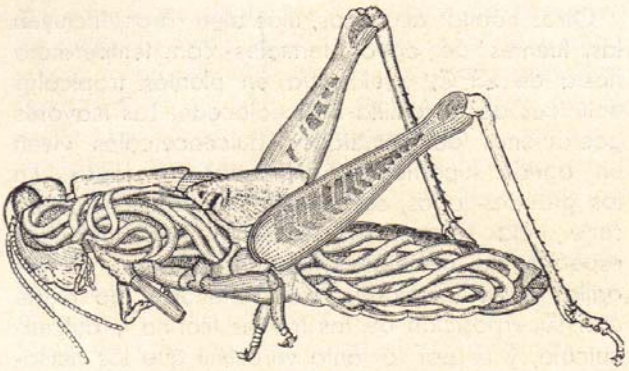


FIG. 9-25. Nematodo juvenil de la familia Nermithidae en el interior de un saltamontes que le sirve de huésped. (Según Christie.)

2. Ectoparásitos de plantas. Los vermes se alimentan de las células vegetales externas mediante punción de la pared celular con estiletes y aspiración de su contenido.

3. Endoparásitos de plantas. En la etapa juvenil los vermes penetran en el cuerpo de la planta y se alimentan de las células vivas, provocando la muerte del tejido, o dando lugar a estructuras parecidas a agallas. La reproducción tiene lugar en el interior del huésped, y la nueva generación de crías emigra a otras plantas.

4. Tipo saprófago de zooparasitismo. Adultos y crías viven libremente en el suelo, pero el verme en su etapa juvenil penetra en un invertebrado, que por otra parte no resiente efecto nocivo alguno; el verme se alimenta de los tejidos muertos cuando el huésped perece.

5. Zooparásito en etapas juveniles solamente. Los individuos jóvenes son parásitos en un huésped animal, generalmente un invertebrado, por lo menos durante una parte del principio de su ciclo vital. Los adultos llevan vida libre. Quizá los nematodos mejor conocidos que ilustran este tipo de ciclo vital sean los miembros de la familia Mermithidae, cuya longitud varía desde menos de 1 mm hasta un máximo de 50 cm. Los adultos viven en el suelo y en lodo y no buscan alimento. El intestino es ciego y las células están repletas de productos alimenticios almacenados. La duración de la vida adulta fluctúa entre unos cuantos días y varios meses, según la cantidad de sustento de reserva. Los huevos son depositados en el suelo y, después de madurar, las larvas, que tienen un periodo inicial de vida libre, penetran en crustáceos, arácnidos, moluscos, o con más frecuencia en insectos. Dentro del huésped ocurre un periodo de desarrollo (fig. 9-25); después, el verme lo abandona para convertirse en adulto en el suelo original o en el medio lodoso acuático.

6. Fitoparásitos juveniles y zooparásitos adultos. El gusano hembra produce crías en un huésped insecto que se alimenta de plantas. Cuando el insecto punciona el tejido vegetal las crías penetran en la planta donde se quedan en calidad de endoparásitos. Cuando maduran y después de copulación, la hembra ingresa la larva en el huésped, el cual vive sobre la misma planta. La larva experimenta metamorfosis, convirtiéndose en adulto y deposita una nueva generación de crías. Ilustra este tipo de ciclo vital *Heterotylenchus aberrans*, parásito de la mosca de la cebolla.

7. Zooparásitos juveniles y fitoparásitos adultos. Las etapas tempranas del desarrollo tienen lugar en un huésped invertebrado. Más tarde, los vermes en etapas juveniles abandonan el huésped y penetran en la planta que le proporciona sustento. Los vermes completan su desarrollo y se reproducen como fitoparásitos; después, la nueva generación ingresa en el huésped.

8. Zooparasitismo en hembras adultas solamente. Los individuos jóvenes se convierten en adultos en el suelo; después de copulación, los machos mueren y las hembras ingresan en un huésped invertebrado para producir la generación inmediata.

9. Zooparásitos adultos con un huésped.

Los gusanos adultos de ambos sexos actúan como parásitos de un huésped vertebrado o invertebrado. La transmisión de un huésped a otro se lleva a cabo por intermedio de los huevos, o por crías que han madurado recientemente, y que pueden vivir en libertad durante una parte variable de su desarrollo. Muchos nematodos parásitos poseen

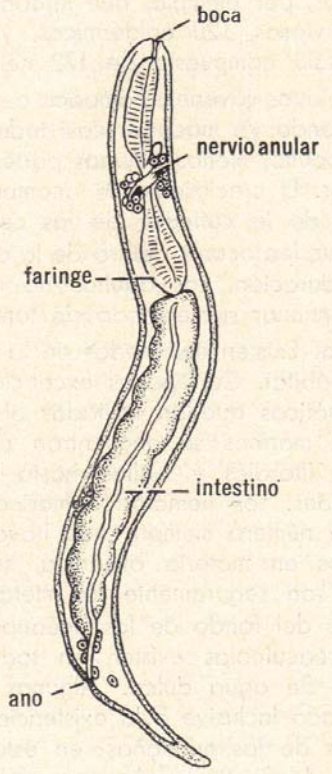


FIG. 9-26. Larva rhabditiforme, juvenil de nematodo ascaroideo. (Según Noble y Noble.)

este tipo de ciclo vital, del cual exponemos a continuación algunos de los ejemplos más interesantes e importantes.

Los nematodos ascaroideos son parásitos intestinales del hombre, perro, gato, cerdo, bovinos, equinos, pollos y otros vertebrados. Se trata de nematodos grandes; la hembra de la especie *Parascaris equorum* puede alcanzar una longitud de 35 cm. El ciclo vital implica en forma típica la transmisión por ingestión de huevos procedentes de las heces de un huésped. Las etapas del desarrollo larvario no quedan restringidas a la luz del intestino, y con frecuencia involucran la invasión temporal de otros tejidos del huésped (figura 9-26).

El ascáride del perro, *Toxocara canis*, que infesta con frecuencia a los cachorros, ilustra el ciclo vital. El verme macho adulto de esta especie tiene 10 cm de longitud y la hembra 18 cm. Los huevos comienzan su desarrollo en las heces del huésped y adquieren capacidad infectante en unos cinco días; si los ingiere otro huésped maduran en su intestino delgado. Los gusanos jóvenes atraviesan las paredes intestinales para llegar al sistema porta hepático, de donde son transportados por la corriente sanguínea a los pulmones. Aquí, después de penetrar en los alveolos emigran hacia las vías respiratorias. En seguida pasan por deglución al esófago, y finalmente llegan al intestino. Pueden registrarse variaciones en este proceso, en perros más viejos, o en otros huéspedes.

El ascáride que parasita al hombre, *Ascaris lumbricoides*, que suele utilizarse como ejemplo típico en los cursos de iniciación, es ciertamente unos de los nematodos parásitos mejor conocidos. Estudios fisiológicos al respecto permiten postular

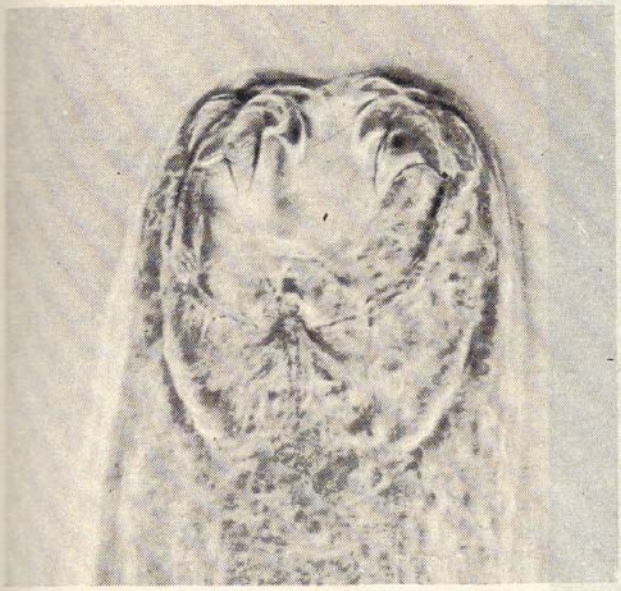


FIG. 9-27. Extremo anterior de la uncinaria del perro, *Ancylostoma caninum*, en el que se advierte la región bucal y los dientes.

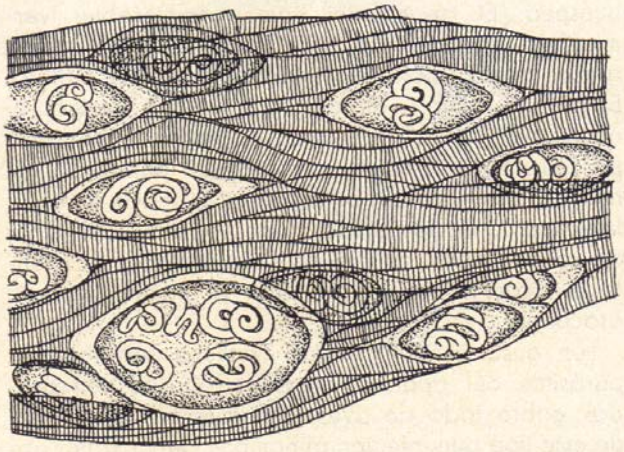


FIG. 9-28. Larvas de *Trichinella spiralis*, dentro de quistes calcáreos en el tejido muscular estriado del huésped. (Según Chandler y Read.)

que *Ascaris* produce inhibidores de enzimas que protegen al verme de las existentes en el aparato digestivo del huésped; de ser esto cierto, es muy probable que dicho mecanismo intervenga también en otros nematodos residentes del intestino. Los ascárides se alimentan del contenido intestinal del huésped.

Los estrongiloides, que incluyen a uncinaria, forman otro grupo de parásitos del aparato digestivo de los vertebrados. La mayor parte de los miembros de este grupo se alimentan de la sangre del huésped. En la región de la boca suelen observarse placas cortantes, ganchos, dientes, o combinaciones de estas estructuras para fijarse y lacerar la pared del intestino (figura 9-27). La infestación masiva de uncinarias puede crear grandes peligros para el huésped no sólo por pérdida de sangre, sino por lesión tisular. Producen estos parásitos graves infecciones en el hombre. Se calcula que unos 59 millones de asiáticos están infectados con la especie del Viejo Mundo, *Ancylostoma duodenale*.

El ciclo vital de los estrongiloides implica una vía migratoria indirecta para la larva, como ocurre en los ascárides. Así, vemos que los huevos de uncinaria abandonan las heces del huésped y maduran fuera del cuerpo del mismo; después, las larvas vuelven a penetrar por la piel y son transportadas a los pulmones por la sangre. Desde estos órganos emigran al esófago, y de aquí por deglución pasan al intestino. No todas las especies de este orden penetran por la piel, algunas siguen una modalidad similar a la del ascáride del perro.

El ciclo vital de los nematodos parásitos conocidos como oxiuros es más sencillo; suelen parasitar estos pequeños gusanos el intestino de vertebrados e invertebrados. La infección suele ocurrir por ingestión de huevos pasados en las heces, los cuales maduran en el intestino del nuevo

huésped. El oxiuro del hombre, *Enterobius vermicularis*, es un verdadero azote, si bien no peligroso, de la población infantil del mundo entero. El gusano hembra deposita los huevos durante la noche en la región perianal; el prurito es causado por la migración del verme para depositar sus huevos, y el rascado consecutivo hace que se infecten con huevos las manos y uñas del niño; de esta manera los huevos se diseminan fácilmente a otros niños, o reinfectan al mismo del que proceden.

Los gusanos del género *Trichuris* son también parásitos del aparato digestivo de los vertebrados, sobre todo de aves y mamíferos. Los vermes de este tipo que infectan al hombre, perro, gato, bovinos y otros mamíferos son gusanos relativamente pequeños (el tricocéfalo que infecta al hombre, *Trichuris trichiura*, tiene unos 4 centímetros de longitud) y su ciclo vital parecido al de los oxiuros. Otro tipo del mismo género, *Capillaria*, tiene un ciclo parecido al de los ascárides. Sin duda el más conocido de los parásitos del género *Trichuris* es *Trichinella spiralis* de los mamíferos, productor de la enfermedad llamada triquinosis. Este diminuto verme es ovovivíparo, y su larva liberada en el intestino atraviesa la pared del mismo y es transportada a los músculos estriados por la corriente sanguínea. Las larvas forman quistes calcificados en los músculos, y si la infección es intensa, pueden producir dolor y rigidez (fig. 9-28). Sólo es posible la transmisión si la carne que contiene larvas equistadas es ingerida por otro huésped. Salta a la vista que en algunos animales, como la rata, puede haber un huésped parásito; en otros, como el hombre y el cerdo, normalmente se necesitan dos huéspedes.

10. Zooparásitos con un huésped intermedio. En este caso se observan diversos grados de desarrollo juvenil, en un huésped intermedio, después de lo cual se produce reinfección del huésped primario, en el que ocurre la reproducción.

Ilustran este ciclo vital cierto número de nematodos parásitos, que incluyen los bien conocidos filáridos y dracunculoides. Los primeros son vermes filiformes que residen en los ganglios linfáticos, celoma, y algunos otros sitios del huésped vertebrado, especialmente aves y mamíferos. La hembra es ovovivípara, y las larvas reciben el

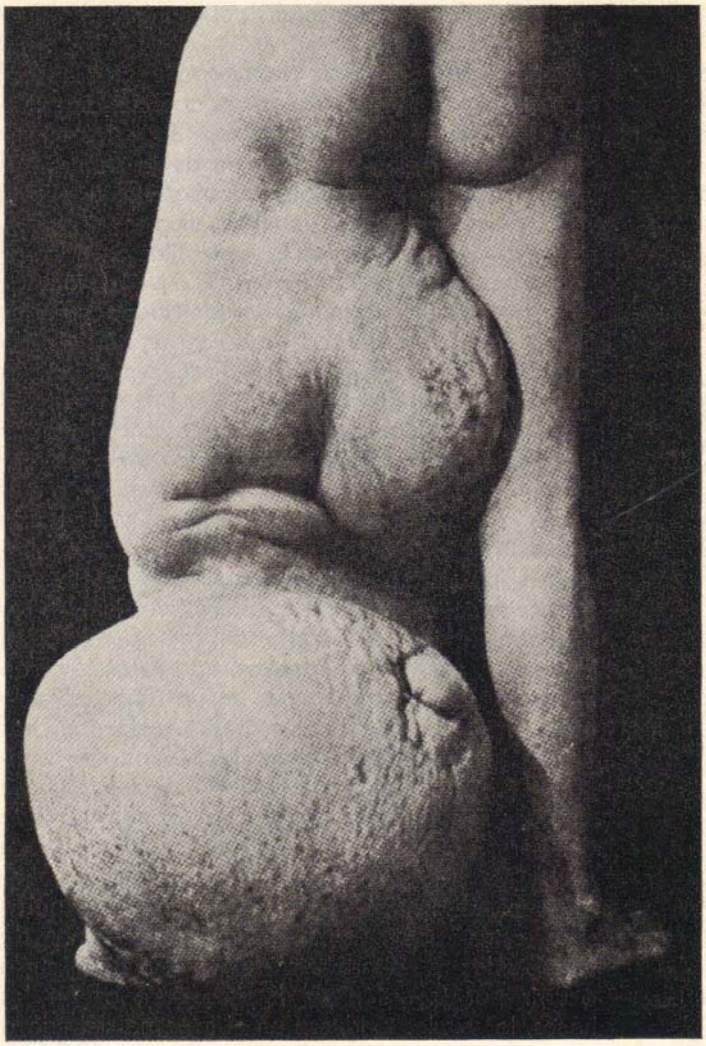


FIG. 9-29. Víctima de elefantiasis consecutiva a filariasis grave. (Cortesía de Mayo Clinic.)

nombre de microfilarias. Algunos insectos chupadores de sangre como pulgas, ciertas moscas, y sobre todo mosquitos, son los huéspedes intermedios. Cierto número de especies parasitan al hombre produciendo filariasis.

El parásito *Wuchereria bancrofti ilustra* el ciclo vital. El macho tiene 40 mm por 0.1 mm, y la hembra unos 90 mm por 0.24 mm. Los adultos viven en los ganglios linfáticos; las microfilarias se encuentran en la sangre y se hallan presentes en la corriente sanguínea periférica. Buen número de investigadores han postulado la existencia de una periodicidad neta en la emigración de las larvas a la circulación periférica, coincidiendo con la actividad del mosquito; cuando ciertas especies de mosquitos pican al huésped las microfilarias penetran en la sangre del mismo. El desarrollo en el interior del huésped intermedio implica una migración a través del intestino a los músculos torácicos y después un cierto periodo en la probóscide o trompa, a partir de la cual son introducidas de nuevo las microfilarias en el huésped primario cuando el mosquito se alimenta. En la filariasis grave el bloqueo de los vasos linfáticos por gran número de vermes da origen a tumefacción y notable crecimiento de los tejidos del huésped, sobre todo en las extremidades inferiores, mamas, y escroto, dando lugar a la enfermedad conocida como elefantiasis (fig. 9-29).

Loa loa, el gusano africano de los ojos, vive en el tejido subcutáneo del hombre y de mandriles. Este parásito emigra en los tejidos, y a veces atraviesa el globo ocular, de aquí el nombre de gusano del ojo (fig. 9-30).

Los dracunculoides son también gusanos filiformes, que viven en el tejido conectivo y cavidades corporales de huéspedes vertebrados. Destaca como ejemplo más notable el gusano de Guinea, *Dracunculus medinensis*, que parasita al hombre y a otros muchos mamíferos, especialmente en Asia y Africa. La hembra tiene 1 mm de diámetro y hasta 120 cm de longitud. Después de un periodo de desarrollo en la cavidad corporal y tejido conectivo del huésped, la hembra grávida emigra al tejido subcutáneo y produce una abertura ulcerada al exterior; si la zona ulcerada del huésped se pone en contacto con agua, las larvas son liberadas. Terminada una corta etapa de vida libre, las larvas son ingeridas por especies de crustáceos copepódos *(Cyclops)* donde continúa el desarrollo en el hemocele del huésped. Cuando el huésped primario traga pulgas de agua al beber, la larva del nematodo es liberada y penetra en la pared intestinal para llegar al tejido subcutáneo o el celoma. Los vermes pueden extirparse quirúrgicamente, pero el antiguo método, todavía empleado, consiste en enrollarlas lentamente en una pequeña varilla (fig. 9-31); la rotura del gusano produce inflamación intensa.

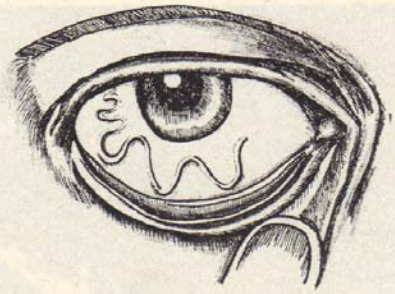


FIG. 9-30. Gusano del ojo, *Loa loa*, en la córnea. (Según Cheng.)

Hay otros grupos de nematodos además de los filáridos y dracunculoides que poseen un huésped intermedio.

11. Zooparásitos con dos huéspedes intermedios. Aunque los ciclos vitales de este tipo son en realidad raros, hay cierto número de nematodos que pertenecen a esta categoría. Cabe citar en calidad de ejemplo uno de los nematodos más grandes conocidos, *Dioctophyma renale* (fig. 9-32), que parasita los riñones y celoma de mamíferos, principalmente carnívoros. La hembra puede alcanzar una longitud de 103 mm y un diámetro de 12 mm, pudiendo destruir el riñón del huésped con muerte consecutiva del mismo. Los huevos abandonan el cuerpo del huésped por la orina y deben llegar al agua. Si dichos huevos son ingeridos por ciertos anélidos de agua dulce del género Branchiobdella, que actúan como parásitos en las branquias de cangrejos de río, madura una larva, la cual penetra en el intestino del verme y llega al celoma, donde se enquista. Si el cangrejo es comido por cierto tipo de peces, el nematodo se enquista en el celoma de los mismos. El parásito alcanza al huésped primario cuando este último ingeniere el pez.

12. Zooparásitos adultos alternando con adultos de vida libre. Este tipo de ciclo vital, en verdad singular, se observa en unos pocos nematodos, como *Rhabdias bufonis*, que parasita los pulmones de ranas, incluyendo especies de las empleadas en experimentos de laboratorio. La fase parasitaria es también peculiar, ya que los vermes son hermafroditas, aunque los espermatozoos se producen antes que los huevos. Estos últimos son arrojados a la faringe y después tragados por la rana; maduran en el intestino y las larvas abandonan el huésped con las heces. Una vez liberadas las larvas se convierten en adultos dioicos habitantes del suelo. Las larvas de los vermes de vida libre penetran en la piel de la rana y son llevadas al sistema linfático y después a los pulmones.

Clasificación. Los nematodos no sólo son muy difíciles de identificar, sino que su clasificación es todavía muy poco estable. Algunos autores reconocen hasta 17 grupos de gran importancia. Es



FIG. 9-31. Gusano de Guinea, *Dracunculus medinensis*, en el momento de ser extraído de una lesión ulcerada del brazo por enrollamiento lento en una cerilla de madera. (Cortesía, Instituto de Investigación de Sanidad Pública, Escuela de Sanidad, Universidad de Teheran.)

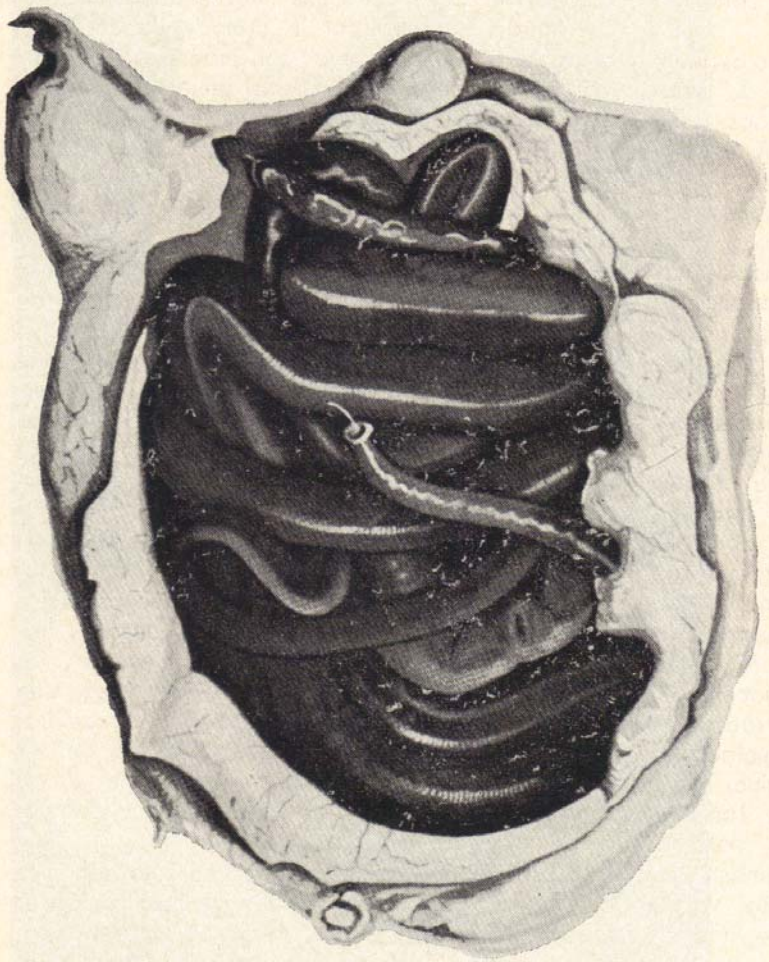


FIG. 9-32. Riñón de perro que ha sido abierto para poner de manifiesto un ejemplar del gran nematodo *Dioctophyme renale*. (Según Lukasiak.)

muy dudoso que su enumeración brindara algún fin útil en esta oportunidad. Los lectores interesados pueden consultar a Hyman, o a cualquiera de los autores que se citan en la bibliografía.

FILO NEMATHOMORPHA (NEMATOMORFOS)

Los asquelmintos restantes forman un pequeño grupo de vermes sumamente largos, parecidos a crines, que en su totalidad integran el filo Nematomorpha. Los adultos viven libremente, pero los individuos jóvenes son todos parásitos de insectos y crustáceos. En la mayor parte de nematomorfos, que comprenden la clase Gordioidea, los adultos viven en agua dulce y suelo húmedo. El único género, *Nectonema*, que constituye la clase Nectonematoidea, es pelágico en aguas marinas. El cuerpo de los nematomorfos (fig. 9-33) es de aspecto filamentoso y sumamente largo, siendo típicas longitudes de 30 cm o más. Sin embargo, el diámetro no suele ser mayor de 1 mm. La índole pilosa de estos vermes es tan notable, que en un tiempo se pensó que se originaban espontáneamente a partir de los pelos de la cola del caballo. Carecen estos animales de cabeza bien definida y el color es pardo obscuro o negro.

Como en los nematodos, el cuerpo de los nematomorfos está compuesto de una cutícula externa gruesa que cubre la superficie corporal; una epidermis celular, con un cordón longitudinal ventral, o dorsal y ventral, y una capa muscular de fibras longitudinales solamente. Salvo en *Nectonema*, el seudoceloma está algo reducido por tejido mesenquimatoso. El aparato digestivo es de tipo vestigial, y los adultos no se alimentan; el

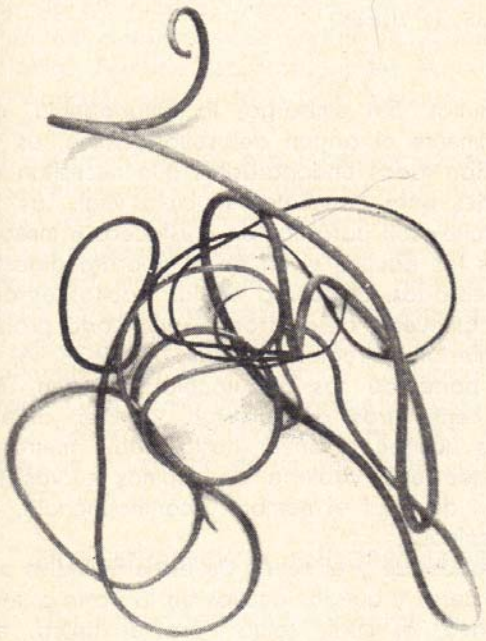


FIG. 9-33. Tres ejemplares de hembras de nematomorfos górdidos, o gusanos parecidos a crines. (Cortesía de R. W. Pennak.)

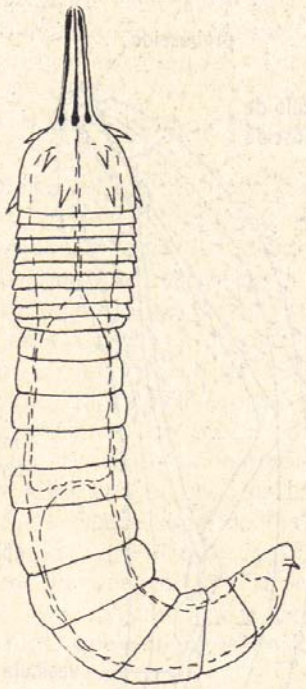


FIG. 9-34. Larva de gusano górdido. Probóscide en protrusión. (Según Pennak.)

sistema nervioso se parece mucho al de los quinorrincos, ya que está compuesto de un anillo nervioso anterior y un cordón ventral. Los sexos están separados, y en los gordiodeos las dos gónadas cilíndricas y largas se extienden a lo largo del cuerpo. Como en los nematodos, los conductos espermáticos vacían en el recto o cloaca, pero no existen espículas copulatorias. Los ovarios, muy peculiares, se transforman en úteros por el desarrollo de divertículos laterales después de la producción de huevos; los oviductos también vacían en la cloaca.

Los nematomorfos viven en todos los tipos de hábitat de agua dulce en regiones templadas y tropicales del mundo entero. Las hembras son muy inactivas, pero los machos suelen nadar o reptar en torno a ellas, mediante movimientos de látigo de su cuerpo. La copulación es parecida a la observada en los nematodos, y los huevos son depositados en el agua. Los individuos jóvenes una vez maduros poseen una trompa susceptible de protrusión y armada con espinas (fig. 9-34).

Después de maduración, la cría penetra en un artrópodo viviendo en el agua o al borde de la misma; los huéspedes más frecuentes son escarabajos, cucarachas, grillos o saltamontes. Las larvas de *Nectonema*, el único nematomorfo marino, parasitan cangrejos ermitaños y verdaderos. Después de penetrar en el huésped el individuo joven llega al hemocele donde completa su desarrollo. El mecanismo de la nutrición como parásitos depende de la absorción directa de productos alimenticios a través de la pared corporal, y quizá a la produc-

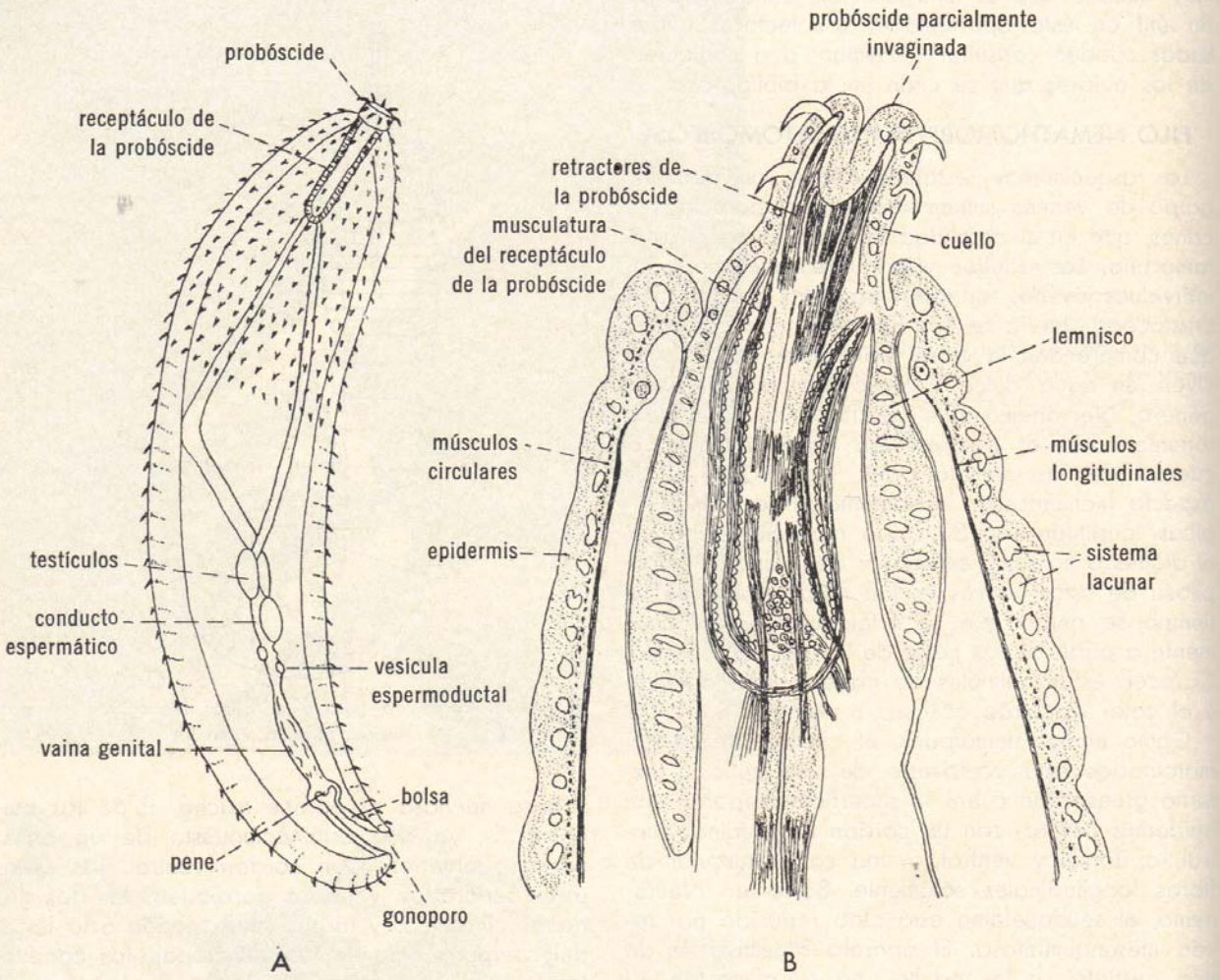


FIG. 9-35. A, *Acanthogyrus*. (Según Thapur, tomado de Hyman.) B, Sección a nivel de la parte anterior de *Acanthocephalus*. (Modificado según Hamann, tomado de Hyman.)

ción de enzimas que desintegran los tejidos del huésped en la vecindad del verme. Después de varias semanas a varios meses de desarrollo, durante cuyo periodo se producen una serie de mudas, los vermes abandonan el huésped como adultos casi completamente formados. Sólo se observa la salida cuando el huésped está cerca del agua. La madurez sexual es lograda muy pronto durante la fase de adulto de vida libre del ciclo vital.

Los dos filos restantes de seudocelomados, Acanthocepahala y Entoprocta, no se incluyen entre los asquelmintos.

FILO ACANTHOCEPHALA (ACANTOCEFALOS)

Los acantocéfalos forman un filo de unas 500 especies de parásitos, vermiformes y seudocelomados. En los adultos se advierten un gran número de características estructurales que parecerían indicar una relación estrecha con los asquelmintos. Sin embargo, la embriogenia, muy especialmente el origen del seudoceloma, es peculiar. Son todos endoparásitos que necesitan dos huéspedes para completar su ciclo vital. Las formas jóvenes son parásitos de crustáceos e insectos, mientras los adultos viven en el aparato digestivo de vertebrados. El cuerpo de los adultos es alargado, compuesto de un tronco, una corta probóscide anterior, y región cervical (fig. 9-35, *A*). La mayor parte de los acantocéfalos tienen unos pocos centímetros de longitud, si bien algunas especies pueden alcanzar hasta medio metro. La probóscide está cubierta de espinas curvas (fig. 9-35, *B*), de aquí el nombre Acanthocephala, cabeza espinosa.

La probóscide y el cuello de estos animales pueden retraerse y quedar ocultos en la parte anterior del tronco, el cual, como carácter típico, está cubierto de espinas y con frecuencia dividido en segmentos superficiales; a ambos lados del cuello una evaginación de la pared corporal se proyecta en dirección posterior en el seudoceloma. Estas

dos evaginaciones, llamadas lemniscos, están ocupadas por lagunas, y se supone sean zonas para depósito de alimentos. La pared corporal se caracteriza por estar compuesta de una epidermis fibrosa, sincitial, provista de canales o conductos, los cuales pueden formar una red, o estructuras separadas longitudinales. Los canales no están conectados con el exterior o el interior del animal; están llenos de líquido y se cree representan un medio de circulación de material nutritivo absorbido del huésped. Estos vermes carecen de aparato digestivo, y el alimento se absorbe del huésped directamente a través de la pared corporal. En uno de los órdenes existen dos protonefridios asociados con el sistema reproductor; el sistema nervioso está compuesto de una masa ganglionar anterior, ventral, de la cual nacen un número variable de cordones longitudinales simples y en pares.

Los sexos están separados y el gonoporo se encuentra en el extremo del tronco. El sistema masculino consta de un pene que puede hacer protrusión, mientras los huevos son fecundados en el cuerpo de la hembra. El desarrollo del huevo tiene lugar en el seudoceloma femenino, y cuando se alcanza una etapa larvaria caracterizada por la presencia de una corona anterior o *rostellum* con ganchos, cada larva es rodeada por una cubierta. Los huevos desarrollados (esto es, las larvas incluidas en su cubierta) abandonan el huésped vertebrado con las heces. Si los huevos son ingeridos por ciertos insectos, como cucarachas o gorgojos, o por crustáceos acuáticos como anfípodos, isópodos, u ostracodos las larvas salen de los huevos, atraviesan la pared del intestino del huésped y se alojan en el hemocele. La larva, llamada acantor, posee un rostellum con ganchos que utiliza para penetrar en los tejidos del huésped.

El desarrollo en los acantocéfalos cesa cuando los vermes casi se han convertido en adultos. Si el huésped intermedio es comido por un pez, un ave, o un mamífero carnívoro, los vermes se fijan a la pared intestinal del huésped vertebrado utilizando para ello las espinas de su probóscide. Es muy frecuente la presencia de gran número de acantocéfalos en el interior de un huésped vertebrado cuya pared intestinal lesionan gravemente. Se ha informado del hallazgo de 1 000 acantocéfalos en el intestino de un pato y de 1 154 en el de una foca.

FILO ENTOPROCTA (ENDOPROCTOS)

Los últimos seudocelomados integran un pequeño filo de unas 60 especies de animales, casi todos sésiles, llamado Entroprocta, los cuales se incluían en un tiempo en el filo Bryozoa, o de animales musgosos. Ahora bien, la mayor parte de los briozoarios son animales celomados y de un nivel estructural muy superior al de los endoproctos. Algunos zoólogos consideran que la cavidad corporal de estos últimos es un seudoceloma, pero aunque así sea resulta todavía obscura la relación de los endoproctos con los otros seudocelomados.

Salvo la única especie de agua dulce del género *Urnatella* (fig. 9-36, *A*), todos los endoproctos son marinos y viven en rocas y conchas, o son ectoparásitos de cangrejos, esponjas, y otros animales marinos. Una minoría de endoproctos son solitarios, los demás viven en colonias. Son todos muy pequeños, nunca pasan de 5 mm de longitud; el cuerpo (figs. 9-37 y 9-38) consta de una estructura oval o en forma de barca llamada cáliz, la cual contiene los órganos internos, y está provista de un tallo por el cual se fija al substrato (fig. 9-36, *B*). La parte inferior fija del cáliz fue originalmente la superficie dorsal, y la superior o lado libre, la ventral. El borde superior del cáliz ostenta en su contorno una corona de 8 a 30 tentáculos, que son en esencia prolongaciones de la pared corporal.

El área circunscrita por los tentáculos recibe el nombre de vestíbulo y en ella se encuentra la boca en un extremo y el ano en el otro. Vemos, pues, que boca y ano se hallan dentro de la corona de tentáculos, y de aquí el nombre de Entoprocta —ano interior. Una y otro señalan los extremos anterior y posterior del animal. El cuerpo está algo comprimido en sentido lateral, apareciendo espacios libres de tentáculos en los lados opuestos de la boca y el ano. Las bases de los tentáculos están unidas a una membrana de la cual tiran hacia la corona los tentáculos al contraerse, y que se pliega hacia adentro sobre el vestíbulo (fig. 9-38, *B*).

Puede haber un solo tallo, como en la especie solitaria *Loxosoma* (fig. 9-38); varios, que parten de un disco común de fijación; o como en la mayor parte de los endoproctos, muchos, que tienen su origen en un estolón o vástago rastrero horizontal, o en troncos con ramificación ascendente (fig. 9-36). El tallo está separado del cáliz por un pliegue de la pared corporal en forma de tabique, y con frecuencia se halla dividido en segmentos o cilindros cortos. En algunas especies, ciertos segmentos se ven aumentados de volumen por fibras musculares longitudinales, que al contraerse bruscamente producen un curioso movimiento de revoloteo entre los miembros de la colonia.

La pared corporal se compone de una cutícula y un epitelio cuboideo subyacente; la capa muscular queda limitada a fibras longitudinales en la pared interna de los tentáculos, en la membrana tentacular, y en ciertas áreas del caliz. El seudoceloma, amplio, que llega también a los tentáculos, está repleto de un "mesénquima" gelatinoso que posee células fijas y libres.

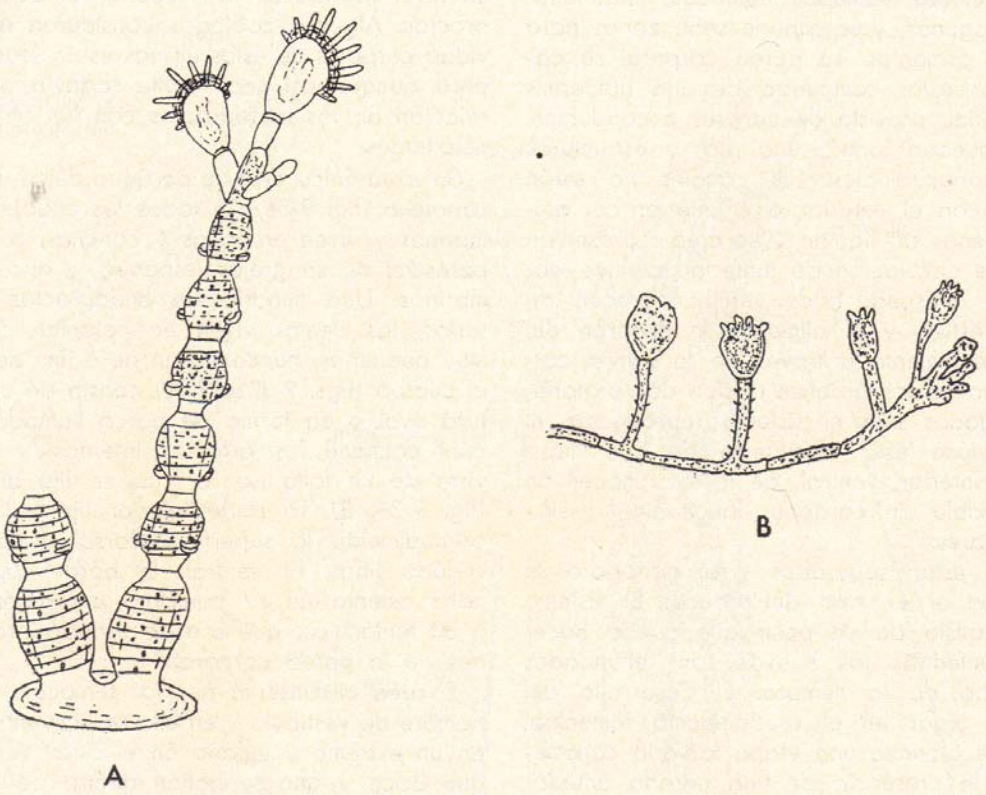


FIG. 9-36. A, *Urnatella gracilis*, endoprocto de agua dulce. (Modificado según Leidy, tomado de Pennak.) B, Parte de una colonia del endoprocto marino, *Pedicellina*. (Según Ehlers, tomado de Hyman.)

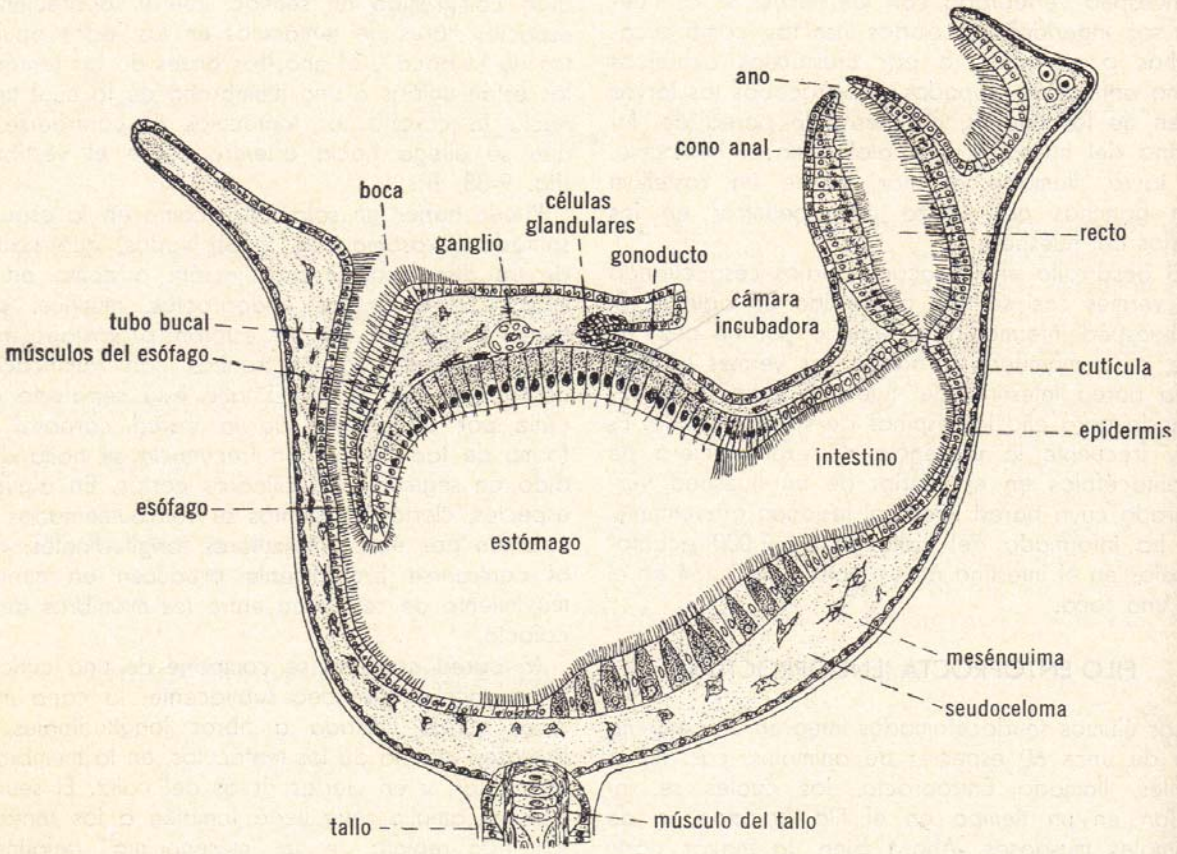


FIG. 9-37. *Pedicellina* (sección sagital mediana). (Según Becker, tomado de Hyman.)

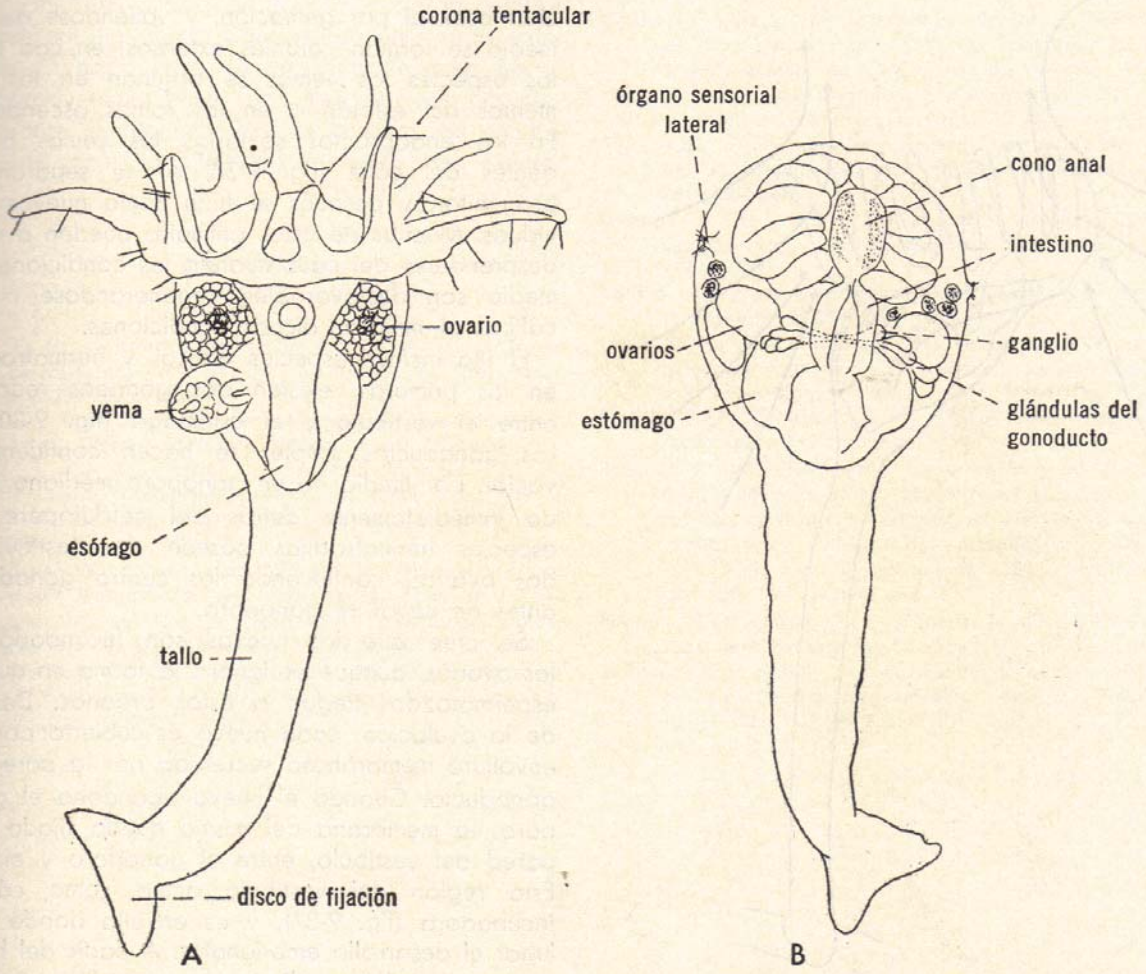


FIG. 9-38. Endoprocto marino solitario, *Loxosoma*. A, En expansión. B, Retraído. (Ambas según Atkins, tomado de Hyman.)

Los endoproctos son alimentadores de filtro, que consumen partículas orgánicas y de plancton, como diatomeas y protozoarios diminutos. La vibración de los cilios a los lados de los tentáculos da origen a una corriente de agua que pasa al vestíbulo entre los tentáculos dirigiéndose después hacia arriba y afuera (fig. 9-39). Cuando las partículas alimenticias suspendidas pasan entre los tentáculos son atrapadas por los cilios frontales situados en la superficie interna de los mismos. Estos cilios se mueven en dirección descendente llevando el alimento hacia la base del tentáculo, y de aquí es trasladado por surcos vestibulares ciliados que discurren por la base interna de la corona tentacular en ambos lados hasta la boca. En caso de exceso de detritos o de estímulos nocivos, el endoprocto cesa de alimentarse y pliega sus tentáculos sobre el vestíbulo (fig. 9-38, *B*).

El aparato digestivo de estos animales tiene forma de U y es completamente ciliado (fig. 9-37). Las partículas de alimento que entran en la boca pasan a una cavidad bucal corta, y después a un gran estómago bulboso, que forma la mayor parte del tubo digestivo. Se cree que algunas zonas del estómago son glandulares y productoras de enzimas para la digestión extracelular; la absorción probablemente se efectúe en el estómago y en un intestino ascendente muy breve localizado detrás del estómago. El intestino se abre en un recto, y los desechos son expulsados por el ano, situado en la parte posterior del vestíbulo; con frecuencia el ano se halla en una porción saliente denominada cono anal.

Los bulbos flamígeros, en número de dos, se hallan localizados entre el estómago y el vestíbulo; los dos conductos nefridiales procedentes de los mencionados bulbos se unen antes de abrirse, por medio de un solo nefridióporo mediano situado inmediatamente detrás de la boca. El sistema nervioso posee un ganglio único, grande y mediano localizado entre el estómago y el vestíbulo (fig. 9-37), del cual parten tres pares de nervios destinados a los tentáculos, y otros tres pares para el tallo y algunas partes de cáliz. Las células sensoriales, provistas de prolongaciones parecidas a cerdas, se encuentran en la superficie corporal, sobre todo en la parte externa de los tentáculos y en los bordes del cáliz.

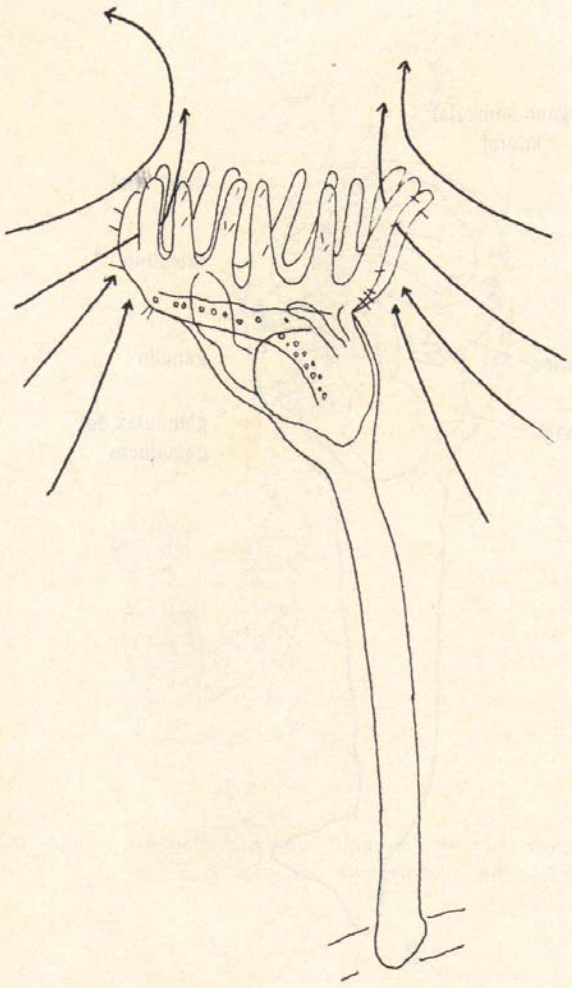


FIG. 9-39. *Loxosoma*, mostrando corrientes de agua durante la alimentación. (Según Atkins, tomado de Hyman.)

En todos los endoproctos se observa reproducción asexual por gemación, y valiéndose de este medio se forman colonias extensas; en casi todas las especies las yemas se originan en los segmentos del estolón o en las ramas ascendentes. En los endoproctos solitarios las yemas procedentes del cáliz (fig. 9-38, *A*) se separan del progenitor, y después se fijan como nuevos individuos. Muchos de estos animales pueden a veces desprenderse del cáliz cuando las condiciones del medio son desfavorables, regenerándose nuevos cálices al mejorar dichas condiciones.

El filo incluye especies dioicas y hermafroditas; en las primeras, existen dos gónadas redondas entre el vestíbulo y el estómago (fig. 9-30, *A*). Los gonoductos simples se hacen confluentes y se vacían por medio de un gonoporo mediano situado inmediatamente detrás del nefridióporo. Las especies hermafroditas poseen dos testículos y dos ovarios, confluyendo los cuatro gonoductos antes de llegar al gonoporo.

Se cree que los huevos son fecundados en los ovarios, aunque se ignora la forma en que los espermatozoos llegan a estos órganos. Después de la ovulación, cada huevo es cubierto por una envoltura membranosa secretada por la pared del gonoducto. Cuando el huevo abandona el gonoporo, la membrana del mismo queda fijada a la pared del vestíbulo, entre el gonoporo y el ano. Esta región del vestíbulo actúa como cámara incubadora (fig. 9-37), y es en ella donde tiene lugar el desarrollo embrionario. A partir del huevo madura una larva ciliada de nado libre llamada trocófora por su parecido superficial con la larva trocófora de anélidos y moluscos, que posee un

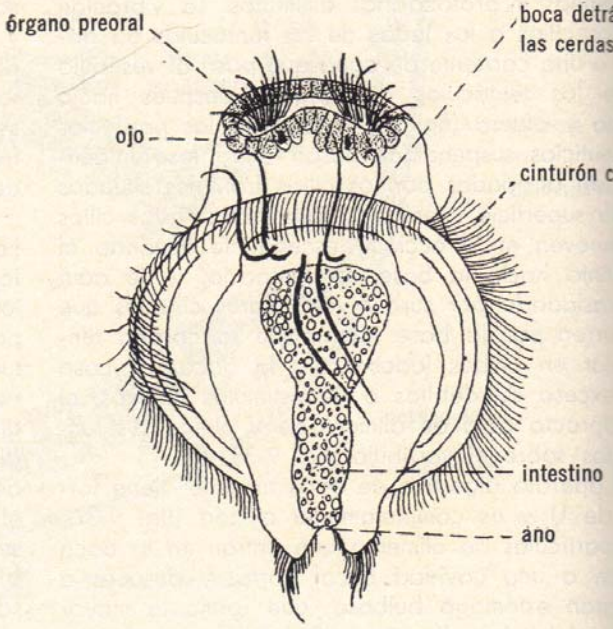


FIG. 9-40. Larva de *Loxosoma* (vista ventral). (Según Atkins, tomado de Hyman.)

penacho apical de cilios en el extremo anterior y un cinturón ciliado en torno al borde ventral del cuerpo (fig. 9-40). Después de una corta existencia de nado libre, la larva se deposita en el substrato y experimenta una metamorfosis compleja durante la cual el futuro cáliz gira 180 grados para alcanzar la situación invertida del adulto.

BIBLIOGRAFIA

Baer, C. J.: Acanthocéphales. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, vol. 14, pt. 1. Masson et Cie, Paris, pp. 733-782., 1961.

Belar, L.: Die Cytologie der Merospermie bie Rhabditis-Arten, Ztschr. Zellforsch. Mikro. Anat., 1. 1924.

Cheng, T. C.: The Biology of Animal Parasites. W. B. Saunders, Philadelphia. (A parasitology text with a good account of the parasitic pseudocoelomates.) 1964.

Edmondson, W. T. (dir.): *En* Ward and Whipple's Freshwater Biology. 2a. ed., John Wiley, New York Keys and figures to the fresh-water pseudocoelomates. Nemata (B. G. Chitwood y M. W. Allen), pp. 368-401; Gordiida (B. G. Chitwood), pp. 402-405; Gastrotricha (R. B. Brunson), pp. 406-419; Rotifers) W. T. Edmondson, pp. 420-494, 1959.

Goodey, T.: Soil and Freshwater Nematodes. John Wiley, New York., 1951.

Grassé, T. (dir.): Némathelminthes, Rotifères, Gastrotriches, et Kinorhynques. *En* Traité de Zoologie, vol. 4, pts. 2 y 3. Masson et Cie, Paris, pp. 1-1496., 1965.

Hyman, L. H.: The Invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes, and Entoprocta. vol. 3. McGraw-Hill, New York. (An extensive, general, authoritative account of the pseudocoelomate phyla. Excellent illustrations and bibliography.) 1951.

Hyman, L. H.: The Invertebrates: Smaller Coelomate Groups. vol. 5. McGraw-Hill, New York, pp. 750-754., 1959.

Koliske, A.: Nahrungsaufnahme bei *Anapus*. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 37:296-305., 1938.

Lee, D. L.: The Physiology of Nematodes. W. H. Freeman, San Francisco. (An excellent treatment of nematode physiology.) 1965.

Noble, E. R. y Noble, G. A.: Parasitology, 2a. ed. Lea & Febiger, Philadelphia., 1964.

Pennak, R. W.: Fresh-water Invertebrates of the United States. Ronald Press, New York. (Chapters on the rotifers, gastrotrichs, nematodes, hairworms, and entoprocts, each with a brief introduction to the group and keys and illustrations for the identification of common fresh-water forms.) 1953.

Roggen, D. R., Raski, D. J. y Jones, N. O.: Cilia in nematode sensory organs. Science, 152:515-516., 1966.

Steiner, G. y Heinly, H.: Possibility of control of *Heterodera* by means of predatory nemas. J. Washington Acad. Sci., 12:367-386., 1922.

Capítulo 10

ANELIDOS

El filo Annelida comprende los gusanos segmentados, e incluye las bien conocidas sanguijuelas y la lombriz de tierra, además de un gran número de especies marinas y de agua dulce de las cuales la inmensa mayoría de las personas ignora su existencia. Una palada de arena fangosa obtenida de una zona costera durante la marea baja suele poner de manifiesto una colección de "gusanos", más rica y espectacular de la que podría encontrarse en la tierra de un pequeño jardín.

En términos generales, los anélidos alcanzan mayor tamaño que cualquiera de los invertebrados vermiformes, y manifiestan una diferenciación estructural mucho más elevada. Una de las características más notables del filo es la división del cuerpo en segmentos o partes similares, dispuestos en series lineales a lo largo del eje anteroposterior; semejante disposición es llamada metamerismo y cada segmento recibe el nombre de metámera. Los segmentos más jóvenes radican en el extremo posterior de la serie, y la parte segmentada queda siempre circunscrita al tronco. La cabeza, representada por el prostomio, y que sirve de albergue al cerebro, no es un segmento, ni tampoco lo es el pigidio, o parte terminal del cuerpo donde asienta el ano. Ahora bien, en todos los animales metaméricos existe en grados variables tendencia a la fusión de los segmentos anteriores del tronco con la cabeza no segmentada, que recibe también los nombres de prostomio o acron. Esta fusión da lugar a una "cabeza" secundaria compuesta. Es, así, importante hacerse cargo del concepto a que se alude al emplear el término *cabeza*. La formación de nuevos segmentos en un animal metamérico se produce siempre inmediatamente por adelante del pigidio; por lo tanto, los segmentos corporales más viejos son anteriores, y los más jóvenes posteriores. El metamerismo ha surgido dos veces independientemente en el reino animal, en anélidos y cordados.

El fenómeno metamérico no se limita a las estructuras externas, sino que se refleja también en las internas. Procede, por otra parte, recordar que el metamerismo es un proceso que afecta fundamentalmente al mesodermo. La disposición segmentada de ganglios, nervios, vasos sanguíneos, órganos excretorios refleja simplemente la adaptación de estas estructuras a la segmentación primaria de la cavidad corporal y del celoma de los anélidos. En cada segmento se repiten todos los órganos corporales, a saber: musculatura, vasos, nervios, órganos de excreción y gónadas (fig. 10-1). El único sistema no afectado es el digestivo, aunque en realidad también se extiende por cada uno de los segmentos. Incluso el celoma está dividido en compartimientos por mesenterios transversales intersegmentarios llamados tabiques o *septa*.

Los anélidos poseen un aparato digestivo más o menos recto que, desde la boca en la parte anterior, se prolonga hasta el ano en la posterior. El intestino se halla en el centro del celoma mantenido en posición por mesenterios longitudinales y por tabiques a través de los cuales pasa (fig. 10-1); la digestión es extracelular. La excreción se efectúa por medio de nefridios, primariamente metanefridios, de los que existen como carácter típico un par por cada segmento. Poseen estos animales un sistema vascular-sanguíneo bien desarrollado, en el cual la sangre queda circunscrita a los vasos, esto es, se trata de un sistema cerrado. El sistema nervioso consta de una masa ganglionar dorsal, anterior, llamada cerebro, un par de conexiones anteriores en torno al intestino y un cordón nervioso ventral largo, sencillo o doble, con ensanchamientos ganglionares y nervios laterales en cada segmento.

El filo se divide en tres clases: Polychaeta (poliquetos), Oligochaeta (oligoquetos), e Hirudinea (hirudíneos). Los anélidos ancestrales fueron seguramente animales marinos que habitaron en la arena de las aguas profundas y en el fango de la costa en las superficiales. La clase Polychaeta incluye los anélidos marinos actuales, y se considera que posee los caracteres más primitivos del filo. A la clase Oligochaeta pertenecen diversas

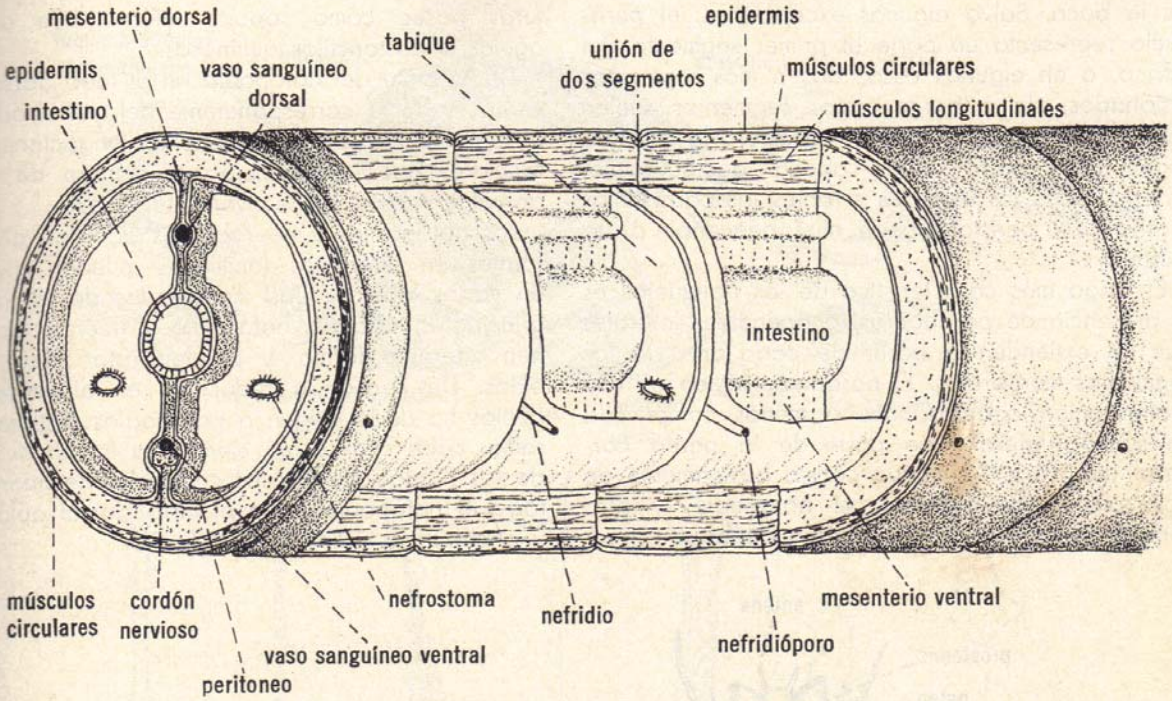


FIG. 10-1. Segmentos de anélido. (Según Kaestner.)

anélidos de agua dulce y las lombrices de tierra; quizá haya evolucionado a partir de algunos poliquetos primitivos, aunque el origen de esta clase es todavía obscuro.

La clase Hirudinea, integrada por las sanguijuelas, deriva indudablemente de algún depósitos de oligoquetos de agua dulce.

CLASE POLYCHAETA (POLIQUETOS)

Los gusanos poliquetos son animales marinos muy comunes, pero que pasan inadvertidos a los observadores casuales por sus hábitos ocultos y reservados. Casi todas las especies tienen de 5 a 10 cm de longitud, con un diámetro que fluctúa entre 2 y 10 mm, si bien algunos sílidos no pasan de 2 mm de longitud, mientras una especie de *Eunice* puede alcanzar hasta 3 metros. Muchos poliquetos son notablemente bellos, pudiendo ser rojos, rosados, o verdes, o poseer una combinación de colores; algunos son iridiscentes.

El poliqueto "típico" es perfectamente metamérico con segmentos corporales cilíndricos idénticos, provisto cada uno de un par de apéndices carnosos laterales, parecidos a pequeños remos, y llamados parapodios (fig. 10-2). En el extremo anterior del verme se observa una cabeza bien desarrollada, conocida como prostomio, en la que pueden advertirse ojos, antenas, y un par de palpos. La boca está localizada en el lado ventral del cuerpo entre el prostomio y el primer segmento del tronco, que recibe el nombre de peristomio. En el segmento terminal, pigidio, se halla el ano. Pocos poliquetos poseen esta estructura típica. Los diferentes modos de existencia adoptados por los gusanos de esta clase han dado origen a diversos grados de modificación de este plan estructural básico.

Los poliquetos pueden dividirse en dos grupos: errantes (de movimientos libres) y sedentarios. Los primeros, o Errantia, incluyen algunas especies que son estrictamente pelágicas, otras que se arrastran debajo de conchas y rocas, algunas que excavan activamente en el lodo y arena, y muchas especies que viven en tubos que ellas mismas construyen.

Los poliquetos sedentarios, o Sedentaria, son en gran medida tubícolas, es decir, que residen permanentemente en tubos o madrigueras de las cuales solamente suele asomar la cabeza del verme. La distinción entre poliquetos errantes y sedentarios no es ciertamente clara; sin embargo, pueden separarse ambos grupos desde el punto de vista taxonómico.

Estructura. En las familias errantes primitivas puede observarse con bastante fidelidad el plan corporal "típico" de los poliquetos. El prostomio preoral dorsal está bien desarrollado y posee cierto número de estructuras sensoriales. Los órganos de los sentidos del prostomio son formaciones primitivas y constan de dos pares de ojos, tres antenas, un par de palpos ventrolaterales, y un par de surcos o fosas ciliadas, llamadas órganos nucales (fig. 10-2). El prostomio se proyecta hacia adelante sobre la boca a modo de repisa o entrepaño, y detrás de él se encuentra el peristomio, el cual forma los bordes ventral y lateral

de la boca. Salvo algunas excepciones, el peristomio representa en parte el primer segmento del tronco, o en algunos casos dos o más segmentos fusionados; sin embargo, estos segmentos suelen estar modificados, pudiendo considerarse toda la región como parte de la "cabeza" del poliqueto. En casi todas las especies errantes los parapodios a nivel del peristomio son muy pequeños o no existen.

El rasgo más característico de los poliquetos es la presencia de parapodios, o apéndices laterales que se extienden a partir de cada uno de los segmentos corporales. El parapodio típico es una prolongación carnosa, más o menos comprimida en sentido lateral, que parte de la pared corporal (fig. 10-3, *A*), y que consta básicamente de dos ramas, una superior, el notopodio, y otra ventral, el neuropodio. Cada una de estas estructuras posee como soporte interno una o más agujas o bastoncillos quitinosos.

De la base del notopodio en el lado dorsal del verme, y de la correspondiente del neuropodio en el lado ventral, parten sendas prolongaciones tentaculares que han recibido el nombre de cirros dorsal y ventral, respectivamente.

Los notopodios y neuropodios adoptan diversas formas en diferentes familias y pueden dividirse en varios lóbulos. Casi siempre las dos divisiones principales, esto es, notopodio y neuropodio, tienen diferente forma, y pueden estar algo reducidos. De hecho, la reducción en algunos poliquetos ha dado origen a parapodios de una sola rama; cabe citar como ejemplo a la mayor parte de los filodócidos, en los cuales ha desaparecido todo el notopodio salvo el cirro dorsal aplanado y ancho (figs. 10-4, C y 10-5, *B*).

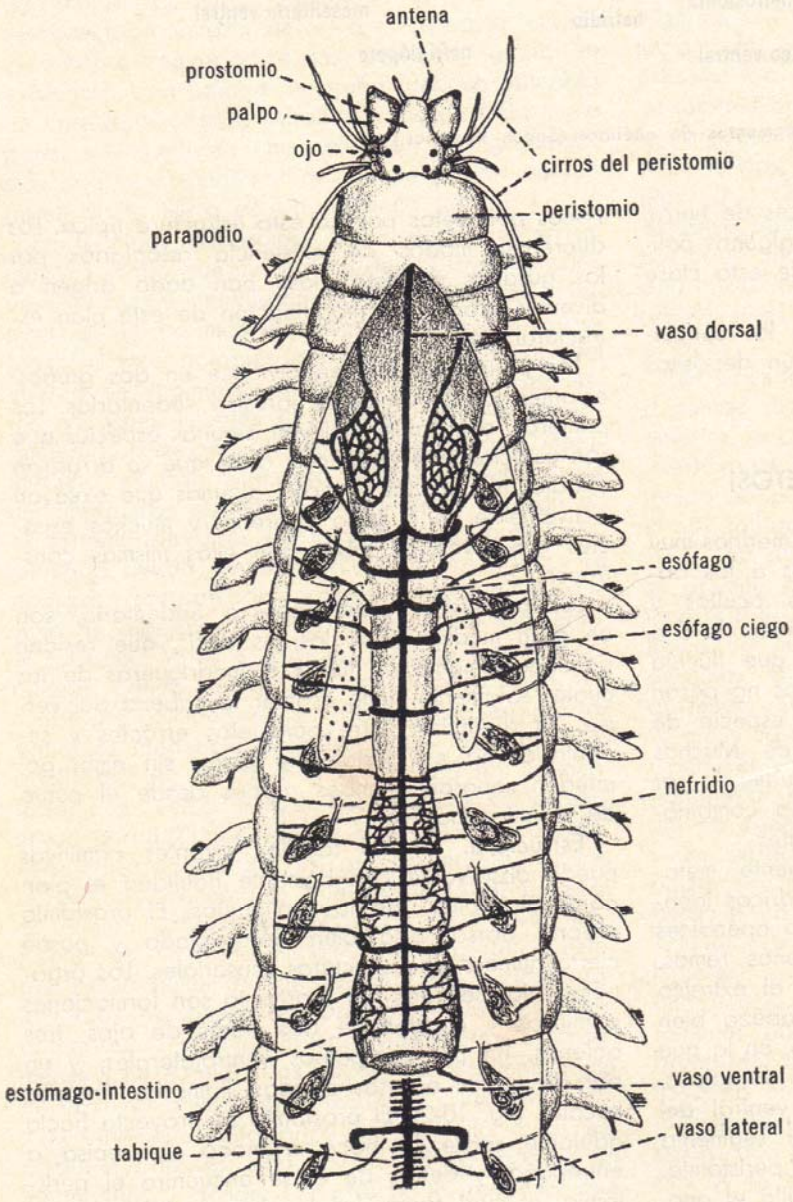


FIG. 10-2. *Nereis* (vista dorsal). Según Brown.)

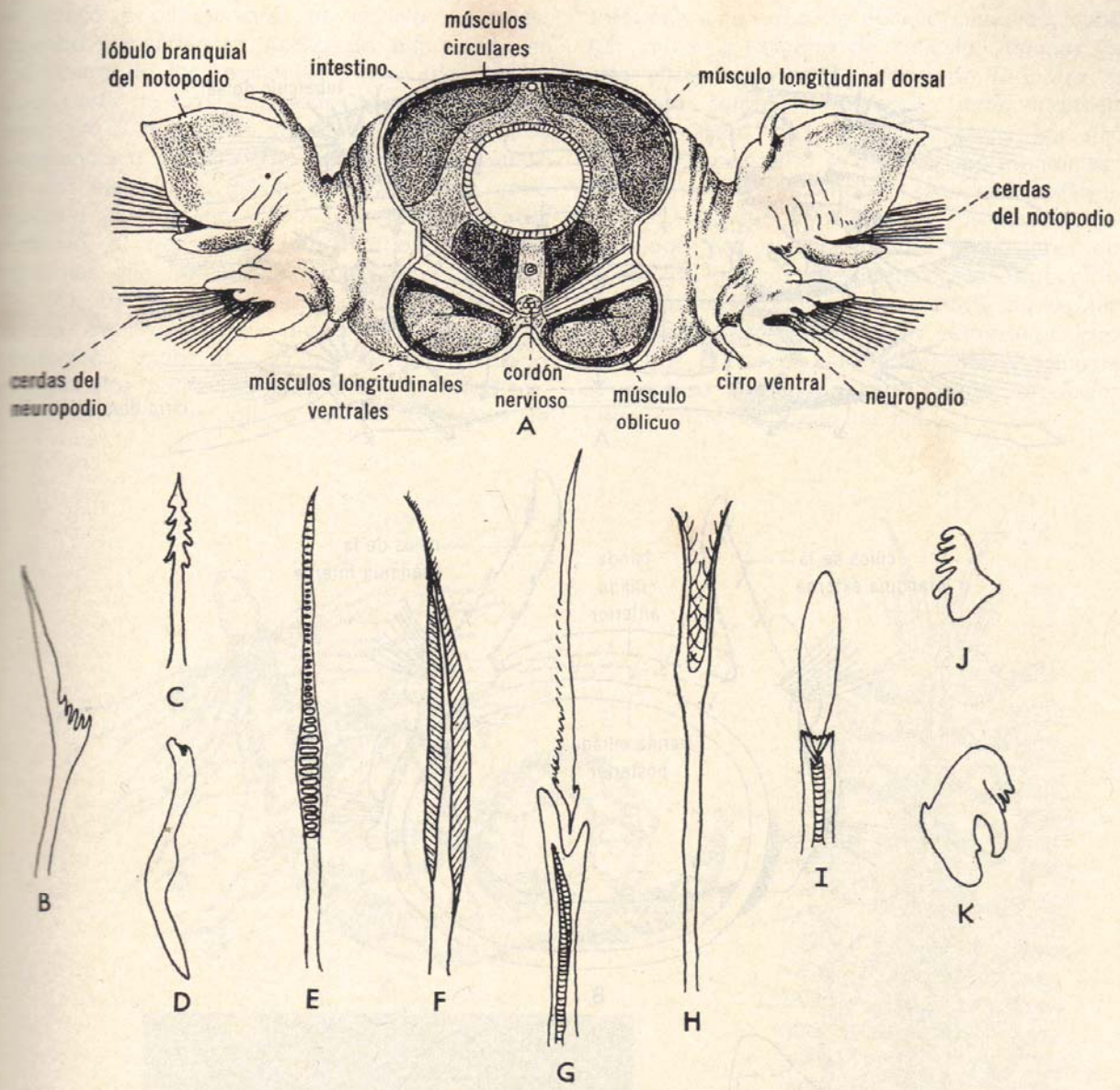


FIG. 10-3. A, Segmento corporal de *Nereis* (vista posterior). (Según Snodgrass.) B a K, Varios tipos de cerdas de poliquetos: B, de Salmacina; C, de *Hermione*, gusano escamoso; D, Cerda ganchuda de *Arenicola*; E, de *Nephthys*; F, de *Amphitrite*; G, Cerda articulada de *Nereis*; H, de *Nephthys*; I, Cerda natatoria de un nereido; J, Cerda ganchuda de Serpula; K, Cerda ganchuda de *Polymnia*. (B a K, según Fauvel.)

El extremo distal de cada uno de los dos parapodios se invagina para formar una bolsa o saco en el cual se localizan muchas cerdas o filamentos quitinosos que se proyectan en forma radiada. Cada una de estas cerdas es secretada por una sola célula en la base del saco y generalmente se proyecta a considerable distancia del extremo del parapodio.

Como los parapodios están comprimidos lateralmente, las cerdas unidas a cada uno de ellos tienden a desplegarse en abanico y adoptan una gran variedad de formas, importantes sin duda en la identificación del poliqueto; los haces de cerdas de una especie determinada suelen estar compuestos de más de un tipo de las mismas. En la figura 10-3 se ven en esquema algunas de las muchas formas de cerdas, y se incluye un tipo articulado característico de buen número de poliquetos errantes comunes. Los sacos producen constantemente nuevas cerdas que substituyen a las más viejas que se pierden.

Los miembros de la familia Amphinomidae, que viven en corales y debajo de piedras, poseen cerdas tubulares quebradizas que contienen veneno, y que utilizan como defensa; tan pronto como el verme dobla su cuerpo se tornan erécti-les. Las especies de esta familia son conocidas comúnmente como gusanos de fuego por el dolor que producen con sus cerdas.

Los segmentos corporales de los poliquetos son generalmente similares; sin embargo, en muchas especies sedentarias se observa tendencia neta

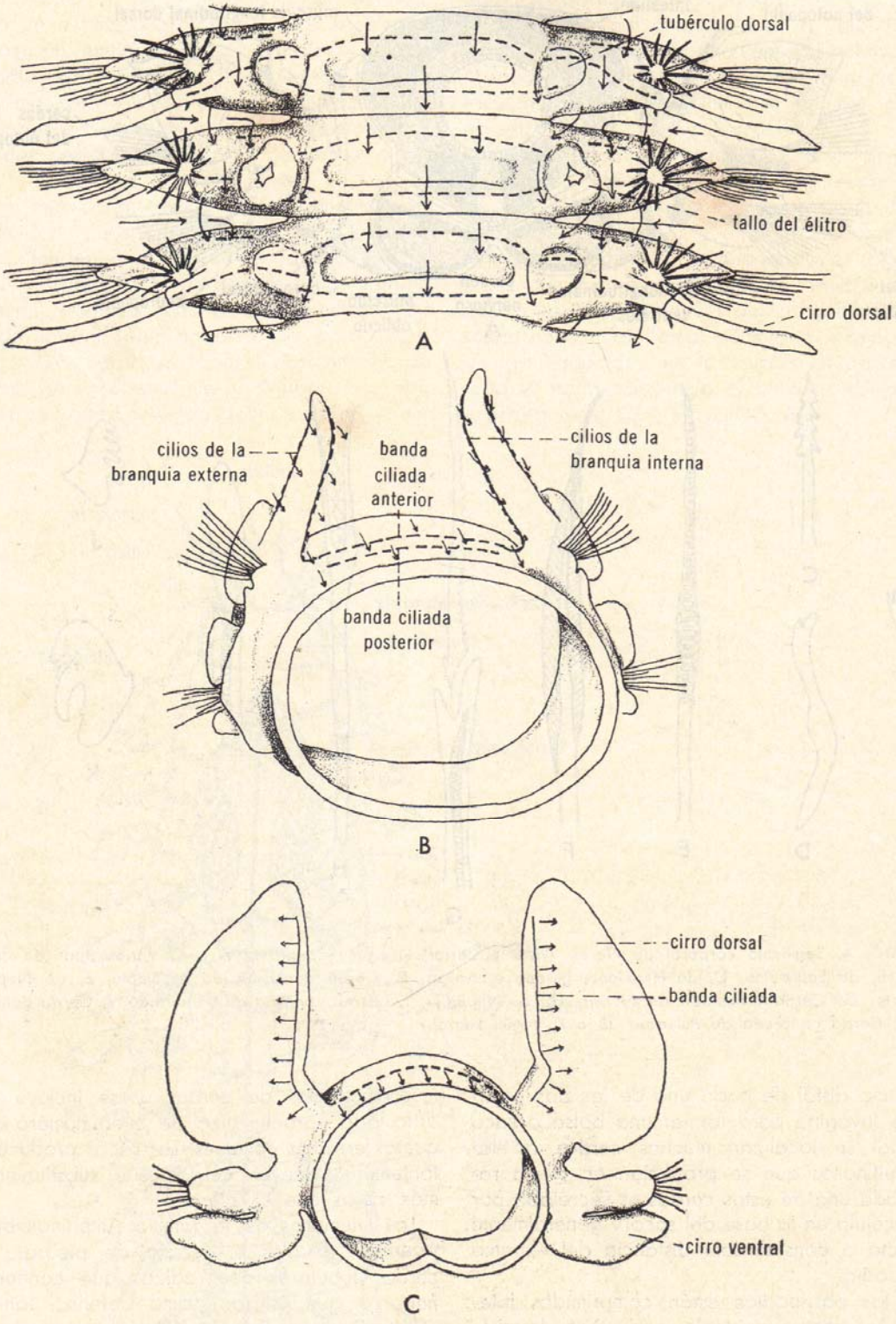


FIG. 10-4. Disposición superficial de los cilios en tres poliquetos. Las flechas indican la dirección de las corrientes de agua. A, *Harmothoë imbricata*. B, *Nerrine cirratulus*. C, *Phyllodoce laminosa*. (Según Segrove.)

del tronco a diferenciarse en distintas regiones, pudiendo depender tal hecho de diferencias en el diámetro de los segmentos; ahora bien, en la mayor parte de los casos todo obedece a variaciones en la naturaleza de los parapodios, o a la presencia o ausencia de branquias. Así, vemos, que por ejemplo el gusano excavador de cebo *Arenicola* posee una "cabeza" compuesta del prostomio, el peristomio, y de varios segmentos corporales que han perdido sus parapodios (fig. 10-6, *A*). La región cefálica es seguida por un "tronco" de 19 segmentos provistos de parapodios y branquias, y por una "cola" posterior formada de segmentos pequeños y carente de apéndices. El tegumento de los poliquetos está compuesto de solamente una capa de epitelio cilíndrico, cubierta por una más delgada de cutícula. Algunas veces esta última es estriada, como en *Diopatra*, produciendo colores purpúreo y verde iridiscentes. Cierto número de poliquetos, como los sílidos, gusanos escamosos, y algunos representantes de la familia Chaetopteridae, son luminiscentes; el material del que depende esta propiedad es sesecretado por algunas células glandulares epiteliales. En los gusanos escamosos, estas glándulas están localizadas en la superficie de los élitros. Las escamas emiten luz azul o verde, una después de otra. El moco luminiscente de *Chaetopterus* se dispersa a menudo en el agua, produciendo luminiscencia en forma de nube.

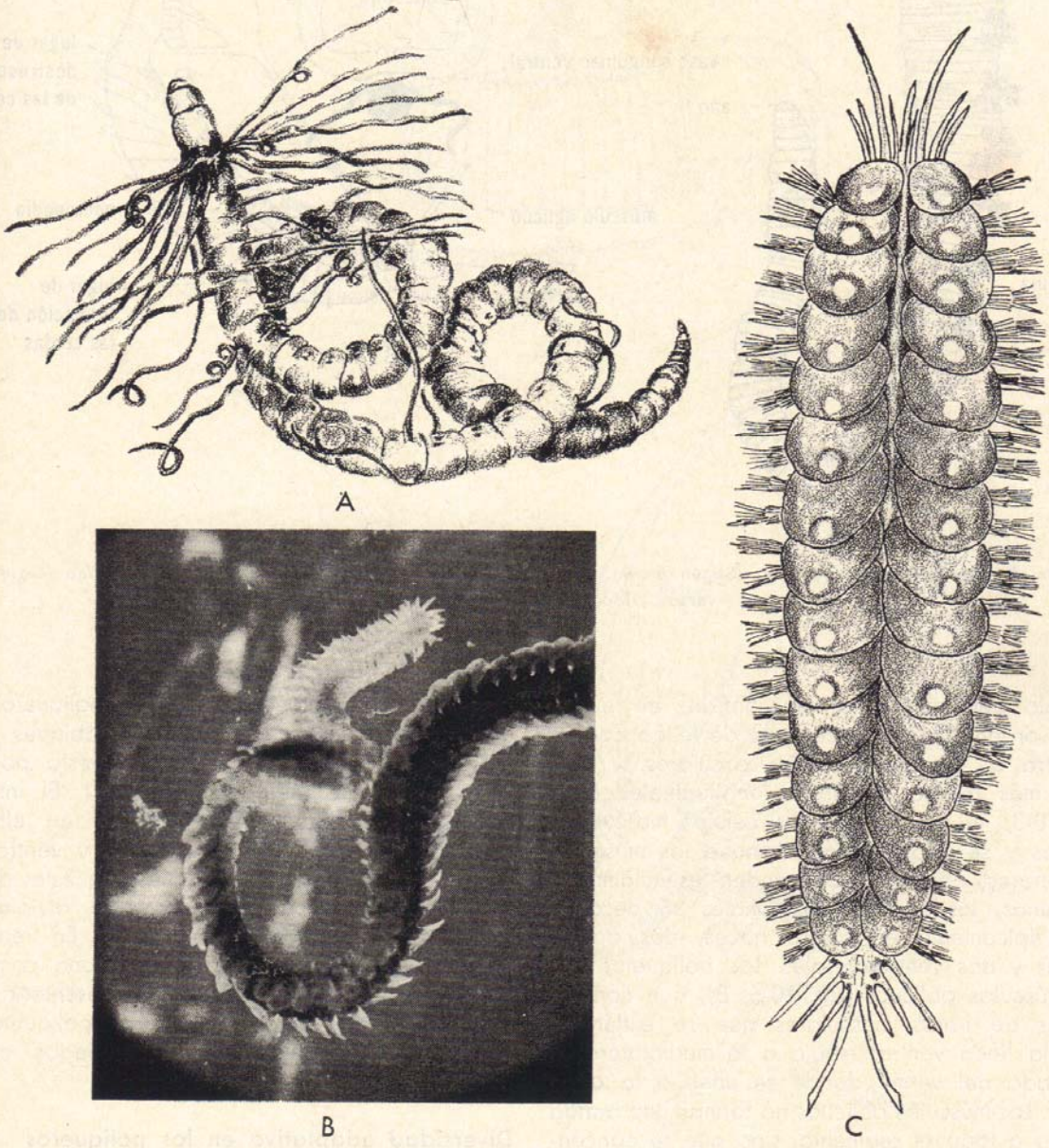


FIG. 10-5. A, *Cirratulus cirratus*, poliqueto con cirros dorsales filamentosos que funcionan como branquias. (Según McIntosh, tomado de Fauvel.) B, Extremidad anterior de un poliqueto filodócido. C, *Lagisca flocculosa*, gusano escamoso. Según McIntosh.)

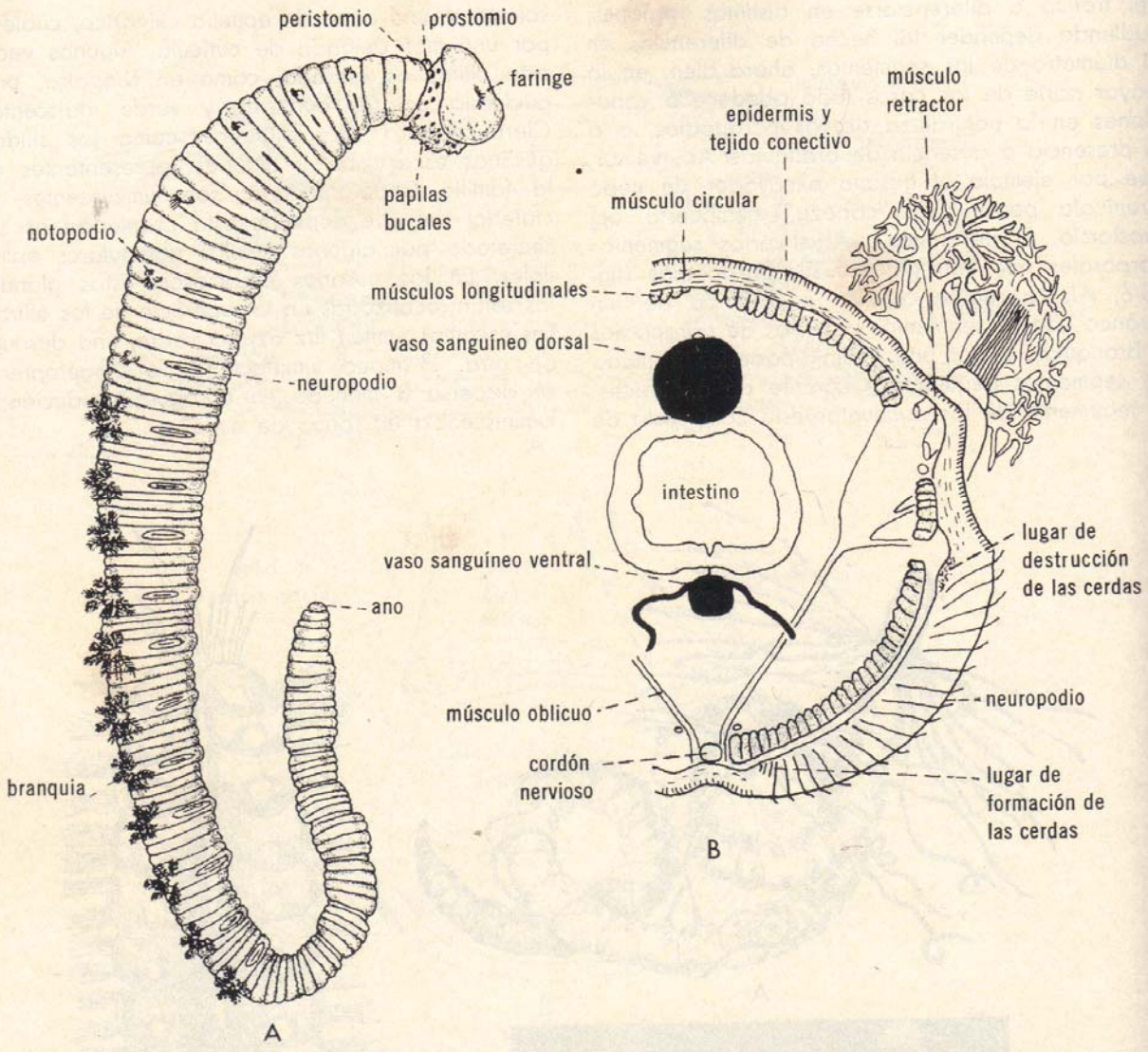


FIG. 10-6. A, *Arenicola* (vista lateral). (Según Brown.) *B*, Segmento provisto de cerdas de *Arenicola marina* (corte transversal). (Modificado de Wells.)

Debajo del epitelio se encuentran, en el siguiente orden, una capa delgada de tejido conectivo, otra de fibras musculares circulares, y otra mucho más gruesa de fibras longitudinales (figs. 10-1; 10-3, *A*, y 10-6, *B*); las células musculares son lisas y se anastomosan. Aunque los músculos de la pared corporal comprenden esencialmente dos vainas, las fibras longitudinales se descomponen típicamente en cuatro haces, dos dorsolaterales y dos ventrolaterales. Los poliquetos poseen músculos oblicuos (fig. 10-6, *B*), que constan de tiras de fibras musculares que se extienden desde la línea ventral media a la mediolateral a cada lado del verme donde se unen a la capa circular. Los músculos oblicuos no forman una banda continua a todo el segmento, sino que se concentran primariamente a nivel de los parapodios.

Una capa de músculo longitudinal contornea el celoma y es cubierta en su parte interna por el peritoneo. El amplio celoma de los poliquetos está dividido en compartimientos por tabiques transversales, cada uno de ellos compuesto por una doble capa de peritoneo (fig. 10-1). El intestino pasa por los tabiques penetrando en ellos, y además se halla suspendido dorsal y ventralmente por mesenterios longitudinales. De esta manera cada compartimiento celómico está dividido en dos mitades, derecha e izquierda. En realidad, sin embargo, rara vez se observa una compartimentación tan perfecta, pues los mesenterios casi nunca son completos, y en muchos poliquetos los tabiques están débilmente desarrollados o han desaparecido parcial o totalmente.

Diversidad adaptativa en los poliqueros

POLIQUETOS REPTANTES. Este tipo de animales que viven debajo de piedras y conchas, en algas

y entre hidroides, briozoarios, y otros organismos sésiles, presentan casi siempre la forma corporal "típica", considerada como general, que acabamos de describir. En estos vermes el prostomio posee ojos y otros órganos sensoriales, los parapodios están bien desarrollados, y los segmentos corporales son generalmente similares. Pertenecen a esta categoría buen número de familias de poliquetos, entre los que cabe incluir los nereidos (figs. 10-2 y 10-7, *A*), los sílidos, los filodócidos con sus cirros ventrales y dorsales aplanados en forma de hoja (fig. 10-5, *B*), y los gusanos escamosos.

Estos últimos reciben tal nombre por los élitros o escamas peculiares parecidas a placas que cubren su cuerpo (figs. 10-7 y 10-5, *C*). Cada escama es una placa aplanada unida por un pequeño tallo a la pared corporal dorsolateral

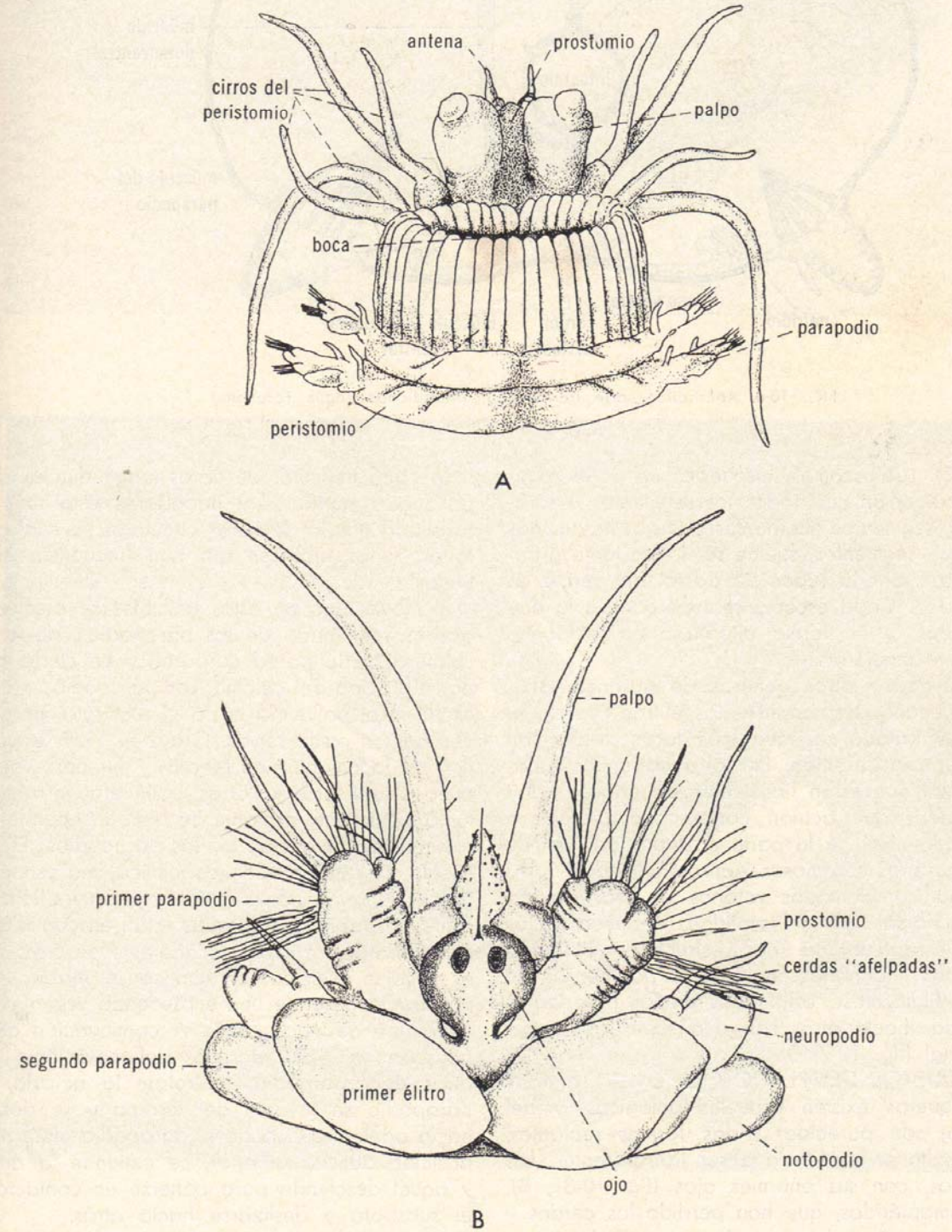


FIG. 10-7. A, Parte anterior de *Nereis* (vista ventral.) (Según Snodgrass.) *B*, Porción anterior del ratón de mar, *Aphrodita aculeata* (vista dorsal). (Según Fordham.)

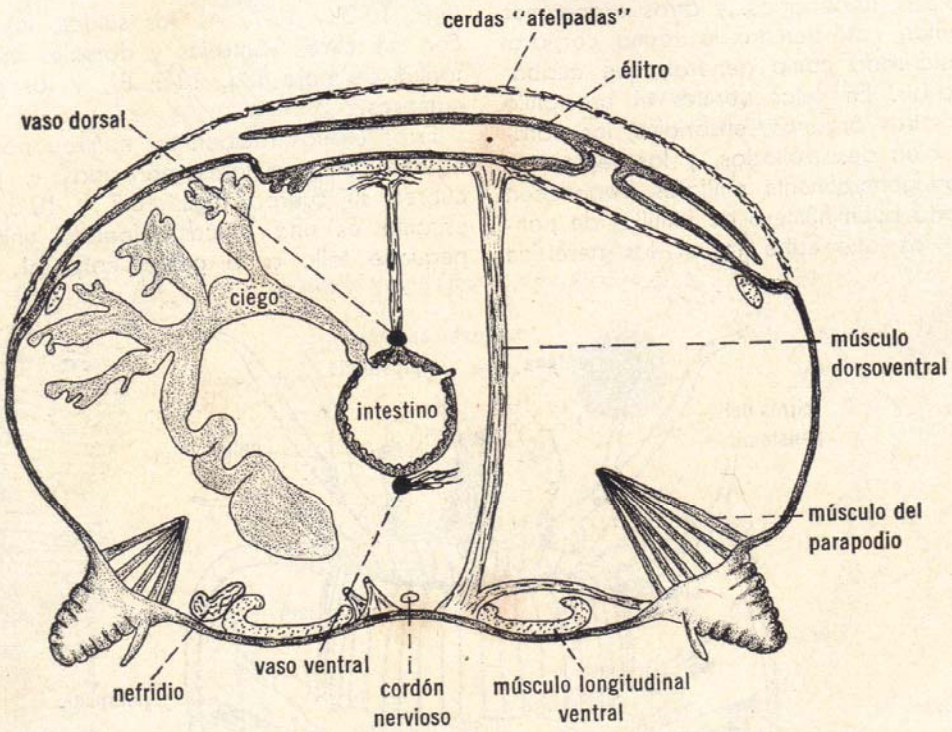


FIG. 10-8. *Aphrodita* (corte transversal). (Modificado según Fordham.)

(fig. 10-8). Las escamas, dispuestas en pares, pueden aparecer en casi todos los segmentos o solamente en segmentos alternantes. Aunque hay menos élitros que segmentos, suelen ser lo bastante grandes para cubrir la superficie dorsal del verme en su totalidad. Cada escama se superpone a la que está detrás, y en forma alternada en los lados derecho e izquierdo.

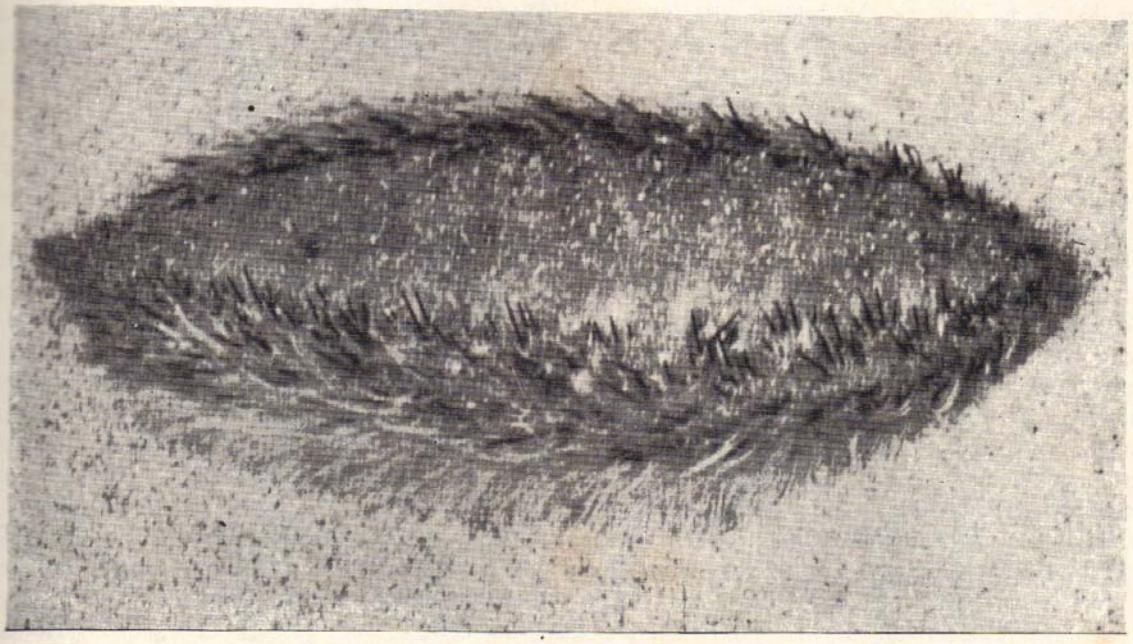
En *Polynoë* y otros géneros de gusanos escamosos, pueden desprenderse los élitros cuando el verme es irritado, aunque más tarde se forman otros por regeneración. Por otra parte, las escamas de *Iphinoe* están firmemente adheridas, y tan esclerosadas que actúan como capa protectora blindada a nivel de la parte posterior del animal. En los gusanos escamosos *Aphrodita* (fig. 10-9, *A*) y *Laetmonice* (llamados ratones de mar) la superficie dorsal en su totalidad, incluyendo los élitros, está cubierta por estructuras filiformes "afelpadas", formadas en realidad por cerdas de aspecto filamentoso originadas en los notopodios y dirigidas hacia atrás sobre la superficie dorsal del animal (fig. 10-7, *B*).

POLIQUETOS DEL PLANCTON. En seis familias de poliquetos existen especies pelágicas o del plancton; son parecidas a las formas reptantes, pero resalta su tendencia a ser transparentes. Los alciópidos, con sus enormes ojos (fig. 10-31, *B*), y los tomoptéridos, que han perdido las cerdas y poseen pequeñas aletas membranosas en los parapodios, son los más especializados entre las familias pelágicas.

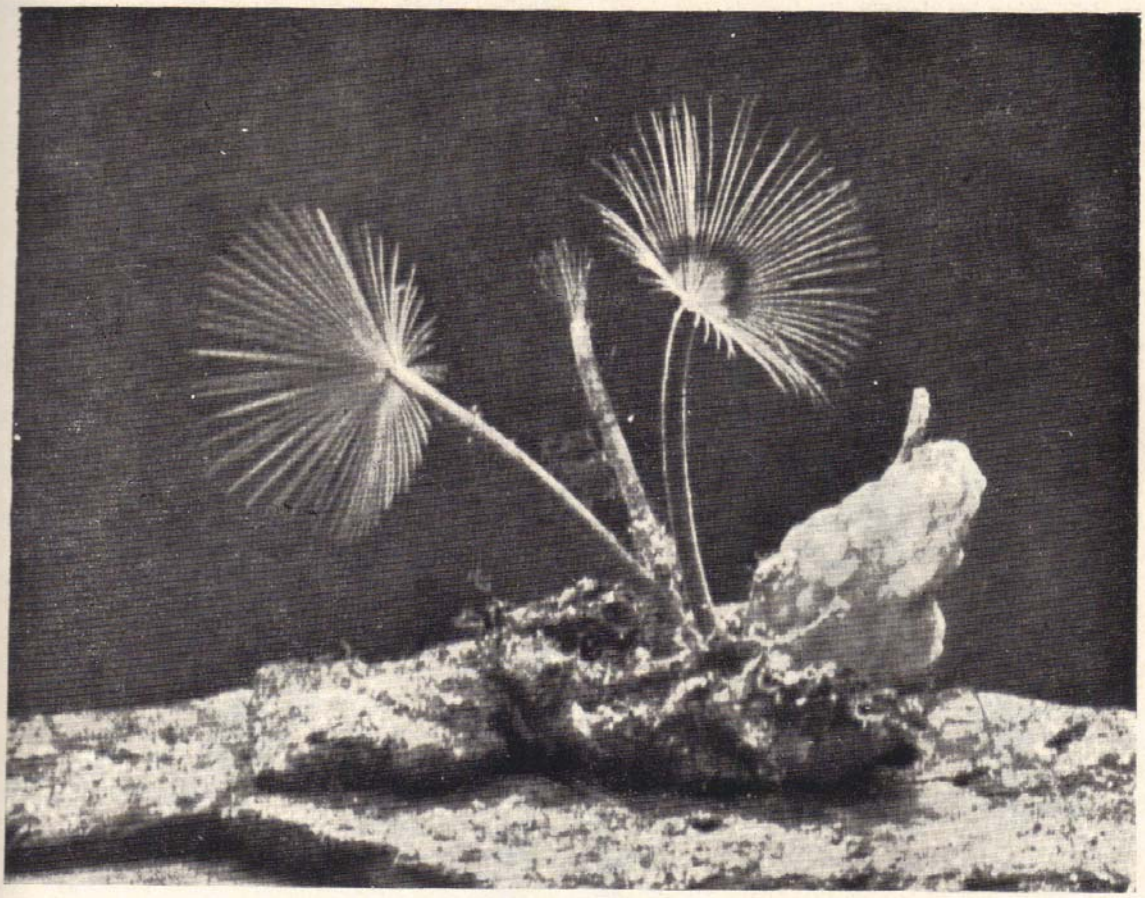
La capa muscular de fibras longitudinales de los poliquetos reptantes y nadadores está más desarrollada que la de fibras circulares, la cual puede faltar, y los tabiques son con frecuencia incompletos.

El movimiento en estos animales se efectúa por acción combinada de los parapodios, de la musculatura de la pared corporal, y en cierto grado por el líquido del celoma. Los parapodios y cerdas impulsan al poliqueto hacia el substrato, pero rara vez actúan como remos. Gray, en 1939, estudió el tipo de locomoción en *Nereis*, y sus observaciones pueden aplicarse a otros poliquetos errantes. El lento movimiento reptante de *Nereis* depende enteramente de la acción de los parapodios. El movimiento de estas estructuras implica una especie de golpe de remo hacia atrás netamente eficaz, durante el cual los parapodios están en contacto con el substrato, y otro hacia adelante en cuyo curso, al elevarse, pierden contacto con el terreno. Cada parapodio describe una elipse cada vez que completa uno de estos ciclos. A continuación de una pausa en el ciclo, después del movimiento hacia atrás del parapodio, se retrae la acícula, y el parapodio se levanta del terreno y se desplaza hacia adelante. Cuando el parapodio alcanza una posición oblicua anterior, se extiende la acícula, y aquél desciende para ponerse en contacto con el substrato y deslizarse hacia atrás.

El movimiento combinado eficaz de los numerosos parapodios impulsa al verme hacia adelante. Los dos parapodios de cada segmento tra-



A



B

FIG. 10-9. *A*, Ratón de mar, *Aphrodita aculeata* (vista dorsal). Amplia faja uniforme dorsal cubierta de cerdas ...gadas. *B*, Gusano flabeliforme o pavo real, *Sabella pavonina*, con sus radiolos extendidos que se proyectan por la ...rtura de los tubos de granos de arena. (Ambas por cortesía de D. P. Wilson.)

bajan en forma alternada, y no simultánea, y la acción de los mismos tiene lugar en ondas sucesivas a lo largo del borde lateral del verme. Gray observó que cuando se inicia el movimiento, corre una onda de activación a lo largo del verme que afecta del cuarto al octavo parapodios.

Tan pronto como un parapodio comienza su movimiento de remo eficaz, el inmediato que le precede se desplaza hacia adelante e inicia el suyo. Las ondas de activación crean así movimientos hacia adelante, no hacia atrás. La activación tiene lugar a ambos lados del cuerpo, pero las ondas alternan en cada uno de ellos; así, vemos que cuando un grupo determinado de parapodios actúa activamente como remo, los correspondientes del lado opuesto se hallan en la fase de recuperación de dicho movimiento.

Además de la locomoción por medio de parapodios los movimientos ondulantes del cuerpo brindan al verme capacidad para nadar y arrastrarse; dichas ondulaciones son producidas por ondas de contracción en los músculos longitudinales de la pared corporal, las cuales coinciden con las ondas alternantes de actividad de los parapodios que acabamos de describir. Se contraen los músculos longitudinales de un lado de cada segmento cuando se desplaza hacia adelante el parapodio del mismo lado; los músculos se relajan entonces a medida que el parapodio se dirige hacia atrás en su movimiento de remo activo y eficaz. Como señaló Gray, la fuerza principal de propulsión en este tipo de movimiento procede no de la actividad de los parapodios, sino de las contracciones corporales que ejercen presión contra los puntos de contacto logrados por los parapodios.

POLIQUETOS EXCAVADORES. Muchas familias de poliquetos se han adaptado a la vida errante en madrigueras. Los gusanos excavadores más activos incluyen especies de glicéridos, lumbrinereidos, ofélidos, y capitélidos. Las adaptaciones de estos singulares vermes son notablemente parecidas a las observadas en las lombrices de tierra entre los oligoquetos. El prostomio es reducido y puntiagudo, y generalmente faltan ojos, palpos y tentáculos (figs. 10-10 y 10-18, *A*). Sobre todo en los capitélidos es neta la tendencia a reducción de los parapodios.

Como las lombrices de tierra, los gusanos excavadores se desplazan a través del substrato mediante contracciones peristálticas. La capa muscular circular de la pared corporal está bien desarrollada, y los tabiques establecen compartimien-

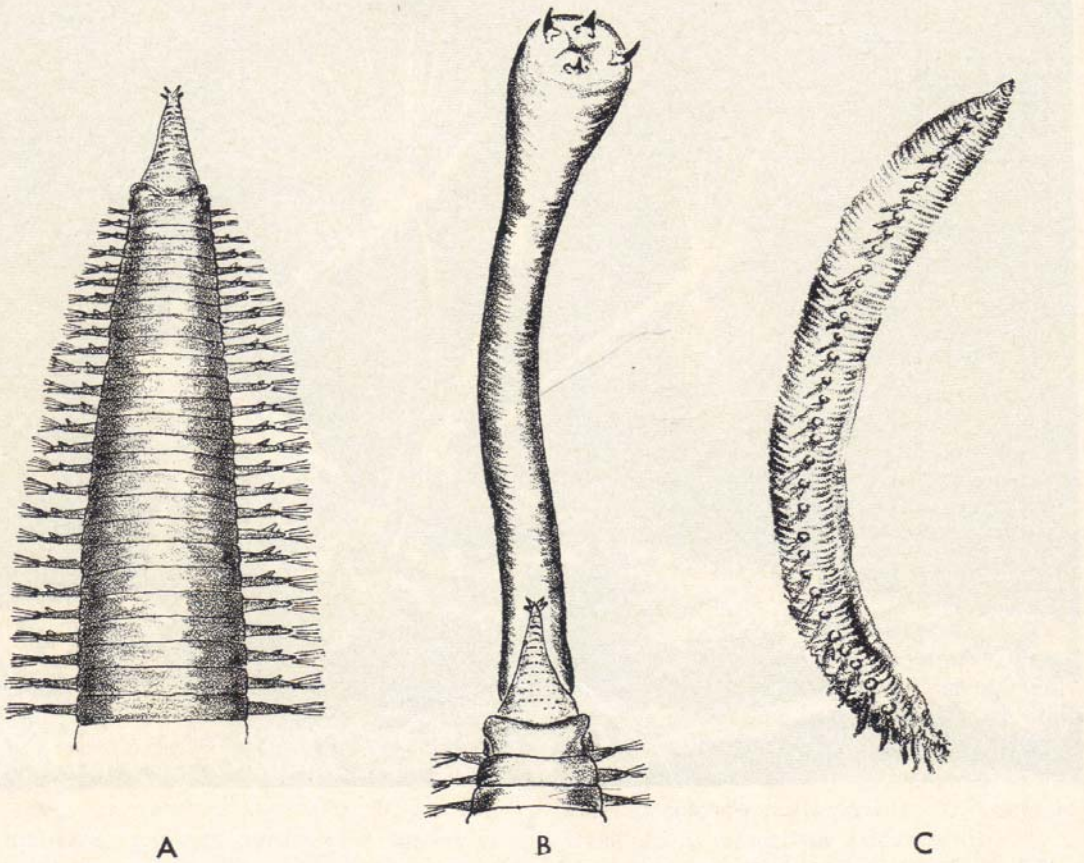
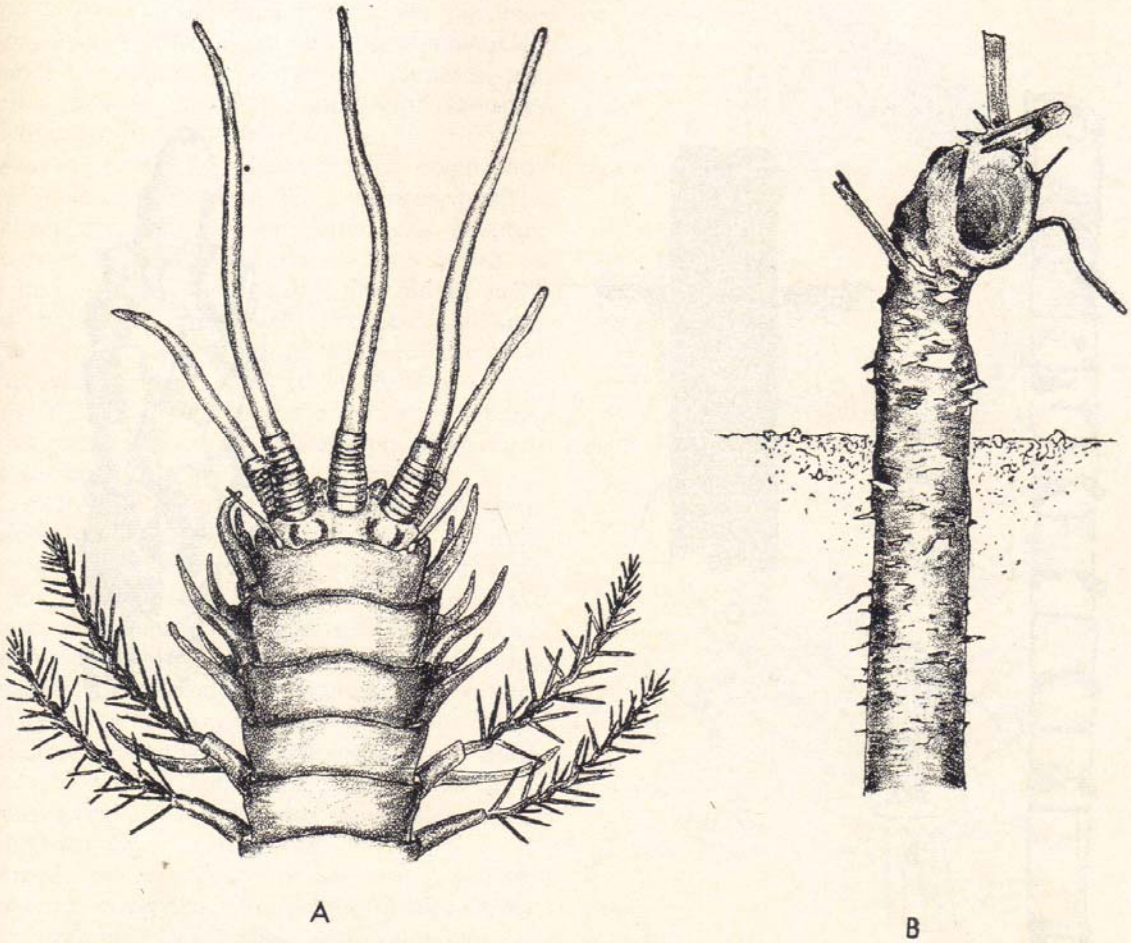


FIG. 10-10. A, Extremidad anterior de *Glycera* (vista dorsal). B, Cabeza de *Glycera* con probóscide en protrusión. C, *Ophelia limacina*. (A y B del natural; C, según McIntosh, tomado de Fauvel.)



A B

FIG. 10-11. *A*, Cabeza y los dos primeros segmentos de *Diopatra* provistos de branquias (vista dorsal). *B*, Tubo apergaminado en forma de embudo de *Diopatra*.

tos bien definidos en el líquido celómico, con lo cual se localiza la función esquelética de dicho líquido. Las ondas de contracción que corren a todo lo largo del cuerpo provocan movimientos hacia adelante en ambos lados simultáneamente, y no en forma alternada.

En las regiones corporales donde están contraídos los músculos longitudinales y relajados los circulares, la fuerza del líquido celómico se ejerce hacia afuera, con expansión subsiguiente del cuerpo. Durante esta fase los parapodios, o por lo menos las cerdas que de ellos nacen, se hallan extendidos y firmemente anclados en la pared de la excavación. En regiones vecinas del cuerpo tiene lugar una acción inversa; los segmentos están alargados y extendidos hacia adelante.

Muchos poliquetos ocupan madrigueras excavadas más o menos fijas en el substrato. Estos excavadores sedentarios incluyen miembros de ciertas familias como Arenicolidae (arenicólidos) (lombrices de cebo), Terebellidae (terebélidos), y Cirratulidae (cirratúlidos). Este grupo de gusanos suele carecer de órganos sensoriales en el protostomio, pero la región cefálica ostenta con frecuencia estructuras especializadas para alimentación (fig. 10-19). Los parapodios están muy reducidos y representados en parte por rugosidades transversales con cerdas modificadas en forma de gancho, a las que se da el nombre de uncinos (figs. 10-3, *J* y *K*, y 10-6, *B*). El tronco de estas especies sedentarias muestra tendencia a diferenciarse en regiones (fig. 10-6, *A*).

POLIQUETOS TUBICOLAS. Muchas familias de poliquetos han desarrollado por evolución el hábito de establecer su residencia en tubos; pueden calificarse estos vermes como grupos adaptativos. El primero está representado por la familia Eunicidae, algunas de cuyas secciones son tubícolas. Estos poliquetos son carnívoros y se asoman a la abertura del tubo para aprisionar a las presas que pasan. Como ocurre con su movilidad y hábitos carnívoros, los eunícidos tubícolas no se diferencian grandemente de los poliquetos reptantes. Tienen estas especies órganos sensoriales bien desarrollados en el protostomio, y los parapodios no se encuentran notablemente reducidos (figura 10-11, *A*).

El tubo de los eunícidos es generalmente recto y situado verticalmente en el lodo o la arena; puede estar compuesto de granos de arena unidos

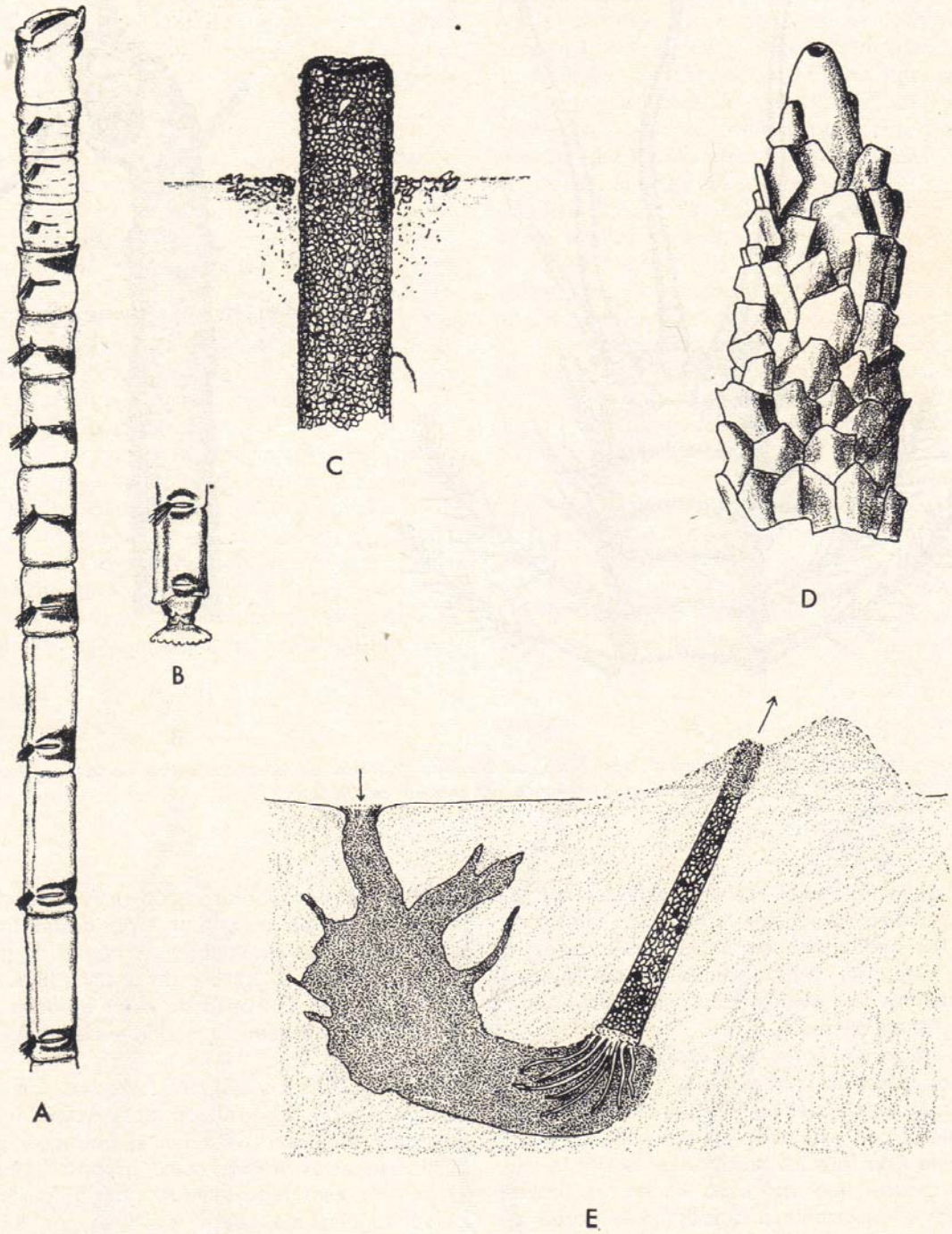


FIG. 10-12. A, Mitad anterior del gusano de bambú, *Clymenella*. B, Extremidad posterior. C, Tubos de granos de arena de *Clymenella*. D, Parte anterior del tubo de grano de arena de *Owenia* con capa externa de granos de arena superpuestos. En la parte superior asoma la parte membranosa del tubo secretada (Según Watson.) E, *Pectinaria* y tubo de grano de arena en posición normal, enterrada. Las flechas indican el camino seguido por la corriente de agua. (Según Wilcke, tomado de Kaestner.)

por una substancia parecida a cemento, por material orgánico secretado, o por una combinación de ambos. Las secreciones son producidas por glándulas localizadas en las superficies ventrales de los segmentos.

Algunas especies del género Eunice como *Diopatra* y *Onuphis* construyen tubos lodosos, gruesos o membranosos, que pueden observarse en gran número en las zonas marinas situadas entre la marea alta y baja, que reciben también el nombre de litoral. La porción que proyecta del tubo se incurva y ensancha en el extremo como la chimenea de un barco (fig. 10-11, *B*). Las chimeneas están camufladas con trozos de conchas, algas, y otros residuos que el gusano acumula, y coloca en posición con su boca.

Las restantes familias de poliquetos tubícolas pertenecen al grupo Sedentaria, y están notablemente modificados por su tipo de existencia en tubos. Las adaptaciones son muy parecidas a las de otros excavadores sedentarios. Los órganos sensoriales del protostomio están muy reducidos o no existen, observándose con frecuencia estructuras especiales para alimentación en la parte anterior. Los parapodios, también reducidos, están provistos de cerdas uncinadas para fijarse a la pared del tubo, y los segmentos corporales suelen estar diferenciados en regiones.

Los tubos formados de granos de arena por los miembros de la familia Maldanidae (maldánidos), llamados gusanos de bambú, son frecuentes en las zonas del litoral. Estos vermes, cuyo extremo anterior está dirigido hacia abajo en el tubo, tienen cabeza truncada, y los parapodios están reducidos a rugosidades con aspecto de nudos de caña (fig. 10-12, *A*, *B*, y *C*).

Los miembros de las familias Sabellariidae (sabeláridos) y Pectinariidae (pectináridos) construyen tubos con granos de arena, y sus cabezas netamente modificadas ostentan cerdas fuertes y muy visibles. En los sabeláridos, la fusión y crecimiento hacia adelante de dos segmentos ha dado lugar a la formación en el dorso de un opérculo que bloquea la entrada del tubo (fig. 10-13). El tubo de los pectináridos, con bella forma de cono, abre su extremo más angosto en la superficie de la arena (fig. 10-12, *E*). Las cabezas de estos gusanos presentan hileras de cerdas grandes y llamativas que utilizan para excavar.

Owenia, de la familia Oweniidae, lleva su tubo de un lado a otro, y utiliza la chimenea como un tornillo. El tubo está compuesto de un revestimiento membranoso interno secretado y de una capa externa de granos de arena; la flexibilidad del mismo depende de la presencia de granos de arena aplanados que se adhieren o fijan por uno de sus bordes solamente y se superponen a los granos vecinos (figs. 10-12, *D*, y 10-14, *B*). La superficie externa de este tubo parece un techo de tejas con los bordes libres de los granos proyectando hacia arriba. En los owenidos cada uno de los siete primeros segmentos corporales posee un par de glándulas largas en las partes laterales del celoma; desde cada glándula se extiende un conducto a través de la pared corporal que se abre en la vecindad de los haces de cerdas (no existen parapodios). Estas glándulas elaboran un material viscoso que forma el revestimiento membranoso del tubo. Para producir el revestimiento, el gusano gira en el tubo, y las cerdas o los segmentos portadores de glándulas actúan como cepillos que aplican la secreción a medida que fluye por las aberturas del conducto.

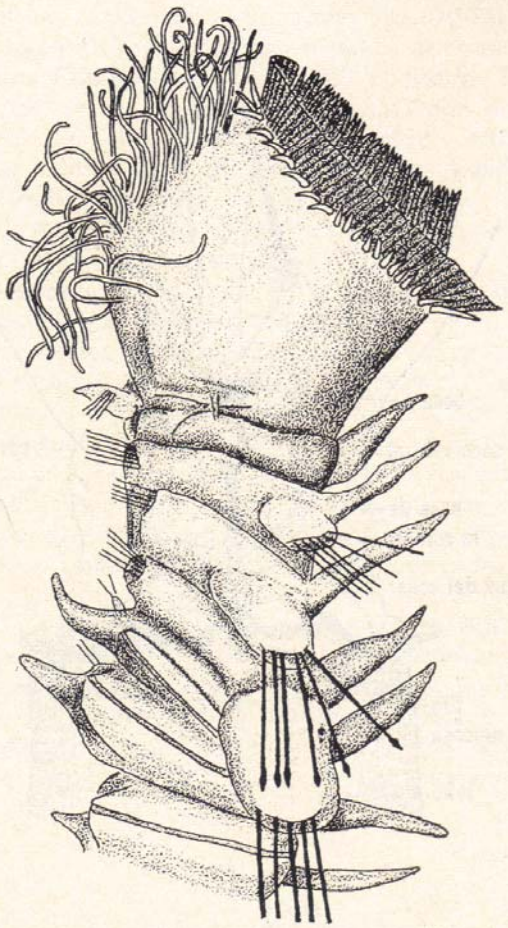


FIG. 10-13. Extremidad anterior de Sabellaria (vista lateral). (Según Ebling, tomado de Kaestner.)

Constituye una operación enteramente aparte la adición de material a los granos de arena y capas de cemento. Dichos granos son acumulados durante la alimentación, y aquellos adecuados para construir el tubo son almacenados en una bolsa ventral localizada debajo de la boca. Durante la construcción la bolsa se proyecta hacia afuera y atrás y fija un grano en el borde del tubo (fig. 10-14, *B*); con toda probabilidad la bolsa también secreta material de cemento.

Entre los ejemplares más bellos de los poliquetos sedentarios destacan los gusanos flabeliformes o

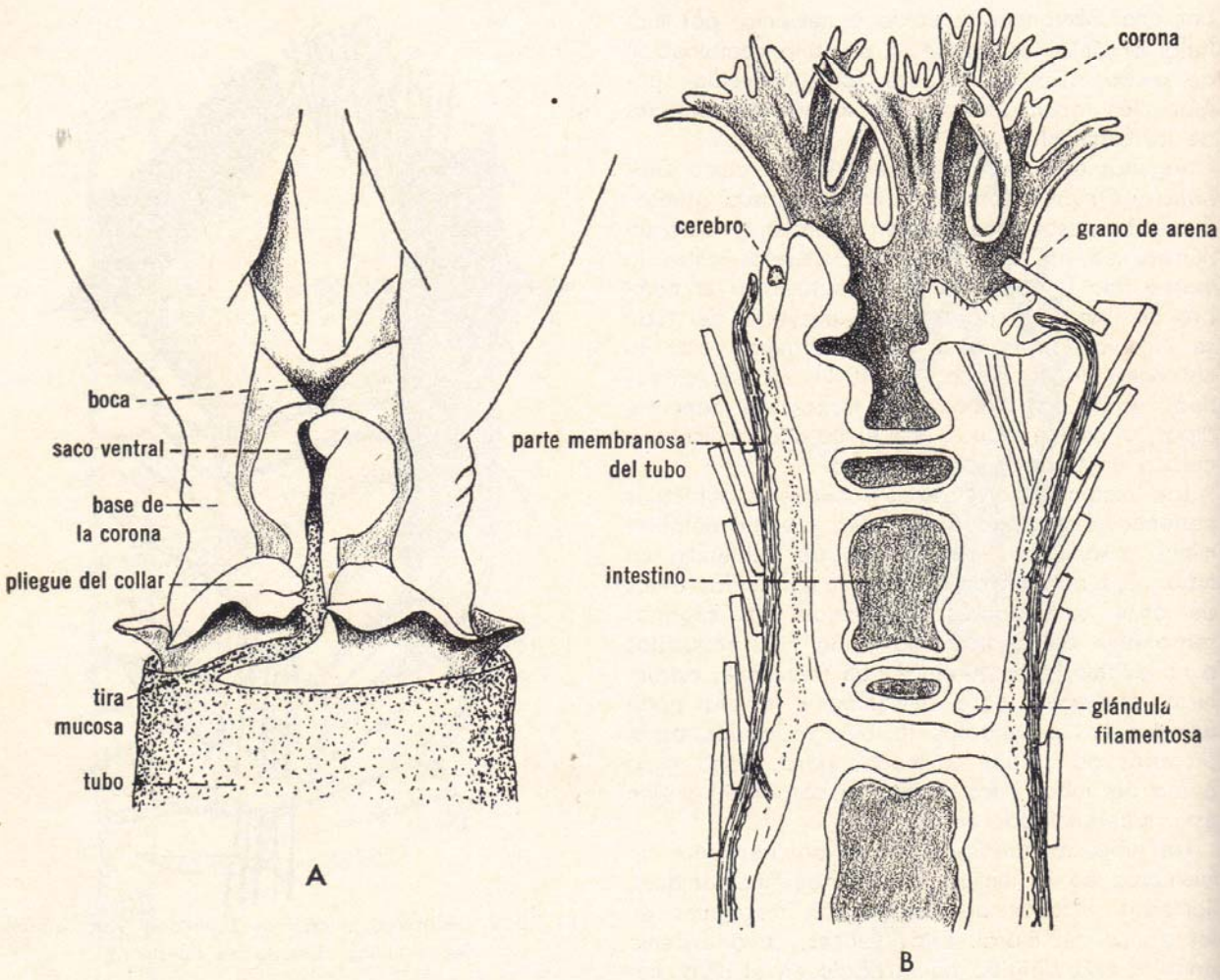


FIG. 10-14. A, El gusano flabeliforme, *Sabella pavonina*, en proceso de construcción del tubo (vista ventral). (Según Nicol.) B. *Owenia* en el momento de agregar un grano de arena al tubo (corte longitudinal). (Según Watson.)

en forma de abanico o de plumero, que comprenden las familias Sabellidae (sabeláridos) y Serpulidae (serpúlidos). En todos los miembros de este grupo como *Sabella* (fig. 10-9, *B*), *Potamilla*, *Hydroides* (fig. 10-15, *A*), *Serpula* y *Spirorbis*, el prostomio ha desarrollado para formar un número variable de procesos pinados o en pabellón llamados radiolos, que se enrollan o unen cuando el gusano esconde su parte anterior en el extremo libre del tubo. En *Myxicola* los radiolos que forman cada una de las mitades del embudo están unidos por una membrana delgada. Los gusanos serpúlidos flabeliformes que construyen tubos calcáreos, tienen casi todos sus radiolos dorsales en uno o en ambos lados, modificados en una protuberancia larga en forma de tallo llamada opérculo (fig. 10-15), el cual actúa como tapón protector en el extremo del tubo cuando la corona de radiolos se introduce en el mismo, pudiendo servir además como cámara incubadora.

En los gusanos flabeliformes sabeláridos que construyen tubos con granos de arena y moco, y en los serpúlidos constructores de tubos calcáreos, el peristomo se pliega para formar un collar netamente definido. Dicho collar se adapta al borde del tubo en su abertura y es la estructura principal que moldea las adiciones o agregados en el extremo del tubo. En los serpúlidos, dos grandes glándulas secretorias de carbonato de calcio se abren debajo de los pliegues del collar. Cuando se hacen adiciones al tubo, las secreciones de carbonato de calcio fluyen entre el collar y la pared corporal. Este espacio actúa entonces como molde en el cual se endurece la secreción y es fusionado simultáneamente como un nuevo anillo en el extremo del tubo.

En los sabeláridos los pliegues del collar también actúan como molde. Nicol (1930) ha dado una excelente descripción del proceso en *Sabella*, el cual construye tubos con granos de arena enclavados en moco. Estos vermes seleccionan los detritos acumulados por los abanicos ciliados, y los granos de arena de tamaño adecuado para la construcción del tubo son acumulados en un

par de sacos ventrales opuestos localizados debajo de la boca.

Las paredes de los sacos ventrales producen moco que es mezclado con los granos de arena en el interior de los mismos. Cuando se hacen adiciones al extremo del tubo (fig. 10-14, *A*), los sacos ventrales liberan moco en forma de cuerda o filamento, así como granos de arena en la parte inferior de los pliegues del collar, el cual está dividido en la porción ventral media, como la parte delantera de un cuello de camisa. Las estructuras filamentosas parecidas a cuerdas de materiales de construcción son recibidas en los pliegues del collar. El gusano gira lentamente en el tubo, y los pliegues actúan como un par de manos, que moldean y fijan el filamento al extremo del tubo. La operación es muy parecida al método indio de alfarería.

En sabeláridos y serpúlidos, la superficie ventral de cada segmento presenta un par de grandes cojines secretores de moco llamados glándulas protectoras o en escudo. Cuando el gusano gira, estas glándulas depositan una capa de moco sobre la superficie interna del tubo. También en los telebéridos se encuentran glándulas ventrales en escudo utilizadas para revestir la excavación que practican en el lodo o la arena (fig. 10-16). Se descubren estas glándulas en otros muchos poliquetos constructores de tubos, pudiendo estar situadas en la superficie dorsal en lugar de la ventral. En otros poliquetos, el moco utilizado en la construcción es secretado por glándulas localizadas alrededor de los parapodios.

Al ocuparnos de alimentación se describirán otros poliquetos tubícolas.

Nutrición. Los métodos de alimentación de los poliquetos guardan relación estrecha con los diversos modos de existencia que los caracterizan.

ALIMENTADORES RAPACES. Cabe incluir entre los mismos a la mayor parte de familias de especies reptantes, los eunícidos tubícolas, y los glicéridos y lumbrinereidos entre los excavadores errantes. Las presas de las especies rapaces constan de diversos invertebrados pequeños, incluyendo otros poliquetos, los cuales son capturados por medio de una faringe o probóscide que actúa en eversión; esta última suele ostentar dos o más quijadas quitinosas. La boca en los alimentadores rapaces, como en todos los poliquetos, se halla debajo del prostomio y bordeada lateral y ventralmente por el peristomio (fig. 10-7, *A*), y se abre en la probóscide, la cual deriva del estomodeo y

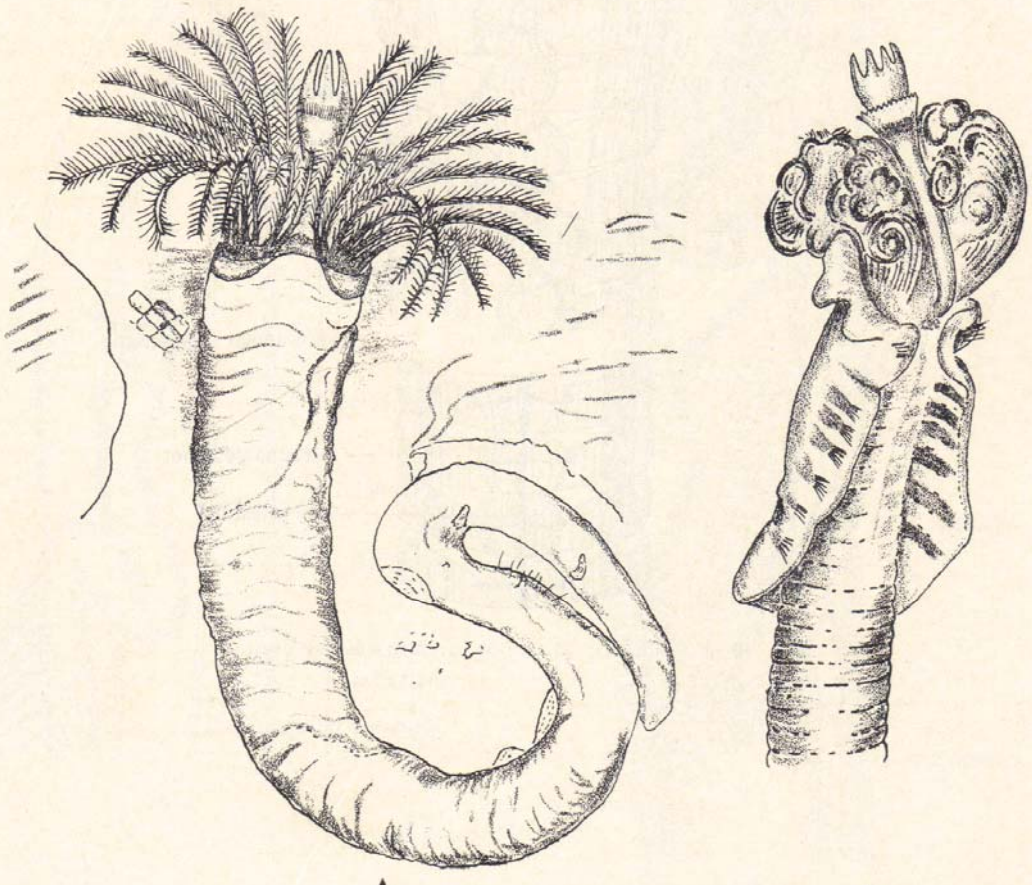


FIG. 10-15. *A*, El serpúlido, *Hydroides*, con radiolos y opérculo extendidos a partir del extremo del tubo calcáreo. *B*, *Hydroides* extraído del tubo; radiolos retraídos.

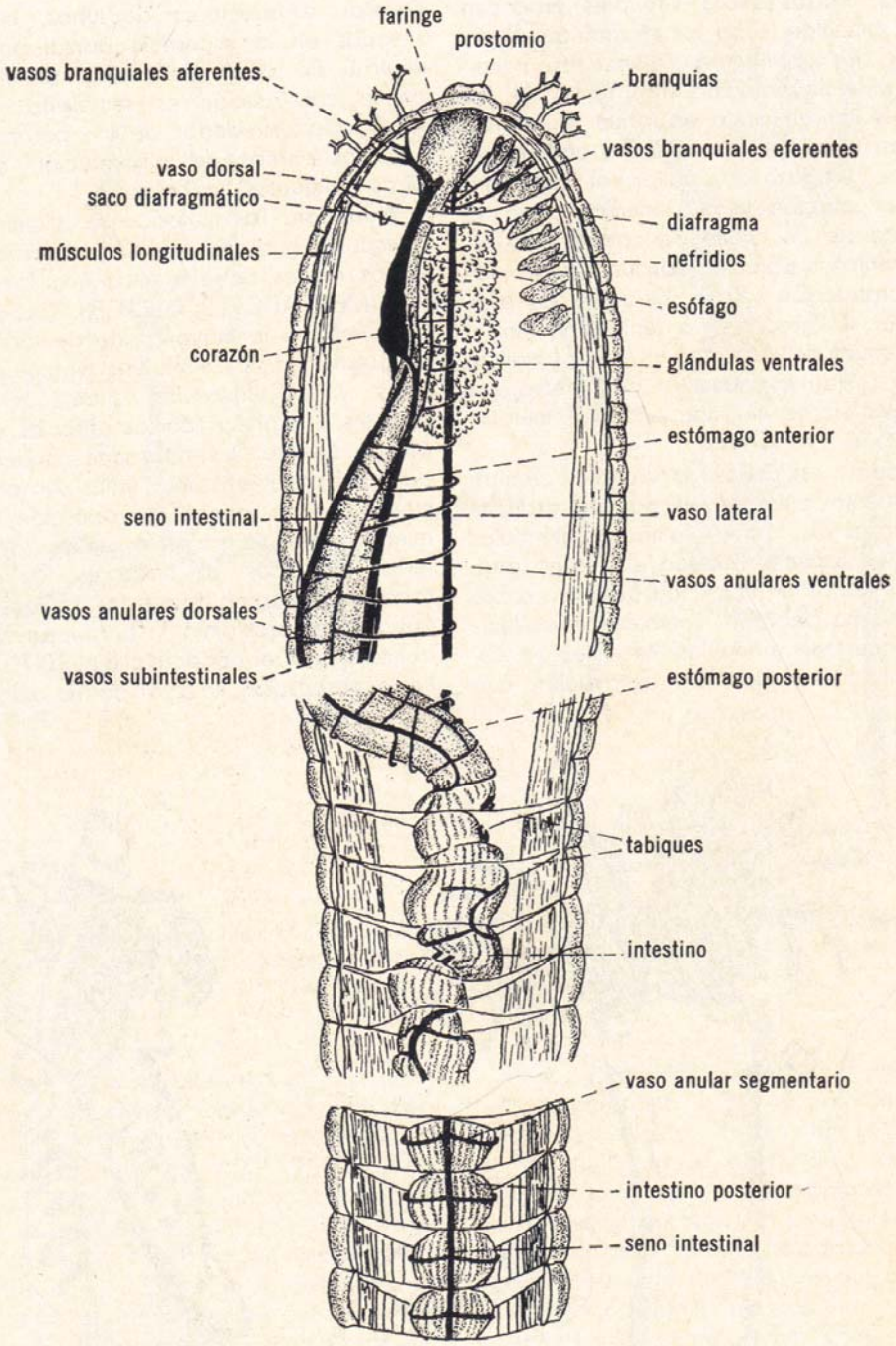


FIG. 10-16. *Amphitrite* (disección dorsal). (Según Brown.)

por lo tanto está revestida por una cutícula similar al tegumento.

En algunos poliquetos rapaces, como *Nephthys* y los nereidos, existen unidas a las paredes laterales de la probóscide un par de grandes mandíbulas quitinosas dirigidas posteriormente. En los miembros de la familia Eunicidae, *Eunice*, *Marphysa* (figura. 10-17), *Diopatra*, *Onuphis*, y los lumbrinereidos, la probóscide está desarrollada ventralmente. La armadura faríngea, muy compleja, consta de un par de mandíbulas inferiores y hasta cinco pares de mandíbulas superiores. Por otra parte, muchos sílidos tienen un solo diente o un círculo de ellos (fig. 10-18, *B*).

La probóscide o trompa de los poliquetos entra rápidamente en eversión, lo que sitúa las mandíbulas en la parte anterior del cuerpo y provoca su abertura. Una vez apresado el alimento se retrae la faringe. Estos animales, que pueden denominarse rapaces o de presa, dejan a veces parcial

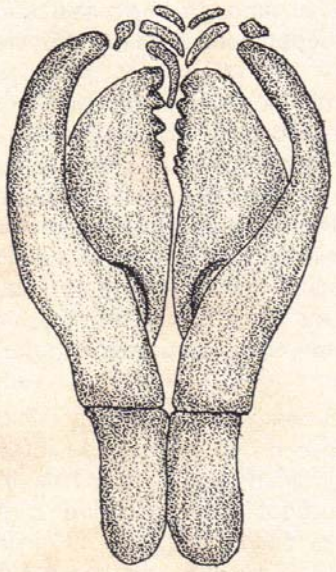


FIG. 10-17. Armadura faríngea de *Marphysa*. (Según Aiyar.)

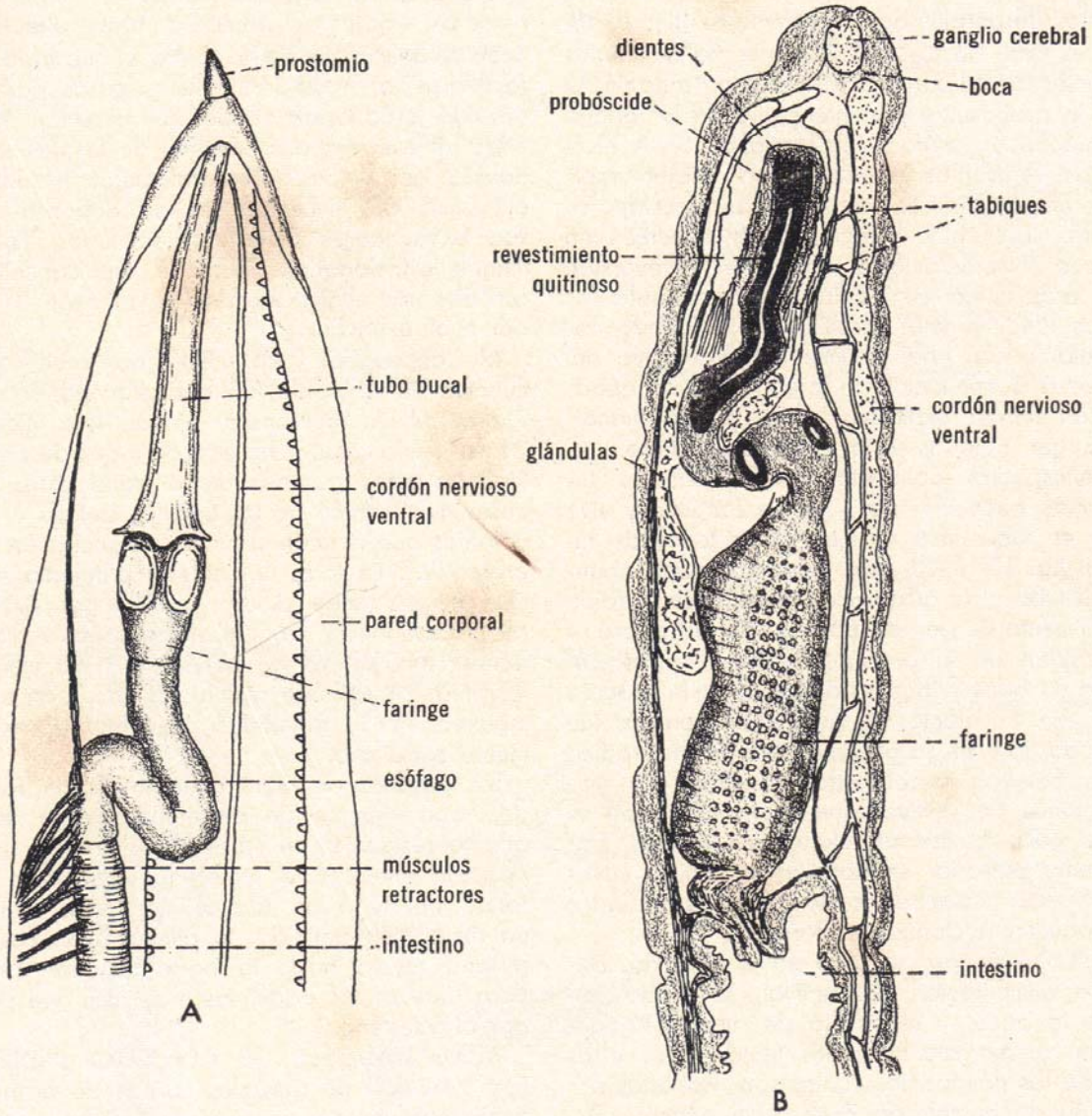


FIG. 10-18. A, Parte anterior del aparato digestivo de *Glycera* (vista dorsal). (Según Wells.) B, Extremidad anterior de *Autolytus* (corte sagital). (Según Okada.)

o totalmente el tubo en que viven durante la alimentación, dependiendo de la especie la actitud adoptada.

Sin duda alguna, el aumento de la presión celómica consecutivo a la contracción de los músculos de la pared corporal, constituye el factor principal en la eversión de la probóscide, si bien pueden participar también los músculos protractores. Cuando disminuye la presión del líquido celómico se produce retracción de la probóscide por acción de los músculos retractores que se extienden de la pared corporal a la faringe (figura 10-18, *A*).

Algunos alimentadores rapaces, como *Glycera* y *Autolytus*, poseen una probóscide larga y tubular. *Glycera* se alimenta de otros invertebrados, especialmente gusanos que encuentra a medida que excava en el fango arenoso. El grado de protrusión de la probóscide puede ser hasta de una quinta parte de la longitud del cuerpo (fig. 10-10, *B*); cuando se retrae, ocupa los primeros veinte segmentos corporales aproximadamente (fig. 10-18, *A*). En la base de la probóscide se hallan cuatro mandíbulas equidistantes entre sí en torno a la pared; la probóscide por intermedio de la faringe está unida a un esófago en forma de S. A nivel de estos segmentos anteriores no existen tabiques de ningún género y el aparato proboscídeo se encuentra libre en el celoma. Wells comunicó en 1937 que inmediatamente antes de la eversión de la probóscide se contraen bruscamente los músculos longitudinales, deslizando la faringe hacia adelante con enderezamiento consecutivo del esófago; a continuación la probóscide es disparada con fuerza explosiva, y las cuatro mandíbulas surgen abiertas en el extremo del tubo.

Autolytus, otro poliqueto con probóscide tubular, mide poco más de 1 cm de longitud y vive libre o en tubos que se fijan a los tallos de hidroides (fig. 10-18, *B*); este pequeño verme abandona su tubo y se arrastra alrededor del hidroide para alimentarse de los pólipos. La estructura y organización de la probóscide de *Autolytus*, así como la de otros sílidos, es diferente de la descrita en *Glycera*. En efecto, en *Autolytus* la probóscide es un tubo libre en su extremo anterior que radica en una cavidad bucal; está revestida por una capa gruesa de quitina, que se prolonga en su extremo para formar un círculo de dientes. Por su extremo posterior se abre en un bulbo cuyas paredes están compuestas de músculos radiados que producen acción aspiradora.

El bulbo a su vez se abre en el intestino. Durante la alimentación del animal, la probóscide sale de la boca, y el círculo de dientes implantados en su extremo corta los tentáculos y otras partes de los pólipos, los cuales son aspirados por la acción de bomba del bulbo. Un género afín, *Procerastea*, inserta su probóscide en la cavidad gastrovascular de los pólipos y aspiran su contenido.

POLIQUETOS HERBIVOROS, COMEDORES DE CARROÑA Y DE RAMAS, HOJAS Y OTROS RESIDUOS VEGETALES. Algunos poliquetos errantes poseedores de mandíbulas, particularmente algunos de los nereidos, se alimentan de algas y desgarran las partes de la planta. En ciertos poliquetos se ha producido por evolución el hábito de ingerir carroña; estos animales suelen pertenecer a las mismas familias que los carnívoros, y su adaptación es prácticamente idéntica. Algunos eunícidos utilizan la armadura ventral de su probóscide para raspar o escarbar.

ALIMENTADORES DE DEPOSITO DIRECTO. La materia orgánica que se deposita en el fondo se acumula entre las partículas minerales y alrededor de las mismas; este material de depósito es una fuente importante de alimento para muchos invertebrados. La materia orgánica es digerida, y la porción mineral eliminada. Los poliquetos que se alimentan de esta forma pueden dividirse en alimentadores de depósito directo e indirecto. Los primeros consumen arena o lodo directamente cuando aplican la boca contra el substrato. Suele facilitarse la ingestión en estos casos por medio de una probóscide simple no muscular, la cual entra en eversión por aumento de la presión en el líquido del celoma. Los poliquetos incluidos en el grupo de alimentadores de depósito directo son excavadores o residen en tubos. Entre los menos estacionarios destacan los capitélidos y ofélidos, los cuales ingieren el substrato a través del cual excavan.

McConnaughey y Fox (1949) han practicado recuentos de la población del pequeño excavador *Thoracophelia mucronata*, ofélido que mide unos 25 mm de longitud y no más de 2 mm de diámetro. Habitan estos gusanos en la zona litoral de la costa del Pacífico de los Estados Unidos y forman colonias que ocupan grandes distancias en playas protegidas. En tales colonias el promedio de vermes fluctúa entre 2 500 y 3 000 por 0.093 m^2. McConnaughey y Fox calculan que los vermes que ocupan una franja de playa de 1 500 metros de longitud, 2 metros de anchura, y 30 cm de espesor, ingieren 14 600 toneladas de arena aproximadamente cada año.

Los gusanos de bambú, de la familia Maldanidae, son ejemplo de alimentadores de depósito directo residentes en tubos. Estos vermes viven en posición invertida e ingieren el substrato en el fondo del tubo de granos de arena. Siguiendo un ritmo bien definido, la alimentación cesa y el gusano recula hasta la parte superior del tubo para defecar las partículas minerales que pasaron por el intestino.

ALIMENTADORES DE DEPOSITO INDIRECTO. Esta variedad de animales carece de probóscide, pero poseen en su lugar estructuras cefálicas especiales que se extienden sobre el substrato o en el interior del mismo. El material de depósito

se adhiere a las secreciones mucosas que impregnan la superficie de estas estructuras alimenticias, de donde es llevado a la boca a lo largo de surcos o vías provistas de cilios.

Los órganos de ingestión en el protostomio de los terebélidos, por ejemplo, *Amphitrite* y *Terebella*, forman grandes acúmulos de tentáculos contráctiles que se extienden sobre la superficie del substrato por medio de cilios reptantes (figura 10-19). La superficie de los detritos se adhiere al moco secretado por el epitelio tentacular. Los tentáculos no son selectivos y todas las partículas alimenticias que pueden ser transportadas son dirigidas hacia un surco ciliado en el lado adoral de los tentáculos. El alimento se acumula en la base de estos últimos, desde donde se desplaza individualmente sobre el labio superior que bordea la boca; los cilios del labio introducen entonces el alimento en esta cavidad. Los amfarétidos también atrapan detritos valiéndose de un grupo de tentáculos ciliados, los cuales en estos vermes pueden ser retraídos dentro de la boca.

Los cirratúlidos son excavadores sedentarios o habitan en grietas entre los pies de las plantas, o en conchas. El material de depósito es recolectado por medio de tentáculos ciliados anteriores. Los espiónidos tubícolas poseen también palpos parecidos a tentáculos que se proyectan del tubo, al que abren, y se extienden sobre el fondo. Las partículas que se adhieren a su superficie son impulsadas hacia la boca siguiendo un canal ciliado a lo largo de los palpos.

En *Owenia*, y otros miembros tubícolas de la familia Oweniidae, el peristomio es portador de una corta corona de dos grupos de filamentos parecidos a cintas, aplanados y ramificados, cada uno de los cuales termina en un lóbulo bífido (fig. 10-20). Los bordes de los filamentos están enrollados hacia dentro en dirección del eje longitudinal de los mismos para formar una especie de canal ciliado. Durante la alimentación, la corona del verme se proyecta a partir del extremo del tubo y se expansiona en un grado que puede calcularse en dos veces el diámetro del cuerpo. Las partículas que se adhieren son dirigidas hacia los canales por largos cilios situados a lo largo de los bordes de los filamentos; más tarde son incluidas en el moco y llevadas por cilios de los canales en dirección descendente hasta la boca. Solamente se observan cilios en la superficie oral de los filamentos, aunque existen en ambos lados glándulas mucosas. Es característico cierto grado de selección de las partículas alimenticias. Las pocas partículas voluminosas que llegan a los canales son desplazadas hacia los bordes y de allí expulsadas por contracciones musculares periódicas de los filamentos. Las vías provistas de cilios llevan las partículas alimenticias desde la base de la corona hasta la boca.

ALIMENTADORES DE FILTRO. Muchos de los excavadores sedentarios y poliquetos tubícolas son alimentadores de filtro. Como los alimentadores de depósito indirecto, estos animales también carecen de probóscide, pero generalmente poseen en su cabeza procesos especiales para la alimentación; ahora bien, en los alimentadores de filtro se utilizan estos procesos para recolectar detritos y plancton del agua circundante. Las partículas

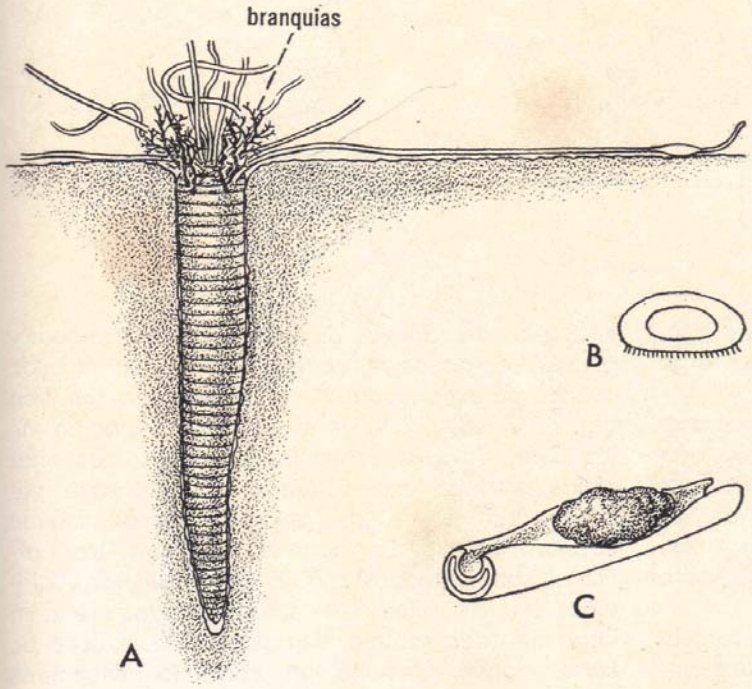


FIG. 10-19. *Amphitrite* en la abertura del tubo con los tentáculos extendidos sobre el substrato. B, Corte lateral de un tentáculo de *Terebella lapidaria*, reptando sobre el substrato. C, Corte de un tentáculo de *Terebella lapidaria* enrollado para formar un surco ciliado, transportando material de depósito. (B y C según Dales.)

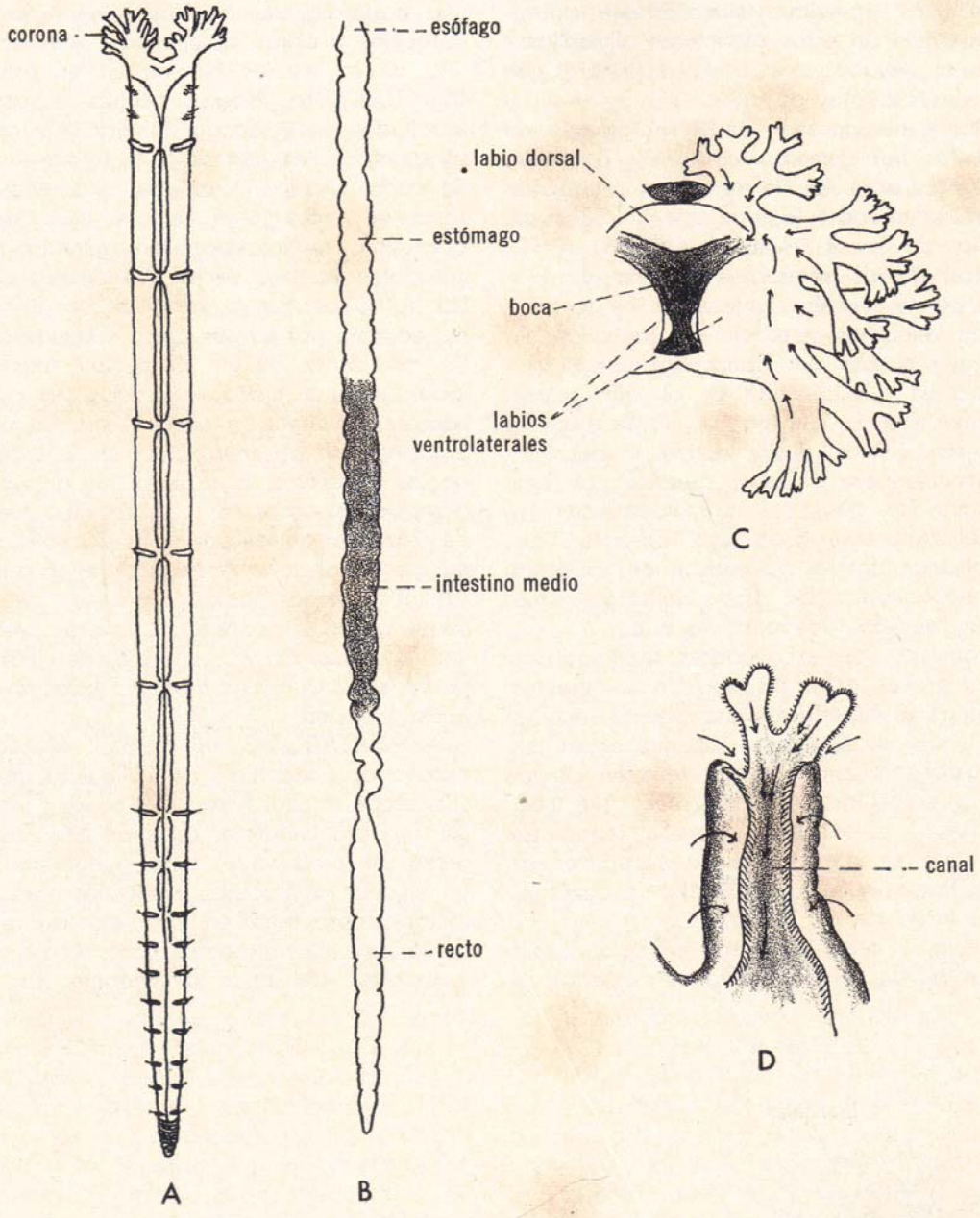


FIG. 10-20. *Owenia*. *A*, Vista ventral. *B*, Aparato digestivo. *C*, Región de la boca y mitad de la corona, que indica la dirección de las corrientes ciliares. *D*, Sección de la corona que muestra el canal y la dirección de las corrientes ciliares. (Todas según Dales.)

adheridas a la superficie de las estructuras mencionadas son transportadas a la boca a lo largo de vías ciliadas.

Los espiónidos y owenidos pueden considerarse como tipos de transición entre los alimentadores de depósito indirecto y los de filtro. Los miembros de estas dos familias no sólo se alimentan de los depósitos del fondo como ya se describió, sino que utilizan también los palpos o corona para recoger detritos suspendidos.

La corona de los gusanos flabeliformes serpúlidos y sabeláridos está compuesta de dos semicírculos de radiolos bipinados. Estos dos medios círculos al oponerse entre sí forman un embudo cuando se expansionan fuera del extremo del tubo (fig. 10-9, *B*, y 10-21). El latido o vibración de los cilios situados sobre las pínulas o pequeñas aletas produce una corriente de agua que pasando a través de los radiolos llega al embudo fluyendo después hacia arriba y afuera. Las partículas son atrapadas a nivel de las pínulas y dirigidas por los cilios a un surco que discurre a lo largo de cada radiolo, llegando así a la base de éstos, donde funciona un complejo mecanismo

de distribución. Las partículas más voluminosas son rechazadas, y las más finas dirigidas a la boca siguiendo vías ciliadas. En muchos sabeláridos, las partículas son distribuidas en tres grados, siendo almacenadas las de tamaño medio para utilizarlas en etapa ulterior en la construcción del tubo.

El mecanismo de alimentación de los miembros de la familia Chaetopteridae es completamente distinto del observado en otros alimentadores de filtro (figs. 10-22 y 10-23). *Chaetopterus*, que vive en tubos apergaminados en forma de **U**, tiene una estructura corporal notablemente modificada. Los notopodios a nivel del segmento duodécimo son sumamente largos y aliformes, esto es, en forma de ala, y el epitelio es ciliado y muy rico en glándulas mucosas. Los parapodios en los segmentos decimocuarto, decimoquinto y decimosexto reciben el nombre de abanicos y se proyectan a cada lado del cuerpo, recordando "alas" semicirculares. Cada par de estos abanicos forma una especie de pistón anular que se adapta a la pared cilíndrica del tubo.

El latido o contracción de los abanicos produce una corriente de agua que penetra en el brazo del tubo cerca del extremo anterior del verme, fluye a lo largo del tubo, y escapa por la chimenea opuesta. Para producir estas corrientes hídricas cada abanico late unas 60 veces por minuto. Los notopodios aliformes aparecen desplegados en direcciones opuestas hacia las paredes del tubo, siendo secretada entre ellos una lámina de moco que parece una red tensa entre dos polos. La película mucosa es secretada continuamente por cada notopodio quedando fijada al mismo; como consecuencia, la lámina adopta la forma de una bolsa cuyo extremo es apresado por una estructura ciliada en forma de copa situada en la región dorsal media del verme a poca distancia por detrás de los notopodios aliformes. La cúpula se enrolla en el extremo de la bolsa a medida que los notopodios producen nueva pe-

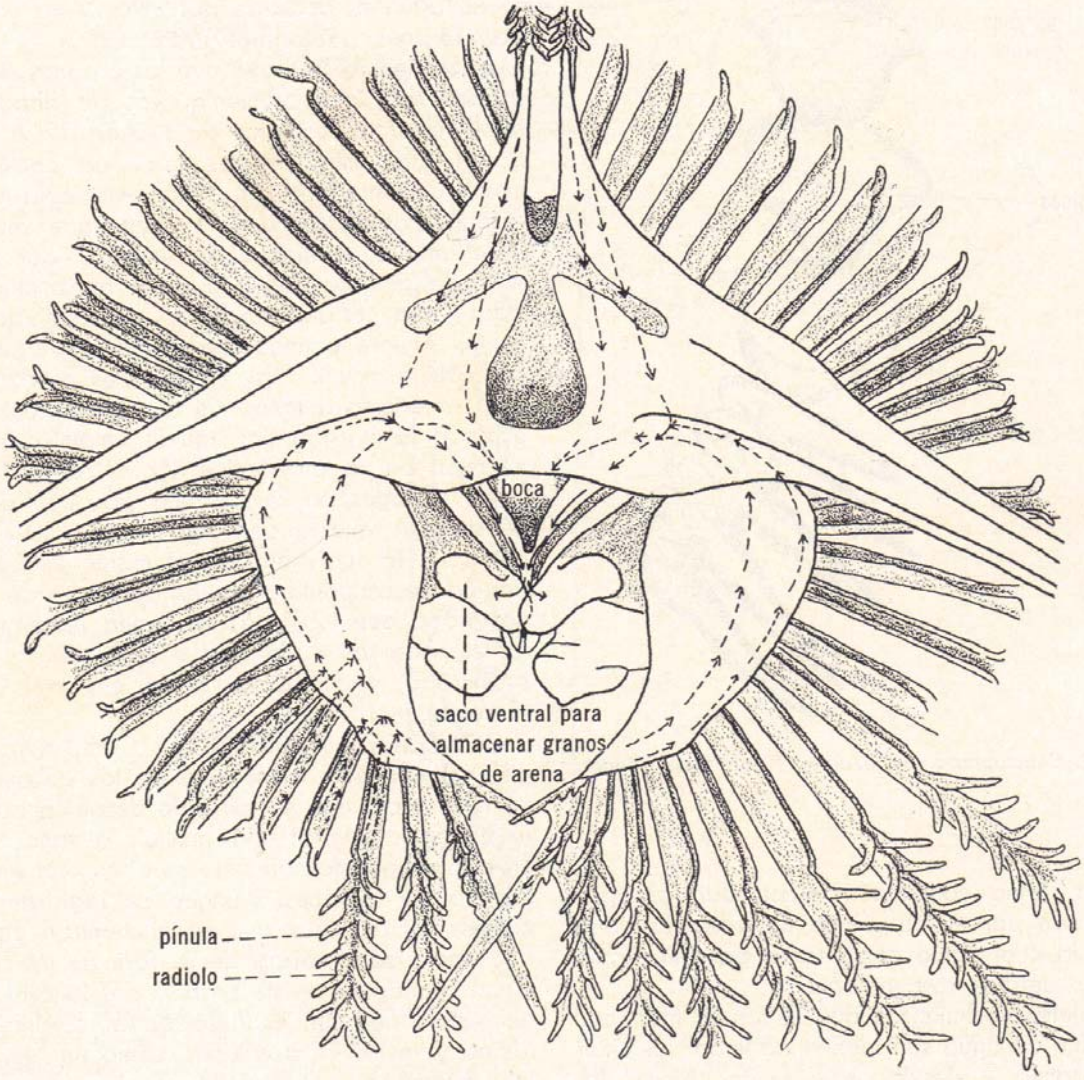


FIG. 10-21. Corona del flabeliforme *Sabella* (vista anterior). Solamente se indican las bases de los radiolos. (Según Nicol.)

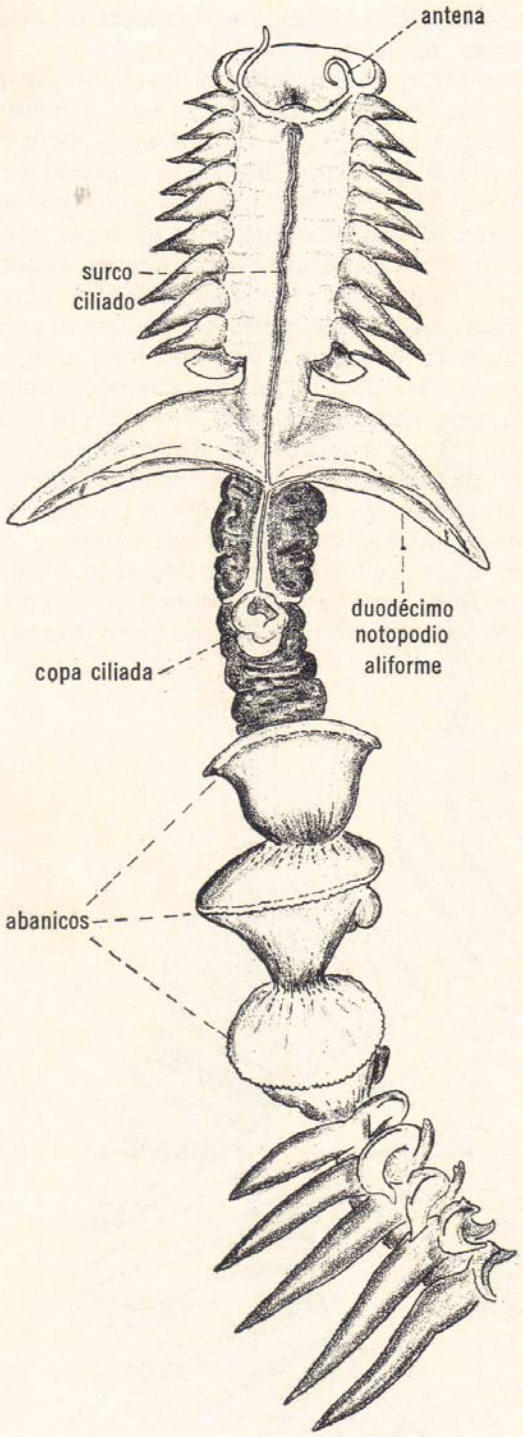


FIG. 10-22. *Chaetopterus variopedatus*. (Tomado del natural.)

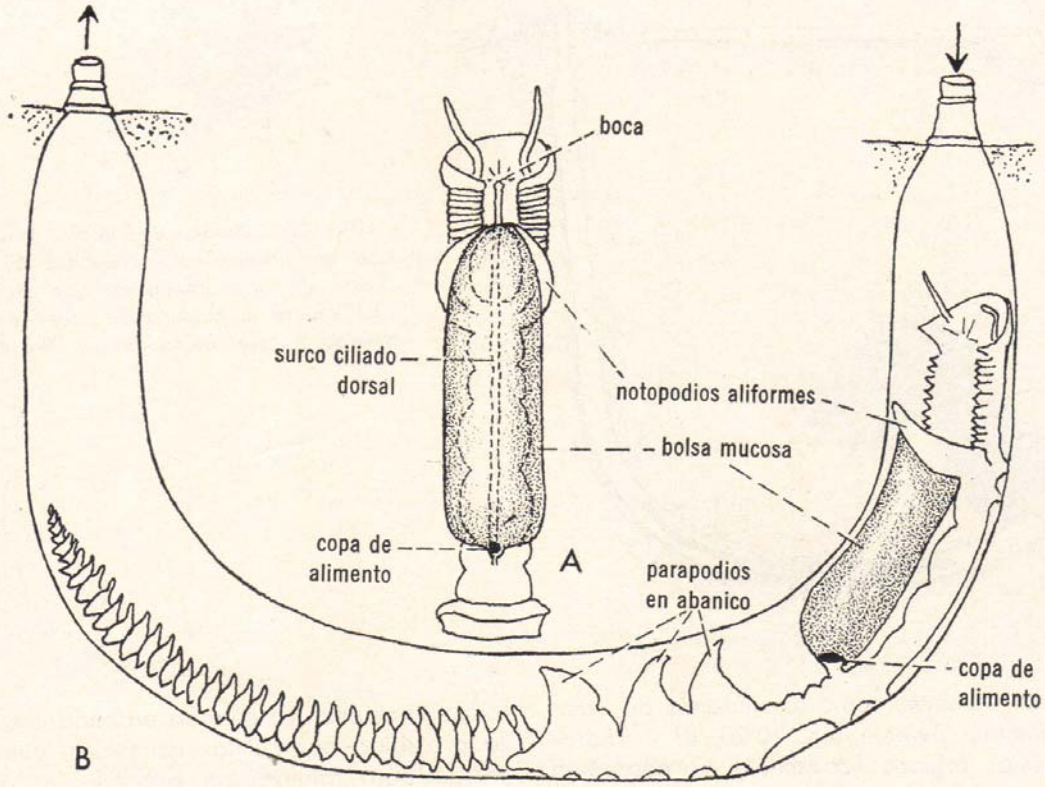
lícula en forma continuada. Casi toda el agua que discurre por el tubo debe atravesar la bolsa mucosa, la cual actúa como tamiz para el plancton y los detritos suspendidos.

Los objetos voluminosos que llegan al tubo con la corriente de agua son identificados por los cilios del peristomio y desviados a ambos lados; los notopodios aliformes se elevan para permitir el paso de estos objetos de más tamaño; la bolsa mucosa cargada de alimento está siendo enrollada continuamente por la cúpula dorsal para formar una bola o pelota de alimento; cuando esta bola alcanza cierto tamaño la bolsa se desprende de los notopodios y queda enrollada con la bola alimenticia. Llegado este momento la cúpula se proyecta hacia adelante y deposita la bola mucosa y de alimento en un surco ciliado en la región dorsal media del gusano; y siguiendo dicho surco llega el alimento a la boca. MacGinitie (1939) observó que un ejemplar de *Chaetopterus* de 15 a 20 cm de longitud produjo película mucosa para la bolsa a una velocidad aproximada de 1 mm por segundo, y que la bola alimenticia adquiría un diámetro promedio de 3 mm.

Los otros miembros de la familia Chaetopteridae construyen tubos rectos orientados verticalmente, pero utilizan bolsas mucosas para alimentación por mecanismo de filtro. El número de bolsas mucosas y el lugar de su formación varían, por ejemplo en *Spiochaetopterus*, se forman hasta 13 a un tiempo, y en cierto número de géneros la corriente de agua es activada por cilios y no por bombeo (Barnes, 1965) (fig. 10-23, *C*).

En un tiempo se creyó que los gusanos de cebo, arenicólidos, eran alimentadores de depósito directo, pero los estudios de Krüger (1959) demostraron que estos vermes deberían considerarse como alimentadores de filtro. *Arenicola* vive en madrigueras en forma de **L** cuya parte vertical se abre en la superficie. La cabeza del gusano se halla dirigida hacia la parte horizontal de la madriguera cerrada en fondo de saco, donde el animal ingiere continuamente arena mediante una probóscide simple (fig. 10-24). Tres grandes tabiques anteriores a modo de diafragmas actúan regulando la presión del líquido celómico para la eversión de la probóscide (fig. 10-25). El verme irriga el lugar en que habita por contracciones peristálticas que atraen agua hacia la abertura del tubo, la cual entra en el mismo mediante filtración descendente a través de la arena. Krüger comprobó que los filtros de arena retenían detritos suspendidos y plancton a partir del agua que se filtraba, y que dicha arena era ingerida por el verme.

CONDUCTO ALIMENTICIO. Como carácter típico, el conducto alimenticio de los poliquetos es un tubo recto que se extiende desde la boca, en el extremo anterior del animal, al ano situado en el pigidio. Este conducto se diferencia en cierto número de regiones. Aunque se registran variaciones, las regiones que se encuentran con más frecuencia son probóscide o faringe (o cavidad bucal cuando no existe probóscide) la cual deriva del estomodeo, un esófago corto, estómago, intestino y recto. En ocasiones, como en *Nereis*, no hay estómago y el esófago se abre directamente en el intestino (fig. 10-2).



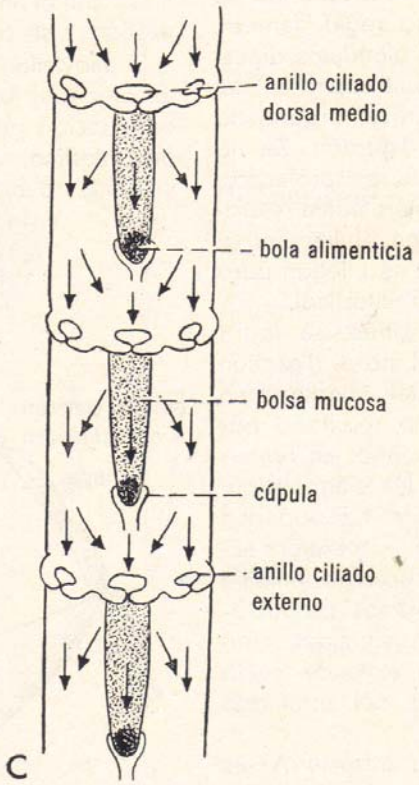


FIG. 10-23. *Chaetopterus* durante su alimentación. A, Parte anterior del cuerpo (vista dorsal). B. Gusano en su tubo (vista lateral). Las flechas indican la dirección de la corriente de agua en el tubo. (Según MacGinitie.) C, Vista dorsal de tres segmentos de la región corporal media de *Spiochae etopterus*, mostrando la posición de las bolsas de moco y la formación de bolas alimenticias. Las flechas indican la dirección de las corrientes de agua. (Según Barnes.)

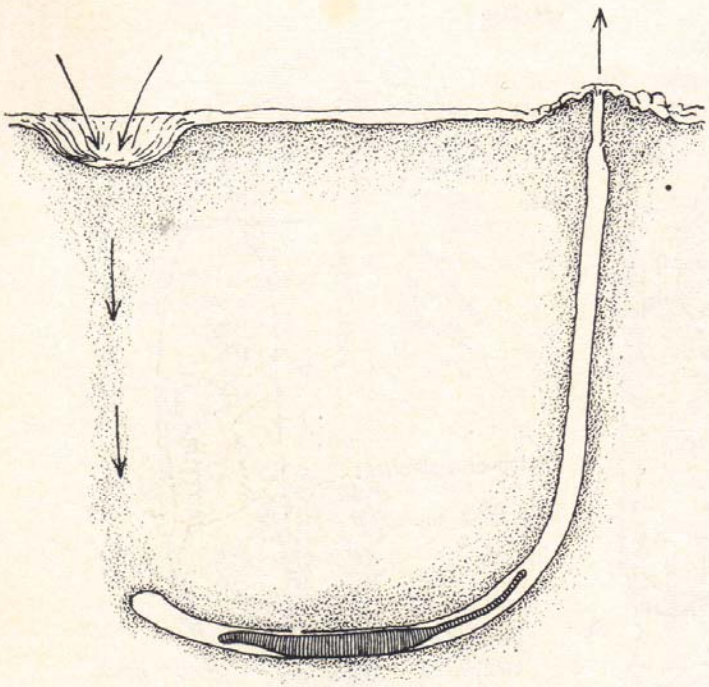


FIG. 10-24. Gusano de cebo, *Arenicola*, en su tubo. Las flechas indican la dirección de la corriente de agua producida por el gusano; el cual ingiere la columna de arena del lado izquierdo a través de la cual se filtra el agua.

En muchas especies, como los gusanos de bambú *(Clymenella), Owenia* (fig. 10-20, *B)* y *Thoracophelia,* estas regiones solamente se descubren por examen histológico, ya que el aspecto macroscópico del aparato digestivo corresponde al de un tubo uniforme simple. Como regla general, no se observan en estos animales glándulas digestivas especializadas; el revestimiento epitelial del estómago, o el intestino cuando aquel órgano no existe, elabora enzimas para la digestión. Se ha informado de la presencia de amilasas, proteasas, y lipasas, siendo la digestión enteramente extracelular. La absorción se efectúa en el intestino y con frecuencia las paredes de éste se pliegan para aumentar el área de la superficie intestinal.

En algunos vermes, como *Amphitrite*, se logra aumento de la superficie intestinal para digestión y absorción por enrollamiento del intestino; en otras especies se obtiene el mismo resultado por evaginaciones del intestino o del ciego. En *Nereis* se abren en el esófago dos grandes ciegos glandulares (fig. 10-2), cuya función no ha sido aún dilucidada, pero que probablemente secreten enzimas digestivas. En *Arenicola* se observan también un par de ciegos esofágicos análogos productores de proteasa. *Amphicteis* posee un ciego ventral muy grande y único, que se extiende hacia adelante desde la parte posterior del estómago (fig. 10-26, *A).*

Los ratones marinos poseen una estructura más peculiar; en ellos, varios pares de ciegos laterales vacían en el intestino a lo largo de su longitud (fig. 10-8). La digestión comienza en el intestino, y el alimento parcialmente digerido es impulsado hacia los ciegos por la presión del líquido que rodea el celoma. La entrada en cada ciego se halla protegida por células epiteliales, que se proyectan para formar una especie de tamiz que solamente permite el paso de las partículas más finas. En el interior del ciego se completa la digestión y se produce la absorción.

El movimiento de los productos alimenticios a lo largo del tubo digestivo tiene lugar gracias a la contracción de las células musculares de la pared del intestino, a la acción ciliar del revestimiento intestinal, o al funcionamiento de un surco ciliado

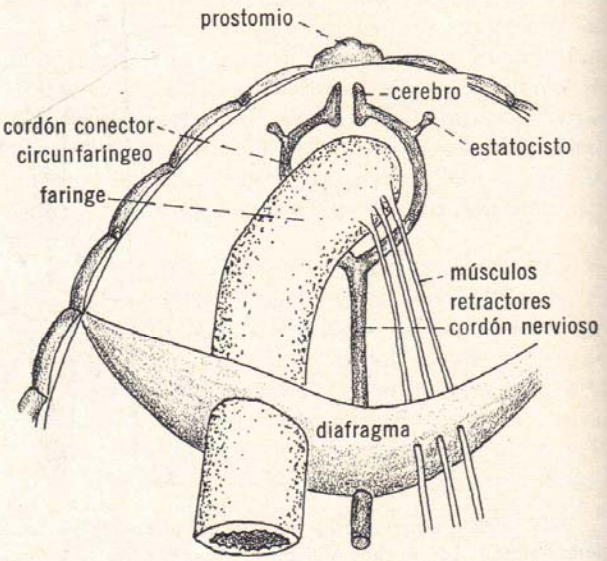
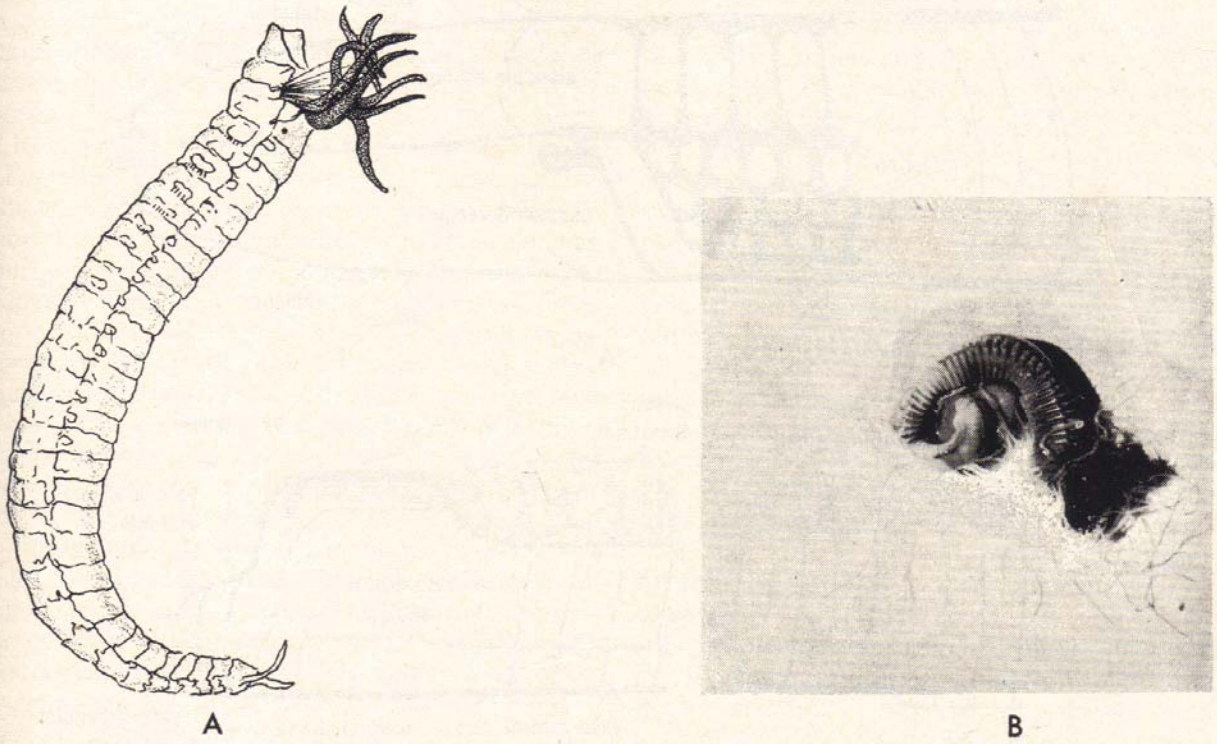
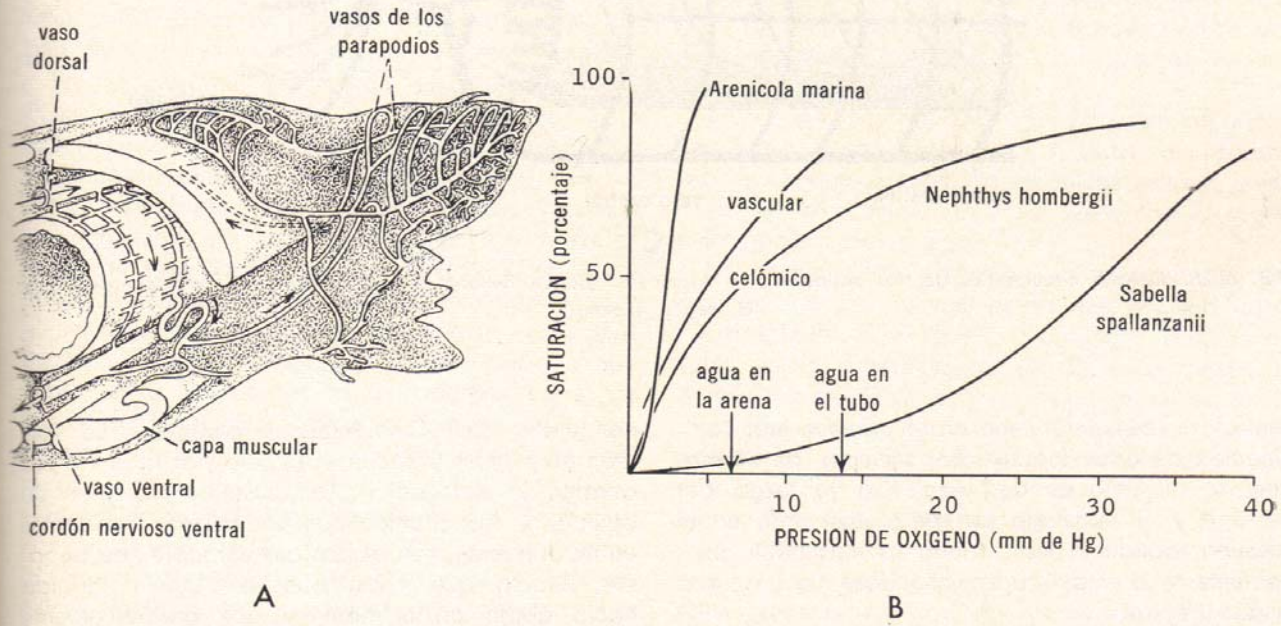


FIG. 10-25. Parte anterior de *Arenicola* (disección dorsal). (Según Ashworth, tomado de Brown.)



A B

FIG. 10-26. A, *Amphicteis gunneri*. Branquias en negro. (Según McIntosh, tomado de Fauvel.) B, *Amphitrite*. Las masas del extremo anterior representan los tentáculos (pálido) y branquias (obscuro).



A B

FIG. 10-27. A, Sistema vascular en un segmento de *Nereis virens*. Las flechas indican la dirección del flujo de sangre. (Modificado según Nicoll.) B, Curvas de disociación de oxígeno de los pigmentos respiratorios de tres especies de poliquetos. *Arenicola* posee hemoglobina vascular. *Nephthys hombergii* dispone de dos hemoglobinas diferentes, una vascular y otra celómica. El pigmento respiratorio de *Sabella spallanzanii* es clorocruorina. (Según Jones, tomado de Dales.)

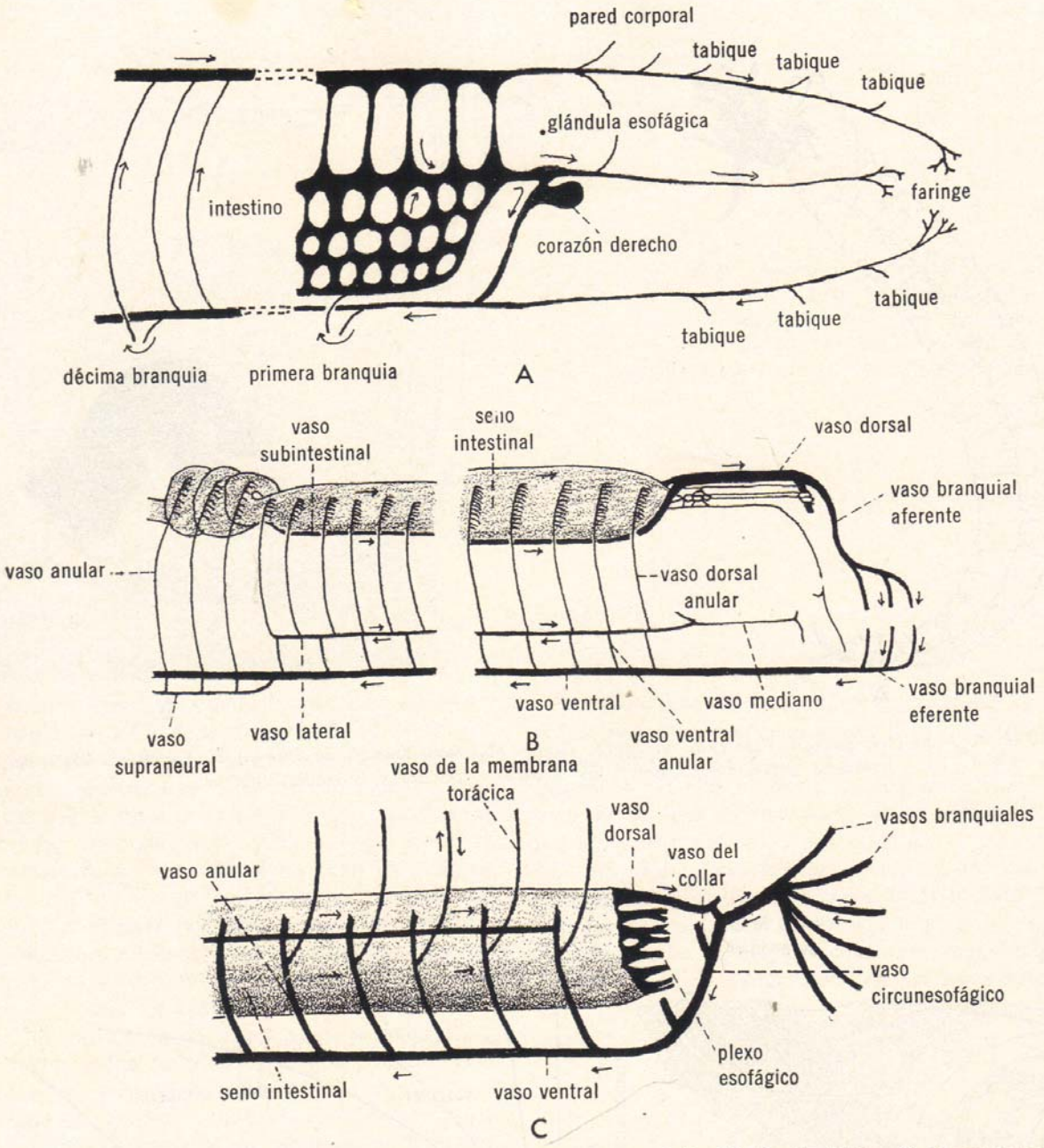


FIG. 10-28. Sistemas circulatorios de tres poliquetos. A, *Arenicola*. (Según Bullough.) B, *Amphitrite*. C, *Pomatoceros*. (B y C, según Thomas.)

ventral; a veces interviene en el proceso una combinación de estas fuerzas. Por ejemplo, en *Amphitrite*, el alimento es desplazado a lo largo del esófago y el estómago por peristalsis; pero en el intestino, donde la musculatura es más débil, probablemente es movilizado valiéndose de un surco ciliado ventral.

Los productos de desecho de los gusanos que viven en tubos con doble abertura, como *Chaetopterus*, son eliminados fácilmente por corrientes de agua. Sin embargo, este medio de evacuación es mucho menos eficaz cuando el tubo es cerrado o con más frecuencia cuando está enterrado muy profundamente en el lodo y la arena. Algunos poliquetos, como espiónidos y owénidos, se voltean en el tubo y sacan el pigidio por la chimenea durante la defecación. Los gusanos tubícolas de bambú, y los arenicólidos sedentarios residentes en madrigueras, son ambos alimentadores de depósito directo que viven con la cabeza dirigida hacia abajo en el tubo, y que periódicamente reculan a la superficie para eliminar moldes de productos de desecho. La defecación en estos animales sigue un ciclo rítmico controlado por un sistema de marcapaso interno.

Los gusanos en abanico poseen un surco ciliado medioventral que se extiende desde el ano hacia la parte anterior. En la región torácica, el surco

se incurva en torno al cuerpo para llegar a la superficie dorsal y extenderse anteriormente hasta la cabeza. Las materias fecales son moldeadas con moco formando píldoras diminutas en el recto de donde son expulsadas del tubo por el surco ciliado.

La situación en los individuos de la familia Chaetopteridae que viven en tubos rectos es muy parecida a la descrita para los gusanos en abanico. Las píldoras moldeadas de materias fecales, una vez expulsadas del ano, son llevadas hacia adelante a lo largo del surco mediodorsal. En la parte anterior este surco es el mismo que transporta las bolas de alimento, pero los desechos fecales no llegan a la boca, sino que siguen una vía especial de eliminación que discurre a lo largo de cada palpo. La punta del palpo se prolonga fuera del tubo de manera que las materias fecales van a depositarse lejos de su abertura.

Intercambio de gases. Las branquias frecuentes entre los poliquetos, varían notablemente tanto en estructura como en localización. Esta falta de uniformidad parecería indicar que los órganos para intercambio de gases habrían surgido dentro de la clase con entera independencia y en diferentes épocas. Es muy probable que los poliquetos ancestrales carecieran de branquias, y que la difusión de gases tuviera lugar en la superficie general del cuerpo. Todavía conservan este modo de respiración algunos poliquetos, como *Owenia*, *Castalia*, o vermes escamosos, y los gusanos de bambú; por otra parte, la difusión general de gases por la superficie del cuerpo interviene en el intercambio gaseoso (variando los porcentajes según las especies) incluso cuando existen branquias.

En los gusanos escamosos, el intercambio de gases queda restringido en gran medida a la superficie dorsal, sobre la cual los élitros están dispuestos a manera de tejado (fig. 10-4, *A*). Los cilios implantados en la superficie dorsal crean una corriente de agua que fluye en dirección posterior por debajo de los élitros. Cierto volumen de agua entra a nivel de la cabeza, pero el ingreso más importante es lateral. Los cilios de los parapodios impulsan el agua hacia arriba sobre éstos y después hacia adentro entre las bases de los élitros donde confluye con la corriente principal que avanza en dirección posterior.

El ratón de mar cubierto de cerdas afelpadas carece de cilios (figs. 10-8 y 10-9, *A*), pero produce una corriente acuosa análoga al inclinar los élitros hacia arriba y después rápidamente hacia abajo. El movimiento comienza en la parte anterior del cuerpo y progresa en dirección posterior sobre los élitros sucesivos dirigiendo así el agua a través del canal subyacente.

Con suma frecuencia las branquias están asociadas con los parapodios y en muchos casos son en realidad partes modificadas de los mismos. El notopodio puede poseer un lóbulo branquial aplanado, que actúa como branquia (fig. 10-3, *A*). Más a menudo todavía, el cirro dorsal del parapodio está modificado para servir como branquia. Dicho cirro puede estar formado como un largo cono invertido, como en *Sabellaria* y *Nerine* (fig. 10-4, *B*); o tener aspecto de un gran lóbulo aplanado como en los filodócidos (fig. 10-4, *C*); o adoptar forma de filamentos ramificados irregularmente como en *Arenicola* (fig. 10-6, *B*). En los eunícidos, las branquias parten de la base del cirro dorsal y pueden ser cirriformes, como en *Nothria*; pectinadas, como en *Marphysa* y *Eunice*; o ramificadas espiralmente, como en *Diopatra* (fig. 10-11, *A*).

Las branquias no están siempre asociadas con los parapodios; las de los terebélidos, como *Amphitrite*, son arborescentes y localizadas en la superficie dorsal de los segmentos anteriores (fig. 10-26, *B*). Los cirratúlidos tienen branquias de aspecto filamentoso que se originan en muchos segmentos (fig. 10-5, *A*).

En los poliquetos con metamerismo más simple, las branquias se localizan sobre la mayor parte de los segmentos salvo en los extremos anterior y posterior del animal. Sin embargo, cuando se produce diferenciación del tronco en regiones distintas, se observa restricción proporcionada en el número y localización de las branquias. Por ejemplo, en *Amphitrite* hay solamente tres pares de branquias localizadas en los tres primeros segmentos (fig. 10-26, *B*). Las branquias de *Arenicola* (fig. 10-6, *A*), aunque más numerosas, están también restringidas, puesto que comienzan en el séptimo segmento y se extienden hasta el decimoséptimo.

En los gusanos en abanico no existen branquias asociadas con los parapodios, pero los radiolos bipinados que forman los abanicos actúan como sede del intercambio gaseoso, junto con la superficie general del cuerpo.

La acción ciliar produce casi siempre las corrientes acuosas de ventilación que influyen sobre las branquias. Con mucha frecuencia, bandas de cilios en la superficie dorsal de cada segmento crean una corriente de agua que se desplaza en dirección anterior o posterior. También se observa que series de cilios en las branquias producen corrientes laterales que ingresan en la corriente principal o que la abandonan (fig. 10-4, *B* y *C*).

Los miembros de las familias Nereidae, Eunicidae, y Glyceridae carecen de superficies ciliadas; estos vermes, muchos de ellos excavadores y residentes en tubos, sostienen un flujo de agua sobre las branquias y a través de los tubos o madrigueras a favor de sus movimientos corporales ondulatorios. Algunos tubícolas, como los gusanos en abanico sabeláridos, bombean el agua a lo largo del tubo por medio de contracciones peristálticas de la pared corporal. Otros, como ciertos

miembros de la familia Chaetopteridae, dirigen el agua por el tubo valiéndose de cilios.

En muchos poliquetos tubícolas, el agua circulante pasa a lo largo del tubo, y sale filtrándose por la arena y fango en que éste se halla enterrado (fig. 10-12, *E*). Ahora bien, en gusanos serpúlidos en abanico, los cuales viven en un tubo calcáreo ciego, las corrientes inhalantes entran y las exhalantes abandonan la abertura del tubo. Estas corrientes son producidas por vías ciliadas especiales.

Circulación. En la mayor parte de los poliquetos existe un sistema vascular sanguíneo bien desarrollado, en el cual la sangre se halla siempre dentro de los vasos. El plan básico de circulación es relativamente sencillo. La sangre fluye en dirección anterior hasta un vaso dorsal situado encima del aparato digestivo; en la parte anterior del

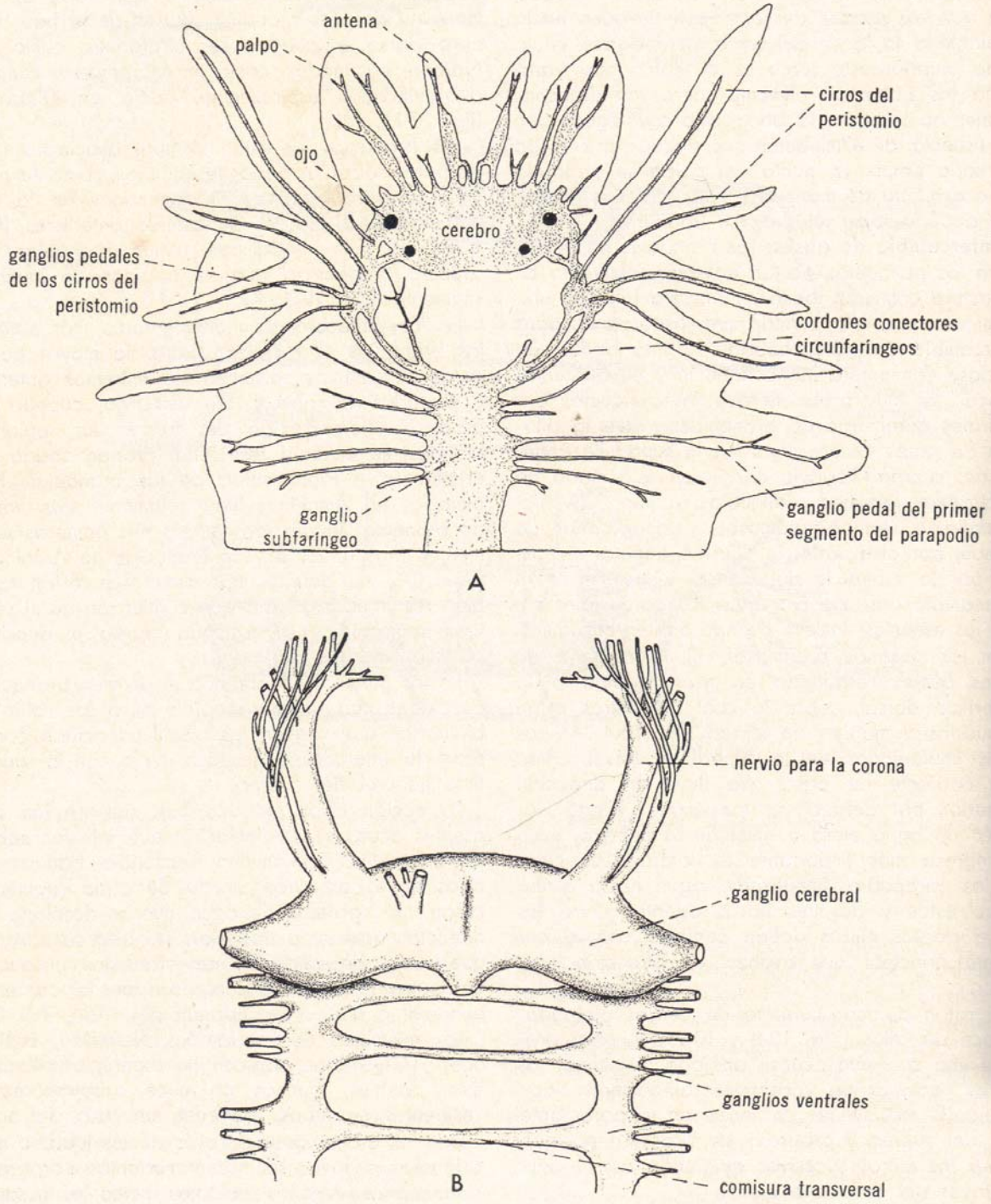


FIG. 10-29. *A*, Parte anterior del sistema nervioso de *Nereis*. (Según Henry, tomado de Kaestner.) *B*, Sistema nervioso de *Pomatoceros* (vista dorsal). (Según Thomas.)

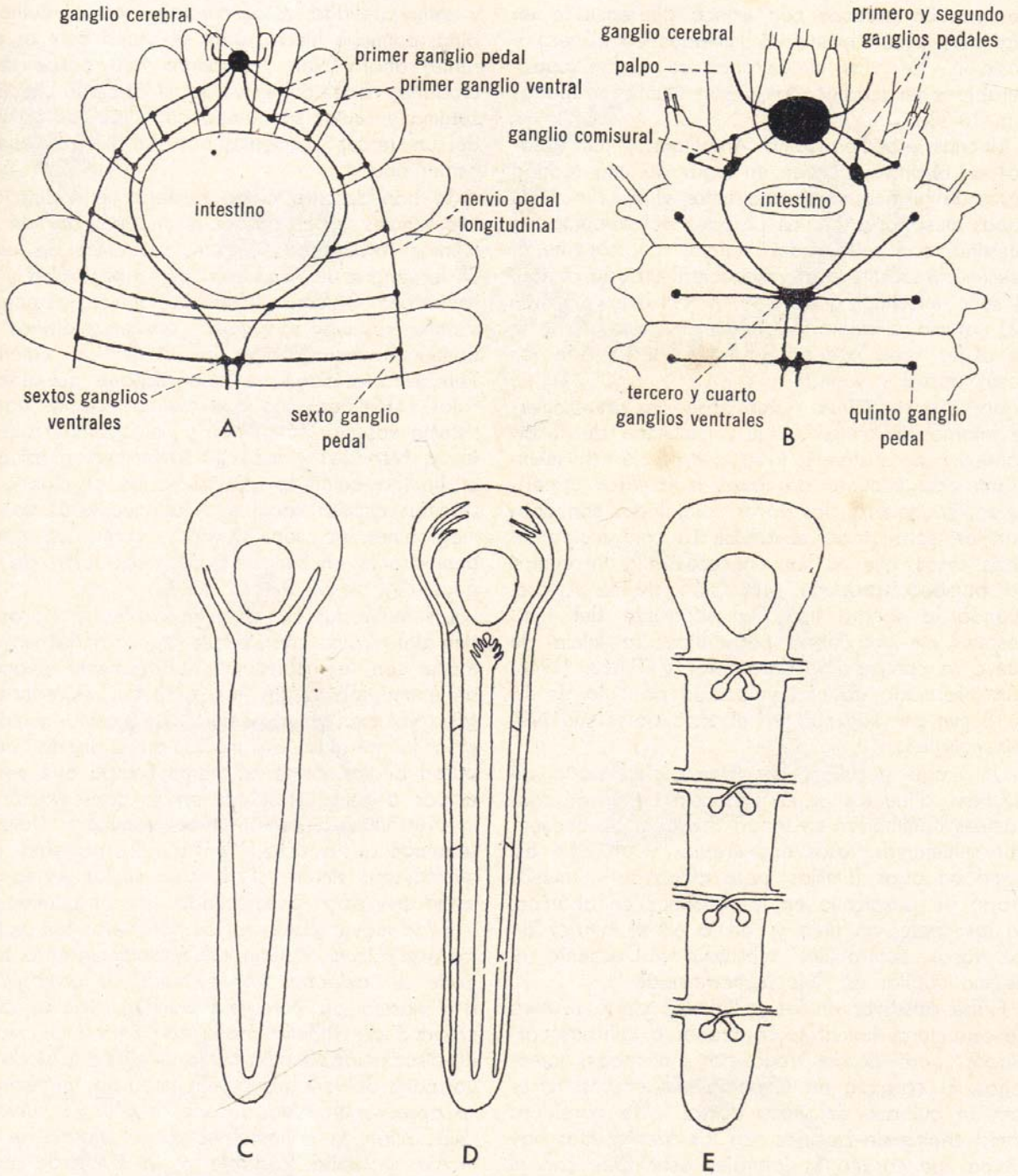


FIG. 10-30. Sistema nervioso de gusanos escamosos: A, *Hermodice*; B, *Lepidasthenia*. (Ambos según Storch, tomado de Fauvel.) Sistemas nerviosos de tres poliquetos, mostrando tipos de axones gigantes; C, *Eunice*, con un solo axón gigante; D, *Nereis*, con fibras gigantes laterales y medias; E, *Euthalenessa*, con axones gigantes intrasegmentarios. (C y D, según Nicol; E, según Rhodes, tomado de Nicol.)

cuerpo, el vaso dorsal está unido a un vaso ventral por uno o varios vasos o por una red de ellos que pasa alrededor del intestino (fig. 10-27, *A*). El vaso ventral lleva la sangre a la parte posterior del cuerpo por debajo del aparato digestivo.

En cada segmento, el vaso ventral emite un par de vasos también ventrales para los parapodios, los cuales riegan estas estructuras, la pared corporal y los nefridios, y un solo vaso ventral intestinal que brinda sangre al intestino. El vaso dorsal, a su vez, recibe un par correspondiente de vasos dorsales del parapodio y un vaso intestinal dorsal. Los vasos dorsales y ventrales del parapodio y del intestino están unidos por una red de vasos de menor calibre.

Se observan muchas variaciones de este esquema circulatorio básico. La modalidad más simple se encuentra en los sílidos, filodócidos, y ratones

de mar. En gusanos con tronco diferenciado en regiones, y con branquias limitadas en número y posición, las vías circulatorias se hallan considerablemente modificadas y son más complicadas (fig. 10-28).

Muchas especies como *Arenicola* y los gusanos en abanico, poseen en lugar de una red de vasos un gran seno situado entre el epitelio y las capas musculares de las paredes del estómago e intestino; este seno rodea parcial o totalmente al intestino y substituye al vaso dorsal en esta región. El seno intestinal quizá sea un carácter primitivo del sistema circulatorio de los anélidos; a partir de dicho seno pueden haberse diferenciado los vasos dorsal y ventral.

Un vaso sanguíneo típico posee un revestimiento interno endotelial y una membrana de tejido conectivo de sostén; el lado externo de esta membrana está cubierto de fibras musculares y peritoneo. En general, los vasos sanguíneos son contráctiles, sobre todo el dorsal. La contracción de estos vasos, que no son un corazón ni un centro de bombeo, produce propulsión de la sangre; cuando la sangre llena un segmento del vaso después de una onda peristáltica, se inicia de nuevo la contracción. Karandikar y Thakur (1946) han informado de una velocidad de flujo de 15 a 18 mm por segundo en el vaso dorsal de *Nereis cultrifera*.

Un rasgo peculiar del sistema circulatorio de muchos poliquetos es la presencia de vasos contráctiles terminados en fondo de saco. Se encuentran semejantes vasos en nereidos y ofélidos, así como en otras familias, pero alcanzan su mayor grado de desarrollo en los gusanos en abanico, en los cuales un flujo y reflujo en el interior de los vasos contráctiles substituye virtualmente al sistema capilar de flujo ininterrumpido.

Cabe observar en los poliquetos cierto número de estructuras llamadas corazones o cuerpos cardiacos, pero desde luego no son todas homólogas. El corazón en *Chaetopterus* es una tumefacción bulbosa del vaso dorsal y se considera como centro de bombeo. En los arenicólidos hay un par de corazones laterales asociados con el seno intestinal (fig. 10-28, *A*) y en los terebélidos y anfarétidos se aprecia un corazón detrás de las branquias.

Estos corazones han evolucionado probablemente para contrarrestar el flujo retrógrado.

En etapas primitivas, como en gusanos escamosos, filodócidos, y sílidos, la sangre es un líquido incoloro con unos cuantos amibocitos; pero en la mayor parte de los poliquetos, sobre todo en las grandes especies, posee pigmentos respiratorios disueltos en el plasma. La hemoglobina es el más común de estos pigmentos, pero clorocruorina es característica de la sangre de serpúlidos y sabeláridos, y también de la correspondiente a los miembros de las familias Flabelligeridae y Ampharetidae. Clorocruorina, como hemoglobina, contiene hierro, pero el grupo hem es diferente; ahora bien, la sangre que posee clorocruorina tiene color verde. *Magelona* tiene un sistema vascular sanguíneo con glóbulos provistos de un tercer pigmento rico en hierro llamado hemeritrina.

Se han descrito cierto número de excepciones interesantes a la disposición normal de los pigmentos respiratorios a que acabamos de aludir. En la sangre de *Serpula* existe hemoglobina y clorocruorina. *Glycera* y *Capitella*, aunque carecen de sistema vascular sanguíneo, poseen glóbulos que contienen hemoglobina en el líquido celómico. *Terebella lapidaria* no sólo dispone de glóbulos rojos celómicos, sino que cuenta además con un sistema vascular sanguíneo y hemoglobina diferente, y *Nephthys hombergii* tiene hemoglobina en el líquido celómico y disuelta en el plasma del sistema vascular sanguíneo, aunque estas dos hemoglobinas no son idénticas, como ha podido demostrarse en su curva de disociación de oxígeno (fig. 10-27, *B*).

Las moléculas de la hemoglobina y clorocruorina del plasma son siempre muy grandes en contraste con las moléculas relativamente pequeñas de hemoglobina de los glóbulos celómicos. El gran volumen del pigmento del plasma quizá impida la pérdida de moléculas a través de la pared de los vasos, al mismo tiempo que permite actuar a estas proteínas en la conservación de la presión coloidosmótica de la sangre. Dales ha señalado al respecto (1963) que las proteínas plasmáticas que sirven esta función en los vertebrados están muy poco desarrolladas en los anélidos.

En la mayor parte de los poliquetos los pigmentos respiratorios actúan indudablemente en el transporte de oxígeno. Por ejemplo, la hemoglobina del plasma de *Nephthys hombergii* y la clorocruorina de *Sabella spallanzanii*, producen curvas de disociación esencialmente iguales a la de la mayor parte de vertebrados; sin embargo, tal hecho no se observa en todos los poliquetos. La curva de disociación de la hemoglobina del plasma de *Arenicola* se halla bastante a la izquierda en la gráfica, siendo saturada con oxígeno a tensiones muy bajas de este gas (fig. 10-27, *B*). Semejante hecho ha permitido sugerir que la hemoglobina de este verme podría actuar como reservorio de oxígeno durante etapas de ventilación baja cuando las tensiones del gas tanto en el tubo como en la arena circundante hayan disminuido considerablemente. Sin embargo, la cantidad de hemoglobina presente podría proporcionar una reserva de oxígeno que duraría solamente unos minutos.

Sheffield (1938) ha señalado que con excepción de algunas especies sedentarias residentes en tubos, ha sido neta la tendencia a desaparición de cilios superficiales y celómicos, con formación de un sistema vascular sanguíneo bien desarrollado

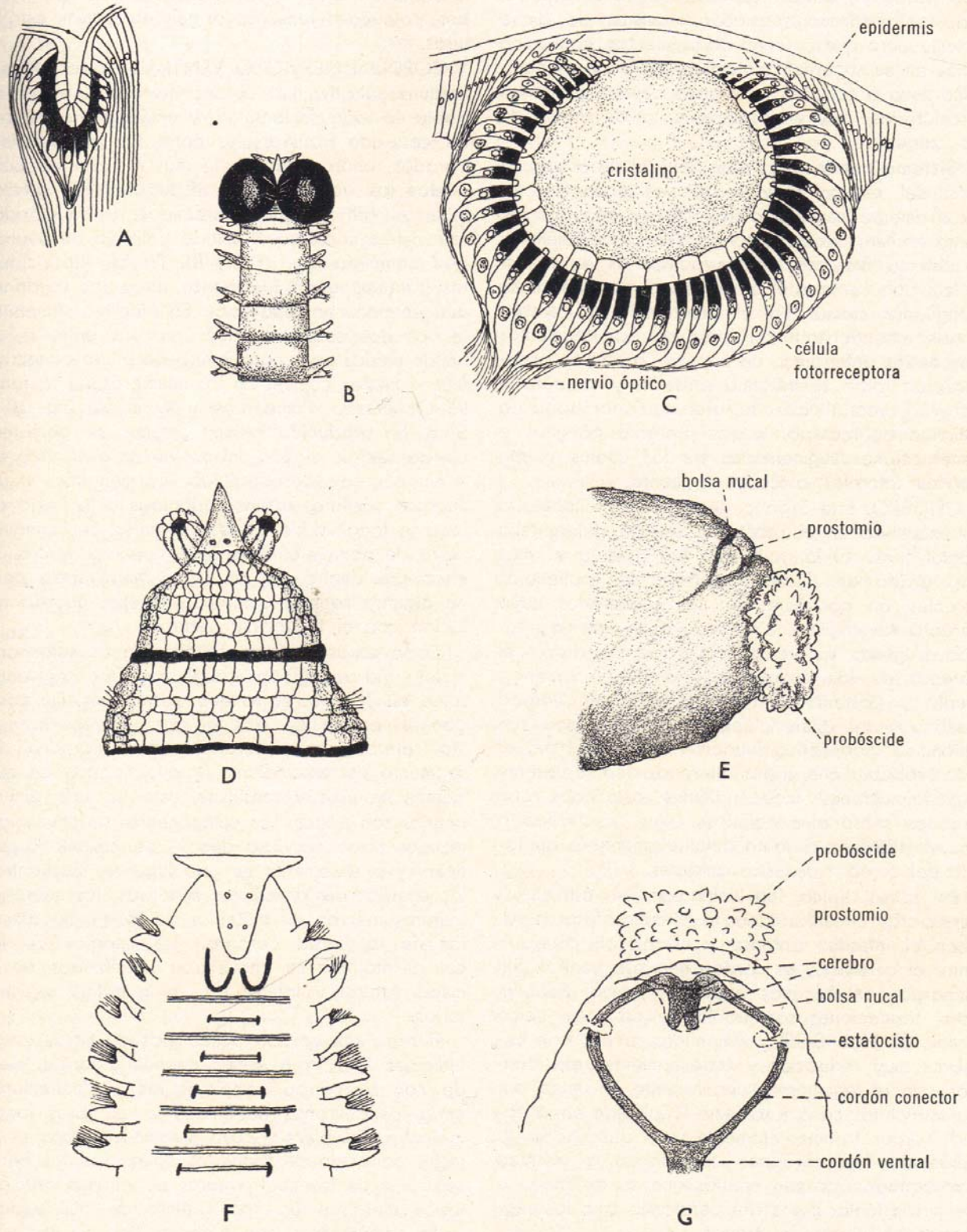


FIG. 10-31. *A*, Ojo simple de *Ranzania*. (Según Hesse, tomado de Fauvel.) *B*, Parte anterior del alciópido, *Vanadis grandis*, en la que se aprecian ojos altamente desarrollados. (Según Izuka, tomado de Fauvel.) *C*, Ojo de *Nereis*. (Según Hesse, tomado de Fauvel.) *D*, Parte anterior de *Notomastus latericeus*, con órganos nucales en eversión. (Según Rullier, tomado de Fauvel.) *E*, Cabeza de *Arenicola* (vista lateral). (Según Wells.) *F*, Espiónido, *Colobranchus ciliatus*, en el que se advierten en negro órganos dorsales de los sentidos. (Según Söderström, tomado de Fauvel.) *G*, Parte anterior del sistema nervioso y estatocistos de *Arenicola*. (Según Wells.)

que posee pigmentos respiratorios. En consecuencia, los gusanos escamosos provistos de dicho sistema pero que carecen de pigmentos, conservan cilios en su superficie corporal, y el líquido celómico lleva a cabo en los mismos algunas funciones circulatorias, muy especialmente la de transporte de oxígeno.

Sistema nervioso. El plan general de organización del sistema nervioso en los poliquetos es relativamente sencillo o más o menos uniforme, tanto en esta clase como en las otras de anélidos. El sistema nervioso de los poliquetos se caracteriza por la presencia de un cerebro o masa ganglionar dorsal en el prostomio (el cerebro puede extenderse hacia atrás por los segmentos corporales anteriores); un par de cordones conectores en torno al intestino anterior; y un cordón nervioso ventral que se prolonga por toda la longitud del cuerpo, y que presenta ganglios o tumefacciones segmentarias de las cuales parten nervios laterales a cada segmento.

CEREBRO. Este órgano generalmente bilobulado se encuentra en el prostomio debajo del epitelio dorsal (figs. 10-25 y 10-29). Se observa el más alto grado de diferenciación en los poliquetos errantes, en contraste con los sedentarios cuyo cerebro tienen una estructura relativamente sencilla. Algunos autores han tratado de dividir el cerebro de los poliquetos errantes en anterior, medio y posterior. Sin embargo, es en verdad dudoso si tal diferenciación regional posee significación filogenética fundamental. Antes bien, es más probable que dicha diferenciación represente especializaciones independientes asociadas con órganos sensoriales cefálicos bien desarrollados. Fauvel (1959) ha descrito detalladamente la anatomía del cerebro de estos animales.

En forma típica, un solo par de estructuras conectoras circunfaríngeas o circunesofágicas rodean el intestino anterior y establecen conexión entre el cerebro y el cordón nervioso ventral. Sin embargo, en algunas especies, como *Sabella*, estas formaciones son dobles, y en otras como *Arenicola* (fig. 10-25) y *Amphitrite*, ambas con cerebros muy reducidos y estrechamente relacionados con el tegumento suprayacente, el único par de estructuras conectoras está localizado en la pared corporal inmediatamente por debajo de la epidermis. Los cordones conectores, a menudo ganglionados, poseen nervios que se extienden a los cirros tentaculares del peristomio o a los segmentos anteriores del tronco.

NERVIOS ESTOMATOGASTRICOS. Muchos poliquetos, sobre todo aquellos con probóscide susceptible de eversión, poseen un sistema de nervios estomatogástricos, que participan en el control motor de la probóscide o faringe, y cuyo número y disposición varía considerablemente. Pueden nacer uno o dos pares de estos nervios de los cordones conectores, con un nervio dorsal único o doble saliendo de la parte posterior del cerebro, o pueden tener su origen en ambas estructuras.

CORDON NERVIOSO VENTRAL. Como una estructura primitiva, el cordón nervioso ventral es doble en toda su longitud, y unido por comisuras de conexión transversales entre los ganglios separados; ahora bien, en la mayor parte de poliquetos los dos cordones se fusionan en grados diversos. En gusanos serpúlidos y sabeláridos todavía se conserva el estado primitivo de duplicidad completa (fig. 10-29, *B*). En los filodócidos, los ganglios están fusionados, pero los cordones aún permanecen separados. En *Nereis* y *Amphitrite*, los dos cordones, muy próximos entre sí, se hallan unidos por una cubierta de tejido conectivo más o menos común. En los miembros de la familia Opheliidae, *Tomopteris*, y *Arenicola* (fig. 10-6, *B*) se ha producido fusión completa sin persistencia de vestigio alguno del par nervioso original. En *Arenicola* han desaparecido los ganglios, y los cuerpos celulares están distribuidos a lo largo de toda la longitud de ambos cordones. En la mayor parte de poliquetos el cordón nervioso ventral se encuentra dentro de las capas musculares; pero en algunas formas, como *Clymenella*, guarda relación con el tegumento ventral.

Como carácter típico se observa en estos animales una expansión ganglionar por segmento, salvo en *Sabella*, en la que existen dos. De cada ganglio parten de dos a cinco pares de nervios laterales que inervan la pared corporal del segmento correspondiente, y que constan de elementos motores y sensitivos, esto es, que dichos nervios son mixtos. Los componentes sensitivos forman un plexo nervioso debajo del epitelio superficial, y precisamente en este lugar se encuentran los cuerpos de las células sensitivas; las neuronas motoras inervan los músculos de los parapodios y los de la pared corporal; los cuerpos de las células motoras se encuentran localizados en la mitad ventral y lateral de los ganglios segmentarios.

El resto del cordón posee vías de fibras longitudinales finas y a veces axones gigantes, siendo con frecuencia complejas las interconexiones entre las neuronas periféricas y las fibras longitudinales. En *Nereis*, cuyo sistema nervioso es el mejor conocido de todos los poliquetos, las fibras sensitivas de los cuatro pares de nervios segmentarios muestran un tipo distinto de distribución, si lo comparamos con el específico de las vías longitudinales con las cuales se asocian; también difieren en cuanto a sus áreas de inervación. Las neuronas sensitivas de los nervios segmentarios primero y cuarto inervan el tegumento de los segmentos; las del segundo nervio, los parapodios, mientras que las del tercer nervio son principalmente propioceptores de los músculos segmentarios. La inervación motora de estos músculos se

efectúa por medio de un sistema de enlace múltiple que involucra las neuronas motoras primaria y secundaria, y a veces también la terciaria. Las conexiones entre estas neuronas pueden efectuarse mediante sinapsis dendríticas típicas o por medio de contacto interaxónico; este último tipo de conexión también ocurre en las vías de fibras longitudinales.

GANGLIOS PEDALES. Los cuerpos de las neuronas motoras que inervan los parapodios no están siempre localizados en los ganglios ventrales. Algunos poliquetos disponen de un sistema separado de ganglios pedales situados periféricamente cerca de los parapodios. Primitivamente, los ganglios pedales están unidos longitudinalmente entre sí por medio de estructuras de conexión, cada una de las cuales forma un cordón periférico que parte de ambos lados del cerebro y se extiende a lo largo del cuerpo (fig. 10-30, *A*). Los ganglios pedales están asimismo unidos a los ganglios ventrales por comisuras conectoras transversales.

En cierto número de poliquetos, como *Nerine* y *Lepidasthenia* (fig. 10-30, *B*), aunque existen ganglios pedales, han desaparecido los cordones conectores longitudinales, conservándose solamente los transversales que unen los ganglios pedales a los ventrales.

AXONES GIGANTES. La principal defensa de casi todos los poliquetos contra sus muchos agresores rapaces radica en su capacidad para contraerse con gran rapidez. La rápida contracción terminoterminal refleja se halla especialmente bien desarrollada en las especies que residen en tubos y que salen de su albergue protector en busca de alimento. Esta capacidad de contracción rápida guarda relación muy estrecha con la presencia de axones gigantes en los cordones nerviosos ventrales. El gran diámetro del axón aumenta la rapidez de conducción y hace posibles las contracciones simultáneas de los músculos segmentarios.

Aunque casi todos los poliquetos poseen axones gigantes (Nicol, 1948) y alcanzan su mayor grado de desarrollo en los tubícolas, la disposición y estructura de los mismos dista mucho de ser uniforme; es muy probable que hayan evolucionado independientemente en una serie de grupos. El número de fibras gigantes fluctúa desde una, como en *Myxicola* y *Eunice*, a muchas, como en *Halla*. *Nereis* posee cinco fibras gigantes, tres de las cuales son muy grandes, y dos de menor volumen. Una fibra puede constar de una sola neurona gigante o puede ser de naturaleza sincitial, y compuesta de gran número de neuronas anastomosadas. Cabe observar ambos tipos en el mismo gusano, como en *Nereis*. En la figura 10-30, *C-E*, se muestran algunos ejemplos de sistemas axónicos gigantes.

Estudios de Nicol en el sabelárido *Myxicola*, poseedor de una sola gran fibra gigante, han contribuido mucho a esclarecer el funcionamiento de estas neuronas. La fibra gigante de *Myxicola* supeditada a la ley del todo o nada, puede descargarse a cualquier nivel a lo largo del cuerpo, y conducirá un impulso en cualquier dirección. La velocidad de conducción en la fibra gigante es de 12 m/seg, comparada con 0.5 m/seg en las vías longitudinales ordinarias. A partir del axón gigante corren ramas eferentes a los músculos longitudinales. La fibra gigante no participa en la conducción de impulsos locomotores ordinarios, ya que si se secciona no se inhibe la locomoción, siendo bloqueada solamente la contracción rápida.

Casi todas las características del sistema de fibra gigante de *Myxicola* pueden observarse en otros poliquetos, aunque se registran algunas excepciones. En *Nereis*, por ejemplo, las fibras gigantes sólo conducen en dirección posterior, y la conducción a los músculos de los segmentos es proporcionada por neuronas motoras especiales que se encuentran en contacto con los axones gigantes.

Organos de los sentidos. Los órganos sensoriales especializados más importantes de los poliquetos son los ojos, órganos nucales, y estatocistos.

OJOS. Si exceptuamos a los sabeláridos, solamente se encuentran ojos en los poliquetos errantes, pero incluso en ellos no existen a veces. Suelen estar situados en la superficie del prostomio en número de dos, tres o cuatro pares (figs. 10-2 y 10-7, *B*). En ocasiones son muy sencillos, en otras, altamente desarrollados, lo cual depende del modo de existencia del verme. En general, el ojo de los poliquetos pertenece a la variedad de copa retiniana, cuya pared está compuesta de fotorreceptores en forma de bastoncillo, pigmento, y células de sostén (fig. 10-31, *A* y *C*). Los fotorreceptores están dirigidos hacia la luz de la copa, siendo por lo tanto estos ojos de tipo directo. En la parte posterior de la copa nace un nervio óptico que cubre la poca distancia que lo separa del cerebro; el interior del ojo está ocupado por un cuerpo refringente unido unas veces a la cutícula superficial y otras no; dicha cutícula actúa como córnea. La función de estos ojos consiste solamente en descubrir luz; casi todos los poliquetos son fototrópicos negativos.

El ojo de los anélidos alcanza su desarrollo máximo entre los miembros pelágicos de la familia Alciopidae (fig. 10-31, *B*). Los dos ojos, muy voluminosos, hacen protrusión en la superficie del prostomio; consta cada uno de copa retiniana interior, cuerpo vítreo, córnea y cristalino combado externo. Este ojo posee un mecanismo notable de acomodación que autoriza a pensar que quizá forme una imagen. El enfoque se efectúa por dos métodos. Una ampolla situada al lado del ojo impulsa líquido al interior de la vesícula óptica, localizada entre el cristalino y el cuerpo

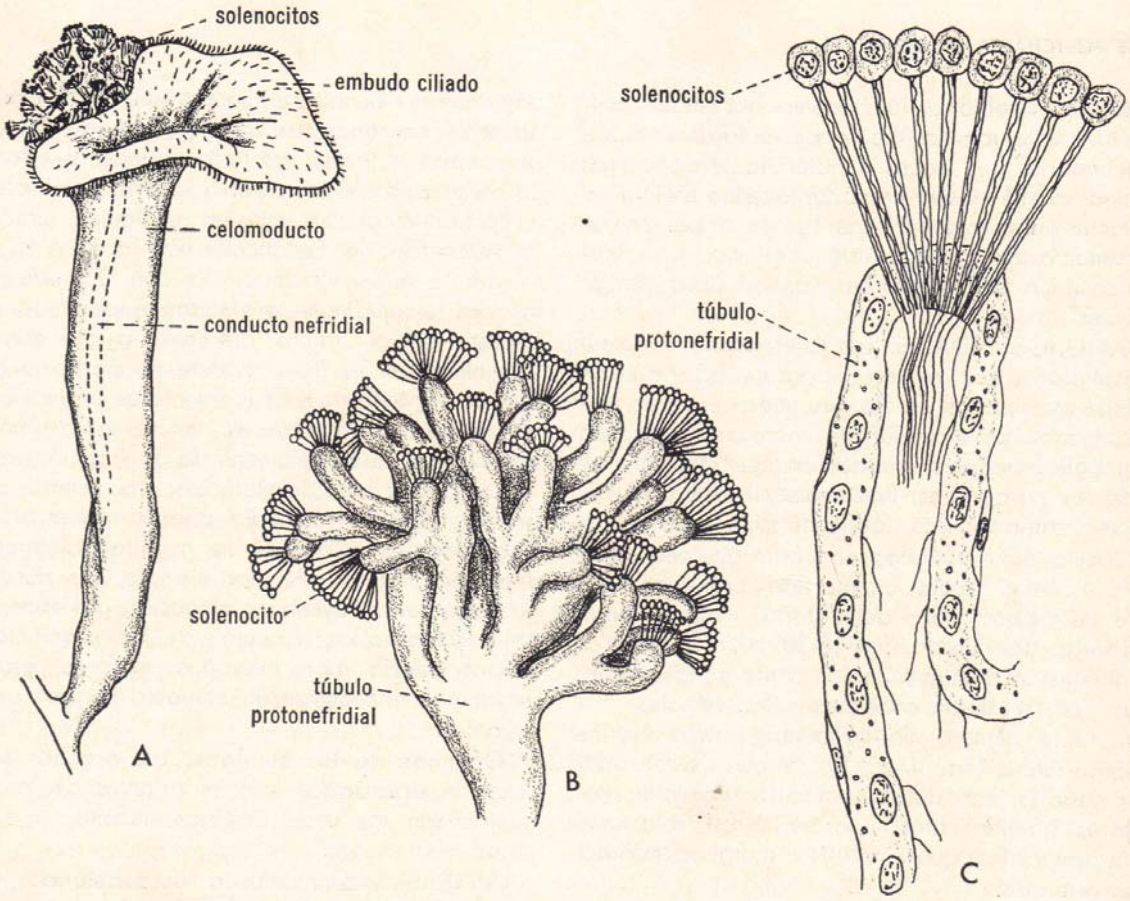


FIG. 10-32. Protonefridio y celomoducto de *Phyllodoce paretti*. A, Relación de protonefridio y celomoducto. B, Extremo ramificado de protonefridio. C, Solenocitos de una rama protonefridial. (Todas según Goodrich.)

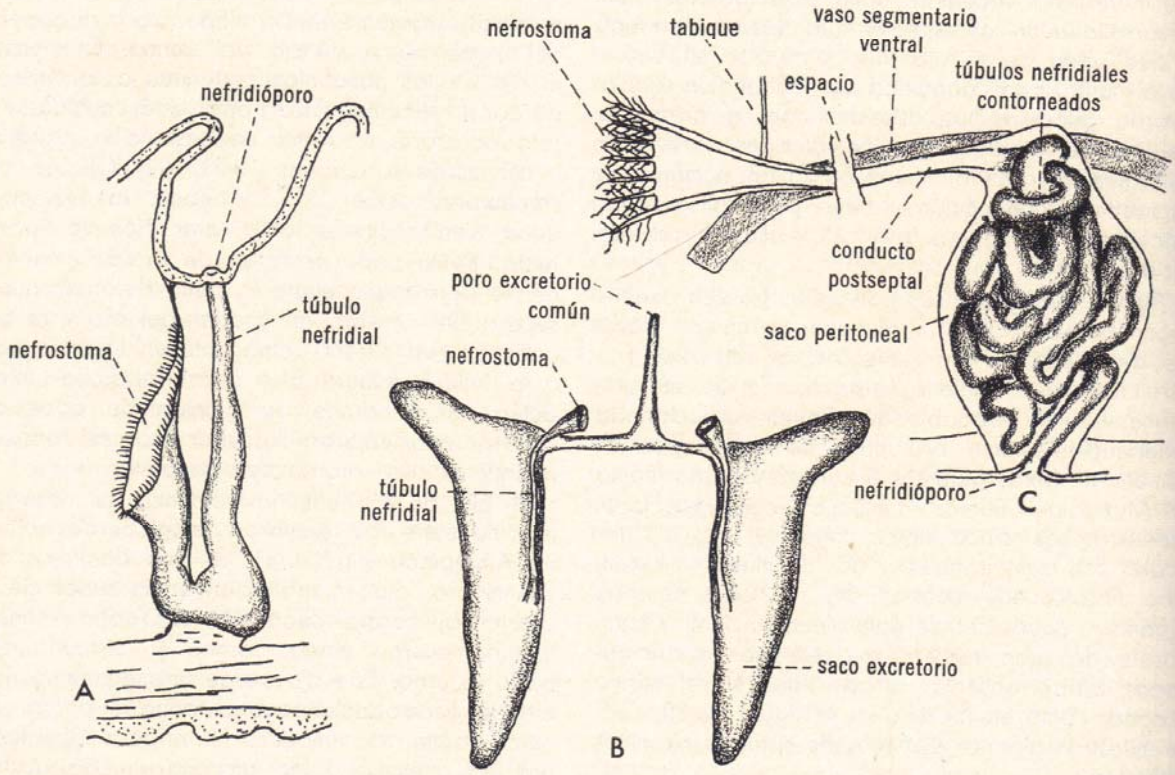


FIG 10-33. Metanefridios de tres poliquetos. A, *Nerine*. (Según Goodrich.) B, Serpúlido flabeliforme, *Pomatoceros*. (Según Thomas.) C, *Nereis vexillosa*. (Según Jones.)

vítreo, y esta presión dirige el cristalino hacia afuera. Esta última lente puede ser también aplanada por acción de las fibras musculares que se fijan en sus bordes; la superficie del cristalino es incluso denudada para controlar la cantidad de luz que entra al ojo.

Unas pocas especies, como *Polyophthalmus* tienen una mancha ocular simple situada en la pared corporal entre cada parapodio sucesivo, además de los ojos en el prostomio.

Los sabeláridos, como otros muchos poliquetos sedentarios, han perdido los ojos del prostomio; sin embargo, los miembros de esta familia poseen manchas oculares en los filamentos branquiales. Estos ojos branquiales se hallan en ambos lados del eje principal del filamento, y por ejemplo en *Dasychone*, su número es de 10 a 15 pares por filamento. Cada uno de estos ojos se compone de un grupo de células fotorreceptoras y pigmentarias. Cada célula fotorreceptora posee un gran cuerpo refringente externo, de manera que el ojo es esencialmente compuesto. Las fibrillas nerviosas de los receptores pasan a la red nerviosa epidérmica general.

Si bien los serpúlidos carecen de ojos branquiales, la epidermis de la corona contiene células fotorreceptoras. Estos vermes son muy sensibles a las reducciones bruscas de luz, y cuando ocurren, se retiran inmediatamente al tubo. Esta conducta quizá represente una adaptación protectora contra los rapaces próximos a ellos. Los ojos branquiales de los sabeláridos probablemente cumplan el mismo objetivo.

Nereis, además de ojos, posee órganos espirales sensibles a la luz en la superficie de las antenas, formados por unas 100 células receptoras dispuestas en espiral en el interior de una fosa cuticular.

ORGANOS NUCALES. Consisten estos órganos en un par de hendiduras o fosas sensoriales ciliadas situadas en la región cefálica de casi todos los poliquetos. Aunque de diversa estructura, todos los órganos nucales están inervados por la porción posterior del cerebro, y compuestos de células cilíndricas ciliadas y de células sensoriales, en ocasiones se observan también células glandulares. En nereidos y hesiónidos se encuentran los tipos más sencillos de órganos nucales, ya que están compuestos de un área sensorial provista de cilios, situada detrás del ojo.

En los gusanos de bambú y anfarétidos, los órganos nucales son fosas o depresiones localizadas a ambos lados de la cabeza. Es frecuente un tipo similar en miembros de las familias de excavadores, Opheliidae, Orbiniidae y Capitellidae (fig. 10-31, *D*), si bien en dichas familias estos órganos pueden ser evaginados. Los órganos nucales disponen de quimiorreceptores, de importancia evidente en la identificación del alimento, ya que cuando se procede a su destrucción experimental los vermes dejan de alimentarse. Estos órganos alcanzan su mayor desarrollo en las especies rapaces, y no existen o son sumamente raros en aquellos que se alimentan valiéndose de sus cilios.

ORGANOS SENSORIALES CILIADOS. Algunos poliquetos se caracterizan por la presencia de órganos especializados sobre los segmentos del tronco. Orbínidos y espiónidos poseen tubérculos sensoriales ciliados, rugosidades, o bandas, llamadas órganos dorsales, en la superficie dorsal de los segmentos (fig. 10-31, *F*). Algunas familias, como Orbiniidae y Opheliidae, cuentan con estructuras sensoriales ciliadas, llamadas órganos laterales, localizados entre el notopodio y el neuropodio de cada parapodio.

ESTATOCISTOS. En algunas familias de poliquetos es factible encontrar estatocistos, entre ellas Orbiniidae, Arenicolidae, Terebellidae, y Sabellidae, cuyos miembros son en su totalidad excavadores sedentarios o tubícolas. Los estatocistos de *Arenicola* se hallan situados en la pared corporal correspondiente a la cabeza, son bulbosos y provistos de un canal que se abre en el lado lateral externo de la superficie corporal (fig. 10-31, *G*). Los estatocistos están asociados con los cordones conectores circunfaríngeos que en *Arenicola* discurren por el interior de la pared corporal. Wells informó, en 1950, que los estatocistos de *Arenicola* contienen espículas, restos silíceos de diatomeas, y granos de cuarzo, todo cubierto de un material quitinoide. *Arenicola* excava siempre con la cabeza hacia abajo, y si se inclina 90° un acuario en que se encuentra el verme, éste lleva a cabo a su vez una compensación de 90° en su excavación; si se destruyen los estatocistos pierde el animal esta capacidad compensadora. El sabelárido *Branchiomma* tiene también estatocistos, que en este caso orientan al verme de manera que excava hacia atrás, de modo que su corona debe dirigirse hacia arriba.

CELULAS TACTILES. Además de órganos sensoriales especializados, la superficie general del cuerpo de los poliquetos está provista de células táctiles concentradas sobre todo en los parapodios y apéndices cefálicos. *Nereis*, por ejemplo, responde tan positivamente al contacto de una excavación artificial que podría perecer por influjo de otros factores ambientales a los cuales normalmente debería dar respuesta negativa.

Excreción. Los órganos excretorios de los poliquetos están representados por metanefridios o protonefridios. Puede haber un par de órganos excretorios por segmento o un par para todo el animal. El extremo distal del túbulo nefridial está localizado en el celoma del segmento inmediatamente anterior a aquel en el cual se abre el nefridióporo (fig. 10-1). El túbulo atraviesa el tabique posterior del segmento, se extiende en el inmediato, donde puede enrollarse, para abrirse

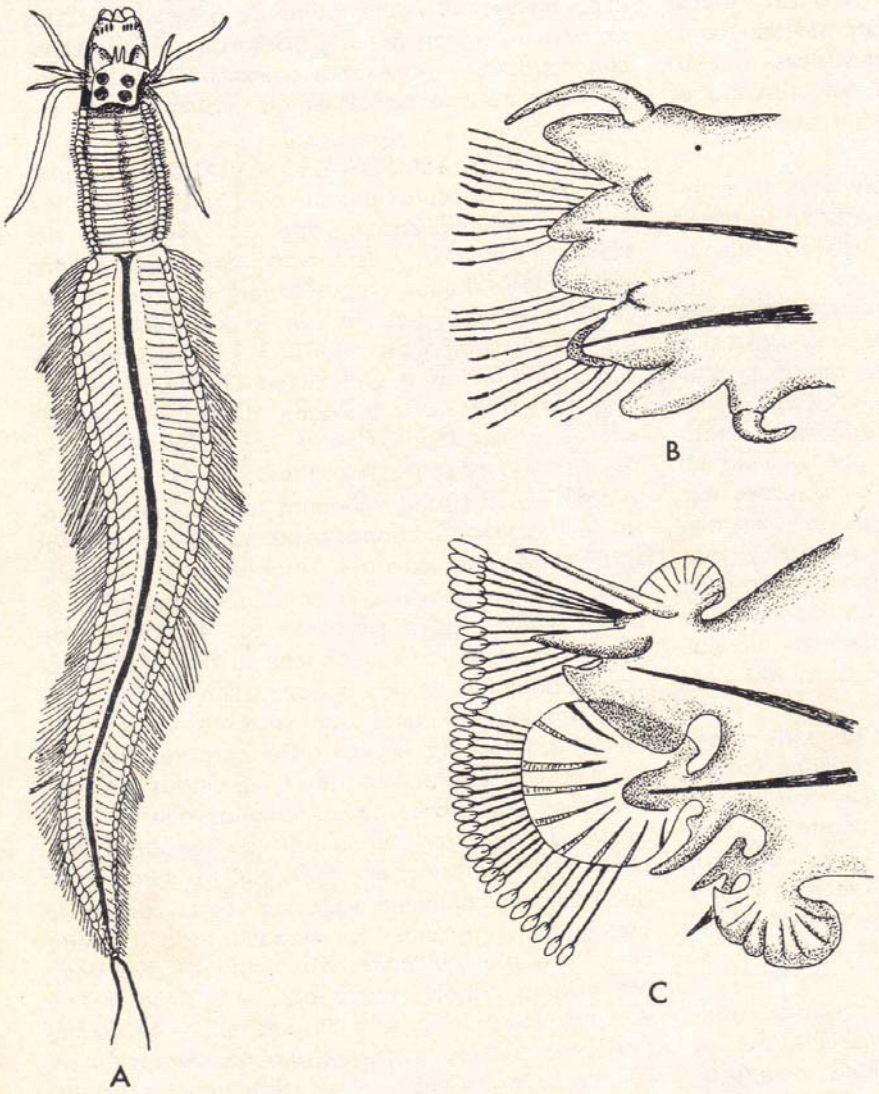


FIG. 10-34. A, Forma epitoca masculina de *Nereis irrorata*. (Según Rullier, tomado de Fauvel.) B y C, Parapodios de formas atoca *(B)* y epitoca *(C)* de *Nereis irrorata* masculina. (Según Fauvel.)

finalmente al exterior en la región del neuropodio. Tanto la porción preseptal del nefridio, como el túbulo postseptal están cubiertos por una capa reflejada de peritoneo procedente del tabique.

Los protonefridios, más primitivos que los metanefridios, se encuentran sobre todo en filodócidos, alciópidos, tomoptéridos, glicéridos, neftidos, y algunos otros. Los solenocitos están siempre localizados en el corto extremo preseptal del nefridio y son bañados por el líquido celómico. Los túbulos de los solenocitos son muy delicados y delgados y se originan a partir de la pared nefridial adoptando forma de haz. En *Phyllodoce* el tubo preseptal es ramificado, y los túbulos de los solenocitos se originan en los extremos de las ramas (fig. 10-32). El líquido penetra por las paredes de los túbulos, siendo después conducido por un largo flagelo flamígero hasta la luz del nefridio. El túbulo nefridial es ciliado, y el líquido es impulsado al exterior por el nefridióporo.

Todos los demás poliquetos poseen metanefridios, y en ellos el extremo septal del nefridio cuenta con un embudo ciliado abierto, denominado nefrostoma, que substituye a los solenocitos; el metanefridio se halla por lo tanto abierto en ambos extremos. Goodrich (1945) ha dividido estos nefridios abiertos en varias categorías según el origen evolutivo sospechado y su empleo como gonoductos. Se estudia esta función auxiliar en la sección siguiente dedicada a reproducción. Se trata aquí el metanefridio como un tipo morfológico único.

Se observa el metanefridio típico en los nereidos (fig. 10-33, C). El nefrostoma presenta una cubierta externa de peritoneo; en los bordes se aprecian a veces flecos como en *Nereis vexillosa;* y el interior se halla densamente ciliado. El conducto postseptal, que se prolonga formando el segmento sucesivo inmediato, se enrolla intensamente para formar una masa de túbulos que se

aprecian encerrados en una cubierta sacciforme delgada de células peritoneales. El nefridióporo se abre en la base del neuropodio en el lado ventral; todo el revestimiento de los túbulos es ciliado.

Los metanefridios de los demás poliquetos difieren solamente en pequeños detalles; pueden observarse diversos grados de desarrollo en el nefrostoma. El túbulo postseptal tiene a veces forma de **U**, como en *Nerine* (fig. 10-33, *A*), *Odontosyllis* y gusanos escamosos, en lugar de aparecer enrollado. Los nefridios de espiónidos y orbínidos no sólo tienen forma de **U**, sino que los nefridióporos aparecen desplazados a una posición más dorsal junto con los parapodios.

La ausencia de tabiques no limita de manera obligada el número de nefridios presentes en los poliquetos; sin embargo, los nefridios, como otros órganos segmentarios, pueden mostrar diversos grados de restricción regional en las familias más

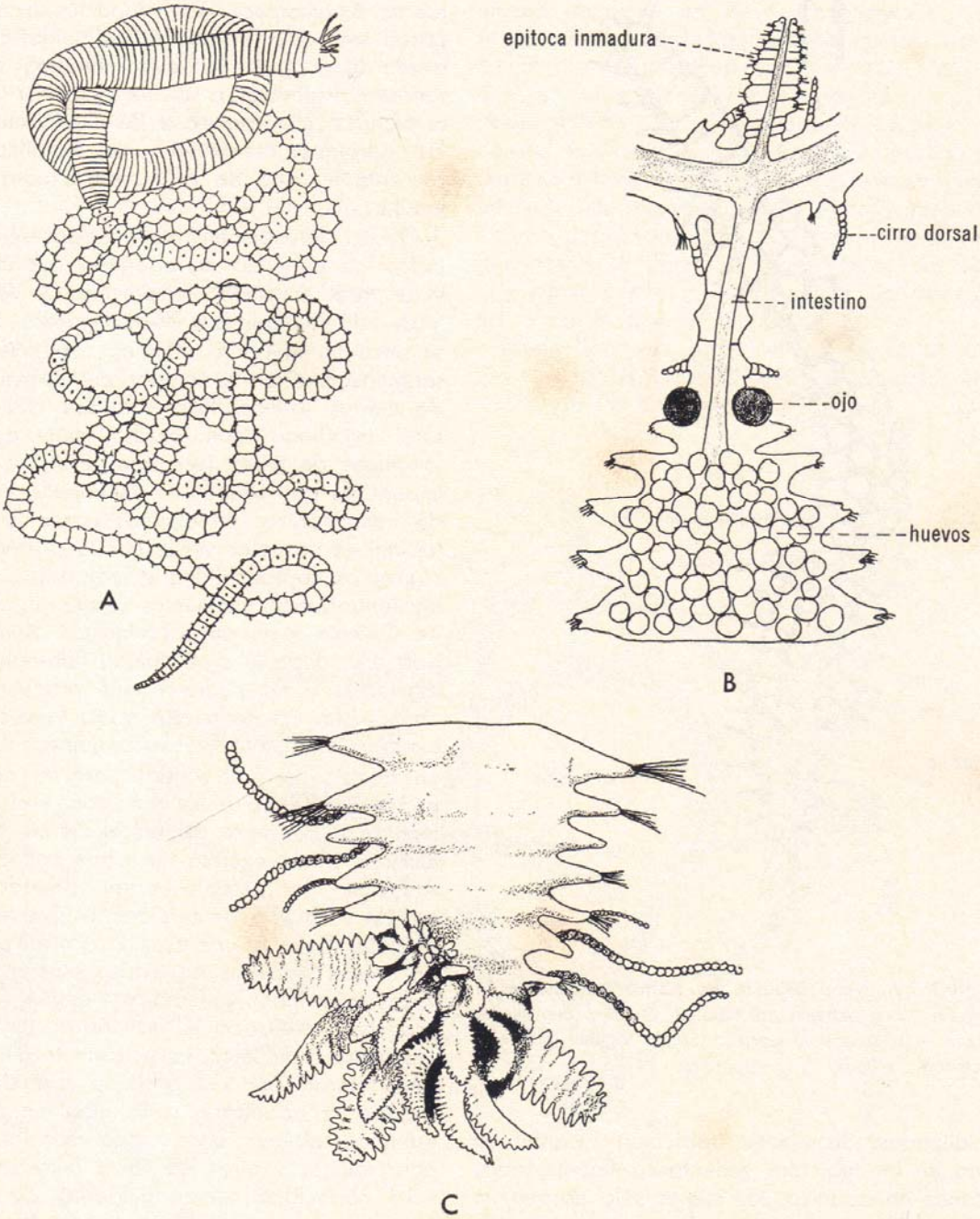


FIG. 10-35. *A*, *Eunice viridis*, gusano palolo de Samoa, con su región posterior epitoca. (Según Woodworth, tomado de Fauvel.) *B*, *Syllis ramosus*, mostrando yemas epitocas que desarrollan a los lados de la forma atoca. (Según McIntosh, tomado de Potts.) *C*, Parte posterior de *Trypanosyllis*, en la que pueden verse acúmulos de yema epitocas. (Según Potts, tomado de Fauvel.)

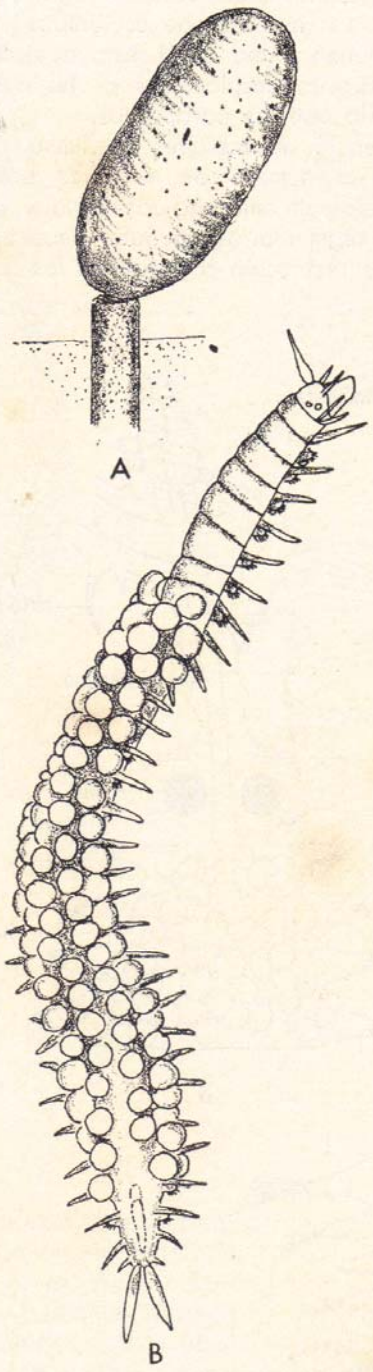


FIG. 10-36. A, Masa ovoidea de huevos de *Clymenella mucosa*, fija en el extremo del tubo. B, *Grubea*, con huevos adheridos a la superficie dorsal. (Según Viguier y Pierantoni, tomado de Potts.)

especializadas. Semejante restricción alcanza su máximo en los tubícolas sedentarios flabeligéridos y gusanos en abanico, los cuales sólo poseen un par de nefridios anteriores funcionales. En los gusanos en abanico los dos nefridios se unen en la línea media para formar un conducto mediano que se dirige hacia adelante para abrirse por un nefridióporo único a nivel de la cabeza (fig. 10-33, *B*). Los desechos son depositados directamente en el exterior, evitando de esta manera la suciedad del tubo.

En *Owenia* se ha resuelto en diferente forma el problema de la suciedad y fetidez del tubo. En estos animales se abren los nefridióporos en un conducto epidérmico que se prolonga hacia adelante en ambos lados del cuerpo hasta el sexto segmento, punto en el cual desemboca en el exterior. El conducto es en verdad un surco epidérmico que terminó cerrándose.

El principal desecho nitrogenado en los poliquetos es el amoniaco. Los productos excrementicios pasan por difusión desde el líquido celómico o desde la sangre al túbulo nefridial, siendo entonces transteridos a su luz para ser evacuados al exterior. La gran masa de túbulo enrollado en los nereidos constituye una modificación que aumenta el área de la superficie para secreción tubular.

Quizá desempeñen papeles accesorios en la excreción el tejido cloragógeno, los celomocitos, y la pared intestinal. La primera de estas estructuras está formada por células pardas o grisáceas situadas en la pared intestinal, en diversos vasos sanguíneos, o en el interior del cuerpo cardiaco de ciertas formas. Esta variedad de tejido que será estudiada con mucha más amplitud en lombrices de tierra (ver pág. 270), es un centro importante de metabolismo intermedio y de síntesis de hemoglobina. En algunos casos la pared intestinal es de color verde por la presencia de los pigmentos coproporfirina y feoforbida; también se encuentran estos pigmentos verdes en la epidermis de *Owenia* y de otros poliquetos. Aunque no ha sido dilucidada la significación fisiológica de estos pigmentos, bien pudieran ser productos de excreción. En los poliquetos varía la asociación de los nefridios con los vasos sanguíneos. Los gusanos en abanico y arenicólidos carecen de un buen aporte sanguíneo a los nefridios, y el líquido celómico se convierte así en el medio principal de eliminación de excreta. En otros poliquetos, como *Aphrodita*, los nefridios están rodeados por una red de vasos. En los nereidos, el aporte sanguíneo nefridial varía de una especie a otra; por ejemplo, en *Nereis vexillosa* no existe relación neta entre vasos sanguíneos y nefridio, mientras que en otras especies la relación es muy estrecha.

Muchos poliquetos, especialmente nereidos, pueden tolerar cierto grado de salinidad, y han llegado a adaptarse a la vida en estrechos y estuarios salobres; unas pocas especies residen en agua dulce, y otras en tierra húmeda.

La capacidad osmorreguladora de tales poliquetos se ha estudiado fundamentalmente en *Nereis diversicolor*, residente en los estuarios europeos. La tolerancia de salinidad por parte de esta especie fluctúa desde casi la correspondiente al agua dulce hasta las grandes características

del agua del mar. Estos gusanos suelen aglomerarse en aquellos puntos de los estuarios donde se registran fluctuaciones máximas de salinidad. La sangre y líquidos tisulares de *Nereis diversicolor* son isotónicos con el medio en una amplia gama de concentraciones salinas, pero por debajo de cierto punto el animal conserva una concentración de sal superior a la del ambiente, lo que desde luego implica una captación activa de sales.

Los nefridios probablemente desempeñen algún papel en la conservación del equilibrio de agua y sales. Krishnan comprobó, en 1952, que en los nereidos de la India el grado de vascularización está íntimamente relacionado con la salinidad del hábitat. Las especies que viven en aguas salobres se caracterizan por la asociación más estrecha entre vasos sanguíneos y nefridios, que la existente en especies que habitan en ambientes de salinidad más elevada. Así, en las primeras, la secreción por los tubos nefridiales sin duda alguna desempeña un papel en la conservación del equilibrio de agua y sales.

Regeneración. La capacidad de regeneración de los poliquetos es relativamente grande. Cuando estos animales pierden tentáculos, palpos u otras partes pequeñas, son rápidamente reemplazadas. En algunos vermes de esta clase se observa incluso autoamputación o autotomía. Así, vemos, por ejemplo, que se desprenden los élitros de algunos gusanos escamosos, y los segmentos posteriores del tronco de ciertos eunícidos, como *Marphysa* y *Diopatra*, cuando estos animales son hostigados. Las partes desprendidas se regeneran pronto. En general, suelen regenerarse más fácilmente nuevos segmentos del tronco en vermes con regiones corporales no diferenciadas, pudiendo volver a formarse nuevas cabeza y cola. En gusanos con un tórax y abdomen o con una cola, puede producirse regeneración caudal, pero es menos frecuente en ellos la formación de una nueva cabeza. Estudios experimentales, especialmente con oligoquetos, han permitido comprobar que el sistema nervioso desempeña importante papel inductivo en la regeneración. La sección del cordón nervioso origina la formación de una nueva cabeza a nivel del corte. Puede formarse una cabeza secundaria lateral si el extremo seccionado de un cordón nervioso, cortado inmediatamente por detrás del ganglio subesofágico, se desplaza por tracción, y se introduce en un agujero en la pared lateral del cuerpo.

Dales (1963) es autor de una excelente revisión de algunos de los muchos estudios sobre regeneración de los poliquetos.

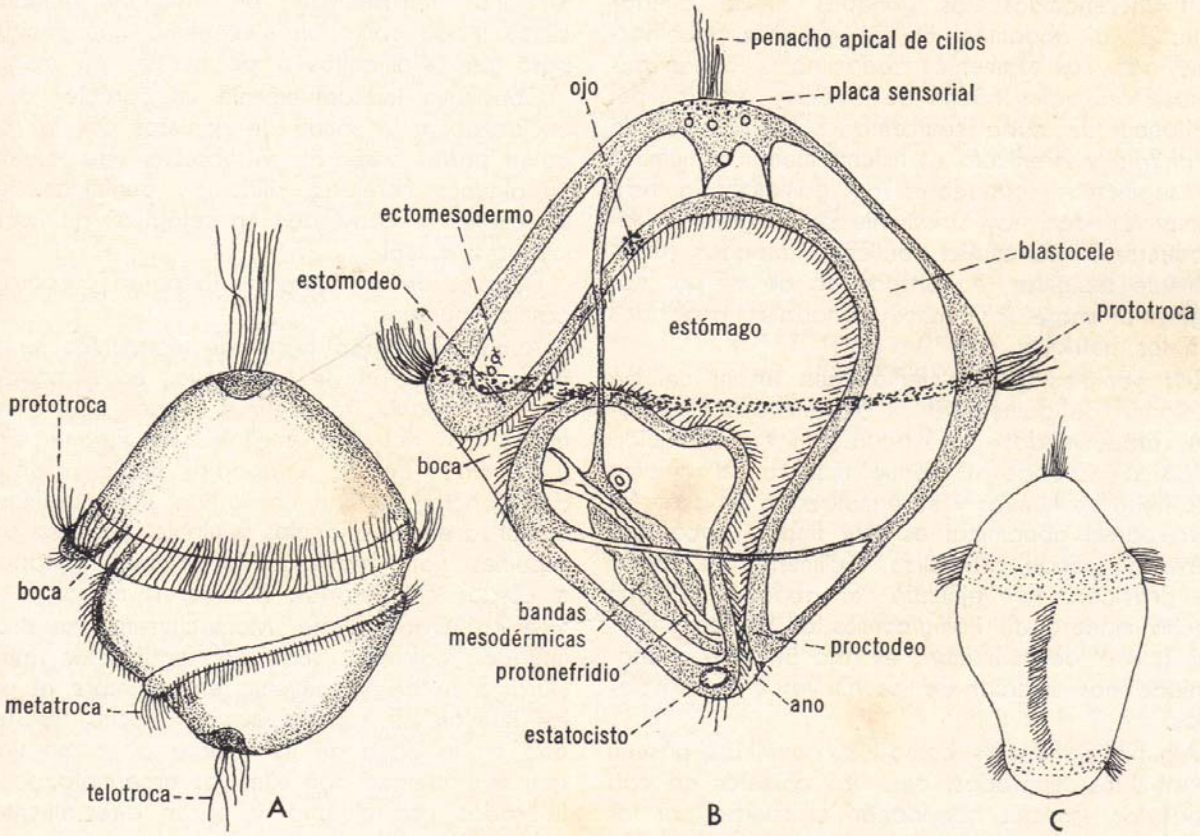


FIG. 10-37. A, Larva trocófora de *Polygordius*, en la que se advierten la prototroca, metatroca y telotroca. (Según Dawydoff.) B, Estructura de una larva trocófora de anélido. (Según Shearer, tomado de Hyman.) C, Trocófora de *Marphysa*. (Según Dawydoff.)

Reproducción. Es bien sabido que los poliquetos pueden reproducirse asexual o sexualmente.

REPRODUCCION ASEXUAL. Este tipo de reproducción es característico de algunos poliquetos, como sílidos, flabeliformes (en forma de abanico) sabeláridos, y espiónidos, y se produce por gemación o división corporal. *Phyllochaetopterus*, miembro de la familia Chaetopteridae, se reproduce normalmente por división de su cuerpo en cierto número de segmentos, cada uno de los cuales puede dar origen a un nuevo individuo.

REPRODUCCION SEXUAL. Casi todos los poliquetos son dioicos. Las gónadas de los poliquetos no son órganos netamente definidos, sino masas de gametos en desarrollo que evolucionan en forma de prolongaciones o expansiones del peritoneo en diferentes partes de los segmentos. En *Aphrodita*, las células sexuales nacen a partir del peritoneo de la mayor parte de los vasos segmentarios, apareciendo finalmente como las cuentas de un rosario. En *Nereis* se forman los gametos en el peritoneo septal ventral.

En etapas primitivas la mayor parte de los segmentos producen gametos, como puede comprobarse en nereidos, eunícidos y gusanos escamosos. En términos generales, la restricción de segmentos para la formación de gametos coincide con especialización del tronco en diferentes regiones. Cuando existen regiones torácica y abdominal bien diferenciadas, las gónadas suelen quedar limitadas al abdomen. En los gusanos flabeliformes, todos los segmentos abdominales forman gametos, los cuales nacen de la parte anterior del peritoneo de cada segmento. Sin embargo, en *Amphitrite* y *Arenicola* es mucho menor el número de segmentos formadores de gametos. En esta última variedad hay solamente seis segmentos reproductores, los cuales contienen gónadas relativamente definidas, en proporción de un par por segmento sobre los vasos gonadales asociados con los nefridios.

Los gametos generalmente caen en el celoma en forma de gametogonias o gametocitos primarios, produciéndose la maduración en el líquido celómico. Cuando el verme madura, el celoma está lleno de huevos y espermatozoos; en especies cuya pared abdominal es muy fina o poco pigmentada, puede advertirse fácilmente el estado de gravidez. Por ejemplo, el abdomen de un macho maduro de *Pomatoceros* es blanco, mientras que el de la hembra es rojo brillante o anaranjado por el color de los huevos y espermatozoos.

Algunos poliquetos, como los capitélidos, poseen gonoductos separados, pero los gametos en casi todas las especies abandonan el cuerpo por los metanefridios, o en algunos casos por la dehiscencia o la rotura de la pared corporal. Debemos muchos de nuestros conocimientos de la estructura de los nefridios en anélidos al meritorio trabajo de Goodrich (1945), quien llevó a cabo amplios estudios sobre el papel de los nefridios en el transporte de huevos y espermatozoos, y quien también acuñó el término *nefromixio*, o *mixonefridio*, para un nefridio que funciona como órgano de excreción y como orificio genital externo.

Cuando se producen gametos en gran número de segmentos, los metanefridios actúan como conductos genitales y excretorios, pero cuando las gónadas quedan restringidas a segmentos específicos, los metanefridios desarrollan solamente su capacidad excretoria en los segmentos estériles, y su capacidad reproductora, o ambas, en los segmentos fértiles.

En los gusanos flabeliformes, los grandes nefridios anteriores son excretorios solamente, y los situados en los segmentos abdominales fértiles actúan tan sólo como estructuras de salida para los productos genitales. A medida que los gametos de estos vermes pasan por el nefridióporo, son transportados a un surco medioventral provisto de cilios desde donde son movilizados hacia adelante y expulsados del tubo.

Es probable que los gametos sean desplazados a lo largo de los nefridios primariamente por cilios, aunque en *Arenicola* sean también importantes la presión hidrostática y las contracciones corporales. También Scott (1911) demostró que los cilios nefrostamiales de *Arenicola* actúan en cierto modo como un mecanismo que impide el paso de celomocitos o de huevos no maduros.

Constituye indudablemente un carácter de especialización la salida de gametos por la rotura de la pared corporal; se observa este fenómeno en algunos nereidos, sílidos, y eunícidos, todos los cuales se convierten en pelágicos al alcanzar madurez sexual.

Después de la rotura de la pared corporal los adultos mueren.

Aunque en gran parte de poliquetos se produce fertilización de los huevos en el agua del mar circundante, en algunos grupos ocurre copulación. Los nefridios genitales de *Pisione remota* y los cirros de los parapodios de los alciópidos del plancton se han convertido por modificación evolutiva en receptáculos seminales. En unas pocas especies han evolucionado también parapodios o cerdas copulatorias. *Platynereis megalops*, que vive en Woods Hole, Massachusetts, muestra un método realmente raro de fertilización interna. Durante su desplazamiento en enjambre al poner los huevos, se supone que el macho inserta su ano en la boca de la hembra al mismo tiempo que se entrelaza con ella. Los espermatozoos son liberados por el ano y pasan directamente al celoma lleno de huevos de la hembra, cuyo intestino ha experimentado regresión. Casi inmediatamente la hembra pone los huevos fertilizados a partir de su extremo posterior.

EPITOQUIA. Se trata de un fenómeno reproductor característico de nereidos, sílidos, y eunícidos, consistente en la formación de un individuo reproductor o epitoca, que difiere en buen número de caracteres sexuales secundarios característicos de la forma no sexual llamada atoca. Las modificaciones de la variedad epitoca incluyen cambios en la formación de la cabeza, estructura de los parapodios, tamaño de los segmentos, musculatura de los mismos, y otros.

Con frecuencia los segmentos portadores de gametos son los que experimentan modificación más radical, ya que el cuerpo del verme se divide en dos regiones netamente distintas. Por ejemplo, la forma epitoca de *Nereis irrorata* tiene grandes ojos, y tentáculos y palpo reducidos en el prostomio (fig. 10-34). Los primeros segmentos del tronco, en número de 15 a 20, no están muy modificados, pero los restantes, que incluyen la región epitoca repleta de gametos, están muy alargados, y en sus parapodios se advierten abanicos de largas cerdas natatorias en forma de espátulas. En *Eunice viridis*, gusano palolo de la isla de Samoa, no existe modificación de la parte anterior del cuerpo, y la región epitoca consta de una larga cadena de segmentos posteriores más estrechos pero más largos, cada uno de ellos con una mancha ocular en el lado ventral (fig. 10-35, *A*).

Los individuos de la variedad epitoca derivan de una forma atoca ya por transformación directa o por gemación. La transformación es característica de los nereidos y eunícidos, mientras que la gemación asexual de epitocas es frecuente en los sílidos. Cabe señalar que el sílido de la forma epitoca suele presentar un extremo caudal, ya como un solo cuerpo, o como una cadena o acúmulo de individuos (fig. 10-35, *C*); en *Syllis ramosus* surgen buen número de yemas epitocas de los lados del cuerpo que pueden formar a su vez yemas secundarias (fig. 10-35, *B*).

ACTIVIDAD EN ENJAMBRE. Todos los poliquetos de la forma epitoca pululan en la superficie durante la puesta de huevos y espermatozoos. Esta conducta recibe el nombre de actividad en enjambre, que en algunos nereidos y sílidos llega a convertirse en una danza nupcial, pues tanto machos como hembras nadan rápidamente en pequeños círculos. Pruebas experimentales indican que la hembra produce alguna substancia, llamada fertilicina (pero no la producida por los huevos animales), que atrae al macho y estimula la emisión de espermatozoos, al mismo tiempo que estos últimos estimulan la puesta de huevos.

Para asegurar la fertilización, debe coincidir la actividad natatoria en enjambre en el macho y la hembra, y prolongarse durante un periodo relativamente corto. Este fenómeno suele caracterizarse por una periodicidad claramente definida y a menudo coincide con los periodos lunares. Los ejemplos más notables de esta periodicidad lunar se observan en los llamados gusanos palolos.

El término gusano palolo se utilizó en un principio para referirse a una especie de eunícido de Samoa, *Eunice viridis*, pero en la actualidad se aplica a diversos poliquetos nereidos, eunícidos, y sílidos, cuya conducta de actividad en enjambre es similar. Clark y Hess (1940) han hecho un estudio muy completo del palolo del Atlántico, *Eunice schemacephala;* este verme de las Antillas vive en las grietas de rocas y corales a un nivel situado poco antes de la señal de marea baja. Se caracterizan estos gusanos por su fototropismo negativo, saliendo de sus escondites para comer solamente en la noche.

La actividad en enjambre de estos animales comienza en julio durante el primero y tercer cuartos del ciclo lunar. En esta época, y a las tres o cuatro de la madrugada, el gusano sale de su escondite, y la región epitoca sexual en la cauda se abre libremente. El animal nada en la superficie con movimientos en espiral. Al amanecer, la superficie del océano aparece cubierta de cuerpos sexuales, y poco después de salir el sol se rompen los epitocas. A la dehiscencia sigue de inmediato la fertilización; pueden verse entonces grandes extensiones de mar cubiertas de huevos. Al día siguiente se inicia una etapa de larva ciliada, y tres días después las larvas se sumergen para llegar al fondo.

El gusano palolo de Samoa desarrolla su actividad en enjambre en octubre o noviembre, al comienzo del último cuarto lunar. Los nativos, para quienes las epitocas son un bocado exquisito, esperan ansiosamente en sus embarcaciones la noche ya prevista de la reunión del enjambre, y recogen con palas enormes cantidades de vermes de la superficie del océano. Ni qué decir que esta oportunidad representa también un día de festín para peces, aves y otros rapaces.

No han sido dilucidadas todavía las causas fisiológicas, ni la periodicidad del fenómeno de actividad en enjambre, aunque sin duda alguna se halla involucrado un gran complejo de factores. El reflejo de agrupación en enjambre aumenta con la madurez sexual y probablemente se encuentre bajo control hormonal. Estudios en nereidos y sílidos han demostrado que ciertas células neurosecretorias del cerebro, o del proventrículo (sílidos) elaboran alguna substancia que inhibe la formación de gametos y la transformación epitoca o gemación. Por ejemplo, si se extirpa el cerebro de un nereido joven aparecen los caracteres de epitoca; o si se trasplanta el cerebro de un gusano joven al celoma de un individuo maduro, se observa supresión de los caracteres de epitoca en el huésped.

La actividad en enjambre puede recibir notable influencia de los factores ambientales. Clark y Hess (1940) han comprobado que la turbiedad y

la acción de las olas suprimen el fenómeno de enjambre en el Atlántico; la luz produce efecto idéntico, incluso la de la luna. Ahora bien, no se ha podido comprender hasta la fecha el papel real de la luna en la organización y aparición del enjambre, aunque sí sabemos que la relación de las fases lunares con este hecho varía según las especies.

Semejante variación hace difícil comprobar cualquier hipótesis basada simplemente en la intensidad de la luz.

HERMAFRODITISMO. Se conocen relativamente pocos poliquetos hermafroditas, y la mayor parte de ellos son flabeliformes. Se caracterizan estos vermes porque los segmentos abdominales anteriores producen huevos y los posteriores espermatozoos. Sin embargo, en *Dasychone*, sabelárido, los huevos y espermatozoos se forman en los mismos segmentos.

PUESTA DE HUEVOS. En muchos poliquetos los huevos son depositados libremente en el agua del mar donde entran a formar parte del plancton y se separan. Ahora bien, algunos dejan los huevos en masas mucosas que se fijan a los tubos o a otros objetos. *Clymenella* (fig. 10-36, *A*), gusano de bambú, produce grandes masas ovoideas de huevos que se fijan en la chimenea del tubo.

Arenicola cristata produce también masas mucosas de huevos que se adhieren a la superficie de la arena del fondo. En *Scoloplos armiger* se observa la misma característica, ya que forma masas de huevos de 1 × 2 cm que contienen cada una de 600 a 1 800 huevos. Se cree que la jalea mucosa es producida por células glandulares de revestimiento de los nefridios femeninos. Algunos vermes tubícolas, como los espiónidos, producen una masa o cápsula mucosa de huevos que conservan en el interior del tubo, o bien fijan los huevos directamente a la superficie interna de la pared del tubo.

En unas cuantas especies de poliquetos se observa incubación de los huevos; algunos gusanos escamosos utilizan el conducto acuoso respiratorio situado debajo de los élitros como cámara de incubación. Ciertas especies de *Spirorbis* incuban sus huevos en la cavidad del opérculo, y *Autolytus* posee un saco especial de incubación para este fin en la superficie ventral del cuerpo. Pueden emplear los parapodios para conservar las huevos. En *Pionosyllis* es fijado un huevo en la base de cada cirro dorsal. Otro sílido, *Grubea*, fija tres o cuatro grandes huevos directamente en la superficie dorsal de cada segmento (fig. 10-36, *B*), y el poliqueto filodócido, *Notophyllum*, usa el mismo sitio para fijar bandas aglutinadas de huevos.

Existen unos pocos poliquetos, como el serpúlido, *Salmacina dysteri*, y algunos nereidos, que liberan larvas en desarrollo, pero esto es relativamente raro. Se dice que *Ctenodrilus* es auténticamente vivíparo, y la nutrición para el embrión procede de los vasos sanguíneos maternos.

Embriogenia. El huevo de los poliquetos es telolécito con cantidad variable de vitelo, mientras que la segmentación es espiral. Con frecuencia existe un blastocele desplazado, pero en *Nereis*, *Capitella*, y otros se desarrolla una estereoblástula. La gastrulación se produce por invaginación, epibolia, o ambas.

LARVA TROCOFORA. Después de la gastrulación, el embrión se desarrolla rápidamente en una etapa larvaria conocida como trocófora (fig. 10-37, *B*). Este tipo de larva no sólo es característico de los poliquetos, sino que se observa también en moluscos y otros filos. En los poliquetos, la estructura trocófora suele empezar a aparecer hacia el segundo día del desarrollo. El embrión adopta forma de trompo, quedando localizadas las células del primer cuarteto en el vértice o extremo aboral. Un rasgo característico de la trocófora es la presencia de un cinturón de células ciliadas llamado prototroca que circunda la larva inmediatamente por encima del ecuador.

Las células de la prototroca derivan en parte del primer cuarteto, específicamente de las células $1a^2$ a $1d^2$, llamadas trocoblastos primarios, las cuales forman el único grupo de células ciliadas en cada cuadrante. Se completa el cinturón con trocoblastos secundarios, que actúan como relleno entre los grupos primarios. En muchos poliquetos las células derivadas del primer cuarteto forman una modalidad muy llamativa de tipo cruzado, en la cual las células $1a^{112}$ a $1d^{112}$ forman los rayos de la cruz que se extienden desde la placa sensorial apical, que con frecuencia ostenta un penacho de cilios como en las larvas de turbeláridos y rincocelos.

En el extremo oral del embrión, el blastoporo se alarga, extendiéndose por todo su lado inferior. El extremo superior del blastoporo forma la boca y el estomodeo, el cual desarrolla por crecimiento diferencial, de manera que se encuentra inmediatamente debajo de la prototroca. El resto del blastoporo se ocluye, y una nueva abertura, el ano, se forma en el sitio de la hendidura inferior del blastoporo, el cual conecta con el intestino.

Después de la formación de la prototroca y de la diferenciación ulterior del extremo oral del embrión suelen aparecer dos cinturones adicionales de cilios, el primero de los cuales llamado telotroca circunda al embrión inmediatamente por encima del ano (fig. 10-37, *A* y *C*); el segundo, que aparece todavía más tarde, recibe el nombre de metatroca y se forma debajo de la boca y muy cerca de la misma (fig. 10-37, *A*).

Si consideramos ahora la estructura interna, las dos células teloblásticas, derivadas de la célula *4d*, dan lugar cada una a una banda de meso-

dermo, que se extiende dorsalmente hacia la boca desde ambos lados del ano (fig. 10-37, *B*); estas bandas dan lugar a todo el endomesodermo. El aparato digestivo de la larva consta del estomodeo, formado a partir del segundo y tercer cuarteto del endodermo, y del estómago e intestino derivados del endodermo.

Las blastómeras *4A*, *4B*, *4C*, y *4D*, más algunas derivadas de las células *4d*, forman la totalidad del endodermo. El viejo blastocele persiste como una gran cavidad situada entre el intestino y el endodermo externo; en el interior de esta cavidad prolifera el ectomesodermo a partir del segundo y tercer cuartetos. De este ectomesodermo proceden las bandas de músculo larvario que se fijan al intestino y a los cinturones ciliados. El tercer cuarteto del ectodermo también forma protonefridios larvarios que se encuentran en la cavidad del blastocele a ambos lados del intestino. Por último, en las larvas trocóforas muy desarrolladas emergen nervios radiales de una masa ganglionar situada debajo de la placa apical; estos nervios conectan con uno o varios nervios longitudinales que circundan la larva.

La larva trocófora completamente desarrollada puede dividirse en tres regiones: la correspondiente a la región de la prototroca, que consta de placa apical, prototroca, y región de la boca; el pigidio, compuesto de telotroca, y detrás de él la región anal; y zona de crecimiento, que incluye toda la porción de larva comprendida entre la región de la boca y la telotroca, y de la cual derivan finalmente todos los segmentos corporales del tronco.

Primitivamente, la trocófora es una larva del plancton que nada libremente. Se observan trocóforas de plancton en el desarrollo de *Podarke*, *Eupomatus*, algunos nereidos, *Spirorbis*, *Sabellaria*, y *Haploscoloplos*. En este tipo de larvas se registran los mayores grados de desarrollo, ya que no sólo se caracterizan por su nado libre sino que también son capaces de alimentarse.

Sin embargo, en muchos poliquetos, la trocófora no nada libremente, transcurriendo la etapa en el huevo antes de la incubación (fig. 10-38); la estructura de estas formas larvarias presenta un desarrollo muy precario si lo comparamos con el de las formas del plancton.

METAMORFOSIS. Se produce desarrollo adicional a medida que la larva trocófora se convierte por metamorfosis en forma corporal adulta. En poliquetos con trocóforas del plancton que se alimentan, la metamorfosis es algo indirecta y termina en pérdida de muchas de las estructuras larvarias, como nefridios, bandas musculares ectomesodérmicas, y cinturones ciliados. En especies caracterizadas por permanencia de la larva trocófora en el huevo, la metamorfosis es más directa, ya que las estructuras larvarias no están nunca muy desarrolladas, y por lo tanto no se producen pérdidas de las mismas. En algunos casos, la metamorfosis resulta en terminación inmediata de la

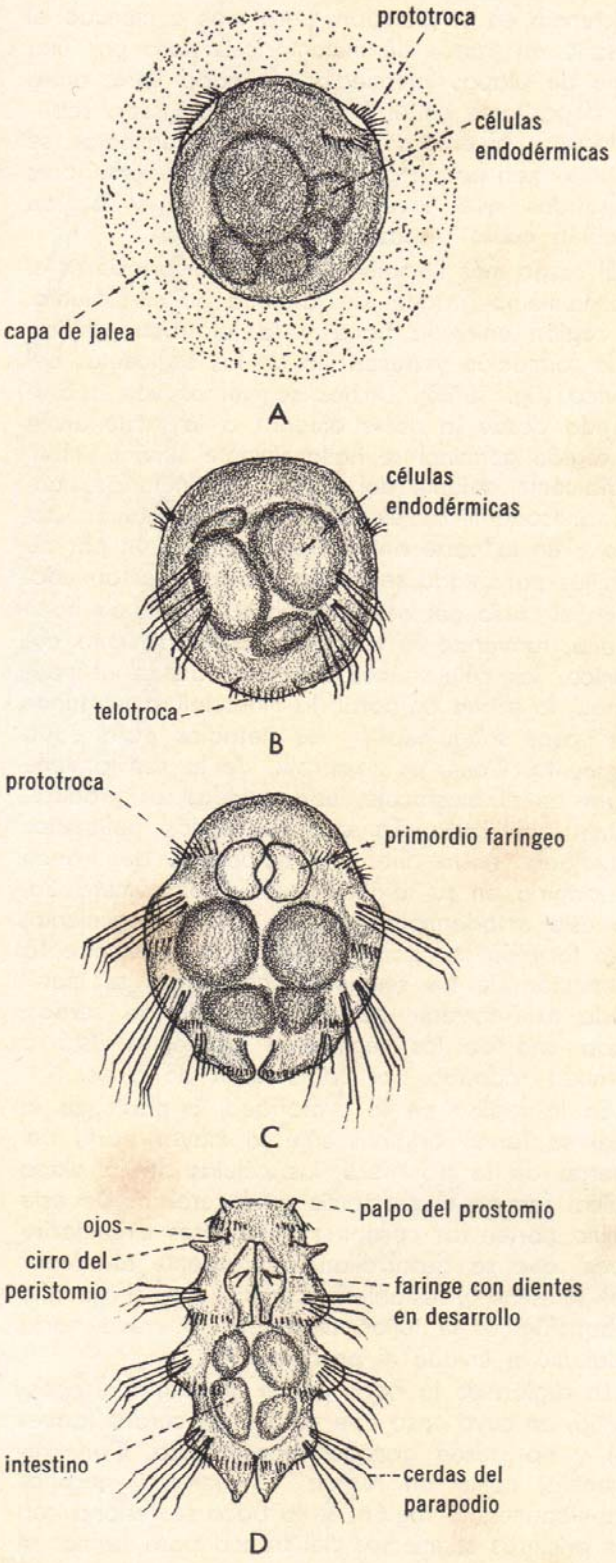


FIG. 10-38. Etapas larvarias de *Nereis diversicolor*. *A*, Trocófora joven antes de incubación. *B*, Larva temprana con tres segmentos provistos de cerdas. *C*, Larva más vieja con tres segmentos provistos de cerdas. *D*, Larva más antigua, después de tres semanas. (Todas según Dales.)

existencia en el plancton, pero más a menudo el gusano en trance de metamorfosis pasa por una serie de etapas intermedias de nado libre, antes de depositarse en el fondo. En espiónidos, sabeláridos, y owénidos estas etapas intermedias se caracterizan por la presencia de cerdas anteriores alargadas que sirven para flotación y actúan también como dispositivos protectores.

El rasgo más llamativo de la metamorfosis es el alargamiento gradual de la zona de crecimiento, la región entre la boca y la telotroca, debido a la formación y desarrollo de los segmentos del tronco (fig. 10-38). Dichos segmentos van apareciendo desde la parte anterior a la posterior, y la región germinal se halla siempre situada inmediatamente delante del pigidio terminal. Las bandas mesodérmicas experimentan proliferación activa y en la parte anterior se aprecian un par de somitas para cada segmento nuevamente formado.

En el curso del desarrollo cada somita se hace hueca, formando la mitad del compartimiento celómico; las células mesodérmicas forman el peritoneo, la pared corporal, la musculatura intestinal, los vasos sanguíneos y los nefridios para cada segmento. Como el desarrollo de la somita tiene lugar en el blastocele, esta cavidad es gradualmente obliterada. En casi todos los poliquetos estudiados hasta ahora, el ectodermo del tronco se origina en su totalidad de la blastómera 2*d*; de este ectodermo deriva no sólo el tegumento, sino también los ganglios de cada segmento. La formación de los segmentos corporales se manifiesta externamente por el desarrollo de cerdas; cada uno de los segmentos incipientes está a menudo rodeado por un cinturón de cilios.

En la región de la prototroca, a partir de la cual se formó originalmente la mayor parte del cuerpo de la trocófora, las células de la placa apical forman el prostomio y el cerebro. De este último parten los cordones conectores circunfaríngeos, que se desarrollan ventralmente alrededor del intestino y establecen unión con el ganglio subesofágico. El tejido mesodérmico crece hacia adelante e invade el prostomio.

La región de la boca puede dar lugar al peristomio, en cuyo caso éste carece de cerdas (aqueto) y no posee ganglio subesofágico. Con frecuencia, como en *Nereis*, *Capitella*, y gusanos flabeliformes, la región de la boca se fusiona con los primeros segmentos del tronco para formar el peristomio, y en semejante caso este último contiene ganglio subesafágico, o sea el ganglio del primer segmento del tronco. Sin embargo, el peristomio puede todavía ser aqueto, como en *Nereis*, por resorción de los sacos de cerdas. Así, pues, esta diferencia en el origen del peristomio indica que los peristomios de los diversos poliquetos no son necesariamente homólogos.

Las larvas alargadas durante la metamorfosis siguen en el plancton tiempos variables. *Nereis fucata* sedimenta en el fondo 22 días después de comenzar la etapa trocófora; en el momento de la sedimentación existen seis o siete segmentos portadores de cerdas. Las larvas de *Ophelia bicornis* nadan libremente cuando existen tres pares de segmentos provistos de cerdas. En *Arenicola marina* y *Nereis diversicolor*, las larvas trocóforas no son nadadoras activas y permanecen en el fondo.

Cuando la etapa trocófora es embrionaria, se produce incubación en diversos momentos durante el desarrollo avanzado; puede haber, sin embargo, una etapa larvaria postrocófora de nado libre. Por ejemplo, *Autolytus*, larva aqueta alargada, sale libremente del saco de incubación de la madre. Por otra parte, *Clymenella mucosa* y *Scoloplos armiger* no tienen etapa en el plancton y adoptan el modo adulto de existencia tan pronto como salen de la cubierta del huevo, de consistencia de jalea. En cualquier caso, las larvas se sumergen finalmente en el fondo, donde completan su desarrollo poslarvario e inician los hábitos del adulto.

Comensalismo y parasitismo

COMENSALISMO. Muchos poliquetos tienen relaciones de comensal con otros animales, salvo los gusanos escamosos; casi todos los poliquetos son anfitriones más que huéspedes. Como cabría esperar, desempeñan primariamente este último papel los poliquetos tubícolas y los excavadores. Entre los huéspedes se incluyen los gusanos escamosos y crustáceos, sobre todo algunas especies de pequeños cangrejos.

Quizá el ejemplo más notable sea una especie de cangrejo que vive exclusivamente en tubos de *Chaetopterus*, y que pertenece al género *Pinnixa*. Otras especies de este género viven en tubos construidos por individuos de la familia Maldanidae. Los cangrejos entran en los tubos en etapa juvenil e ingieren productos alimenticios que arrastran las corrientes de agua; casi siempre se encuentran juntos un macho y una hembra; las etapas larvarias son transportadas por el agua que circula en el tubo. Algunos ejemplares no tubícolas albergan también comensales, tal como se observa en *Pseudopythina rugifera*, una pequeña almeja, que vive adherida a la superficie ventral del ratón de mar.

Los poliquetos, de los que se conoce su relación comensal con otros animales, se distribuyen en múltiples familias dentro de la clase. Viven en tubos y madrigueras de otros poliquetos y crustáceos, en gusanos equiuroideos, en los surcos ambulacrales de las estrellas de mar, en los pepinos de mar y en otros animales. Varias especies de *Arctonoë*, gusanos escamosos del Pacífico, viven asociados con moluscos, estrellas de mar, y pepinos de mar; ostentan colores parecidos a

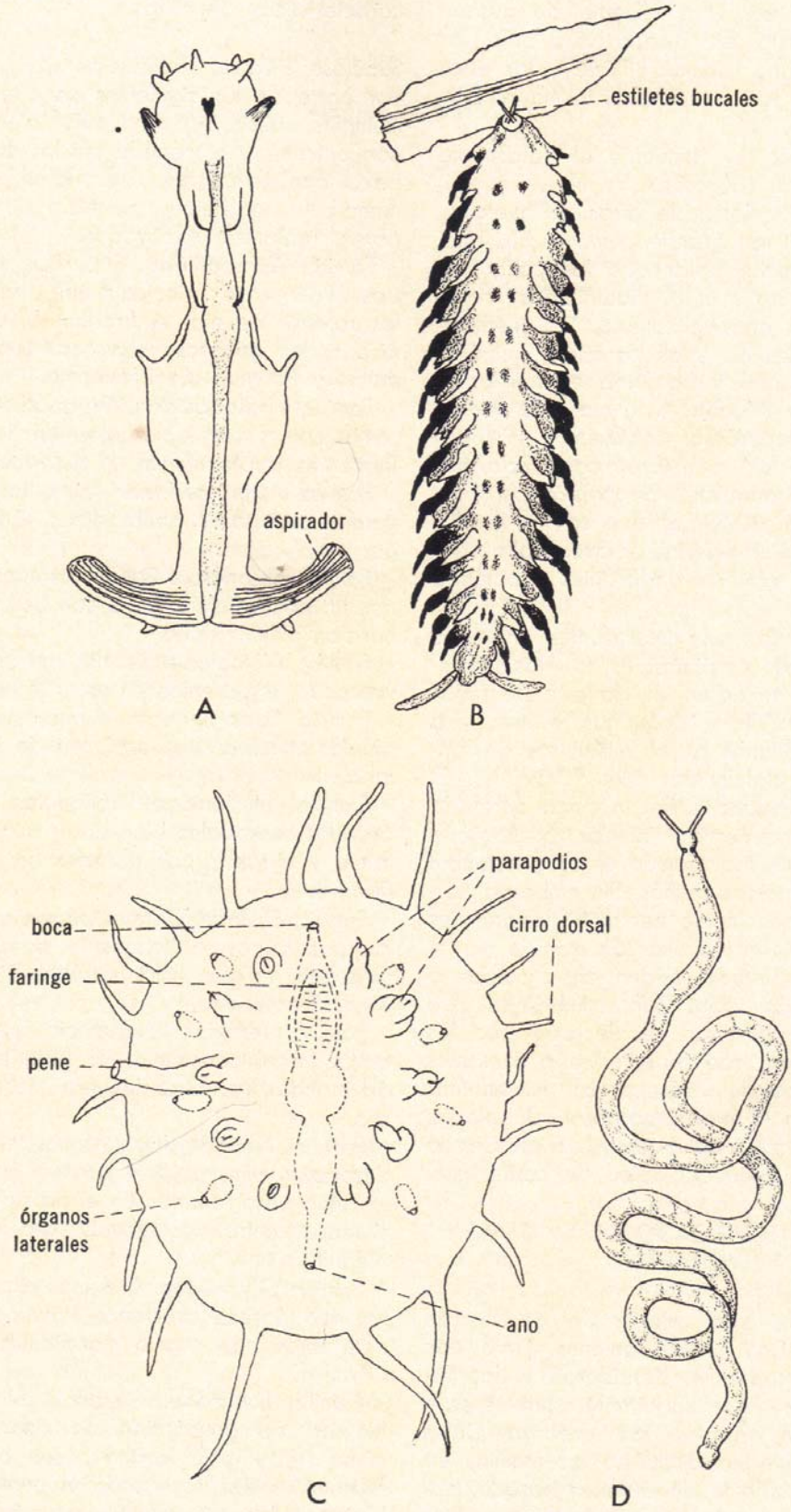


FIG. 10-39. A, *Histriobdella*, ectoparásito en las cámaras branquiales de crustáceos. (Según Haswell, tomado de Fauvel.) B, *Ichthyotomus*, ectoparásito en las aletas de anguilas marinas. (Según Eisig, tomado de Fauvel.) C, *Myzostomum*, comensal en crinoides. (Según Müller, tomado de Prenant.) D, *Polygordius neapolitanus*, arquianélido. La segmentación externa es poco manifiesta. (Según Fraipont.)

los del huésped y sus cerdas han sido modificadas para poder adherirse. Una especie de gusano escamoso descubierto en Europa vive bajo los élitros de otro gusano escamoso; casi todos estos últimos gusanos no son comensales, la mayor parte viven libremente.

PARASITISMO. No es frecuente el parasitismo entre los poliquetos. *Labrorostratus* es un eunícido que vive en el celoma de otros poliquetos y que puede ser casi tan grande como su huésped. Clark (1956) ha hecho notar que los poliquetos endoparásitos no están muy modificados, como suele ocurrir en el endoparasitismo. Se desconocen los ciclos vitales de estos parásitos; quizá al abandonar el huésped inician una existencia de nado libre una vez llegados a la madurez sexual. Los poliquetos ectoparásitos incluyen a Histriobdellidae (fig. 10-39, *A*), que viven como parásitos en las cámaras branquiales de crustáceos, y a Ichthyotomidae (fig. 10-39, *B*) que se fija en las aletas de las anguilas marinas, y que aspira sangre por medio de estiletes perforantes y bombeo faríngeo.

Uno de los grupos más interesantes entre los poliquetos parásitos y comensales son los mizostomas, incluidos a veces en un filo o clase separada, Myzostomida. Estos pequeños vermes rara vez tienen más de unos pocos milímetros de longitud y parecen platelmintos (fig. 10-39, *C*). El cuerpo es muy aplanado y llevan cinco pares de parapodios en la superficie inferior. El carácter más peculiar de los mizostomas es su asociación constante con los equinodermos. Sin embargo, salvo un número relativamente pequeño de especies que viven en ofiuros y estrellas de mar, la mayor parte de los mizostomas residen en crinoides o lirios de mar. Casi todos son comensales que habitan sobre el plancton recolectado por los brazos del huésped; son sedentarios o reptantes en torno al cuerpo del huésped. Los mizostomas parásitos viven en la pared corporal, el celoma, o el aparato digestivo del huésped. El desarrollo incluye una larva poliqueta típica de nado libre.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE POLYCHAETA

Este resumen es una adaptación de los de Fauvel (1959), y Day (1967), quienes, junto con muchos autores modernos, consideran a las familias de poliquetos demasiado heterogéneas para ser agrupadas en órdenes. Sin embargo, Dales (1963) recientemente ha dispuesto las familias de poliquetos en un sistema de órdenes basado fundamentalmente en la estructura de la faringe. Este autor, y varios zoólogos con él, no consideran a Errantia y Sedenteria como una división natural. La lista que damos a continuación incluye las familias más frecuentes a las cuales se ha hecho referencia en la precedente exposición. La falta de espacio obliga a mencionar solamente las características distintivas.

Subclase Errantia. Poliquetos que reúnen la mayor parte de los siguientes caracteres: segmentos múltiples y similares; parapodios bien desarrollados con acículas y a menudo cerdas compuestas. Cabeza con estructuras sensoriales; prostomio con mandíbulas o dientes. Se trata de vermes nadadores, reptantes, excavadores y tubículas.

Familia Aphroditidae. Superficie dorsal con élitros. Poliquetos principalmente reptantes. Incluye los ratones de mar *Aphrodita, Hermione, Laetmonice*, y los gusanos escamosos *Lepidonotus, Harmothoë, Polynoë, Lepidasthenia.*

Familia Phyllodocidae. Parapodios de una sola rama con cirros aplanados en forma de hoja. Reptantes. *Notophyllum, Phyllodoce.*

Familia Amphinomidae. Poliquetos reptantes con cerdas venenosas quebradizas. Gusanos de fuego. *Amphinome.*

Familia Pisionidae. Poliquetos reptantes sin antenas en el prostomio, pero con dos pares de cirros peristomiales. *Pisione.*

Familia Alciopidae. Vermes del plancton; poseen cuerpos transparentes y dos grandes ojos. *Alciopa.*

Familia Tomopteridae. Vermes del plancton con pínulas membranosas en lugar de cerdas. *Tomopteris.*

Familia Hesionidae. Poliquetos reptantes con órganos sensoriales bien desarrollados en el prostomio y cirros largos dorsales en los parapodios. *Podarke.*

Familia Syllidae. Vermes pequeños reptantes con cuerpos largos, delicados, y parapodios de una sola rama. *Syllis, Odontosyllis, Pionosyllis, Autolytus, Procerastea.*

Familia Nereidae. Cuatro ojos y cuatro pares de cirros en el peristomio. La faringe posee un par de mandíbulas. Grandes espacios reptantes. *Nereis.*

Familia Nephthyidae. Vermes reptantes que se desplazan con rapidez; poseen órganos sensoriales bien desarrollados en el prostomio y branquias situadas entre las ramas de los parapodios. *Nephthys.*

Familia Glyceridae. Gusanos excavadores errantes que poseen prostomio cónico y una probóscide larga con cuatro mandíbulas por lo menos. *Glycera.*

Familia Eunicidae. Gusanos alargados con armadura de probóscide de dos piezas cuando menos. Esta gran familia posee buen número de subfamilias diversas desde el punto de vista ecológico a las que algunos especialistas han dado el rango de familias. Eunicinae, y Onuphinae, con ojos y antenas, incluyen muchas especies tubícolas. *Eunice, Marphysa, Onuphis, Diopatra, Hyalinoecia, Lysidice.* La subfamilia Halletinae está compuesta de poliquetos reptantes. La denomina-

da Lumbrinerinae está formada por excavadores errantes con estructuras sensoriales reducidas en el prostomio. *Arabella, Drilonereis, Lumbrinereis, Labrorostratus.*

Familia Histriobdellidae. Ectoparásito. *Histriobdella.*

Familia Ichthyotomidae. Ectoparásito. *Ichthyotomus.*

Familia Myzostomidae. Comensales y parásitos muy aplanados de equinodermos, especialmente crinoides. *Myzostoma.*

Subclase Sedentaria. Poliquetos que reúnen la mayor parte de los siguientes caracteres: cuerpo que generalmente muestra diferenciación regional. Parapodios reducidos sin acículas y cerdas compuestas. Prostomio sin apéndices sensoriales, pero con cabeza provista de palpos, tentáculos, y otras estructuras para alimentación. No poseen dientes ni mandíbulas.

Familia Orbiniidae. Excavadores sedentarios, con prostomio globular o cónico sin apéndices. *Orbinia, Scoloplos.*

Familia Spionidae. Poliquetos tubícolas con dos palpos largos en el prostomio. *Spio, Nerine, Polydora.*

Familia Magelonidae. Excavadores sedentarios con un par de palpos largos papilados. *Magelona.*

Familia Chaetopteridae. Poliquetos tubícolas con un par de palpos largos. *Chaetopterus, Phyllochaetopterus, Spiochaetopterus.*

Familia Cirratulidae. Segmentos provistos de branquias largas de aspecto filamentoso. *Audouinia, Cirratulus, Ctenodrilus.*

Familia Flabelligeridae. Excavadores sedentarios con branquias cefálicas que pueden ser retraídas a la boca. *Flabelligera.*

Familia Opheliidae. Excavadores errantes con prostomio cónico. *Ophelia, Polyophthalmus, Thoracophelia.*

Familia Capitellidae. Excavadores errantes con prostomio cónico y cuerpo largo. *Dasybranchus, Capitella.*

Familia Arenicolidae. Sedentarios sin apéndices cefálicos. Gusanos de cebo. *Arenicola.*

Familia Maldanidae. Poliquetos tubícolas con prostomio fusionado al peristomio y sin apéndices cefálicos. Gusanos bambú. A esta familia pertenecen *Clymenella, Maldane.*

Familia Oweniidae. Especies tubícolas sin apéndices o con corona foliácea en el prostomio. *Owenia.*

Familia Sabellariidae. Poliquetos tubícolas con cabeza modificada para formar un opérculo que ocluya el tubo. *Sabellaria.*

Familia Amphictenidae, o Pectinariidae. Poliquetos tubícolas constructores de tubos cónicos. Cabeza provista de fuertes cerdas brillantes con dirección anterior, utilizadas como opérculo y para excavar. *Pectinaria, Cistenides.*

Familia Ampharetidae. Poliquetos tubícolas con tentáculos bucales retráctiles. *Amphicteis.*

Familia Terebellidae. El peristomio posee abundantes tentáculos largos y filiformes. Excavadores sedentarios o tubícolas. *Terebella, Amphitrite.*

Familia Sabellidae. Son los gusanos flabeliformes (en abanico) o en plumero. Tubos no calcáreos. *Branchiomma, Dasychone, Sabella, Myxicola, Potamilla.*

Familia Serpulidae. Gusanos flabeliformes o en plumero. Tubos calcáreos. *Serpula, Apomatus, Salmacina, Spirorbis, Hydroides, Pomatoceros.*

Clase Archiannelida. La mayoría de las autoridades modernas sobre anélidos coinciden en que el viejo filo o clase Archiannelida representa un buen número de anélidos poco afines entre sí. En la actualidad este grupo se ha reducido a una docena de géneros aproximadamente. Una gran parte son marinos y muchos son miembros de la fauna intersticial. Estos animales carecen con frecuencia de cerdas y parapodios y la epidermis puede ser lisa o ciliada (fig. 10-39, *D*). Las estructuras internas están reducidas en grados variables. Se creó el nombre Archiannelida en la creencia de que estos vermes eran primitivos. Aunque algunos pueden ser residuos de antiguos depósitos es posible que la mayor parte sean en realidad grupos anormales especializados que evolucionaron a partir de diferentes líneas de poliquetos. Es probable que la aceptación de la clase crearía un vacío para los poliquetos de afinidades desconocidas.

CLASE OLIGOCHAETA (OLIGOQUETOS)

Incluye esta clase las bien conocidas lombrices de tierra y muchas otras especies que viven en agua dulce. Algunas de estas últimas excavan en el fango o cieno del fondo; otras viven en la vegetación sumergida. En general, los oligoquetos tienen el mismo tamaño que los poliquetos, pero alcanzan mayores extremos. Ciertas especies de agua dulce del género *Chaetogaster* y miembros de la familia Aeolosomatidae tienen menos de 0.5 mm de longitud, mientras que la lombriz de tierra gigante australiana puede exceder de los tres metros.

Anatomía externa. Los oligoquetos probablemente evolucionaron a partir de los poliquetos, o por lo menos de algunos ancestros comunes. Como los poliquetos primitivos, se observa en estos animales un metamerismo externo casi perfecto. Sin embargo, los oligoquetos difieren de los poliquetos en que carecen de parapodios. En los primeros la cabeza es pequeña (figs. 10-40, *A*, y 10-41, *A*), el prostomio suele tener aspecto de lóbulo redondeado o de cono pequeño. En unos cuantos géneros como *Stylaria* (fig. 10-40, *C*), el

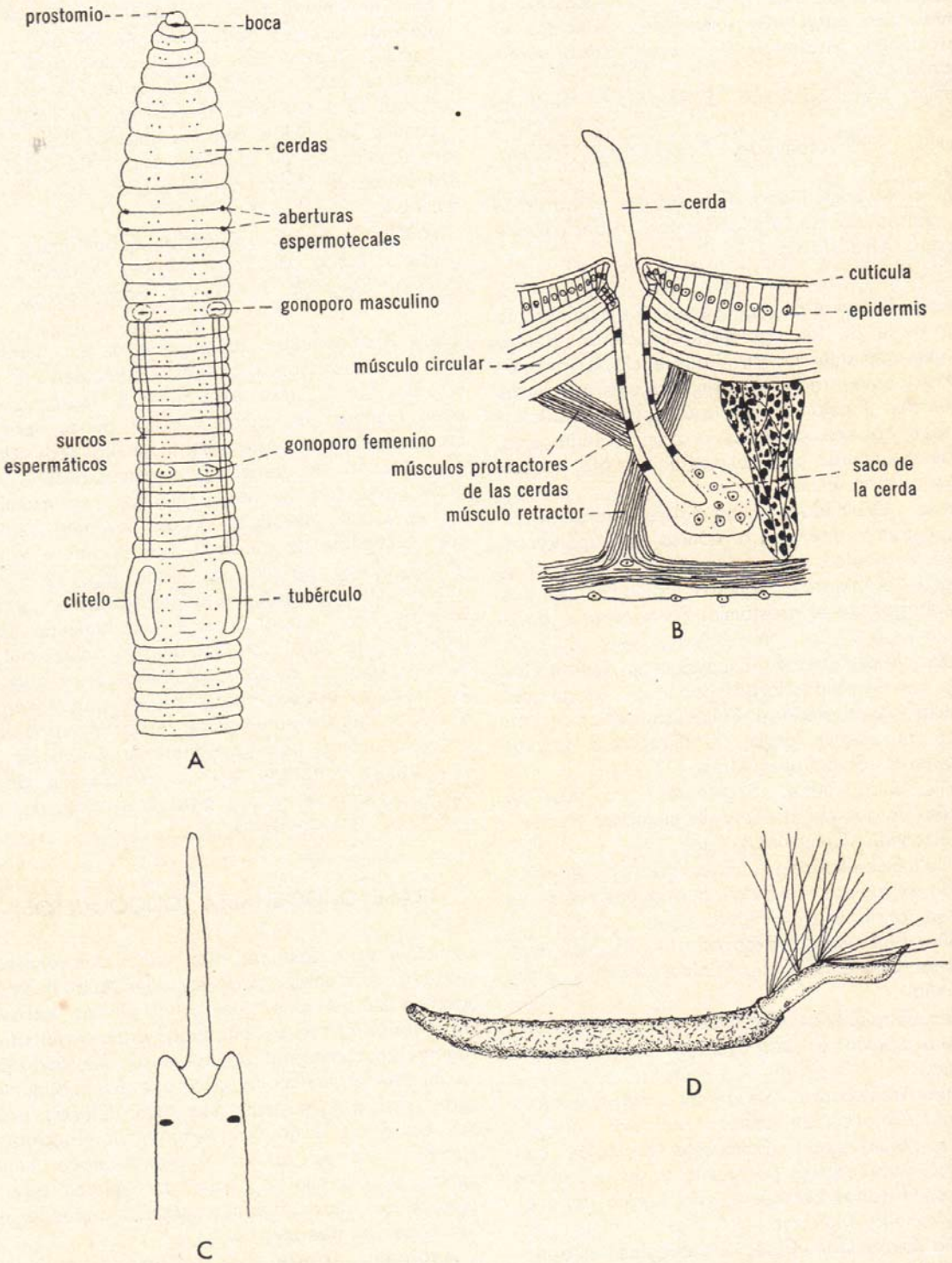


FIG. 10-40. A, Superficie anteroventral de la lombriz de tierra *Lumbricus terrestris*. (Según Stephenson, tomado de Avel.) B, Pared corporal de la lombriz de tierra *Pheretima* (sección transversal). (Según Bahl, tomado de Avel.) C, Cabeza de *Stylaria fossularis*, oligoqueto acuático. (Según Pennak.) D, Náidido tubícola de agua dulce, *Ripistes parasita*. (Según Carl, tomado de Avel.)

prostomio puede alargarse en forma de hocico o trompa. Casi siempre el prostomio se distingue bien del peristomio, pero en ocasiones se hallan absolutamente fusionados.

Si bien los oligoquetos han perdido los parapodios de sus antecesores poliquetos, con muy pocas excepciones han conservado las cerdas. Igual que los poliquetos, las cerdas de los oligo-

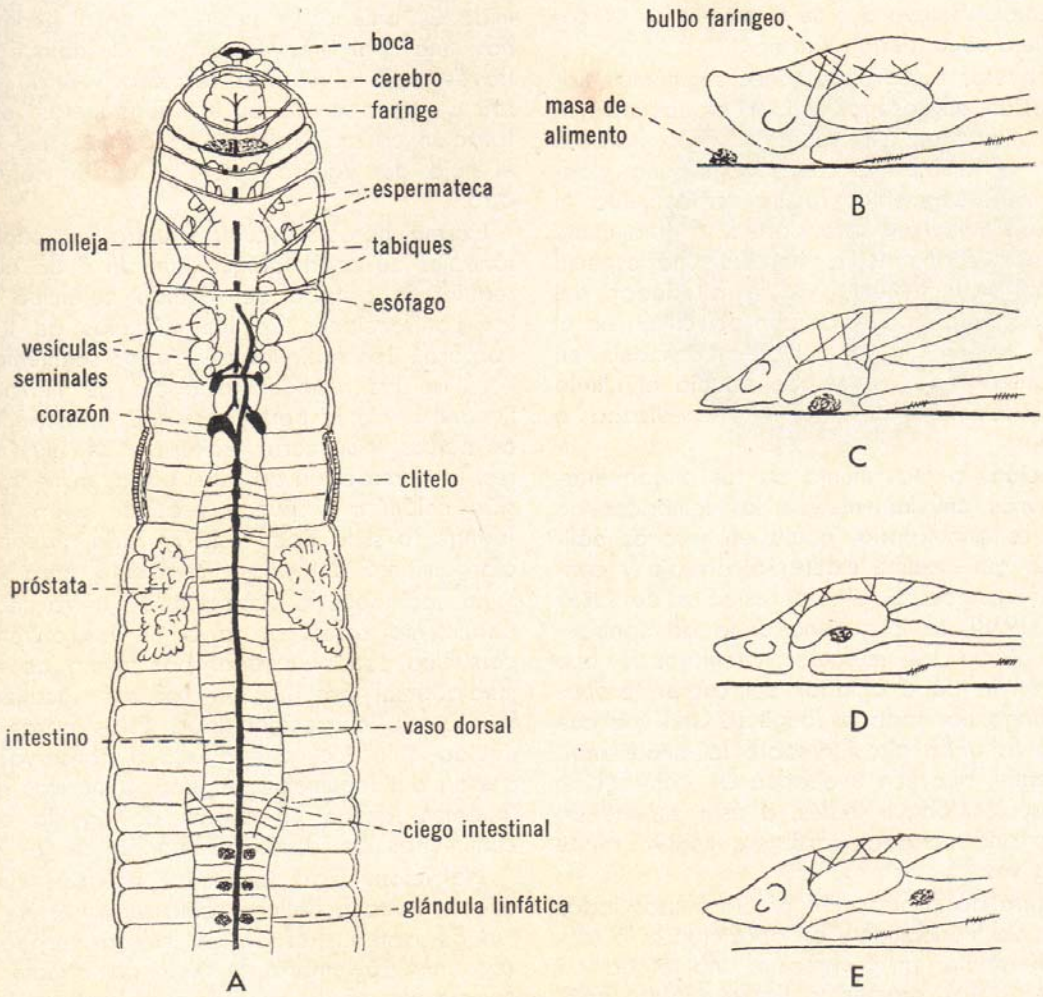


FIG. 10-41. A, Parte anterior de la lombriz de tierra *Pheretima posthuma* (vista dorsal). (Según Bahl, tomado de Avel.) *B* a *E*, Mecanismo de ingestión en *Aulophorus carteri*. (Según Marcus, tomado de Avel.)

quetos adoptan gran variedad de formas; pueden ser largas o cortas, gruesas o aciculares, rectas o curvas, y romas, puntiagudas, bifurcadas, pectinadas, o incluso con aspecto de plumas. Con frecuencia la cerda de los oligoquetos tiene forma de **S**, con una expansión, o nódulo, en la parte media (fig. 10-40, *B*).

En términos generales, las cerdas más largas son características de las especies nadadoras acuáticas, mientras que las correspondientes a las lombrices de tierra se prolongan solamente una corta distancia más allá del tegumento; suelen localizarse en cuatro grupos o haces en cada segmento. Dos de los grupos son ventrales y dos ventrolaterales o dorsolaterales; el número de cerdas por haz varía de una a veinticinco. En todo caso, su número es menor que en los poliquetos, de aquí el origen del nombre Oligochaeta, que quiere decir "pocas cerdas".

En la mayor parte de las lombrices de tierra, como *Lumbricus*, y en algunas familias acuáticas, el número de cerdas queda restringido a ocho, es decir, dos por cada grupo (fig. 10-40, *A*). A partir de esta disposición se han registrado modificaciones por evolución en diversos grupos de lombrices terrestres, como en Megascolecidae, que denotan más especialización, ya que 50 o más de 100 cerdas forman un anillo o cinturón alrededor de cada segmento. En la base de cada cerda se insertan músculos protractores y retractores que permiten a éstas extenderse o retirarse (fig. 10-40, *B*).

Como en los poliquetos, las cerdas de los oligoquetos se localizan y producen en sacos. En los lumbrícidos existe un saco para cada cerda (fig. 10-40, *B*). El saco rodea el cuerpo de la cerda, pero en la región del nódulo, situada inmediatamente debajo de la superficie del tegumento, la cerda no se adhiere, esto es, se encuentra en el interior de una cavidad bien definida. En la base de cada saco hay una célula de gran tamaño que secreta la cerda y rodea su extremo basal. A medida que las cerdas envejecen son substituidas por otras nuevas, pero, por lo menos

en los lumbrícidos, la nueva cerda se produce en un saco también nuevo que se forma en las cercanías del viejo saco degenerado.

En oligoquetos maduros, algunos segmentos adyacentes están engrosados y aumentados de volumen por glándulas que secretan moco para la copulación, y también el capullo. La zona glandular de estos segmentos recibe en conjunto el nombre de clitelo, y cubre parcial o totalmente los segmentos formando a menudo una especie de cinturón perfectamente visible alrededor del cuerpo (fig. 10-40, *A*). La posición del clitelo en el tronco es variable, pero siempre localizada en la mitad anterior del verme. Se estudia el clitelo más detalladamente en la sección dedicada a reproducción.

Locomoción. El movimiento de los oligoquetos, estudiado más ampliamente en las lombrices de tierra, no es ondulatorio, como en muchos poliquetos, sino que implica extensión, anclaje y contracción del cuerpo. Según los estudios de Gray y Lissman (1938), se inicia una onda de contracción que afecta los músculos circulares y que comienza en la parte anterior del cuerpo propagándose luego por toda su longitud. Una vez que *ha pasado la onda circular sobre la mitad anterior del verme, aparece una onda de contracción* de los músculos longitudinales; a ésta sucede de nuevo otra onda circular, y el proceso se repite una y otra vez.

Cada onda de contracción afecta ambos lados del cuerpo simultáneamente en oposición a la modalidad alternante en progresión ondulatoria de los poliquetos. Los segmentos en estado de contracción longitudinal no se mueven, sino que se fijan al terreno valiéndose de las cerdas extendidas. Este tipo de sujeción o asidero permite desplazarse hacia adelante a los segmentos anteriores, los cuales se extienden o estiran durante la contracción circular. De esta forma cada segmento se mueve hacia adelante en pasos de 2 a 3 cm, a una velocidad de siete a diez pasos por minuto. Las cerdas se hallan extendidas durante la contracción longitudinal y retraídas durante la circular. Como en los poliquetos excavadores, el líquido celómico se encuentra distribuido en compartimientos limitados por tabiques bien definidos, y desempeña un importante papel como esqueleto hidráulico localizado.

La dirección de las ondas de contracción puede invertirse haciéndose posible que el gusano ejecute hacia atrás sus movimientos reptantes. Aunque las especies de agua dulce se desplazan de la misma manera que las lombrices de tierra, es característico de algunas formas nadadoras un modo ondulatorio de progresión.

Pared corporal y celoma. La estructura e histología de la pared corporal de los oligoquetos es prácticamente idéntica a la de los poliquetos. La partición del celoma por parte de los tabiques es relativamente completa excepto en las extremidades anterior y posterior, pero generalmente hay una gran perforación en el tabique a cuyo través pasa el cordón nervioso ventral. En *Lumbricus*, como en todos los oligoquetos, esta perforación está provista de un esfínter que controla el flujo del líquido celómico de un segmento a otro.

Existen fibras musculares entre las capas peritoneales de cada tabique que sin duda ayudan a regular la presión del líquido celómico durante las contracciones de los músculos de la pared corporal. Los tabiques de ciertos segmentos cefálicos de las grandes lombrices de tierra se extienden hacia la parte posterior, adoptando forma de bolsas, y se caracterizan por ser muy musculares. La contracción de estas bolsas aumenta la presión celómica y puede producir eversión de la faringe, o si la boca está cerrada, puede causar alargamiento del primer segmento para excavar.

En casi todas las lombrices de tierra cada compartimiento celómico, salvo en las extremidades, comunica con el exterior por medio de un poro mediodorsal provisto de esfínter, localizado en los surcos intersegmentarios. Estos poros exudan *líquido celómico, que ayuda a conservar la humedad del tegumento. Algunas lombrices de tierra* gigantes lanzan un chorro de líquido a varios centímetros de distancia cuando se las molesta.

Nutrición. Casi todas las especies de oligoquetos, tanto acuáticos como terrestres, se alimentan de materias orgánicas muertas, especialmente vegetales. La lombriz de tierra come materias descompuestas de la superficie, pero también utiliza substancias orgánicas que obtiene en el lodo o cieno que ingiere al excavar.

Algunas de las especies acuáticas pequeñas son rapaces. *Chaetogaster diaphanus*, por ejemplo, captura cladóceros y otros pequeños invertebrados por acción aspirante de la faringe. El pequeño tubícola *Ripistes*, de la familia Naididae, es un alimentador indirecto de depósito; este gusano ostenta unas grandes cerdas sobre los segmentos sexto, séptimo y octavo (fig. 10-40, *D*). Para comer, el animal saca del tubo el extremo anterior del cuerpo y mueve las cerdas en diversas direcciones en el agua. Los detritos acumulados en las cerdas son depositados periódicamente en la boca del animal.

FARINGE. El aparato digestivo es recto y relativamente sencillo (fig. 10-41, *A*). La boca situada debajo del prostomio se abre en una pequeña cavidad bucal, la cual a su vez comunica con una faringe más espaciosa. La pared dorsal de la cámara faríngea es glandular y musculosa y forma una especie de bulbo o cojín, que constituye el órgano principal de ingestión.

En las formas acuáticas, al ingerir alimento la faringe entra en eversión, y el disco muscular se aplica a la superficie de las partículas alimenticias

como una copa de aspiración (fig. 10-41, *B-E*). El moco que cubre el disco hace que las partículas se adhieran a su superficie, y entonces la faringe se retrae.

En las lombrices de tierra la faringe actúa como bomba. La parte anterior del verme sale de su excavación y la boca presiona contra partículas de humus, esto es, materias procedentes de la descomposición de substancias orgánicas vegetales procedentes del suelo. En este momento la faringe experimenta una serie de contracciones que bombean el alimento hacia la boca. En especies acuáticas y terrestres aumenta la acción de la faringe por la que ejercen tiras de fibras musculares que se extienden de este último órgano a la pared corporal.

Las glándulas faríngeas producen una secreción salival que contiene moco, y por lo menos en los lumbrícidos, una proteasa. Las glándulas son con frecuencia altamente desarrolladas e incluyen más de un tipo. Las que poseen los náididos acuáticos *Dero* y *Aulophorus*, se proyectan en la superficie externa de la faringe. En algunas especies, como *Eisenia*, ciertas glándulas, llamadas septales, se hallan completamente fuera de la faringe en la superficie de los tabiques adyacentes. Un largo conducto se extiende desde la masa glandular a través de la pared faríngea dorsal y se abre en la luz de la faringe.

ESOFAGO. La faringe desemboca en un esófago tubular estrecho que puede ser modificado a diferentes niveles para formar un estómago, un buche o una molleja; estos dos últimos se encuentran con frecuencia en los oligoquetos terrestres, aunque sus posiciones son variables. En *Lumbricus*, así como en otros miembros de la misma familia, existen buche y molleja en el extremo del esófago. Por otra parte, el buche y molleja de las lombrices de tierra pertenecientes a la familia Megascolecidae se encuentran situados en la parte anterior del esófago, un poco por detrás de la faringe (fig. 10-41, *A*). En algunas formas, ocupan segmentos separados una serie de buches en número de dos a diez. Cuando constituye regla la presencia de una sola molleja, como en *Lumbricus*, suele ocupar varios segmentos.

El buche de pared delgada actúa como cámara de almacenamiento. La molleja, que utiliza el animal para triturar las partículas alimenticias, se halla revestida de cutícula y es rica en músculos; esta estructura representa sin duda una adaptación a la alimentación terrestre, como lo indica la gran disminución de su tamaño en aquellas lombrices de tierra que han regresado a un ambiente acuático o cuando menos a terrenos pantanosos.

En los náididos acuáticos, el esófago se dilata en su parte posterior para formar un estómago. Sin embargo, la función del estómago es dudosa, ya que histológicamente es muy parecido al intestino.

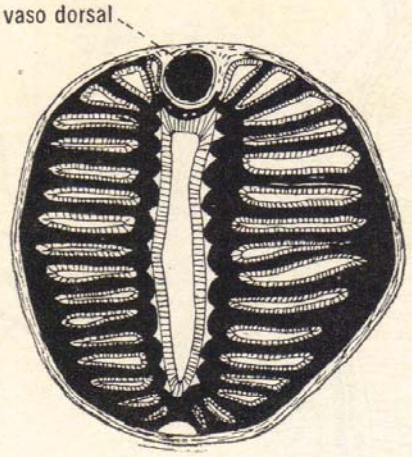


FIG. 10-42. Corte transversal del esófago de la lombriz de tierra *Allobophora*, en el que se aprecian las glándulas calcíferas circundantes. (Según Combault, tomado de Avel.)

GLANDULAS CALCIFERAS. Un rasgo característico del esófago de los oligoquetos es la presencia de glándulas calcíferas. Las células glandulares se hallan situadas en evaginaciones especiales de la pared esofágica a diferentes niveles, según la familia. Estas glándulas alcanzan su mayor grado de desarrollo en los lumbrícidos en los cuales la pared del esófago en su parte posterior se ha plegado notablemente, habiéndose fusionado los extremos internos de los pliegues para formar una nueva pared interior (fig. 10-42). Así, vemos que la región glandular se separa completamente de la luz del esófago, y puede aparecer externamente como espacios o aposentos laterales o dorsales. Sin embargo, se conservan los orificios de comunicación con la luz del esófago para permitir el paso de los productos glandulares. Las glándulas calcíferas son órganos excretorios, no digestivos, y su función radica en controlar la concentración de ciertos iones en la sangre, especialmente de calcio y carbonato. Cuando los valores sanguíneos de estos iones aumentan en exceso, son eliminados por las glándulas y excretados en el esófago en forma de calcita, que no es absorbida durante su tránsito intestinal.

INTESTINO. La porción restante del aparato digestivo corresponde al intestino, que se extiende como un tubo recto por toda la longitud del cuerpo salvo en su cuarto anterior. El intestino es la sede principal de la digestión y absorción, y su epitelio consta de células secretorias y absorbentes. En *Lumbricus* cada célula glandular se halla rodeada por pequeñas células ciliadas contráctiles que gracias a esta última propiedad hacen que la glándula pueda abrirse y cerrarse. Además de las enzimas digestivas usuales, las lombrices de tierra, secretan también, cuando menos, celulasa.

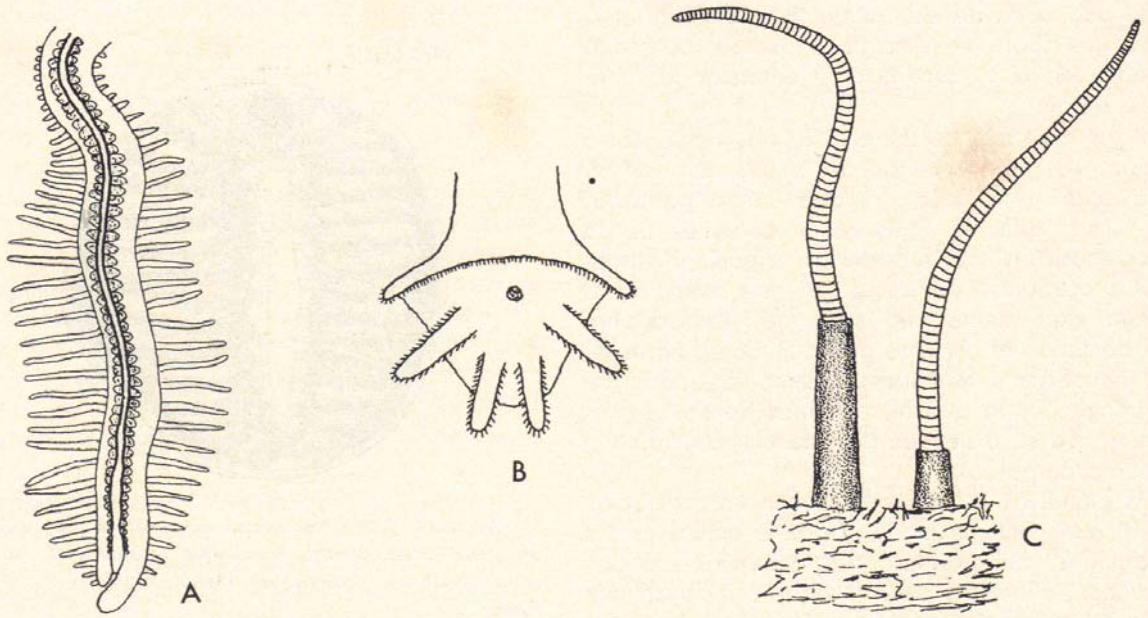


FIG. 10-43. A, Parte posterior de *Branchiura sowerbyi*, en la que se aprecian las branquias filamentosas dorsales y ventrales. (Según Beddard, tomado de Avel.) B, Extremidad posterior de *Dero*, que muestra un pequeño círculo de branquias alrededor del ano. (Según Pennak.) C, *Tubifex*, en trance de facilitar el intercambio de gases. La parte posterior del cuerpo sale del tubo y ejecuta movimientos ondulatorios en el agua. (Según Pennak.)

Los alimentos absorbidos pasan a los senos sanguíneos que se encuentran entre el epitelio mucoso y los músculos intestinales.

En casi todos los oligoquetos terrestres se proyecta internamente desde la pared mediodorsal una rugosidad o repliegue llamado tiflosolis, cuyo tamaño variable consiste a veces en un simple repliegue y otras en varios. El tiflosolis alcanza su mayor grado de desarrollo en los lumbrícidos; carecen del mismo los oligoquetos de agua dulce.

Intercambio de gases. Se produce intercambio de gases en la mayor parte de los oligoquetos, tanto acuáticos como terrestres, por difusión de los mismos a través del tegumento, el cual en las grandes especies posee una red capilar en el interior de la capa epidérmica externa. En las especies terrestres, la película de humedad necesaria para la difusión de gases en la superficie corporal es proporcionada por excreciones nefridiales, glándulas mucosas, y líquido celómico.

Rara vez se observan branquias verdaderas en los oligoquetos. Las especies de los géneros acuáticos *Dero* (fig. 10-43, *B*) y *Aulophorus*, tienen un círculo de branquias digitiformes en la parte posterior del cuerpo. Un género tropical, *Branchiodrilus*, posee, como los poliquetos cirratúlidos, un largo filamento que parte desde las superficies laterales de cada segmento. Un tubícola, *Branchiura* (fig. 10-43, *A*), presenta también branquias filamentosas, pero localizadas dorsal y ventralmente, y no laterales, y además restringidas a los segmentos del cuarto posterior del cuerpo (fig. 10-43, *A*). Una lombriz de tierra de América del Sur que vive en el fango ostenta branquias parecidas a penachos en la superficie lateral de cada segmento. No poseen pigmentos respiratorios en

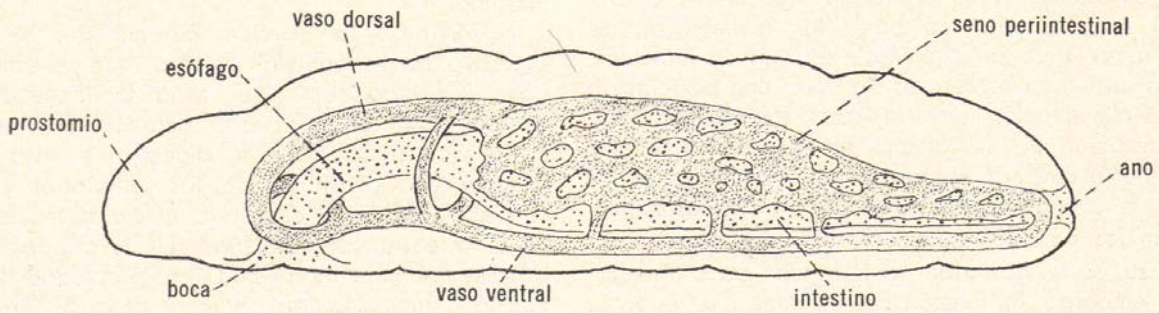


FIG. 10-44. Sistema circulatorio del oligoqueto primitivo de agua dulce *Aelosoma*. (Según Marcus, tomado de Avel.)

la sangre los miembros primitivos de la familia Aeolosomatidae, y muchos de la Naididae y Enchytraeidae, todos ellos de pequeño tamaño. Otros oligoquetos tienen hemoglobina disuelta en el plasma. Cuando los oligoquetos con hemoglobina son expuestos al monóxido de carbono se observa disminución manifesta del consumo de oxígeno como prueba de la función de transporte de este último gas por parte del pigmento respiratorio. La hemoglobina de *Lumbricus* transporta el 40 por 100 del oxígeno utilizado.

Muchos oligoquetos acuáticos toleran concentraciones relativamente bajas de oxígeno, y durante lapsos breves incluso la carencia del mismo. Son ejemplos notables los miembros de la familia Tubificidae que viven en aguas lodosas estancadas y en el fondo de los lagos. *Tubifex* seguramente facilita su ventilación en aguas estancadas haciendo salir del lodo el extremo posterior de su cuerpo y ejecutando movimientos ondulatorios con el mismo (fig. 10-43, *C*). Como el poliqueto *Arenicola*, se ha informado que la hemoglobina de *Tubifex* se satura de oxígeno con muy bajas tensiones de este gas. Es también muy probable que en ausencia de oxígeno el gusano cuenta solamente con la utilización anaerobia de glucógeno.

Circulación. El sistema circulatorio de los oligoquetos es básicamente idéntico al de los poliquetos. En las formas primitivas, como *Aeolosoma*, el vaso dorsal comienza sobre la parte anterior del intestino y vacía en el seno intestinal (fig. 10-44). Dos pares de vasos comisurales rodean el intestino en su origen y conectan los vasos ventral y dorsal. Estos vasos comisurales brindan la única comunicación entre los dos vasos longitudinales, aparte del drenaje hacia el seno intestinal y del que procede del mismo.

En la mayor parte de los oligoquetos, el vaso dorsal se separa completamente del seno intestinal y se extiende hacia la parte posterior del verme (fig. 10-41, *A*). Con frecuencia existen otros tres vasos longitudinales, asociados todos con el cordón nervioso; dos de ellos son lateroneurales y se localizan a cada lado del cordón, y uno, el vaso subneural, se encuentra debajo del cordón.

Aunque en el sistema primitivo de *Aeolosoma* solamente existe una conexión entre los vasos dorsal y ventral, en la mayor parte de los oligoquetos los dos vasos están unidos por otros laterales en cada segmento. Las ramas procedentes de los vasos segmentarios riegan el tegumento y también los diversos órganos de los segmentos. Como en los poliquetos, el vaso dorsal de los oligoquetos recibe sangre del seno intestinal y de los vasos segmentarios y la lleva en dirección anterior. El vaso ventral se encarga de transportar la sangre a la parte posterior del cuerpo y de distribuirla al seno intestinal y a los vasos segmentarios.

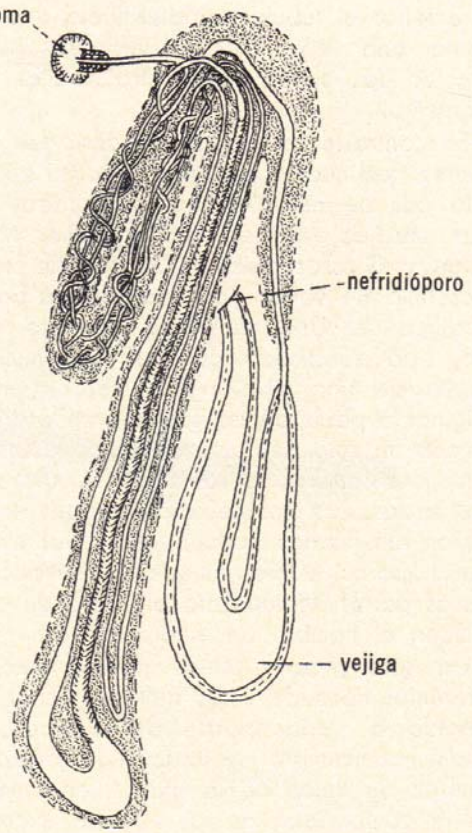


FIG. 10-45. Nefridio de *Lumbricus*. (Según Maziarski, tomado de Avel.)

El vaso dorsal es contráctil y representa el medio más importante de propulsión de la sangre. Los vasos que en los oligoquetos suelen recibir el nombre de corazones son algunos comisurales anteriores netamente contráctiles. El número de tales corazones es variable (fig. 10-41, *A*). En *Lumbricus* existen cinco que rodean el esófago; en *Tubifex* sólo se observa un par, y es circunintestinal; los náididos también se caracterizan por la presencia de un solo par. Estos corazones segmentarios figuran como órganos accesorios para la propulsión de la sangre.

Los corazones a que acabamos de referirnos poseen valvas en forma de pliegues endoteliales, pudiendo encontrarse también estas estructuras en el vaso dorsal en las uniones donde existen vasos segmentarios.

Excreción. Los órganos excretorios de los oligoquetos son siempre metanefridios, aunque en algunos casos ha ocurrido pérdida secundaria del nefrostoma. Como carácter típico, hay un par de metanefridios por segmento, excepto en los extremos anterior y posterior; la estructura es igual a la descrita para los poliquetos. En el segmento que sigue al nefrostoma, el túbulo está completamente enrollado, y en algunas especies, como *Lumbricus*, se observan varios grupos separados de asas o espiras (fig. 10-45). Antes de abrirse

al exterior el túbulo nefridial suele dilatarse para formar una vejiga. Los nefridióporos están situados en las superficies ventrolaterales de cada segmento.

En contraste con la mayor parte de los oligoquetos, los cuales poseen en cada segmento un solo par de nefridios típicos llamados holonefridios, muchas especies de las familias Megascolecidae y Glossoscolecidae se caracterizan por la presencia de varios tipos adicionales de nefridios modificados. Uno de ellos, llamado meronefridio, está constituido por nefridios múltiples que nacen de una división del cordón embrionario original a partir de células que en otros anélidos forman un solo nefridio. Otro tipo de nefridio en estas dos familias es ramificado y presenta hasta 100 ramas. Los holonefridios, meronefridios y nefridios ramificados pueden abrirse al exterior por nefridióporos, o bien pueden desembocar en diversas partes del aparato digestivo en cuyo caso reciben el nombre de enteronéfricos.

Un solo gusano puede poseer una serie de diferentes tipos de estos nefridios, cada uno restringido a ciertas partes del cuerpo. *Pheretima posthuma*, miembro de la familia Megascolecidae, lombriz de tierra de la India, constituye ejemplo de la complejidad de los sistemas excretorios de los oligoquetos. Los nefridios de los segmentos cuarto, quinto y sexto son ramificados; cada nefridio consta de centenares de ramas en las cuales han degenerado los nefrostomas. El túbulo común de cada grupo nefridial se abre en la faringe; estos nefridios ramificados son por lo tanto enteronéfricos.

Desde el séptimo hasta el segmento decimoquinto posee cada uno de 200 a 250 meronefridios muy pequeños y separados, que carecen de nefrostomas y se abren en la superficie corporal. Cada uno de los segmentos restantes posteriores posee un solo par de grandes holonefridios, que son enteronéfricos, y desembocan en el intestino por medio de un par de conductos excretorios longitudinales situados encima del intestino, uno a cada lado del tiflosolis, y que desaguan en la luz intestinal en cada segmento del verme.

Los oligoquetos acuáticos excretan amoniaco, y las especies terrestres, urea; sin embargo, las lombrices son menos perfectas en su calidad de ureotélicas que otros animales también terrestres. Aunque se comprueba la presencia de urea en la orina de *Lumbricus* y de otro tipo de lombrices, y aunque el nivel de urea varía según la condición del gusano, y la situación ambiental, el amoniaco es siempre un producto de excreción importante.

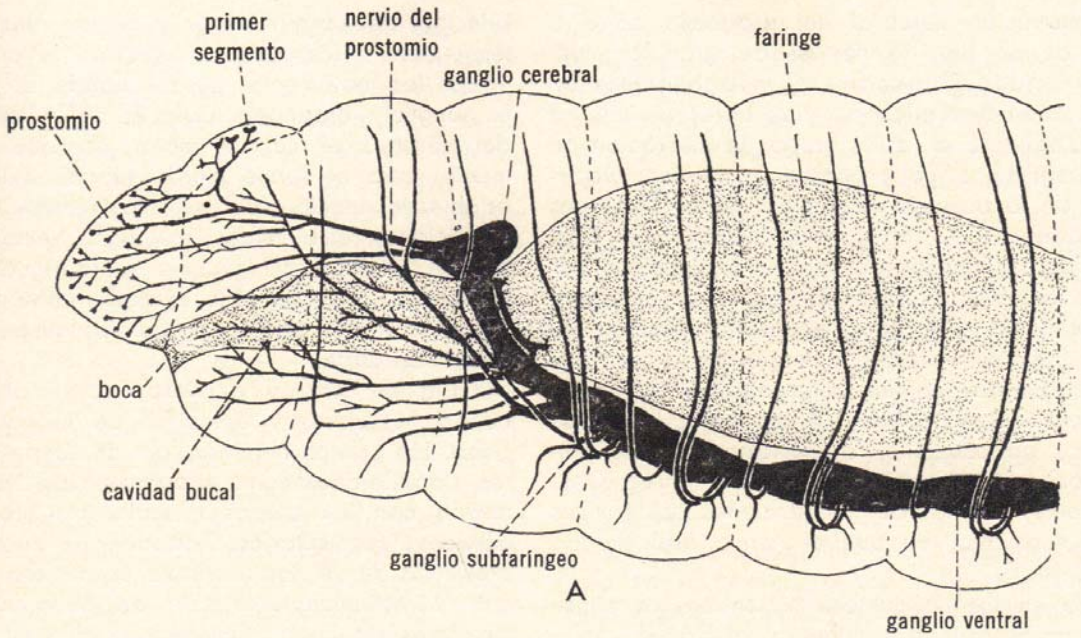
El equilibrio de agua y sal tiene particular importancia, tanto en el medio terrestre como de agua dulce, y es en parte regulado por los nefridios. La orina de las especies de tierra y de agua dulce contiene sales en menor concentración que la sangre y el líquido celómico, y en consecuencia debe producirse considerable resorción de sales a medida que el líquido pasa por los túbulos nefridiales.

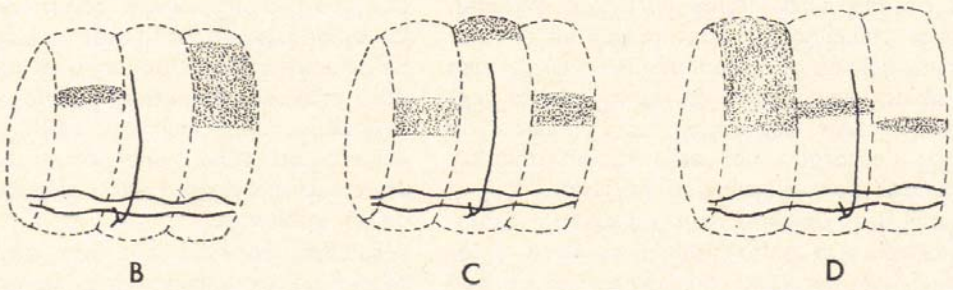
En las lombrices de tierra se produce captación y pérdida de agua a través de la piel. En condiciones normales de aporte adecuado de agua, los nefridios eliminan orina hipotónica en grandes cantidades. No se sabe con certeza si tiene importancia en la conservación del agua la resorción por los nefridios ordinarios; sin embargo, se acepta en términos generales que los nefridios entonéfricos representan una adaptación para la retención de agua. Al pasar la orina al aparato digestivo casi toda el agua remanente puede resorberse a medida que discurre por el intestino. Los vermes con sistemas enteronéfricos pueden tolerar los suelos más secos, y no tienen necesidad de excavar a mayores profundidades durante el tiempo seco. Los nefridios se utilizan también para eliminar los productos resultantes de la destrucción de la hemoglobina. Las paredes de algunas partes del túbulo donde tiene lugar esta función son muy ricas en pigmento de hematocromo.

Tejido cloragógeno. En torno al intestino y revistiendo el vaso dorsal de los oligoquetos existe una capa de células amarillentas, llamadas cloragógenas, que desempeñan un papel vital en el metabolismo intermedio, parecido al del hígado en los vertebrados. El tejido cloragógeno es el principal centro de síntesis y almacenamiento de grasa y glucógeno; también tiene lugar en estas células la desaminación de las proteínas, la formación de amoniaco y la síntesis de urea. Por otra parte, Semal-Van Gansen (1956) ha demostrado que en especies terrestres los silicatos obtenidos de los materiales alimenticios y del suelo son eliminados del cuerpo y depositados en las células cloragógenas como concreciones de desecho.

Desde el punto de vista histológico, el tejido cloragógeno deriva del peritoneo; su color depende de inclusiones amarilloverdosas de lípidos. Las células cloragógenas son liberadas en el celoma como células libres llamadas eleocitos, pero su significado es incierto. Liebman (1946) afirma que los eleocitos cargados de partículas alimenticias emigran a diferentes tejidos del cuerpo, incluyendo huevos en desarrollo, donde los alimentos que transportan son transferidos. Por otra parte, Semal-Van Gansen considera a los eleocitos como células cloragógenas degeneradas, las cuales son finalmente destruidas por celomocitos fagocitarios.

Sistema nervioso. Es sabido que el sistema nervioso de los miembros de la familia Aeolosomatidae es análogo al de los poliquetos primitivos. Los dos cordones nerviosos ventrales están separados y situados debajo de la epidermis, y el cerebro radica en los límites posteriores del





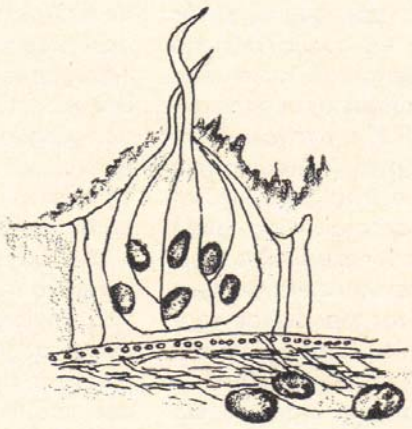


FIG. 10-46. *A*, Sistema nervioso de *Lumbricus* (vista lateral). (Según Hess, tomado de Avel.) *B* a *D*, Inervación sensitiva de los nervios laterales anterior, medio y posterior de cada segmento. Las zonas de sombra no están inervadas por el nervio correspondiente. La actividad funcional de cada nervio no se limita a su propio segmento, sino también a los segmentos vecinos, anterior y posterior. (Según Prosser, tomado de Avel.) *E*, Tubérculo sensorial en el prostomio de *Slavina*. (Según Marcus, tomado de Avel.)

prostomio. Sin embargo, en la mayor parte de los oligoquetos los dos cordones ventrales se fusionan y sitúan en el interior de las capas musculares de la pared corporal. El cerebro de los oligoquetos se ha desplazado en dirección posterior, y en los lumbrícidos se halla en el tercer segmento, encima del borde anterior de la faringe (fig. 10-46, *A*).

DIVISION BIBLIOTECAS

La inervación cerebral del prostomio corre a cargo de un par de nervios de gran longitud. En los náididos, el primero y segundo segmentos del tronco están inervados por tres pares de nervios cerebrales, pero en otros grupos la inervación de estos segmentos corresponde a nervios procedentes de la base de cada una de las comisuras circunfaríngeas y del ganglio subfaríngeo. Casi todos los oligoquetos acuáticos tienen cuatro pares de nervios laterales por segmento, mientras que las familias terrestres solamente poseen tres pares. Estudios llevados a cabo en lumbrícidos indican que los nervios segmentarios poseen fibras sensitivas y motoras. Ahora bien, las fibras sensitivas de cada nervio inervan secciones epidérmicas de los segmentos inmediatos precedente y siguiente, además de las secciones epidérmicas de los segmentos en que el nervio está situado (fig. 10-46, *B*).

Como en los poliquetos, existen en los oligoquetos fibras nerviosas gigantes, salvo en los individuos de la familia Aeolosomatidae. Las lombrices de tierra poseen cinco fibras nerviosas gigantes, tres de ellas voluminosas y agrupadas en el lado mediodorsal del cordón nervioso ventral, y dos menos visibles, situadas en la zona ventral media, y ampliamente separadas. Las primeras de estas fibras descargan por estimulación anterior, y las segundas por estimulación posterior.

En las lombrices de tierra se ha estudiado extensamente la relación entre sistema nervioso y locomoción. Si se secciona o destruye el cordón nervioso ventral, dejan de contraerse los músculos de la pared corporal situados por detrás de la sección, lo que demuestra que tal contracción no es intrínseca, esto es, en el interior de los mismos músculos. Aunque el ritmo peristáltico básico parece tener su origen en el cordón nervioso ventral, la contracción puede iniciarse indirectamente por arcos nerviosos reflejos que involucran neuronas sensitivas en la pared corporal. Una onda de contracción de los músculos longitudinales ejerce tracción sobre los segmentos siguientes, lo cual estimula a las neuronas sensitivas de dichos segmentos, iniciándose en esta única forma una acción refleja que da origen a la contracción de la capa de músculos circulares y el alargamiento de los segmentos. Este reflejo estimulado por la tracción fue brillantemente ilustrado por Friedlander (1888), quien seccionó un gusano y conectó laxamente las dos partes por medio de un hilo. Aunque el cordón nervioso estaba cortado, se observó una onda peristáltica ininterrumpida de una parte a otra del verme, consecutiva a la tracción del hilo sobre la mitad posterior seccionada y al desencadenamiento de un reflejo de tracción.

El extremo anterior del cordón nervioso ventral ejerce dominio neto sobre las secciones más posteriores. El ganglio subfaríngeo es el centro principal del control motor y de los reflejos vitales, y domina los ganglios sucesivos de la cadena. Todos los movimientos cesan cuando se destruye el ganglio subfaríngeo. Después de la extirpación del cerebro el control motor continúa normalmente, pero el verme pierde su capacidad para establecer relación de sus movimientos con las condiciones ambientales externas. Vemos, pues, que la relación del ganglio subfaríngeo con el cerebro es análoga a la existente entre el bulbo raquídeo y los centros cerebrales superiores de los vertebrados.

Existe un sistema nervioso superficial en las capas musculares y epidermis de la pared corporal. Las células nerviosas de las capas musculares, consideradas como propioceptivas, hacen conexión con las células musculares y con fibras nerviosas segmentarias. Tampoco es frecuente la presencia de células nerviosas en número elevado entre la epidermis y la capa de fibras musculares circulares de cada segmento; estas neuronas no comunican con el sistema nervioso central, sino que sus prolongaciones corren directamente entre la epidermis y las fibras musculares circulares. Solamente cabe suponer que tengan capacidad para provocar respuestas locales directas de estos músculos. Estas neuronas epidérmicas y el gran número de células nerviosas sensoriales forman un plexo nervioso bien definido situado debajo de la epidermis.

Estudios en *Lumbricus* han demostrado la presencia de un sistema nervioso entérico bien desarrollado, que en muchos aspectos recuerda el de los vertebrados (Millot, 1943). En otros anélidos existe indudablemente un sistema análogo. Agregados a los extremos posteriores de los cordones conectores circunfaríngeos hay una serie de ganglios faríngeos, que forman un centro de relevo para los impulsos motores que desde el cerebro y ganglios subfaríngeos se dirigen a las fibras musculares de la pared intestinal.

Las fibras sensitivas procedentes del aparato digestivo ingresan también al sistema nervioso central siguiendo la vía de estos ganglios. Los impulsos originados en este centro de relevo ejercen algún control en el tono total de la musculatura del intestino. En el interior de cada segmento existe también un sistema doble de fibras motoras que nacen del cordón nervioso ventral e inervan los músculos de la pared del intestino. Una serie de fibras, que abandonan el cordón nervioso ventral por los dos nervios segmentarios posteriores, son excitadoras, habiéndose comprobado que secretan acetilcolina; las otras fibras, asociadas con los tres nervios segmentarios, ejercen efecto inhibidor sobre la transmisión del impulso nervioso, y secretan simpatina.

Organos de los sentidos. Los oligoquetos carecen de ojos, si exceptuamos unas cuantas formas acuáticas que poseen ocelos simples en copa

de pigmento. Sin embargo, el tegumento está bien provisto de células fotorreceptoras, netamente aisladas y localizadas en la parte interna de la epidermis. Cada una de estas células tiene forma de lente con una prolongación basal que ingresa en el plexo nervioso subepidérmico. Aunque existen en todos los segmentos, no se observan células fotorreceptoras en la superficie ventral del cuerpo, y son más abundantes en el segmento anterior (particularmente en el prostomio) y en el posterior o terminal del verme.

En *Lumbricus*, muchos de los fotorreceptores del prostomio ocurren en grupos situados debajo de la superficie epidérmica, y están conectados directamente con las ramas de los nervios cerebrales. Casi todos los oligoquetos muestran fototropismo negativo a la luz fuerte y positivo a la débil. Se han reunido algunas pruebas en el sentido de que estas dos respuestas tan disímiles guardan *relación con dos tipos de fotorreceptores.*

Las otras estructuras sensoriales adoptan una distribución más o menos general en el tegumento. Los acúmulos de células sensoriales que forman un tubérculo prominente con prolongaciones que se extienden por encima de la cutícula son sin duda alguna quimiorreceptores (fig. 10-46, *E*). Las prolongaciones basales de cada célula en el acúmulo a que antes aludimos se unen para formar un nervio que termina en el nervio segmentario correspondiente. Los tubérculos forman tres anillos alrededor de cada segmento, y son especialmente abundantes en los segmentos más anteriores, sobre todo en el prostomio, donde *Lumbricus* puede llegar a tener hasta 700 por milímetro cúbico.

El tegumento es muy rico en terminaciones nerviosas libres, cuya función puede ser táctil. Algunas otras células epidérmicas son indudablemente sensoriales, pero se desconoce su función.

Reproducción

SISTEMA REPRODUCTOR. Son muchos e importantes los aspectos en que difiere el sistema reproductor de los oligoquetos del mismo sistema en los poliquetos. Los primeros son todos hermafroditas, poseen gónadas separadas, y el número de segmentos reproductores es sumamente limitado. Constituyen excepción única a esta regla los miembros de la familia primitiva Aeolosomatidae, los cuales, aunque hermafroditas, se parecen a los poliquetos por no tener gónadas separadas y por el gran número de segmentos capaces de producir gametos. Por otra parte, estos vermes no poseen gonoducto y los espermatozoos, por lo menos, utilizan los nefridios para salir del cuerpo.

En familias acuáticas, suele observarse un segmento ovárico y otro testicular, pero en los grupos terrestres existen dos segmentos masculinos. Los segmentos reproductores se hallan en la mitad anterior del verme, y el segmento o segmentos femeninos están siempre situados inmediatamente delante de los segmentos masculinos. La localización exacta de los segmentos fértiles a lo largo del tronco varía en las diferentes familias.

Los ovarios y testículos, siempre en pares, están situados en los segmentos fértiles en la parte inferior del tabique anterior y se proyectan en el celoma. Ambos son pequeños, y a menudo en forma de pera, especialmente los ovarios; los testículos pueden ser lobulados o digitados. Como en los poliquetos, los gametos son liberados a partir de las gónadas como gametogonias, y la maduración tiene lugar principalmente en el celoma donde los gametos no están adheridos. Sin embargo, en las lombrices de tierra los huevos se desprenden como oocitos.

Aunque la maduración de los gametos se completa en el celoma, queda restringida en forma *típica a bolsas celómicas especiales llamadas ve*sículas seminales y ovisacos. Ambos tienen su origen en evaginaciones de los tabiques de los segmentos reproductores, aunque su número, tamaño y posición son variables. Por ejemplo, en los náididos en los cuales sólo existe un par de testículos, hay también un sólo par de vesículas seminales muy voluminosas, que se prolongan hacia atrás a partir del tabique posterior del segmento masculino y penetran en los cuatro segmentos subsiguientes. Los tubifícidos poseen, además, un segundo par de vesículas seminales más pequeñas que nacen en el tabique anterior del segmento masculino y se proyectan hacia adelante en el segmento precedente.

En *Lumbricus* se observan dos segmentos masculinos con tres pares de vesículas seminales (fig. 10-47, *B*). Un par se prolonga hacia atrás a partir del tabique posterior de cada uno de los dos segmentos masculinos, y otro par se proyecta hacia adelante desde el tabique anterior del primer segmento masculino. Los miembros de la familia Aeolosomatidae, y muchas de las especies de Enchytraeidae y Moniligastridae carecen de vesículas seminales.

Los ovisacos se parecen mucho a las vesículas seminales, pero como sólo existe un segmento ovárico, hay en forma típica sólo un par de ovisacos, que se prolongan hacia atrás a partir del tabique posterior del segmento ovárico único. Los enquitreidos no tienen ovisacos; son grandes y se prolongan por varios segmentos en los náididos y tubifícidos, y en los oligoquetos terrestres *(Lumbricus)* son pequeños y a veces ausentes.

Los segmentos reproductores, masculinos o femeninos, están provistos de un par de conductos, oviductos o conductos deferentes, para la salida de los óvulos o espermatozoos, respectivamente. Los conductos masculino y femenino son análogos en su plan básico y muy parecidos a los de un nefridio. La abertura interna tiene lugar a través

UNIVERSIDAD DEL VALLE

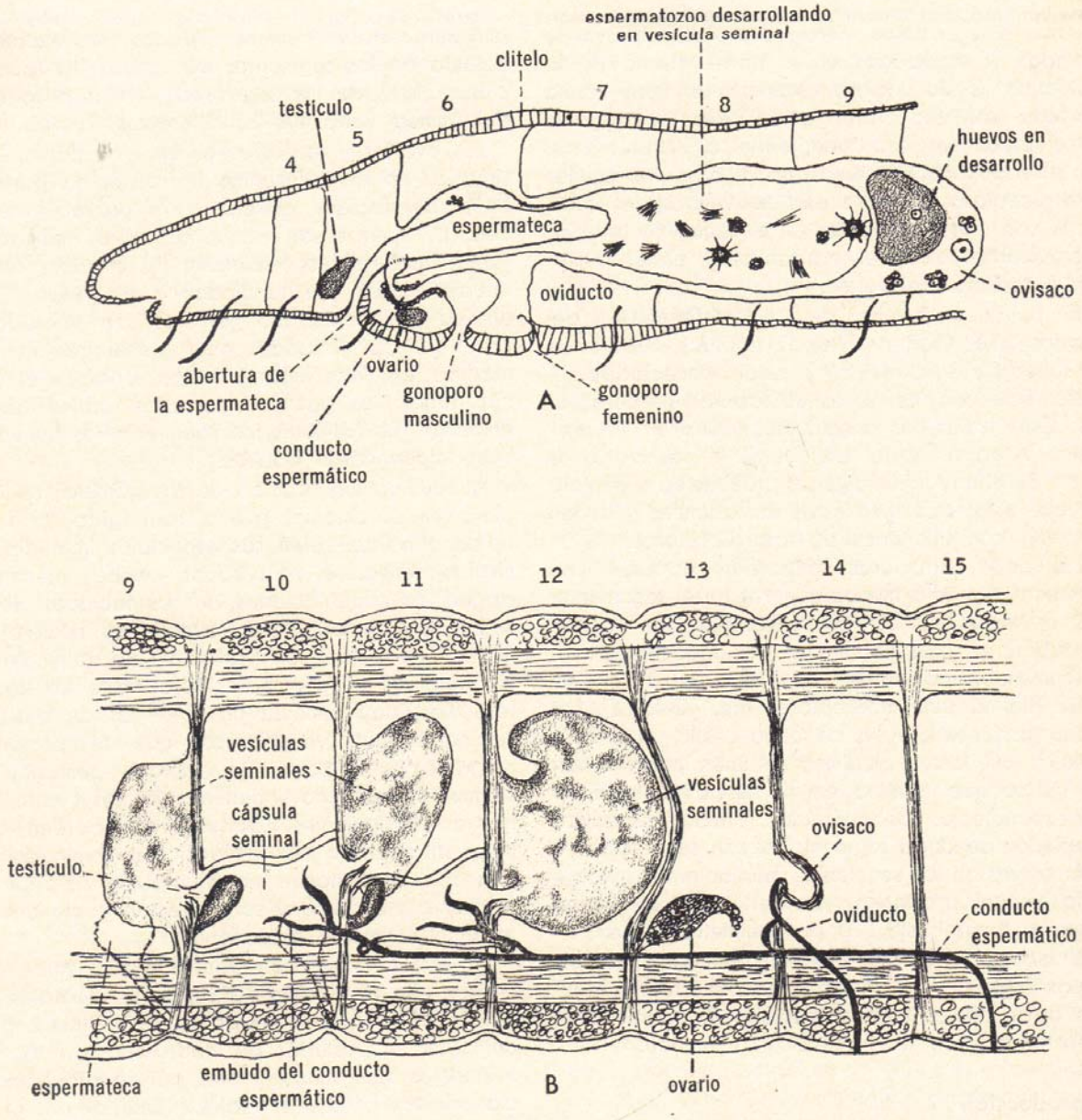


FIG. 10-47. A, Sistema reproductor de Naididae (vista lateral). (Según Stephenson, tomado de Avel.) *B*, Segmentos reproductores de la lombriz de tierra, *Lumbricus* (vista lateral). (Según Hesse, tomado de Avel.)

de un embudo ciliado localizado en el tabique posterior del segmento fértil. A partir del embudo se extiende un tubo en dirección posterior que penetra en el tabique y pasa a través de uno o más segmentos antes de abrirse en la superficie ventral del cuerpo. El túbulo es, cuando menos, parcialmente ciliado.

El conducto espermático puede ser enrollado, o recto, como en la lombriz de tierra (fig. 10-47, *B*). Por otra parte, en estos últimos animales, los dos pares de conductos espermáticos en cada lado del cuerpo confluyen antes de abrirse al exterior por un poro genital masculino común y único, el cual presenta bordes elevados, o labios. En algunas especies acuáticas el atrio es una cámara sencilla, pero en otras se modifica en diversas formas para actuar en la copulación; en ocasiones contiene un pene, cubierto a menudo por una vaina quitinosa, pudiendo contener también un seudopene, que se forma por alargamiento del extremo del atrio o por inversión de la pared corporal; en este último caso puede esta estructura entrar en eversión. El tejido glandular, denominado glándulas prostáticas, suele estar asociado con los gonoductos masculinos. En la mayor parte de los grupos acuáticos, la porción posterior de la pared del conducto espermático es glandular y forma la próstata. Sin embargo, con frecuencia la próstata es una masa glandular separada que drena en el conducto deferente en un punto

cercano al gonoporo (fig. 10-41, *A*). En algunas lombrices de tierra de la familia Megascolecidae, las próstatas no están conectadas con los conductos deferentes, sino que se abren por separado en la superficie ventral de segmentos vecinos a aquellos que ostentan los gonoporos masculinos.

Los oviductos, organizados bajo el mismo plan que los conductos espermáticos, son más pequeños y sencillos, abriéndose por dos poros genitales femeninos en el segmento que sigue al ovárico (fig. 10-47, *B*). Los receptáculos o vesículas seminales forman parte del sistema reproductor femenino, aunque completamente separados de los gonoductos. Estas cámaras de almacenamiento son simples pares de sacos que se abren encima de la superficie ventral de los segmentos que los contiene. El número de receptáculos seminales varía de uno a cinco pares, con cada par en un segmento distinto. Aunque suelen estar situados en ciertos segmentos anteriores al ovárico, su posición exacta es variable.

En algunas especies terrestres, entre ellas *Lumbricus*, el segmento masculino está dividido de manera que los testículos, el embudo del conducto espermático, y la abertura de las vesículas seminales se encuentran encerradas en un compartimiento ventral especial llamado cápsula seminal (fig. 10-47, *B*). Esta cápsula se halla completamente separada de la porción restante de la cavidad celómica, mucho más grande, y de esto depende que los testículos no sean visibles durante la disección dorsal normal. Se observa también una cápsula seminal y una cámara ovárica análogas en la familia Moniligastridae.

El plan general del sistema reproductor de los oligoquetos es relativamente uniforme, aunque son sumamente variables los números de las diversas estructuras, los segmentos en que se localizan y aquellos en que se abren los poros genitales. Esta variación tiene importancia considerable en la taxonomía de los oligoquetos.

CLITELO. Recibe este nombre una estructura reproductiva característica de los oligoquetos. Incluye algunos segmentos vecinos en los cuales la epidermis aparece turgente por la presencia de glándulas unicelulares que forman un cinturón que rodea parcial o totalmente el cuerpo del verme desde su porción dorsal hacia abajo (figs. 10-40, *A*, y 10-41, *A*). El desarrollo del clitelo en la porción ventral es siempre muy precario. El número de segmentos que integran el clitelo varía considerablemente; en las formas acuáticas corresponde tal misión a dos segmentos, en *Lumbricus* intervienen seis o siete, y en algunos miembros de la familia Glossoscolecidae participan hasta sesenta segmentos. En las especies acuáticas, el clitelo suele estar localizado en la misma región que los poros genitales, mientras que en los lumbrícidos se halla muy por detrás de los gonoporos. El grado de desarrollo del clitelo varía no solamente de un grupo a otro sino también según las estaciones. En especies acuáticas puede estar formado de una sola célula, mientras en muchas lombrices terrestres constituye un fuerte cinturón. El desarrollo del clitelo generalmente coincide con la madurez sexual, pero en algunos vermes sólo se manifiesta netamente durante la estación de la crianza.

Las glándulas del clitelo producen moco para la copulación, y secretan la pared del capullo, además de albúmina en la cual son depositados los huevos dentro de aquél. En las lombrices de tierra las glándulas que ejecutan estas tres diferentes funciones forman tres capas también distintas (fig. 10-48). Las grandes glándulas secretorias de albúmina forman la capa más gruesa y profunda, mientras que las glándulas mucosas integran la capa más superficial. En individuos inmaduros el clitelo a veces es poco visible, y otras no existe.

COPULACION. En los oligoquetos la copulación es la regla, con diseminación mutua de espermatozoos. Durante la misma se ponen en contacto las superficies ventrales anteriores de un par de gusanos, con la parte anterior de uno de ellos dirigida hacia la posterior del otro. En todos los oligoquetos, salvo en los lumbrícidos, los poros genitales masculinos de un verme se yuxtaponen directamente a los receptáculos seminales del otro, siendo mantenidos ambos en posición por una envoltura mucosa común secretada por el clitelo; en ocasiones quedan fijos y unidos gracias a la acción de cerdas genitales; estas últimas son cerdas ventrales modificadas situadas casi siempre en la región del gonoporo masculino o en los receptáculos seminales. Se obtiene fijación o anclaje adicional cuando los labios o bordes elevados del poro masculino, o el atrio o pene en eversión, se insertan en la abertura del receptáculo seminal. La transmisión de espermatozoos al interior de un par de receptáculos seminales en la lombriz de tierra *Pheretima communissima* dura más de media hora, y después se repite en cada uno de los otros dos pares de receptáculos (fig. 10-49, *A*).

En los lumbrícidos, los poros genitales masculinos no se yuxtaponen a los receptáculos seminales durante la copulación, de manera que el semen debe recorrer una distancia considerable de una abertura a la otra (fig. 10-49, *B*). En el curso de la copulación, el clitelo situado posteriormente de un verme se fija a los segmentos que contienen los receptáculos seminales del verme opuesto, valiéndose para ello de un tubo de limo adherente y de cerdas genitales.

Dichas cerdas situadas sobre el clitelo perforan la pared corporal del otro verme, y las cercanas a los receptáculos seminales actúan como grapas. La región situada entre los dos clitelos está también fija, pero menos rígidamente, aunque cada

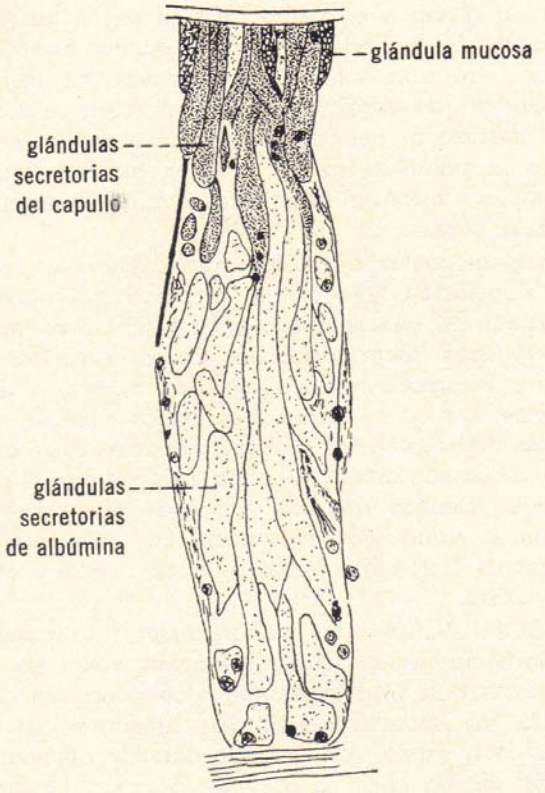


FIG. 10-48. Corte de un clitelo de *Lumbricus terrestris*. (Según Groove, tomado de Avel.)

verme está cubierto por un tubo de limo. A la emisión de los espermatozoos, algunos músculos de la pared corporal de los segmentos posteriores a los gonoporos masculinos se contraen y forman un par de surcos espermáticos ventrales que se prolongan en dirección posterior hasta el clitelo. En virtud de que los surcos están provistos de techo gracias a la envoltura del tubo de limo, los espermatozoos realmente pasan por un conducto cerrado.

El movimiento descendente de los espermatozoos por el surco espermático tiene lugar gracias a una mayor contracción de los músculos que producen el surco. Se forma así una pequeña depresión que amplía la longitud del surco, llevando pequeñas cantidades de semen. Cuando el semen alcanza la región del clitelo se dirige hacia el otro verme e ingresa en sus receptáculos seminales. El tubo mucoso debe ser desde luego incompleto en esta región. La emisión de semen puede ser simultánea, o por el contrario no coincidir, en ambos miembros del par en copulación. En *Lumbricus*, el fenómeno copulatorio se prolonga de dos a tres horas.

CAPULLO. Algunos días después de la copulación es secretado un capullo para el depósito de los huevos. Primero aparece un tubo mucoso alrededor de los segmentos anteriores, incluso el clitelo. A continuación este último secreta un material quitinoide que lo circunda como una sortija de cigarro puro; este material es el que forma el capullo. La capa profunda de las glándulas del clitelo secreta albúmina en el espacio situado entre la pared del capullo y el clitelo.

Cuando el capullo está completamente formado desliza hacia adelante sobre el extremo anterior

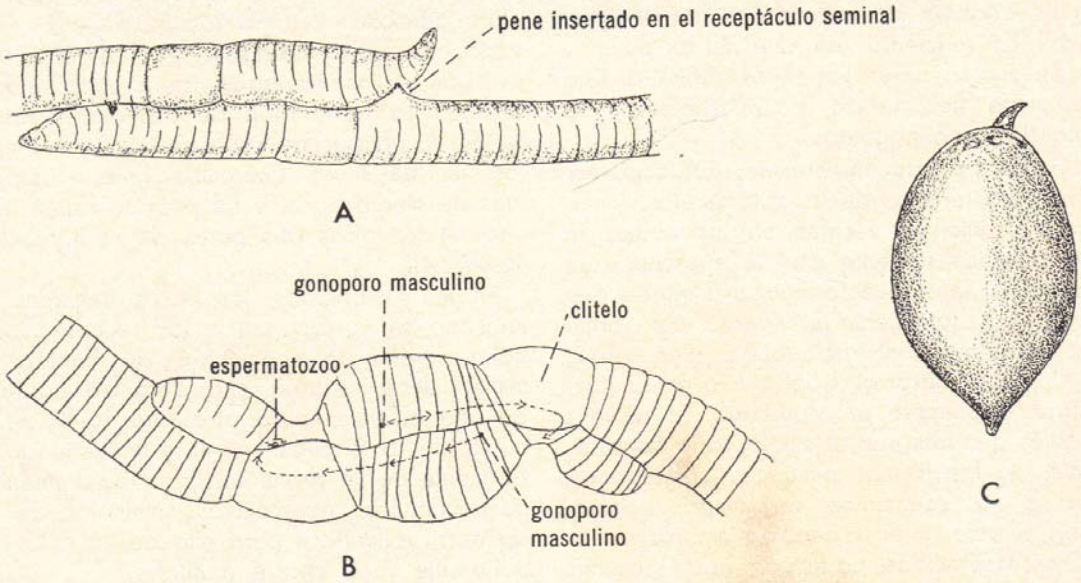


FIG. 10-49. A, Copulación por transmisión directa de espermatozoos en la lombriz de tierra, *Pheretima communissima*. (Según Oishi, tomado de Avel.) B, Copulación por transmisión indirecta de espermatozoos en el lumbrícido, *Eisenia foetida*. Las flechas indican el camino seguido por los espermatozoos desde los gonoporos masculinos a las aberturas de las espermatecas. (Según Grove y Cowley, tomado de Avel.) C, Capullo del lumbrícido, *Allobophora terrestris*. (Según Avel.)

del verme de la misma manera que si quitáramos la sortija de un cigarro. En *Eisenia*, los huevos son eliminados por los gonoporos femeninos, y de alguna forma penetran en el capullo antes de que abandone el clitelo. Los espermatozoos son depositados en el capullo a medida que pasan sobre los receptáculos seminales. Una vez que el capullo desliza sobre la cabeza del gusano y queda liberado del cuerpo, se desintegra rápidamente el tubo mucoso, y los extremos del capullo experimentan constricción y se cierran por sí mismos. Los capullos de las especies terrestres quedan abandonados en el suelo, y los de las acuáticas son depositados entre los desechos del fondo o quedan adheridos a la vegetación.

Los capullos, de color amarillo, son de forma ovoidea (fig. 10-49, C). Los de *Tubifex* tienen 1.60 mm × 0.85 mm, mientras que los de *Lumbricus terrestris* tienen 7 mm × 5 mm, aproximadamente. Los capullos más voluminosos, de 75 mm × 22 mm, son producidos por la lombriz de tierra gigante australiana, *Megascolides australis*. Cada capullo contiene de uno a veinte huevos según las especies, pudiendo producirse en sucesión; *Lumbricus terrestris* se aparea en forma continua durante la primavera y el otoño, formándose capullos cada tres o cuatro días.

En algunos casos aislados se sabe que ocurre autofecundación (que tiene lugar en el interior del capullo). Se ha comprobado la presencia de espermatozoos en los receptáculos seminales de individuos aislados del tubifícido *Limnodrilus udekemianus*, y semejantes especies aisladas producen capullos y crías. En algunas especies también ocurre partenogénesis normalmente.

REPRODUCCION ASEXUAL. Este tipo de reproducción es muy frecuente entre muchas especies de oligoquetos acuáticos, sobre todo aeolosomátidos y náididos. De hecho, hay muchos náididos que se reproducen asexualmente, siendo muy raros o no habiéndose observado nunca individuos sexuales. La reproducción asexual implica siempre división transversal del gusano progenitor en dos o más nuevos individuos. Cuando se produce regeneración y formación de nuevos segmentos solamente después de la separación, a semejante división se le da el nombre de fragmentación, la cual es más bien rara, aunque se observa en algunas especies. Casi siempre los progenitores se dividen en más de dos fragmentos, y así vemos en *Allonais paraguayensis* hasta seis u ocho, cada uno de los cuales regenera dando lugar a un nuevo individuo; en dos meses un solo verme puede producir 15 000 descendientes.

Es mucho más frecuente observar división por zonas de fisión. En este tipo de división la regeneración precede en cierto grado a la separación de los individuos hijos. Antes de la fisión, aparece una zona de células nuevas en algún punto del cuerpo del progenitor, dando lugar a la formación de cabeza y cola nuevas con destino a cada descendiente. La división se produce siempre a nivel de la zona de fisión, incorporándose unas células germinativas a un individuo y otras al otro.

Con cierta frecuencia, como en especies de *Nais*, se produce una nueva zona de fisión antes de consumarse la división en la primera. Tales divisiones demoradas dan origen a cadenas de individuos o zooides, parecidas a las observadas en algunos platelmintos turbeláridos. Se ha informado en algunas especies de cadenas compuestas hasta de ocho zooides. Se ha seguido un clono de *Aulophorus furcatus* durante 150 generaciones y por un periodo de tres años sin aparición de individuos sexuados, y sin disminución del ritmo de fisión asexual.

Inútil es decir que los oligoquetos poseen gran capacidad de regeneración; los resultados experimentales al respecto son esencialmente idénticos a los obtenidos en los poliquetos.

Embriogenia. En general, los huevos de los grupos acuáticos, especialmente las familias primitivas, poseen una cantidad relativamente grande de vitelo. Por otra parte, las especies terrestres tienen huevos mucho más pequeños y con menos vitelo; la albúmina, abundante en el capullo, satisface la mayor parte de las necesidades nutricionales del embrión. Tanto en los grupos acuáticos como en los terrestres, el desarrollo es directo, sin etapas larvarias, produciéndose totalmente en el interior del capullo.

La modalidad de segmentación, si bien conserva algunos vestigios del carácter espiral de los poliquetos, se halla notablemente modificada en los oligoquetos, sobre todo en las lombrices de tierra. El tipo de segmentación es completo, pero mucho menos regular que en la modalidad espiral típica. Así, el mesodermo todavía se origina a partir de células mesoblásticas especiales que forman cordones mesodérmicos como en los poliquetos.

La cría de oligoqueto madura en el capullo después de ocho días a diez semanas de desarrollo, la cual depende no sólo de la especie sino también de las condiciones ambientales. *Lumbricus* madura en dos o tres semanas. Con frecuencia, sólo maduran algunos de los huevos depositados originalmente en el capullo. En *Lumbricus terrestris* solamente se desarrolla un huevo. Las crías salen por los extremos del capullo después de maduración.

Ecología y distribución. Las especies acuáticas viven en todos los tipos de hábitat de agua dulce, pero son más abundantes en aguas superficiales, hasta el punto de que a profundidades mayores de un metro disminuye visiblemente la fauna de oligoquetos. Constituyen excepción a esta regla los tubifícidos que habitan en el fondo de lagos profundos en concentraciones hasta de 8 000 individuos por metro cuadrado.

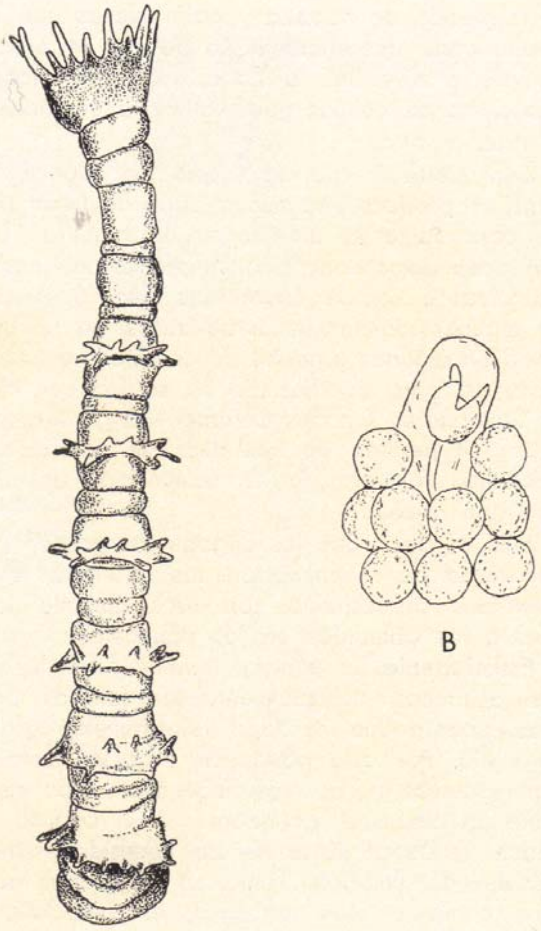


FIG. 10-50. *A*, *Stephanodrilus*, miembro de la familia de oligoquetos Branchiobdellidae, que se parece a una sanguijuela; estos animales son parásitos, y comensales de cangrejos de agua dulce. (Según Yamaguchi, tomado de Avel.) *B*, *Aulophorus carteri*, náidido tropical, que construye su tubo con esporas de helechos. (Según Carter y Beadle, tomado de Avel.)

Algunas especies se arrastran en torno a la vegetación sumergida y otros objetos, donde encuentran alimento. Casi todas las formas acuáticas excavan en el lodo y desechos del substrato. Los miembros del género náidido *Aulophorus* construyen tubos, y una especie tropical, *Aulophorus carteri*, confecciona su tubo con esporas procedentes de helechos acuáticos (fig. 10-50, *B*).

Un pequeño número de especies de poliquetos tienen la facultad de enquistarse mientras persisten condiciones desfavorables del ambiente. El verme secreta una cubierta mucosa resistente que forma la pared del quiste. Ciertas especies forman quistes durante el verano para protegerse contra la desecación, mientras otras elaboran quistes para el invierno cuando baja la temperatura del agua.

En la zona litoral, se encuentran oligoquetos en enorme número, sobre todo en el área situada entre las mareas alta de estrechos y estuarios, y baja, llamada intermedia; estas especies marinas pertenecen a diversas familias, incluyendo tubifícidos y enquitreidos. Si bien casi todas estas especies marinas actúan como excavadores superficiales o viven debajo de rocas en la zona intermedia, o en galerías ricas en algas, algunas habitan por debajo de la señal de marea baja.

Muchas especies de las familias Haplotaxidae y Enchytraeidae son anfibias o transicionales entre el medio estrictamente acuático y el estrictamente terrestre. Estos vermes viven en tierras pantanosas o cenagosas y alrededor de arroyos y lagunas.

Los oligoquetos terrestres incluyen las cuatro familias de lombrices de tierra: Glossoscolecidae, Lumbrícidae, Megascolecidae, y Eudrilidae, muchos enquitreidos, y múltiples representantes de otras familias. Todos son excavadores y se encuentran dondequiera, salvo en los desiertos. En ocasiones se encuentran en inmensas cantidades. Informes al respecto indicaron la presencia de 8 000 enquitreidos y 700 lumbrícidos en un metro cuadrado de tierra de prado.

En suelos ricos en materia orgánica, o que poseen cuando menos una capa de humus, se observan los mayores volúmenes de fauna de vermes, aunque otros factores edáficos sean también importantes en la distribución de especies terrestres. Entre las causas que pueden imponer limitaciones a la distribución destacan los grados de humedad y acidez, la cantidad de oxígeno (factor en la humedad de los suelos), y la textura del terreno. Los suelos ácidos son hábitats netamente desfavorables debido a la falta de iones de calcio libres necesarios para eliminar el bióxido de carbono en exceso.

Una sección transversal del suelo revela una estratificación vertical perfectamente definida de los vermes. La localización de los túneles de las grandes especies, como *Lumbricus terrestris*, varía desde la superficie hasta varios metros de profundidad, según la naturaleza del suelo. Los gusanos jóvenes y las especies pequeñas quedan restringidos a unos cuantos centímetros del humus de la superficie, mientras otras tienen una distribución más amplia aunque todavía limitados al nivel superior del suelo que posee alguna materia orgánica.

Los oligoquetos terrestres construyen sus madrigueras por introducción de su extremo anterior en las grietas del terreno, o mediante deglución de la tierra durante sus excavaciones. Con el moco y los productos de desecho de la digestión el animal revoca la pared del tubo en que vive, formando un verdadero revestimiento; sin embargo, parte de los materiales eliminados son expulsados del tubo como moldes excrementicios. Los tubos o madrigueras pueden ser complejos con dos aberturas y ramificaciones horizontales

y verticales. Durante las estaciones secas o en el invierno, las lombrices de tierra emigran a mayores profundidades del suelo, descendiendo hasta unos 3 metros en el caso de algunas especies de la India. Como la cantidad de oxígeno en el suelo disminuye a medida que se profundiza, la disponibilidad de este gas puede limitar la extensión de tales migraciones.

Después de desplazarse a determinadas profundidades, durante las épocas de sequía la lombriz de tierra pasa por un periodo de reposo durante el cual pierde hasta el 70 por 100 de su agua. Se restablece rápidamente el equilibrio y se reanuda la actividad tan pronto como hay agua de nuevo disponible. Las especies del género lumbrícido *Allobophora* experimentan un periodo más profundo de inactividad que es esencialmente un tipo de diapausa. El verme se enrolla en forma de bola y queda envuelto por una cámara profunda revestida de moco, donde permanece por espacio de dos meses o más. El comienzo y la terminación de la diapausa son evidentemente intrínsecos, y no resultado directo de las condiciones ambientales como lo es la etapa de reposo o quiescente.

Las actividades de las lombrices de tierra ejercen efecto beneficioso en el suelo. Las madrigueras amplias aumentan el drenaje y la aireación; pero todavía más importante, las maniobras de excavación mezclan y revuelven el terreno. Los materiales más profundos del suelo son llevados a la superficie, de la misma manera que se desplazan substancias orgánicas y moldes de deshechos a niveles inferiores del terreno. El libro de Darwin titulado *Formación de mantillo vegetal por acción de los vermes*, es una obra clásica sobre este tema. En los trópicos, se informa de cierto número de especies arbóreas; las formas terrestres viven en el humus y detritos acumulados en las axilas de las hojas y ramas de los árboles; las acuáticas, habitan en los reservorios de agua de vegetales epífitos bromeliáceos que viven en troncos y ramas de árboles tropicales.

El parasitismo queda restringido a la familia Branchiobdellidae, cuyos miembros en su totalidad son parásitos o comensales de cangrejos de agua dulce, siendo además los únicos oligoquetos altamente modificados, notablemente parecidos a sanguijuelas, aunque no afines a ellas (fig. 10-50, *A*). Estos animales, todos muy pequeños, se componen de 14 a 15 segmentos. La cabeza modificada en forma de ventosa ostenta un círculo de prolongaciones digitiformes; la cavidad bucal posee dos dientes, y los segmentos posteriores están también modificados para formar una ventosa; todos los segmentos de estos vermes carecen de cerdas. Algunas especies son ectoparásitas en las branquias del cangrejo, otras viven en la superficie externa del exosqueleto y probablemente son simples comensales, como también lo son algunas enquitreidos y náididos; cierto número de los primeros viven agregados al extremo anterior de los lumbrícidos.

Es factible encontrar miembros de las familias acuáticas más importantes en cualquier parte del mundo donde haya hábitats convenientes. Sin embargo, muchas especies terrestres presentan una distribución geográfica muy limitada. Entre las cuatro familias de lombrices de tierra más estudiadas a este respecto, muchas especies son endémicas, esto es, su distribución es muy restringida; otras son peregrinas, es decir, se hallan ampliamente distribuidas por el mundo entero.

La distribución conjunta de las especies endémicas de la familia Lumbricidae forma un cinturón que rodea las regiones templadas de Europa, Asia, y parte oriental de América del Norte. En Europa, los lumbrícidos no endémicos viven al norte de una línea que pasa por los Países Bajos y parte media de Alemania. Esta línea representa el límite más meridional de glaciación durante la época o subperiodo conocido como pleistoceno. Por otra parte, algunos lumbrícidos peregrinos, casi todos de origen europeo, han sido identificados en muchas localidades de todo el orbe, especialmente en el hemisferio austral. Sin duda alguna, el hombre ha desempeñado un papel importante en las inmigraciones de estas especies, y en muchos casos las mismas han desplazado a formas endémicas nativas. Cabe citar como ejemplo la fauna de lombrices de tierra en las ciudades más importantes de Chile, que está integrada exclusivamente por especies europeas.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE OLIGOCHAETA

Se trata de anélidos netamente metaméricos con parapodios y cerdas reducidas. Prostomio pequeño carente de apéndices, y casi siempre sin ojos. Todos son hermafroditas con clitelo glandular para la formación del capullo. Los segmentos reproductores, de número limitado, pero con gónadas netamente definidas. Existen primariamente especies terrestres y dulceacuícolas. El siguiente resumen incluye las familias más importantes de oligoquetos.

Orden Plesiopora plesiothecata. Gonoporos masculinos situados en el segmento que sigue al que contiene los testículos. Receptáculos seminales en el mismo segmento o cerca de los segmentos testiculares. La mayor parte acuáticos.

Familia Aeolosomatidae. Gusanos pequeños con segmentos escasos y mal definidos. Probablemente primitivos. *Aeolosoma*.

Familia Naididae. Gusanos muy pequeños con segmentación externa bien definida, y a menudo con probóscide alargada. *Nais*, *Stylaria*, *Dero*, y el carnívoro *Chaetogaster*.

Familia Tubificidae. Oligoquetos de tamaño pequeño a mediano, con frecuencia de color rojo. *Tubifex, Branchiura.*

Familia Phreodrilidae. Pequeña familia de especies comensales, marinas y de agua dulce, relacionadas con los tubifícidos.

Orden Plesiopora prosothecata. Gonoporos masculinos situados en el segmento que sigue al que contiene los testículos. Receptáculos seminales situados bastante delante del segmento testicular.

Familia Enchytraeidae. Vermes acuáticos y terrestres, con frecuencia blancos. *Enchytraeus.*

Orden Prosopora. Gonoporos masculinos situados en el mismo segmento que contiene los testículos, o sobre un segmento portador del segundo par de testículos, cuando existen dos pares. Acuáticos.

Familia Lumbriculidae. Oligoquetos grandes y pequeños parecidos a lombrices de tierra.

Familia Branchiobdellidae. Pequeños parásitos en las branquias de cangrejos parecidos a sanguijuelas.

Orden Opisthopora. Gonoporos masculinos situados casi siempre a cierta distancia, y posteriormente a los segmentos portadores de los testículos.

Familia Branchiobdellidae. Pequeños parásitos tres y dulceacuícolas, considerados como formas de transición entre especies acuáticas y terrestres.

Familia Moniligastridae. Pequeña familia de vermes terrestres del Asia sudoriental e India. Incluye algunas especies gigantes.

Familia Glossoscolecidae. Lombrices de tierra. *Pontoscolex, Alma.*

Familia Lumbricidae. Lombrices de tierra. *Lumbricus, Eisenia, Dendrobaena, Allolobophora.*

Familia Megascolecidae. Lombrices de tierra, principalmente del hemisferio austral. A esta familia pertenecen las formas gigantes australianas del género *Megascolides*. Otros géneros son *Pheretima* y *Megascolex.*

Familia Eudrilidae. Lombrices de tierra africanas.

CLASE HIRUDINEA (HIRUDINEOS)

Incluye esta clase unas 300 especies de vermes terrestres, marinos y de agua dulce, conocidos comúnmente con el nombre de sanguijuelas. Aunque el vulgo las considere en su totalidad como especies chupadoras de sangre, existe un gran número de ellas que no son parásitos.

Como grupo, las sanguijuelas son sin duda alguna el más especializado de los anélidos. Es seguro que evolucionaron a partir de los oligoquetos, y presentan muchos rasgos de los mismos, pero casi todos los caracteres distintivos de la clase no tienen equivalentes en los otros dos grupos de anélidos.

Las sanguijuelas no son nunca tan pequeñas como muchos oligoquetos y poliquetos. Las de menor tamaño tienen un centímetro de longitud, y la mayor parte de las especies de 2 a 5 centímetros. Algunas, entre ellas *Hirudo medicinalis*, pueden alcanzar hasta 20 centímetros. La coloración suele ser muy llamativa, siendo frecuentes los colores negro, pardo, verde olivo y rojo; no siendo rara una disposición en tiras o manchas.

Anatomía externa. El cuerpo es con frecuencia aplanado en sentido dorsoventral, y a menudo afilado en su parte anterior (fig. 10-51). Los segmentos de ambas extremidades han sido modificados para formar ventosas. La ventosa correspondiente a la parte anterior suele ser más pequeña que la posterior, y generalmente rodea la boca; la posterior tiene forma de disco y posición ventral; se observa en estos animales disminución neta del metamerismo. El número de segmentos, a diferencia de otros anélidos, es fijo, y asciende a 33, pero la formación de anillos secundarios externos oculta en parte la segmentación externa original. Como en los oligoquetos, existe siempre un clitelo, formado invariablemente por los segmentos IX, X y XI.

El cuerpo de la sanguijuela puede dividirse en cinco regiones. Componen la cabeza o región cefálica un prostomio reducido y cuatro o cinco segmentos. En su porción dorsal la cabeza lleva un número variable de ojos, y ventralmente la ventosa anterior. En algunas especies, como *Placobdella* y otros rincobdélidos, dicha ventosa anterior puede estar situada detrás de la boca aunque con más frecuencia la rodea. En *Hirudo*, la sanguijuela medicinal, la ventosa anterior forma una especie de gancho sobre la boca (figura 10-52, *A*).

A la cabeza sigue una región preclitelar de cuatro segmentos y una región clitelar de tres segmentos. En estos últimos segmentos y en su porción ventral media se encuentran un gonoporo masculino y otro femenino. El clitelo es rara vez visible, salvo durante los periodos reproductivos; en individuos de la familia Glossiphoniidae permanece siempre oculto.

La región media del cuerpo, compuesta de quince segmentos (XII a XXVI), comprende la mayor parte del tronco. La región posterior o terminal está formada por seis o siete segmentos fusionados, que se modifican para dar origen a una gran ventosa ventral posterior. El ano, que representa una abertura secundaria, se abre dorsalmente delante de la ventosa, ya que del pigidio sólo quedan vestigios y ha quedado incluido en la ventosa.

El número de anillos por segmento varía no sólo en diferentes regiones del cuerpo, sino también en diferentes especies. Por ejemplo, en *Glossiphonia* los segmentos I y II están compuestos de un anillo; el segmento III de dos anillos, y los

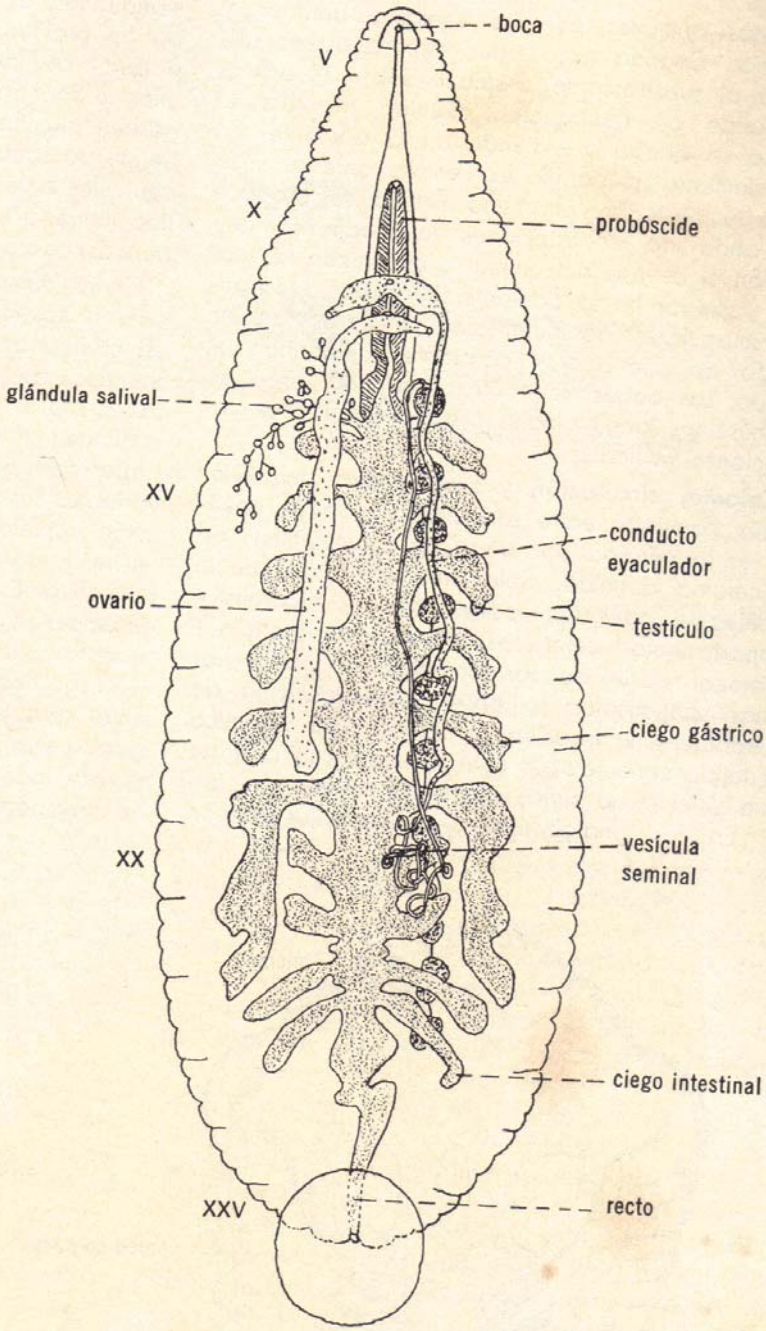


FIG. 10-51. Rincobdélido, *Glossiphonia complanata* (vista ventral). (Según Harding y Moore, tomado de Pennak.)

segmentos IV a XXII de tres anillos cada uno. En *Hirudo*, sin embargo, la región media del cuerpo posee cinco anillos por segmento. El único medio de determinar la segmentación de las sanguijuelas, y las relaciones de los anillos con los segmentos primarios, es mediante el estudio del sistema nervioso y la inervación de los anillos por nervios segmentarios. Sin embargo, la sensibilidad en la parte media de cada segmento, y la repetición seriada de los tipos de color, suelen brindar indicación adecuada.

Pared corporal y locomoción. El tegumento es básicamente similar al de otros anélidos. Se observa en estas especies una dermis más definida de tejido conectivo, y algunas de las células glandulares unicelulares del tegumento son muy grandes e incluidas en la capa de tejido conectivo. Entre las capas musculares circular y longitudinal se encuentra otra de fibras oblicuas, y las tres están a su vez cruzadas por tiras musculares dorsoventrales que se extienden de un lado a otro del cuerpo. La capa muscular longitudinal está muy desarrollada, y sus fibras convergen en las ventosas en cada extremo. Las fibras circulares en las ventosas están dispuestas concéntricamente.

El movimiento de las sanguijuelas implica el mismo tipo de contracción descrito para las lombrices de tierra, pero los puntos de contacto con el substrato son proporcionados enteramente

en estos animales por las ventosas anterior y posterior. Cuando esta última ventosa queda adherida al substrato, se desplaza sobre el animal una onda de contracción circular, mientras el cuerpo se alarga y extiende hacia adelante; en este momento queda fija la ventosa anterior y se libera la posterior; al mismo tiempo se produce una onda de contracciones longitudinales que acortan el cuerpo del animal y desplazan la ventosa posterior hacia adelante. Al nadar, las bandas musculares dorsoventrales se conservan en estado de contracción constante, aplanando el cuerpo. Las ondas de contracción a lo largo de los músculos longitudinales producen entonces ondulaciones verticales.

Celoma, circulación y respiración. Una diferencia manifiesta entre sanguijuelas y otros anélidos es la pérdida por parte de estas últimas de un celoma definido. Solamente en una especie primitiva se advierten vestigios de los tabiques y compartimientos celómicos tan característicos de la mayor parte de los anélidos. En todas las demás sanguijuelas se observa desaparición de los tabiques, e invasión de la cavidad celómica por tejido conectivo, lo cual reduce dicha cavidad a un sistema de senos celómicos intercomunicantes. En los gnatobdélidos, o sanguijuelas con mandíbulas, el celoma está todavía más reducido por la proliferación de otros dos tipos de tejido a partir de las paredes del seno. El primero de ellos lo forman masas arracimadas de células que poseen pigmento pardo, y que reciben el nombre de tejido botrioideo; bien pudiera tratarse del equivalente de las células cloragógenas. El segundo tipo llamado tejido fibrovascular consta de tiras o bandas cargadas de pigmento.

Como en otros anélidos, los senos celómicos poseen celomocitos flotantes, no adheridos, pero en el interior del tejido conectivo se encuentran dos tipos de células peculiares de las sanguijuelas. Las primeras, conocidas como células de grasa, contienen gotas adiposas y algo de glucógeno; la disposición y concentración de estas células es muy variable. Las segundas, llamadas células amarillas, están repletas de gránulos amarillos, pardos o verdes y se encuentran diseminadas por el tejido conectivo. Es probable que estas células amarillas desempeñen función excretoria, parecida en este aspecto a la del tejido cloragógeno.

En los rincobdélidos que han conservado el sistema vascular sanguíneo de los oligoquetos, el seno celómico actúa como sistema circulatorio auxiliar, pero en los otros órdenes de sanguijuelas ha desaparecido el sistema circulatorio ancestral,

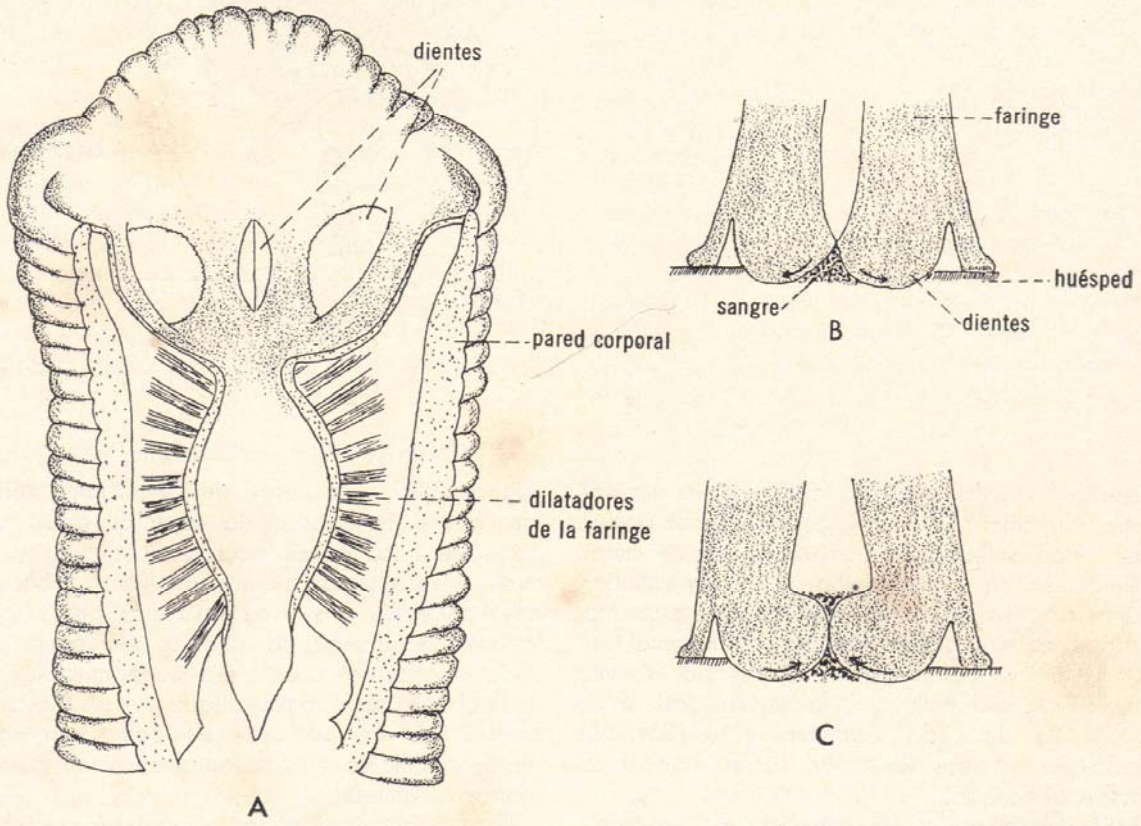


FIG. 10-52. A, Parte anterior de *Hirudo* (disección ventral). (Modificado según Pfurtscheller, tomado de Pennak.) B y C, Mecanismo de ingestión en *Hirudo*. Movimiento hacia afuera de los dientes *(B)*, seguido de movimiento hacia adelante de los dientes y dilatación de la faringe *(C)*. (Según Herter, tomado de Harant y Grassé.)

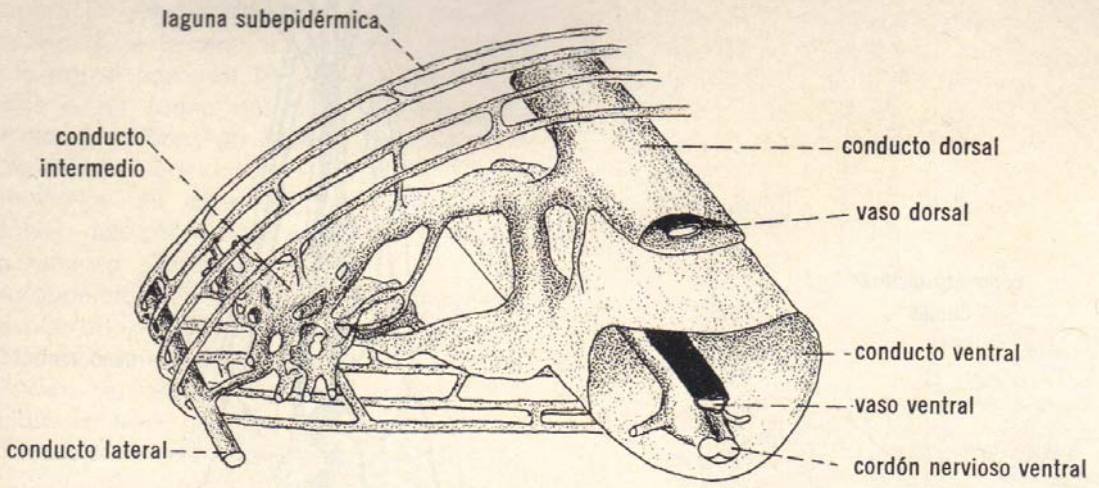


FIG. 10-53. Corte de un sistema de seno celómico en el rincobdélido, *Placobdella costata*. (Según Oka, tomado de Harant y Grassé.)

y el líquido y los senos celómicos se han modificado para formar un sistema vascular sanguíneo verdadero.

En todos los órdenes de sanguijuelas, los senos celómicos forman un sistema regular de conductos. En los rincobdélidos, corren a lo largo del cuerpo un conducto mediano dorsal y otro ventral longitudinal (fig. 10-53), separados por el aparato digestivo. En cada uno de los bordes laterales de los dos extremos del cuerpo existe un conducto longitudinal más pequeño llamado lateral, que une los dos conductos longitudinales en la región de las ventosas anterior y posterior. Entre el conducto mediano y el lateral en cada lado existe todavía un conducto intermedio menos regular y no bien definido.

Por último, procede mencionar la existencia de una red subepidérmica de senos entre la epidermis y los músculos de la pared corporal que comunica con los conductos intermedio y lateral. Hay interconexión manifiesta entre todos los senos longitudinales. Si exceptuamos los miembros del orden Piscicolidae, que poseen vesículas contráctiles asociadas con los senos laterales, el líquido celómico circula irregularmente por influjo de movimientos corporales (fig. 10-54, *A*).

El sistema circulatorio de los rincobdélidos está organizado esencialmente bajo el mismo plan que el de los oligoquetos (fig. 10-54, *B*). El vaso dorsal discurre por encima del tubo digestivo y está encerrado en un seno celómico dorsal. En la región de cada ventosa, el vaso dorsal conecta por medio de una serie de asas con un vaso ventral situado debajo del intestino y en el interior de un seno ventral. La mitad anterior del vaso dorsal está plegada como un acordeón, y a nivel de cada pliegue se proyecta en su luz un acúmulo de células internas que actúan como válvula. Desde la mitad posterior del vaso dorsal se extienden una bolsa media posterior y cuatro pares de bolsas laterales ciegas, todas ellas situadas sobre el intestino y ciegos, y probablemente encargadas de brindar mayor área de superficie para absorción de la sangre. Las paredes de los vasos son contráctiles y la sangre fluye siguiendo la modalidad típica en los anélidos. Cabe señalar que la sangre carece casi siempre de pigmentos y que por lo tanto es incolora.

En otros órdenes de sanguijuelas ha desaparecido el sistema circulatorio original, habiéndose modificado los senos celómicos para formar un sistema vascular sanguíneo verdadero. Los conductos del seno descritos en los rincobdélidos se convierten en los vasos sanguíneos principales, con paredes más netamente definidas. Sin embargo, no siempre existe un vaso dorsal. En *Hirudo*, lo que podríamos considerar como equivalente del seno subepidérmico de los rincobdélidos se ha transformado en un sistema notablemente desarrollado de capilares subepidérmicos. El vaso dorsal es en este orden el más grande; rodea el cordón nervioso ventral y aparece aumentado de volumen en la región de cada ganglio. Vasos transversales conectan el vaso lateral de cada lado del cuerpo con el vaso ventral.

En once de los segmentos más posteriores, los vasos transversales están dilatados para formar vesículas contráctiles (fig. 10-55). Hay cuatro vesículas por segmento; dos a cada lado, una enfrente de otra; cada vesícula posee embudos ciliados. Aunque contráctiles, puede afirmarse que el bombeo de la sangre no depende de las vesículas, cuya función consiste en secretar gránulos de pigmento que impregnan las paredes de los vasos. La sangre (en realidad equivalente del líquido celómico) es impulsada por contracciones de los vasos longitudinales laterales.

Solamente se observan branquias en los individuos del orden Piscicolidae, ya que en las demás sanguijuelas el intercambio de gases corre a cargo

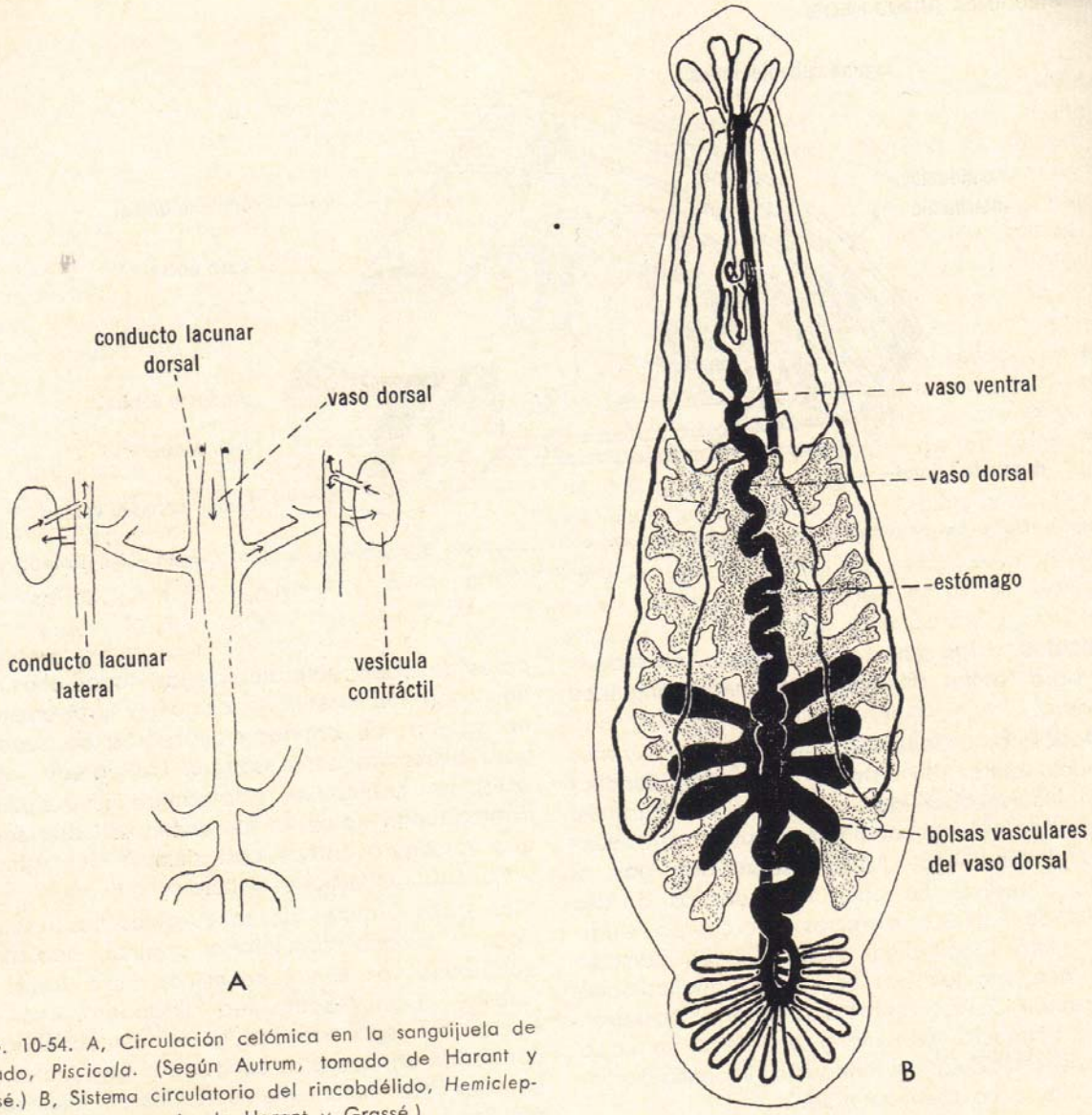


FIG. 10-54. A, Circulación celómica en la sanguijuela de pescado, *Piscicola*. (Según Autrum, tomado de Harant y Grassé.) B, Sistema circulatorio del rincobdélido, *Hemiclepsis*. (Según Oka, tomado de Harant y Grassé.)

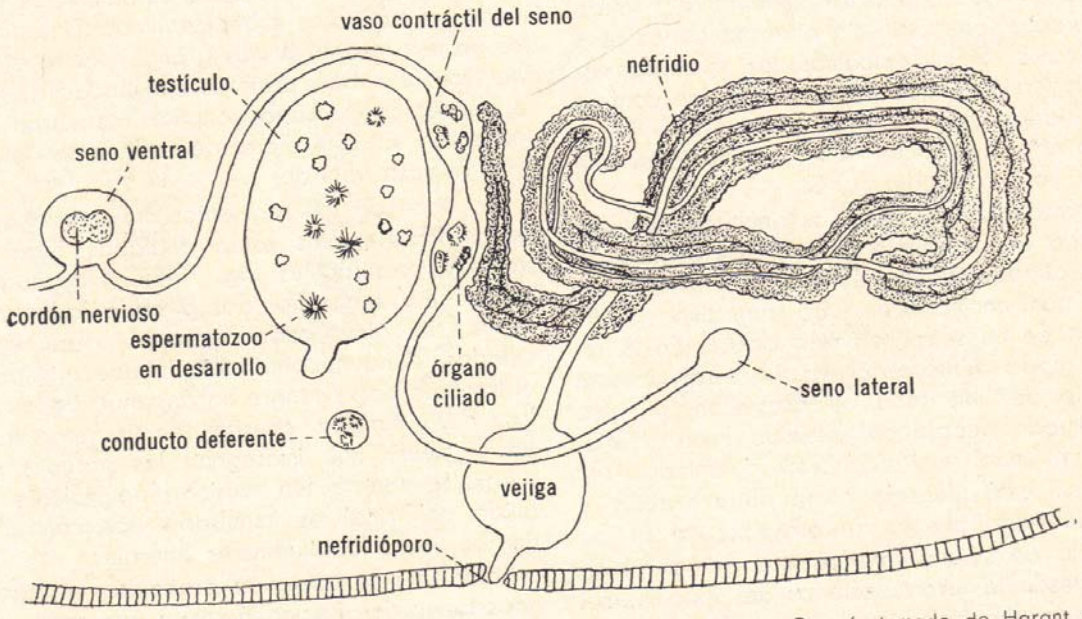


FIG. 10-55. Corte transversal del nefridio y estructuras vecinas de *Hirudo*. (Según Grassé, tomado de Harant y Grassé.)

de la superficie general del cuerpo. En los ejemplares provistos de branquias éstas son excrecencias de la pared corporal (fig. 10-56), laterales y ramificadas o en forma de hoja. Las branquias son vesiculares y llenas de líquido celómico, y la ventilación tiene lugar cuando pulsan o vibran. Las sanguijuelas sin branquias se ventilan por ondulaciones del cuerpo conservando fija solamente la ventosa posterior.

Los gnatobdélidos son los únicos que poseen pigmento respiratorio, y de la hemoglobina presente en su líquido celómico depende cerca de la mitad del transporte de oxígeno.

Nutrición. La boca se abre en una amplia región de intestino anterior, derivada del ectodermo, y que contiene los órganos de ingestión, de los cuales existen dos tipos. La probóscide es típica de la variedad única y primitiva de acantobdélidos y de los rincobdélidos (de aquí su nombre) (figs. 10-51 y 10-57). Los gnatobdélidos y faringobdélidos no tienen probóscide, pero poseen en su lugar una faringe muscular aspirante, y provista en los gnatobdélidos de mandíbulas con dientes (fig. 10-52, *A*).

En las sanguijuelas portadoras de probóscide este último órgano es un tubo no adherido, residente en una cavidad proboscídea, unida a la boca ventral por un tubo corto y estrecho; su estructura es fundamentalmente muscular, con luz triangular, y revestida de cutícula externa e internamente, la cual también tapiza la cavidad de la probóscide. Los conductos procedentes de las glándulas salivales unicelulares se abren en la probóscide. Cuando se alimenta, el animal extiende la probóscide hacia adelante, sacándola de la boca, e introduciendo luego en ésta los tejidos del huésped.

En los gnatobdélidos, que carecen de probóscide, la boca se halla situada en la ventosa anterior y flanqueada por un labio superior y otro inferior (fig. 10-52, *A*). En el interior de la cavidad bucal se observan tres grandes mandíbulas ovales que ostentan a lo largo de su borde libre un gran número de pequeños dientes. Las tres mandíbulas están dispuestas en triángulo, una dorsal y dos laterales. Cuando el animal se alimenta, la ventosa anterior se fija a la superficie de la presa o huésped, y el borde de las mandíbulas desliza sobre el tegumento haciendo un corte como el de una sierra circular (fig. 10-52, *B* y *C*). Las mandíbulas se balancean u oscilan, alejándose una de otra, por la acción de músculos que se insertan en sus bases.

La cavidad bucal se abre inmediatamente detrás de los dientes, en una faringe muscular aspirante. Entre la pared faríngea y la pared corporal existen masas de glándulas salivales unicelulares que se abren entre los dientes, en las mandíbulas; estas glándulas secretan una substancia anticoagulante llamada hirudina. Los faringobdélidos tienen también faringe, pero las mandíbulas han sido substituidas por pliegues musculares.

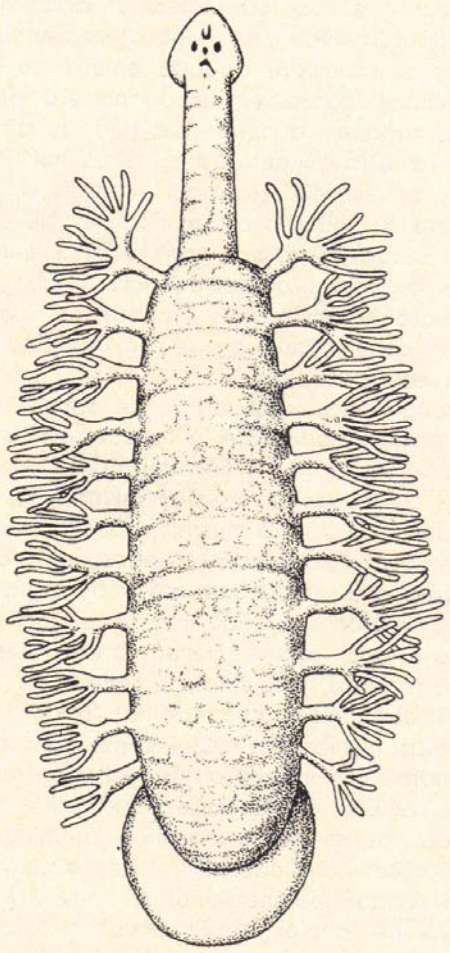


FIG. 10-56. *Ozobranchus jantzeanus*, sanguijuela de pescado (Piscicolidae), con sus branquias laterales. (Según Oka, tomado de Mann.)

El resto del aparato digestivo es relativamente uniforme en toda la clase Hirudinea. Un esófago corto desemboca en un buche o estómago relativamente largo, unas veces en forma de tubo recto, como en los erpobdélidos, y que en otras, más frecuentes, está provisto de uno a once pares de ciegos laterales (fig. 10-51). Los ciegos más posteriores suelen ser los más grandes, y en algunos miembros del orden Piscicolidae, los dos últimos pares están a veces fusionados.

El tercio posterior del tubo digestivo está formado por el intestino, que con frecuencia se halla separado del estómago por el esfínter pilórico. El intestino, en ocasiones un simple tubo, como en los rincobdélidos, puede en otras presentar cuatro pares de ciegos laterales muy delgados. El intestino desemboca en un recto corto que vacía al exterior por medio de un ano dorsal, situado delante de la ventosa posterior.

Las sanguijuelas son ectoparásitos rapaces o chupadores de sangre. Las primeras se alimentan siempre de invertebrados, pudiendo citar entre

sus presas gusanos, caracoles, y larvas de insectos. Se alimentan con relativa frecuencia y la presa es casi siempre tragada entera. La familia Erpobdellidae posee el mayor número de sanguijuelas rapaces, aunque este tipo de alimentación es también encontrado en otras familias. Por ejemplo, la especie *Haemopis* constituye excepción entre los hirudíneos chupadores de sangre, ya que sus individuos son carnívoros que ingieren materias orgánicas descompuestas. Muchos glosifónidos aspiran las partes blandas de sus huéspedes y deben considerarse en realidad como rapaces especializados.

Las sanguijuelas chupadoras de sangre atacan a una gran variedad de huéspedes. Algunas se alimentan solamente de invertebrados, como caracoles, crustáceos e insectos, siendo los vertebrados huéspedes para muchas especies. Los miembros del orden Piscicolidae, dotados de probóscide son parásitos de peces marinos y de agua dulce, rayas y tiburones, y los de otras familias de chupadores de sangre tienen como huéspedes anfibios, tortugas, serpientes, y cocodrilos. Ciertas especies del género cosmopolita *Theromyzon* se fijan a las membranas nasales de aves marinas y del litoral. Los mamíferos en general, incluso el hombre, actúan como huéspedes para muchos gnatobdélidos, el grupo acuático Hirudidae y el terrestre Haemadipsidae. Entre los primeros, destaca la sanguijuela medicinal *Hirudo*, que chupa la sangre de la piel, región bucal, o membranas nasales de sus huéspedes. Los miembros de la familia Haemadipsidae son sanguijuelas tropicales terrestres que se fijan a aves y mamíferos, y que obtienen la humedad necesaria para el funcionamiento adecuado de las ventosas, en el medio terrestre, de la orina proporcionada por el primero y último par de nefridios.

Pocas especies de sanguijuelas ectoparasitarias disponen de un huésped específico, y muchas de ellas aspiran la sangre de una amplia gama de huéspedes. Así vemos, por ejemplo, que los mamíferos son los huéspedes preferidos de *Hirudo*, pero esta sanguijuela también ataca a serpientes, tortugas, y anfibios. Por otra parte, importa señalar que algunas especies que en el curso de su vida adulta son exclusivamente chupadoras de sangre, durante sus etapas juveniles se comportan como rapaces.

Los gnatobdélidos seleccionan un área delgada del tegumento del huésped, fijan en ella firmemente su ventosa anterior y después cortan la piel, anestesiando la incisión con una substancia de origen desconocido. La faringe brinda aspiración continua, y la secreción de hirudina impide la coagulación de la sangre. No se ha llegado a dilucidar el mecanismo de penetración en los tejidos del huésped por parte de muchas especies chupadoras de sangre que carecen de mandíbulas; quizá se facilite dicha penetración por participación de alguna acción enzimática.

Las sanguijuelas chupadoras de sangre no se alimentan con frecuencia, pero cuando lo hacen pueden consumir cantidades enormes de sangre. Así, vemos que *Haemadipsa* es capaz de ingerir diez veces su propio peso, e *Hirudo*, de dos a cinco veces. En consecuencia, estos animales pueden tolerar largos periodos de ayuno. Se ha comprobado que algunas sanguijuelas medicinales han permanecido sin comer hasta un año y medio sin riesgo para su vida, y como en términos generales, pueden requerir unos 200 días para digerir

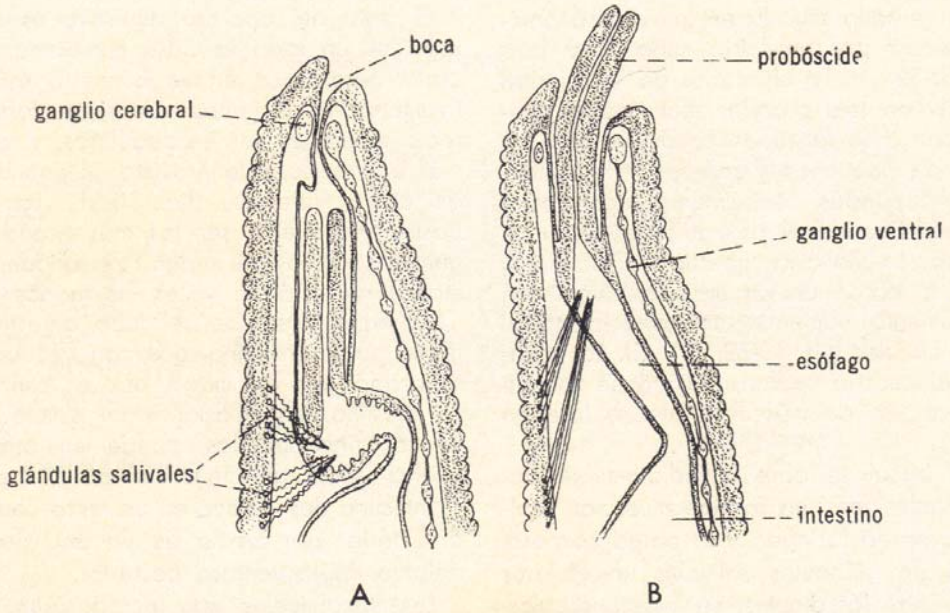


FIG. 10-57. Parte anterior de *Glossiphonia complancta*, con su probóscide. A, Retraída. B, En protrusión. (Según Scribin, tomado de Harant y Grassé.)

una comida, sólo necesitan ingerir alimento unas dos veces al año con el fin de desarrollarse y crecer.

La fisiología de la digestión se ha estudiado muy especialmente en los gnatobdélidos chupadores de sangre; sin embargo, este proceso no ha sido todavía bien dilucidado. Después de la ingestión el agua es eliminada de la sangre y excretada por los nefridios. La digestión de las células sanguíneas remanentes tiene lugar después con gran lentitud. El aspecto más notable de este proceso radica en el hecho de que las enzimas para la digestión proceden en su totalidad de bacterias simbióticas, disposición de la que apenas se encuentra paralelo en todo el reino animal. Pruebas al respecto también indican que los simbiontes bacterianos impiden la existencia de cualquier otra bacteria en el estómago, haciendo así imposible que las células sanguíneas se descompongan antes de la digestión, que como ya dijimos puede prolongarse por varios meses. La absorción probablemente tiene lugar en el estómago o en el intestino, quizá en ambos.

Estudios emprendidos en el rapaz *Haemopis* sugieren que en estos animales la digestión puede implicar la elaboración normal de enzimas por la pared del estómago, y al mismo tiempo la participación de bacterias simbióticas. En las sanguijuelas de los peces puede ocurrir también digestión bacteriana.

Excreción. Las sanguijuelas poseen de 10 a 17 pares de nefridios, más o menos, localizados en el tercio medio del cuerpo, un par por segmento. El nefridio de las sanguijuelas difiere del estudiado en los oligoquetos por cierto número de aspectos (fig. 10-58). Como consecuencia de la reducción del celoma y de la pérdida de tabiques en el cuerpo de la sanguijuela, los túbulos nefridiales están enclavados en el tejido conectivo, y los nefrostomas se proyectan en los conductos celómicos; cada nefrostoma se abre en una cápsula no ciliada.

El túbulo nefridial de las sanguijuelas es en verdad peculiar. Está compuesto parcial (fig. 10-55), o totalmente (fig. 10-58), de un cordón de células por cuyo interior discurre un conducto intracelular no ciliado. En las formas primitivas, dicho conducto se abre en la cápsula, pero en la mayor parte de estos animales no conectan las cavidades de las cápsulas y los conductos, y las dos partes del nefridio pueden incluso haber perdido toda conexión estructural. Los conductos nefridiales drenan en muchos conductos ramificados más finos, que son también intracelulares. Una corta porción ciliada terminal, derivada del ectodermo, comunica al exterior por intermedio del nefridióporo, situado a cada lado en posición ventrolateral.

En las especies del género Piscicolidae, se observa interconexión de los túbulos nefridiales, sin reducción del número de nefridióporos o de otras partes. En los nefridios de los hirudíneos (fig. 10-55) se comprueba especialización ulterior por conversión de los conductos celómicos en sistema vascular sanguíneo. Las cápsulas, encerradas dentro de senos repletos de sangre, poseen embudos múltiples y reciben a veces el nombre de órganos ciliados. En los hirudíneos la parte terminal del túbulo está alargada, formando una vejiga netamente definida.

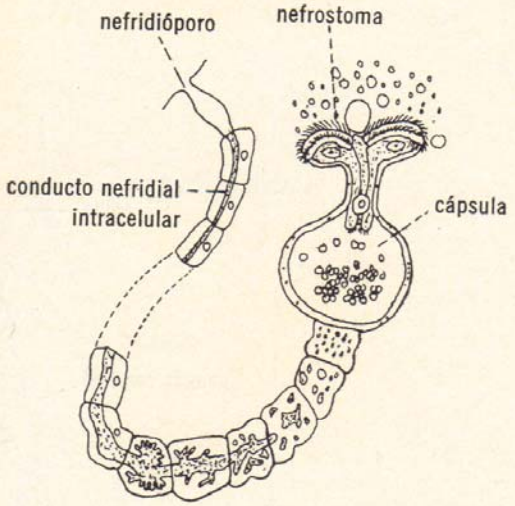


FIG. 10-58. Nefridio de un glosifónido. (Según Graf, tomado de Harant y Grassé.)

El amoniaco es, sin duda, el principal producto de desecho eliminado de la sangre por las células del túbulo nefridial. Hay pruebas en el sentido de que en *Hirudo*, por lo menos, parte del amoniaco procede de la degradación de substancias nitrogenadas más complejas por la acción de bacterias simbióticas.

Se cree que la función de las cápsulas nefridiales consiste en la producción de celomocitos que pasan luego al líquido celómico, sangre de muchas sanguijuelas, por el latido o movimiento hacia afuera de los cilios del nefrostoma. Los celomocitos son fagocitos que engloban partículas, si bien no se conoce el destino final de las células cargadas de desechos; es posible que emigren a la epidermis o al epitelio del aparato digestivo. Estas partículas de desechos son también recogidas por el tejido botrioideo y vaso fibroso de los gnatobdélidos, y por las células epiteliales celómicas y las pigmentarias (células adiposas) del tejido conectivo celómico de los rincobdélidos.

Sistema nervioso. Es bien sabido que el sistema nervioso de las sanguijuelas ha adquirido un grado de especialización mucho más elevado que el de otras clases de anélidos. Los cuerpos celulares de los ganglios se agrupan en masas o folículos definidos (fig. 10-59). Cada ganglio está compuesto de seis de tales folículos, dispuestos en

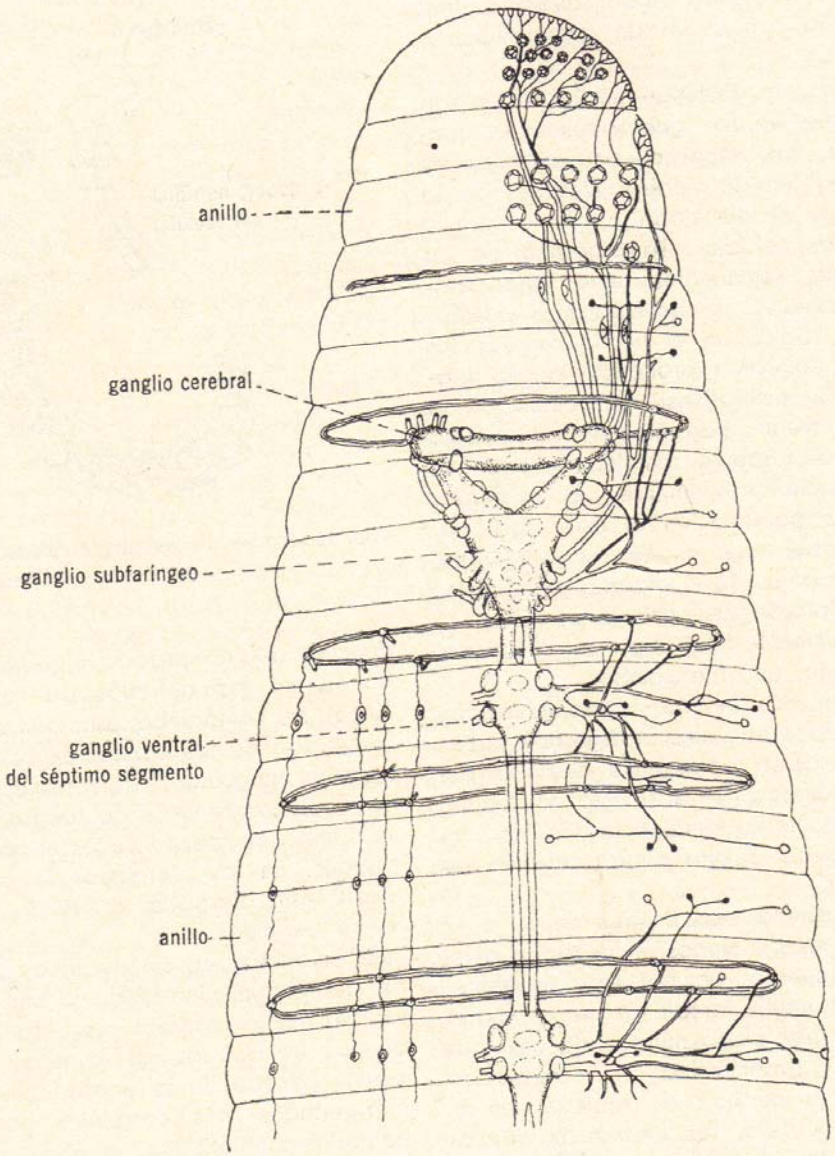


FIG. 10-59. Sistema nervioso de *Erpobdella lateralis*. (Según Bristol, tomado de Harant y Grassé.)

dos tríadas transversales. En los segmentos quinto y sexto, un gran nervio ganglionar anular rodea la faringe o probóscide. Este collar representa el cerebro, los cordones conectores circunfaríngeos, y el ganglio subfaríngeo de otros anélidos, y los ganglios de los tres o cuatro primeros segmentos que han emigrado en dirección posterior.

El número de ganglios agregados al ganglio subfaríngeo es susceptible de determinarse por el número de folículos presentes. Por ejemplo, en *Pontobdella* hay treinta folículos en la masa subfaríngea, indicando la asociación de cinco ganglios.

El ganglio cerebral consta de seis pares de folículos que han emigrado en diversos grados en dirección lateral y ventral. De la masa nerviosa perifaríngea parte un número variable de nervios con destino a los segmentos anteriores y al prostomio.

Aunque los ganglios estén fusionados, existen dos cordones nerviosos ventrales (fig. 10-59). Del tronco de cada ganglio nacen dos pares de nervios mixtos. El par anterior inerva el lado dorsal,



FIG. 10-60. Ojo indirecto de *Erpobdella*. (Según Hesse, tomado de Harant y Grassé.)

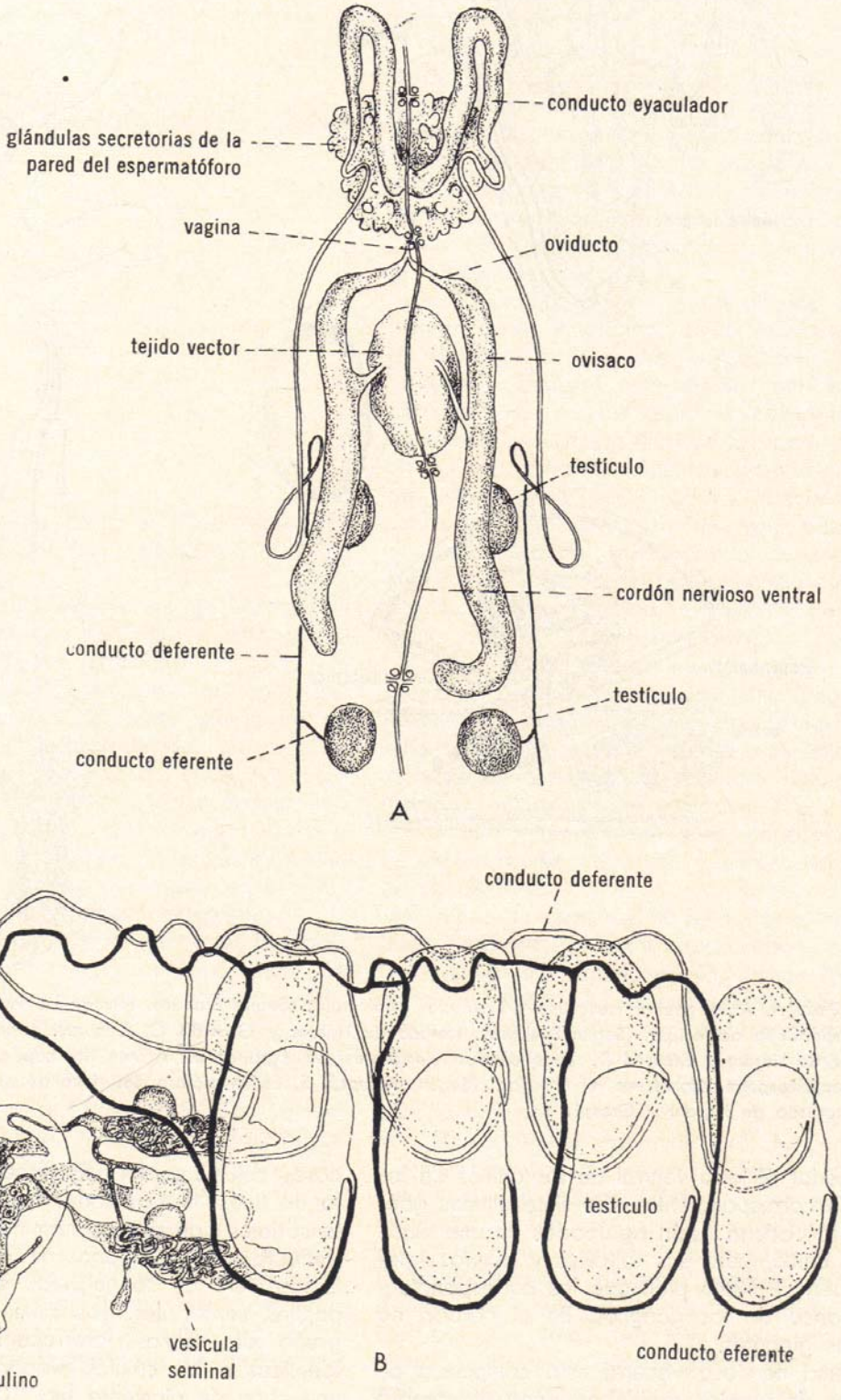


FIG. 10-61. *A*, Sistema reproductor de *Piscicola geometra*. (Según Brumpt, tomado de Harant y Grassé.) *B*, Sistema reproductor de la sanguijuela del pescado, *Ozobranchus* (vista lateral). (Según MacCallums, tomado de Harant y Grassé.)

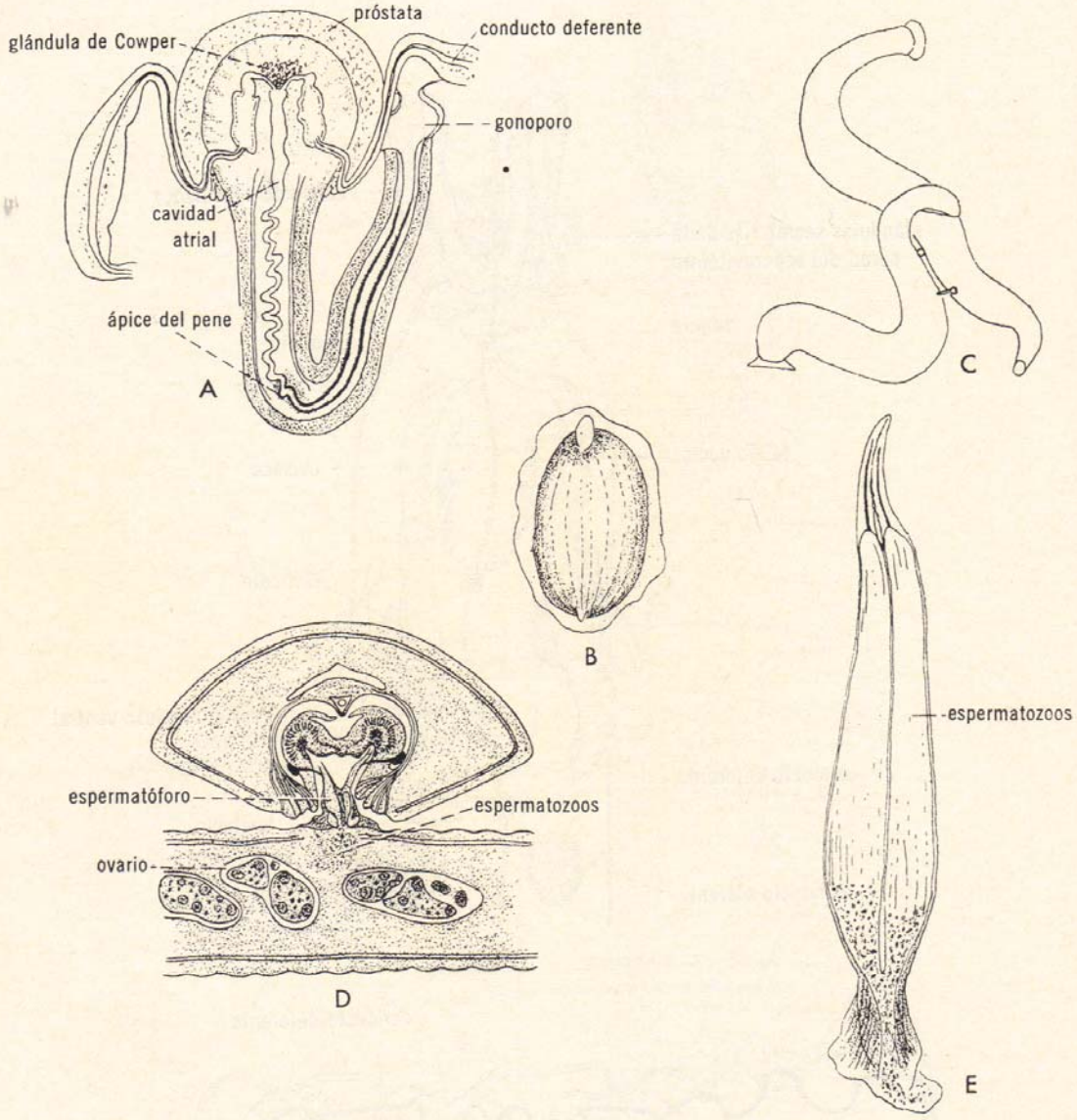


FIG. 10-62. A, Atrio genital masculino de *Hirudo medicinalis*. (Según Brandes, tomado de Harant y Grassé.) B, Capullo de *Erpobdella octoculata*. (Según Pavlovsky, tomado de Harant y Grassé.) C, Copulación en *Hirudo*. (Según Bojanus, tomado de Harant y Grassé.) D, Corte de dos ejemplares de *Erpobdella* durante la copulación. El individuo superior inyecta espermatóforos en el inferior. (Según Brumpt.) E, Espermatóforo del rincobdélido, *Haementaria*. (Según Pavlovski, tomado de Harant y Grassé.)

y el posterior el lado ventral de los anillos de los segmentos correspondientes. Los siete últimos ganglios de la cadena están agrupados en una masa posterior única, pero sus folículos y nervios laterales siguen el mismo plan que los correspondientes al tronco de los ganglios. En el cordón no hay fibras gigantes.

El sistema nervioso visceral está compuesto de tres pares de nervios que abandonan el cerebro y forman una red de fibras nerviosas alrededor de la faringe o probóscide.

Las funciones de las diversas partes del sistema nervioso de los hirudíneos son esencialmente las mismas descritas para los oligoquetos.

Organos de los sentidos. Como en los oligoquetos, la epidermis general de las sanguijuelas posee células sensoriales dispersas de buen número de tipos: terminaciones nerviosas libres, células sensoriales con cerdas terminales, y células fotorreceptoras. Los órganos de los sentidos especializados en las sanguijuelas son los ojos y las papilas sensoriales. Los primeros constan de un grupo de células fotorreceptoras esencialmente idénticas a las células aisladas, y rodeadas por una copa de pigmento (fig. 10-60). Los ojos están localizados en la superficie dorsal de los segmentos anteriores, y su número varía de dos a diez.

La mayor parte de las sanguijuelas son fotonegativas, pero algunas, especialmente las que atacan vertebrados, se tornan fotopositivas cuando tienen hambre.

Las papilas sensoriales son pequeños discos que se proyectan, dispuestos en una hilera dorsal o en un círculo completo alrededor de un anillo de cada segmento. Cada papila consta de una serie de muchas células sensoriales y epitelio de sostén. Cada una de estas células es portadora de una cerda terminal, que proyecta hacia arriba la superficie de la cutícula; todavía se desconoce la función de las papilas. Posee indudable valor taxonómico el número y disposición de los ojos y de las papilas sensoriales.

Reproducción. Las sanguijuelas no se reproducen asexualmente. Como los oligoquetos, todas las sanguijuelas son hermafroditas, con gónadas bien definidas y conductos de posición relativamente fija. Los ovarios se encuentran delante de los testículos, pero la posición de los gonoporos está invertida. El único gonoporo masculino mediano se halla localizado en el lado ventral del segmento X inmediatamente por delante del único gonoporo femenino en el segmento XI. La cavidad de cada ovario y de cada testículo representa una parte especializada del celoma, y es así un verdadero gonocele.

Dispuestos segmentariamente se encuentran de cuatro a diez pares de testículos esféricos, comenzando a nivel de los segmentos XII ó XIII (fig. 10-61). Un corto conducto eferente une cada testículo con un conducto deferente que corre en dirección anterior a cada lado del cuerpo. Delante del primer par de testículos cada conducto deferente se alarga o enrolla para formar una vesícula seminal (fig. 10-61, *B*). De cada vesícula parte un conducto eyaculador que vacía en un atrio mediano y único, que comunica con el exterior por medio de un gonoporo masculino.

El atrio de estructura muscular está rodeado de células glandulares que se abren a través de sus paredes en la luz. El atrio de los rincobdélidos y faringobdélidos no es susceptible de eversión, y no actúa como pene; se trata en realidad de una cámara para la formación y expulsión de un espermatóforo, cuya forma varía con la del atrio, pero que consta siempre de dos haces de espermatozoos, uno de cada conducto eyaculador, fusionados en grado diverso (figura 10-62, *E*).

En los gnatobdélidos el atrio es más complejo, y su pared distal puede experimentar eversión a través del gonoporo para formar un pene (fig. 10-62, *A*). Las glándulas envolventes proximales reciben el nombre de próstata; no se forman espermatóforos.

En las sanguijuelas se produce espermatogénesis primariamente en la luz de los testículos, tal como se observa en el celoma de otros anélidos.

Los ovarios están siempre limitados a un solo par, y situados entre el par más anterior de testículos y el atrio masculino. Cada ovario es una masa de tejido germinal, a veces masas múltiples, encerradas en un ovisaco (fig. 10-61, *A*). La cavidad del ovisaco deriva del celoma; cada ovisaco es generalmente alargado, y en ocasiones plegado hacia adelante sobre sí mismo.

Desde cada ovisaco se extiende un corto oviducto en dirección anterior que se une con el del lado opuesto para formar una vagina, la cual se abre por el gonoporo femenino sobre la superficie ventral del segmento XI. En ocasiones, la vagina es precedida por un oviducto común, como ocurre en *Haemopis*. Los huevos abandonan los ovarios como oocitos completándose la maduración en el líquido del ovisaco.

La copulación en los gnatobdélidos, los cuales poseen pene, es análoga a la transmisión directa de espermatozoos en las lombrices de tierra (fig. 10-62, *C*). En estos animales se unen las superficies ventrales de las regiones clitelares del par en trance de copulación, con la parte anterior de un gusano dirigida hacia la posterior del otro; de esta manera el gonoporo masculino de un verme se yuxtapone al femenino del otro. El pene en eversión penetra en el gonoporo femenino, y los espermatozoos son introducidos en la vagina, la cual actúa también probablemente como centro de almacenamiento.

En los rincobdélidos y faringobdélidos, que carecen de pene, la copulación tiene lugar por impregnación hipodérmica. Los dos vermes que copulan se entrelazan mutuamente y se adhieren por su ventosa anterior. Las regiones clitelares ventrales se encuentran en yuxtaposición, y mediante contracción muscular del atrio, un espermatóforo es expulsado de un verme y penetra en el tegumento del otro.

El lugar de penetración suele ser la región clitelar, pero los espermatóforos pueden ser insertados a alguna distancia de la misma. Tan pronto como la cabeza del espermatóforo penetra en el tegumento, quizá por una combinación de presión de expulsión y de una acción citolítica por parte del mismo espermatóforo, los espermatozoos son depositados en los tejidos (fig. 10-62, *D*). Una vez liberados del espermatóforo, los espermatozoos son llevados a los ovarios en los conductos celómicos. Sin embargo, hay muchas sanguijuelas de pescados, en las cuales el espermatóforo penetra por punción en un área copulatoria especial. El tejido especial, llamado vector, está situado debajo del área copulatoria y conecta con los ovisacos (fig. 10-61, *A*). Este tejido vector actúa como vía para los espermatozoos que se desplazan a los ovisacos donde tiene lugar la fecundación. En los faringobdélidos la cabeza del espermatóforo de un verme penetra en el tegumento del otro, y deposita sus espermatozoos sin abandonar el atrio.

Estos animales ponen sus huevos desde dos días a muchos meses después de la copulación. Para ese tiempo, el clitelo se torna visible y secreta

un capullo, tal como vimos en los oligoquetos; este capullo se llena de una albúmina nutritiva producida por algunas de las glándulas clitelares, y entonces recibe los huevos fecundados a medida que pasan sobre el gonoporo femenino. En los miembros del orden Piscicolidae el capullo contiene solamente un huevo, pero en otras sanguijuelas, el número varía de unos pocos a muchos. Los capullos pueden ser enterrados en el lodo del fondo de lagunas o arroyos, pero con más frecuencia se fijan en objetos o vegetación sumergida (fig. 10-62, *B*). Muchos individuos del orden Piscicolidae fijan a sus huéspedes los capullos que elaboran. Las especies terrestres los dejan en suelo húmedo debajo de piedras y otros objetos, e incluso algunas formas acuáticas, como *Hirudo* y *Haemopis* abandonan el agua para depositar sus capullos en terreno húmedo.

Los glosifónidos incuban sus huevos, y sus capullos atípicos membranosos y transparentes son fijados a la superficie ventral del progenitor. Durante el curso del desarrollo las sanguijuelas embrionarias salen del capullo y se fijan directamente a la superficie ventral del progenitor mediante una prolongación ectodérmica anterior especial. Cuando se desarrolla la ventosa posterior es utilizada para fijar al animal.

En las sanguijuelas, el desarrollo sigue esencialmente la misma modalidad que en los oligoquetos.

Ecología y distribución. Aunque algunas sanguijuelas son marinas, casi todas las especies acuáticas viven en agua dulce. Son muy pocas las especies que toleran corrientes rápidas; la mayor parte prefieren las aguas superficiales de las orillas de charcas, lagos, y arroyos lodosos. Como las especies rapaces se ocultan durante el día y recuperan su actividad solamente en la noche, la mayor parte de la fauna se encuentra en fondos rocosos, o en la vegetación o maderas sumergidas. En medios favorables, al voltear piedras o rocas se descubre un número asombroso de sanguijuelas; se ha informado de la presencia de enormes volúmenes de estos animales por metro cuadrado en diversas lagunas y arroyos en Estados Unidos. Algunas especies pueden experimentar letargo estival durante periodos de sequía por excavaciones en el fondo lodoso de lagos y arroyos.

Muchas especies parásitas se fijan a su huésped sólo para alimentarse; pero algunas, como muchas de los peces (Piscicolidae), abandonan el huésped solamente durante la reproducción, y otras incluso fijan sus capullos al huésped.

Algunas sanguijuelas anfibias viven debajo de piedras o en el suelo. Por ejemplo, ciertas especies de *Haemopis* buscan refugio debajo de piedras a considerable distancia de la orilla del agua.

La mayor parte de las especies terrestres viven en los trópicos, casi todas pertenecen a la familia Haemadipsidae, y prefieren medios húmedos sobre el terreno o en la vegetación. Son primariamente chupadoras de sangre de animales de sangre caliente y se fijan al huésped cuando pasa entre la vegetación.

Se encuentran sanguijuelas en el mundo entero salvo en desiertos y en algunas islas del Pacífico, siendo relativamente raras las especies endémicas. En Estados Unidos abundan más en el norte que en el sur, sin duda debido al mayor número de lagos en los estados septentrionales.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE HIRUDINEA

Los anélidos se componen de 33 segmentos, que carecen de parapodios y cerdas, y que externamente se subdividen en anillos; poseen una ventosa anterior y otra posterior. El celoma está reducido a una red de senos, y el metamerismo interno sólo es evidente en los sistemas excretorio y nervioso. Todos son hermafroditas con un gonoporo masculino y otro femenino. Existen especies marinas, terrestres y de agua dulce; muchos son parásitos.

Orden Acanthobdellida. Se trata de un orden primitivo que posee una sola especie residente en el norte de Europa, parásita del salmón. Presentan cerdas y celoma dividido en compartimientos.

Orden Rhynchobdellida. Sanguijuelas estrictamente acuáticas con probóscide y sistema circulatorio separado de los senos celómicos.

Familia Glossiphoniidae. Sanguijuelas típicamente aplanadas con tres anillos por segmento en la región media del cuerpo. Incluye muchos ectoparásitos de vertebrados e invertebrados. *Marsupiobdella, Glossiphonia, Helobdella, Placobdella, Thermyzon.*

Familia Piscicolidae. Sanguijuelas de peces. Cuerpo cilíndrico provisto a menudo de branquias laterales; poseen casi siempre más de tres anillos por segmento. Casi todas las especies marinas pertenecen a esta familia. Son parásitos de peces marinos y de agua dulce, y de algunos invertebrados. *Piscicola, Pontobdella, Trachelobdella, Branchellion, Ozobranchus.*

Orden Gnathobdellida. Sanguijuelas acuáticas o terrestres con faringe no susceptible de eversión y tres pares de mandíbulas.

Familia Hirudidae. Variedad de sanguijuelas principalmente acuáticas y chupadoras de sangre. *Haemopis, Hirudo, Macrobdella, Philobdella.*

Familia Haemadipsidae. Sanguijuelas tropicales terrestres, que atacan sobre todo a vertebrados de sangre caliente. *Haemadipsa, Phytobdella.*

Orden Pharyngobdellida. Incluye cinco familias provistas todas de faringe sin capacidad de pro-

trusión; no tienen dientes, pero sí a veces uno o dos estiletes. Terrestres y acuáticas.

Familia Erpobdellidae. Sanguijuelas rapaces. *Erpobdella, Dina.*

•

BIBLIOGRAFIA

Barnes, R. D.: Tube-building and feeding in chaetopterid polychaetes. Biol. Bull., *129*:217-233., 1965.

Clark, L. B. y Hess, W. N.: Swarming of the Atlantic palolo worm, *Leodice fucata*. Tortugas Lab. Papers, *33(2)*:21-70., 1940.

Clark, R. B.: *Capitella capitata* as a commensal, with a bibliography of parasitism and commensalism in polychaetes. Ann. Mag. Nat. Hist., *9(102)*:433-448., 1956.

Dales, R. P.: The feeding mechanism and structure of the gut of *Owenia fusiformis*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., *36(1)*:81-89, 1957.

Dales, R. P.: Annelids. Hutchinson University Library, London. (A brief but good general treatment of the biology of annelids, especially polychaetes.) 1963.

Day, J.: Polychaeta of Southern Africa. Pt. I. Errantia. Pt. II. Sedentaria. British Museum of Natural History., 1967.

Fauvel, P., Avel, M., Harant, H., Grassé, P. y Dawydoff, C.: Embranchement des Annelides. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, Vol. 5, pt. 1, Masson et Cie, pp. 3-686. (An excellent general comprehensive treatment of the annelids. Beautiful illustrations and extensive bibliography.) 1959.

Fordham, M. G. C.: *Aphrodite aculeata*. Liverpool Mar. Biol. Com. Mem., no. 27, pp. 121-216, 1925.

Friedlander, B.: Uber das Kriechen der Regenwürmer. Biol. Zbl., *8*:363-366., 1888.

Goodnight, C. J., Hartman, O., y Moore, J. P.: Oligochaeta, Polychaeta and Hirudinea. *En* W. T. Edmondson (dir.): Ward and Whipple's Freshwater Biology. 2a. Ed. John Wiley, New York, pp. 522-557. (The most recent introductory guide for the identification fresh-water annelids. Keys and figures.) 1959.

Goodrich, E. S.: The study of nephridia and genital ducts since 1895. Quart. J. Micr. Sci., *86*:113-392., 1945.

Gray, J.: Studies in animal locomotion, VIII. The kinetics of locomotion of *Nereis diversicolor*. J. Exp. Biol., *16*:9-17., 1939.

Gray, J. y Lissmann, H. W.: Studies in animal locomotion, VII. Locomotory reflexes in the earthworm. J. Exp. Biol., *15*:506-517.,1938.

Gray, J., Lissmann, H. W. y Pumphrey, R. J.: The mechanism of locomotion in the leech. J. Exp. Biol., *15*:408-430., 1938.

Hanson, J.: The histology of the blood system in Oligochaeta and Polychaeta. Biol. Rev., *24*:127-173., 1949.

Hartman, O.: Literature of the Polychaetous Annelids. Vol. 1, Bibliography. Privately published. (A complete listing of the literature on polychaetes from Linnaeus, 1758 through 1959. A required reference for any serious student of this group. 1959: Vol. 2, Catalogue of the polychaetous annelids of the world. Pts. 1 and 2. Allan Hancock Found. Publ., Occas. Pap. no. 23.) 1951.

Hyman, L. H.: The Invertebrates: Platyhelminths and Rhynchocoela. Vol. 2. McGraw-Hill, New York, pp. 21-32. (An excellent résumé of the various theories on the origin of the coelom and metamerism.) 1951.

Karandikar, K. R. y Thakur, S. S.: Circulatory system of *Nereis culifera*. Univ. Bombay, J., *14*:31-36, 1946.

Krishnan, G.: On the nephridia of Nereidae in relation to habitat. Proc. Nat. Inst. Sci. India, *18*:241-255., 1952.

Laverack, M. S.: The Physiology of Earthworms. Pergamon Press, New York., 1963.

Liebmann, E.: On trephocytes and trephocytosis; a study on the role of leucocytes in nutrition and growth. Growth, *10*:291-329., 1946.

McConnaughey, B. y Fox, D. L.: The anatomy and biology of the marine polychaete *Thoracophelia mucronata*. Univ. Calif. Publ. Zool., *47(12)*:319-339., 1949.

MacGinitie, G. E.: The method of feeding of *Chaetopterus*. Biol. Bull., *77*:115-118., 1939.

Mann, K. H.: Leeches (Hirudinea), Their Structure, Physiology, Ecology, and Embryology. Vol. 2, Pergamon Press, New York., 1962.

Millott, N.: The visceral nervous system of the earthworm. II. Evidence of chemical transmission. Proc. Roy. Soc. London, ser. B. *131*:362-373., 1943.

Nicol, E. A. T.: The feeding mechanism, formation of the tube, and physiology of digestion in *Sabella pavonina*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, *56(3)*:537-598., 1930.

Nicol, J. A. C.: The giant axons of annelids. Quart. Rev. Biol., *23(4)*:291-323, 1948.

Pennak, R. W.: Fresh-water Invertebrates of the United States. Ronald Press, New York, pp. 278-320. (A brief general account of the fresh-water annelids with figures and keys to families and genera.) 1953.

Scott, J. W.: Further experiments on the methods of egg-laying in *Amphitrite*. Biol. Bull., *20*:252-265., 1911.

Segrove, F.: An account of surface ciliation in some polychaete worms. Zool. Soc. London, ser. B, *108*:85-107., 1938.

Semal-Van Gansen, P.: Les cellules chloragogenes des Lombriciens. Bull. Biol. France et Belgique, *90*:335-356., 1956.

Sutton, Muriel F.: The feeding mechanism, functional morphology, and histology of the alimentary canal of *Terebella lapidaria*. Proc. Zool. Soc. London, *129*:487-523., 1957.

Stephenson, J.: The Oligochaeta. Oxford University Press, New York. (A classic account of the oligochaetes. Out of date in some areas but still of great value.) 1930.

Thomas, J. G.: *Pomatoceros, Sabella* and *Amphitrite*. Liverpool Mar. Biol. Com. Mem., no. 33, 1940.

Watson, A. T.: On the structure and habits of the Polychaeta of the family Ammocharidae. J. Linn. Soc. London, *28(181)*:230-260., 1901.

Wells, G. P.: The movements of the proboscis in *Glycera dibranchiata*. J. Exp. Biol., *14*:290-301, 1937.

Wells, G. P.: Spontaneous activity cycles in polychaete worms. Symp. Soc. Exp. Biol., *4*:127-142., 1950.

Capítulo 11

MOLUSCOS

Los miembros del filo Mollusca figuran sin duda entre los invertebrados más notables e incluyen formas tan conocidas como almejas, ostras, calamares, octópodos y caracoles. Constituye este filo uno de los escasos grupos de invertebrados que han alcanzado cierta popularidad gracias a los coleccionistas aficionados y legos. Durante los siglos xviii y xix cuando la historia natural sirvió de distracción y ocupó el tiempo de muchos caballeros acomodados, las colecciones de conchas eran tan populares como lo son hoy. En los planes de estudio de escuelas de educación social para señoritas también se incluyeron cursos dedicados a la forma adecuada de llegar a obtener colecciones de conchas, y estas colecciones a menudo ricas en especies procedentes de diversas partes del mundo, contribuyeron considerablemente a nuestro mejor conocimiento del filo. Como consecuencia, los moluscos figuran hoy, después de las aves y mamíferos, como los mejor conocidos desde el punto de vista taxonómico entre todos los grandes grupos de animales

En cuanto se refiere a abundancia de especies, los moluscos constituyen el filo más grande de invertebrados al lado de los artrópodos. Han sido descritas más de 80 000 especies vivientes, y además se conocen unas 35 000 fósiles, ya que este filo tiene una larga historia geológica. El hecho de poseer estos animales una concha mineral, que aumenta las prababilidades de conservación, ha permitido disponer de un rico registro de fósiles que se remontan al periodo cámbrico.

Un examen superficial de las clases de moluscos que viven actualmente parece indicar la existencia de un grupo harto heterogéneo. Así, vemos que las almejas, por ejemplo, tienen muy poca semejanza estructural con los calamares y los caracoles, y seguramente se antojan completamente distintos de unas y otros. Sin embargo, la organización de la estructura de los moluscos sigue un mismo plan fundamental.

Quizá el mejor enfoque para la comprensión cabal del diseño básico de la estructura de los moluscos sea comenzar por el examen de un molusco ancestral hipotético. Como el origen de estos animales se remonta al periodo precámbrico, la única manera de precisar su carácter primitivo quizá sea la práctica de un estudio comparativo con las formas que viven actualmente. Esta descripción es, por lo tanto, absolutamente hipotética,* y seguramente exagerada, en relación con lo que fue este antecesor hipotético. Sin embargo, de este modo representaremos el plan básico de filo. Muchos caracteres de este ancestro, como por ejemplo, la estructura y función del aparato digestivo y las branquias, los encontramos hoy entre las especies vivientes; por lo tanto, la siguiente descripción puede considerarse de tipo general para todos los moluscos, por lo que siempre que sea aplicable hablaremos en presente.

El molusco ancestral fue un habitante de los océanos precámbricos, donde se arrastraba sobre las rocas y otras variedades de fondos duros en aguas superficiales (fig. 11-1, *A*). Era bilateralmente simétrico, quizá de no más de 2 cm de longitud, y de forma oval. Su cabeza bien definida ostentaba un par de tentáculos y probablemente un par de ocelos de la variedad en mancha de pigmento, en sus bases. La superficie ventral era aplanada y muscular, formando de esta manera un pie o suela reptante. La superficie dorsal estaba cubierta y protegida por una concha convexa y oval dispuesta a modo de escudo. En un principio, esta concha fue poco más que una cutícula gruesa compuesta de un material orgánico córneo llamado conchiolina, o conquiolina, pero más tarde fue reforzada con carbonato de calcio. La epidermis subyacente, llamada manto, secreta la concha del animal; la secreción es más activa en torno al borde del manto, aunque también se agrega material nuevo a las partes más

---

* La descripción que se hace en este capítulo del molusco ancestral se basa en trabajos de varios autores, pero en gran medida se han incorporado a la misma los puntos de vista de Yonge, sobre todo en cuanto se refiere a la estructura de las branquias y de la cavidad del manto.

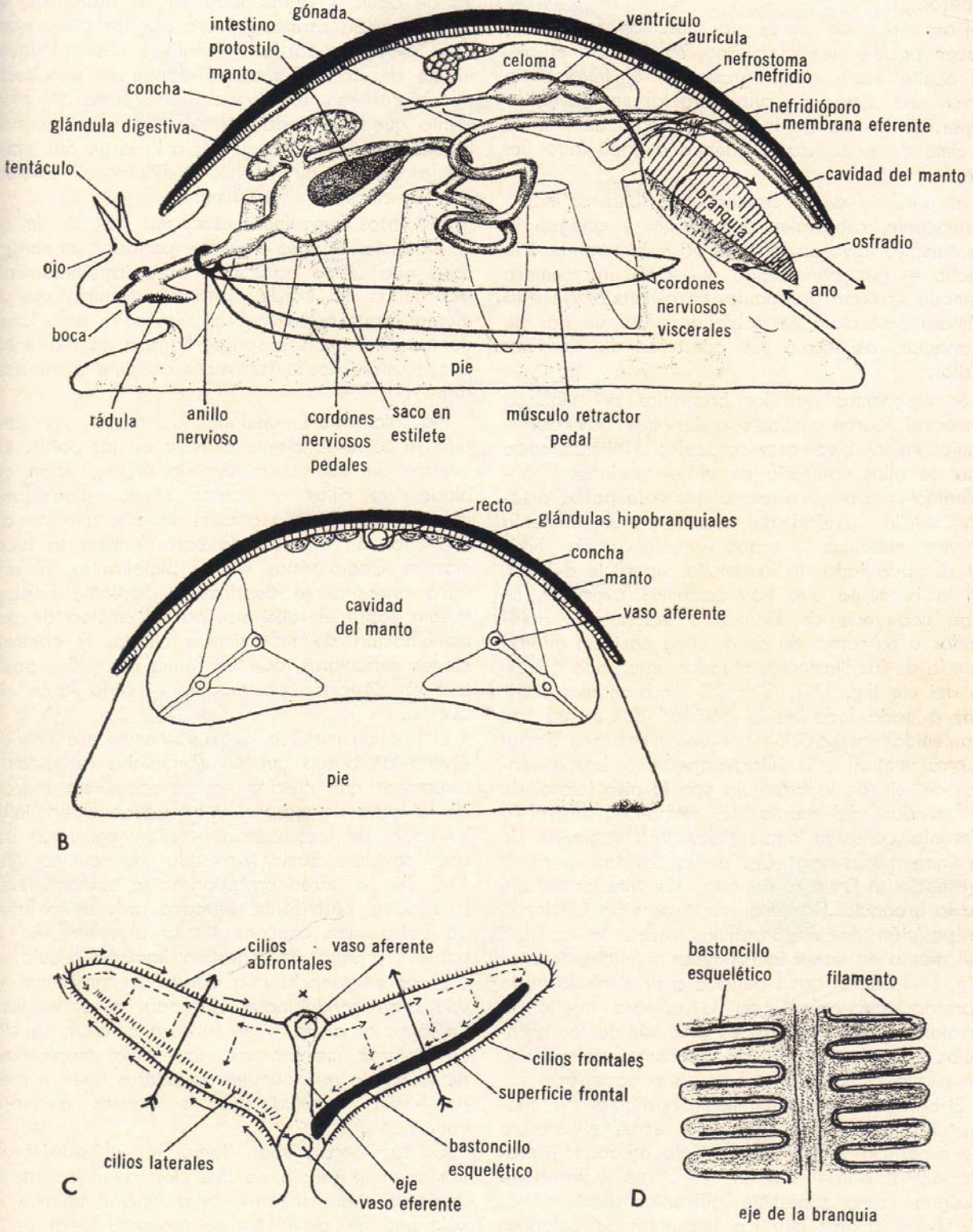


FIG. 11-1. A, Molusco ancestral hipotético (vista lateral). Las flechas indican el camino seguido por la corriente de agua en la cavidad del manto. (Adaptado de varios autores.) B, Corte transversal del cuerpo del molusco ancestral a nivel de la cavidad del manto. C, Corte transversal de una branquia del gastrópodo primitivo, *Haliotis*. Las flechas grandes indican la dirección de la corriente de agua sobre los filamentos de la branquia; las flechas pequeñas, completas, indican la dirección de las corrientes ciliares de saneamiento; las flechas pequeñas de trazos, indican la dirección del flujo sanguíneo en el interior de los filamentos branquiales. D, Corte frontal de la branquia primitiva que muestra filamentos alternantes y bastoncillos quitinosos de sostén. (*B* a *D*, según Yonge.)

viejas de la concha. De esta manera, la concha puede aumentar al mismo tiempo en diámetro y espesor.

Dos series de pares de músculos retractores hacen posible que el cuerpo, sobre todo el pie, se oculte hasta cierto grado en el interior de la concha. Cada músculo retractor se fija en la superficie interna de la concha cerca del vértice o cima de su cúpula, y además a cada lado del pie.

La periferia de la concha, y también el manto subyacente, sobresalen del cuerpo, y cuelgan ligeramente, salvo en la parte posterior, donde este hecho es tan pronunciado que crea una cámara llamada cavidad del manto. En el interior de esta cámara protectora es dable descubrir un par de branquias, así como las aberturas de dos nefridios.

Si suponemos que las branquias del molusco ancestral fueron similares a las que hoy observamos en los bivalvos y caracoles primitivos, cada una de ellas constaría de un eje aplanado longitudinal que se proyectaba desde la pared anterior de la cavidad del manto y que contenía nervios, músculos, y vasos sanguíneos (fig. 11-1, *A*). A cada lado de la amplia superficie del eje, en la branquia que hoy podemos examinar, se fijan una serie de filamentos triangulares aplanados o en forma de cuña, cuya posición alterna con la de los filamentos situados en el lado opuesto del eje (fig. 11-1, C y *D*). Las branquias situadas a cada lado de la cavidad del manto son mantenidas en posición por una membrana dorsal y otra ventral; esta última conecta el borde ventral del eje de la branquia con el piso lateral de la cavidad del manto. La membrana dorsal o eferente conserva suspendidas las branquias de la línea media del techo de la cavidad, pero su presencia se limita a la parte más anterior del eje de la branquia. Desde el punto de vista funcional, la posición de las branquias divide la cavidad del manto en una cámara superior y otra inferior (fig. 11-1, *A*). El agua penetra a nivel de la parte posterior del animal, en la cámara inferior o inhalante, asciende después a través de las branquias a la cámara dorsal o exhalante, y abandona de nuevo la cavidad por la parte posterior.

El borde del primer filamento branquial que choca con la corriente inhalante recibe el nombre de superficie ventral (equivalente en forma aproximada al borde ventral); el borde opuesto se designa como superficie abfrontal (figura 11-1, *C*). Para impedir que los filamentos se colapsen por la acción del flujo de agua, el borde frontal está reforzado por un bastoncillo esquelético quitinoso diminuto. La propulsión del agua en la cavidad del manto es llevada a cabo parcialmente por los cilios de la pared de éste, pero también, y en grado considerable, por los latidos de una potente banda de cilios laterales situada sobre las branquias inmediatamente por detrás del borde frontal. El sedimento introducido por las corrientes de agua, y aprisionado en las branquias, es dirigido hacia arriba, primero por los cilios frontales, y después por los abfrontales, hasta alcanzar el eje de la branquia, de donde es expulsado por la corriente exhalante. Cierta parte del sedimento queda atrapado en el moco que secretan las glándulas hipobranquiales a lo largo del techo de la cavidad del manto, y dirigido al exterior por los cilios de este último.

Los vasos sanguíneos discurren por el eje de la branquia. El vaso aferente, portador de sangre para esta última estructura, pasa inmediatamente por detrás del borde abfrontal, mientras que el eferente, que drena la branquia, corre a lo largo del borde frontal. La sangre llega a los filamentos por difusión, desde los vasos aferente y eferente (fig. 11-1, *C*).

No solamente la epidermis del manto, sino también la correspondiente al resto de las partes expuestas del cuerpo, incluyendo el pie, están cubiertas de cilios, y poseen células glandulares mucosas, sobre todo a nivel del pie, a partir del cual lubrican el substrato para facilitar la locomoción. Como vimos en los platelmintos, el molusco ancestral se desplazaba mediante deslizamiento sobre el substrato, por el empleo de una combinación de movimientos ciliares y contracciones musculares, que en forma de ondas pasaban en dirección posteroanterior a lo largo del cuerpo.

El tipo de molusco que estudiamos era un herbívoro microfago que se alimentaba de algas y diatomeas que crecían en las rocas, en charcas de la zona de mareas, y en aguas superficiales. La boca, de localización anterior, comunica con una cavidad bucal revestida de quitina (fig. 11-2, *A*). La pared posterior de la cavidad bucal se evagina para formar el saco radular en forma de bolsa, que contiene en su piso o suelo un notable órgano de ingestión llamado rádula, el cual es en esencia una estructura consistente en una base cartilaginosa alargada, el odontóforo; en torno al mismo, y en su cara anterior, se ciñe un cinturón membranoso, la rádula propiamente dicha, en la que pueden apreciarse buen número de hileras longitudinales de dientes quitinosos curvos.

Es fácil comprobar, tanto en el odontóforo como en la rádula, la inserción de músculos retractores y protractores, cuya función permite no sólo que el odontóforo se proyecte fuera de la boca, sino que la rádula se desplace hasta cierto grado sobre el odontóforo. Dentro del saco, los bordes laterales de la rádula tienden a enrollarse, lo cual protege las paredes del saco de la acción de los dientes. A medida que el odontóforo se proyecta fuera de la boca, el cambio de tensión hace que la rádula, en forma de cinturón,

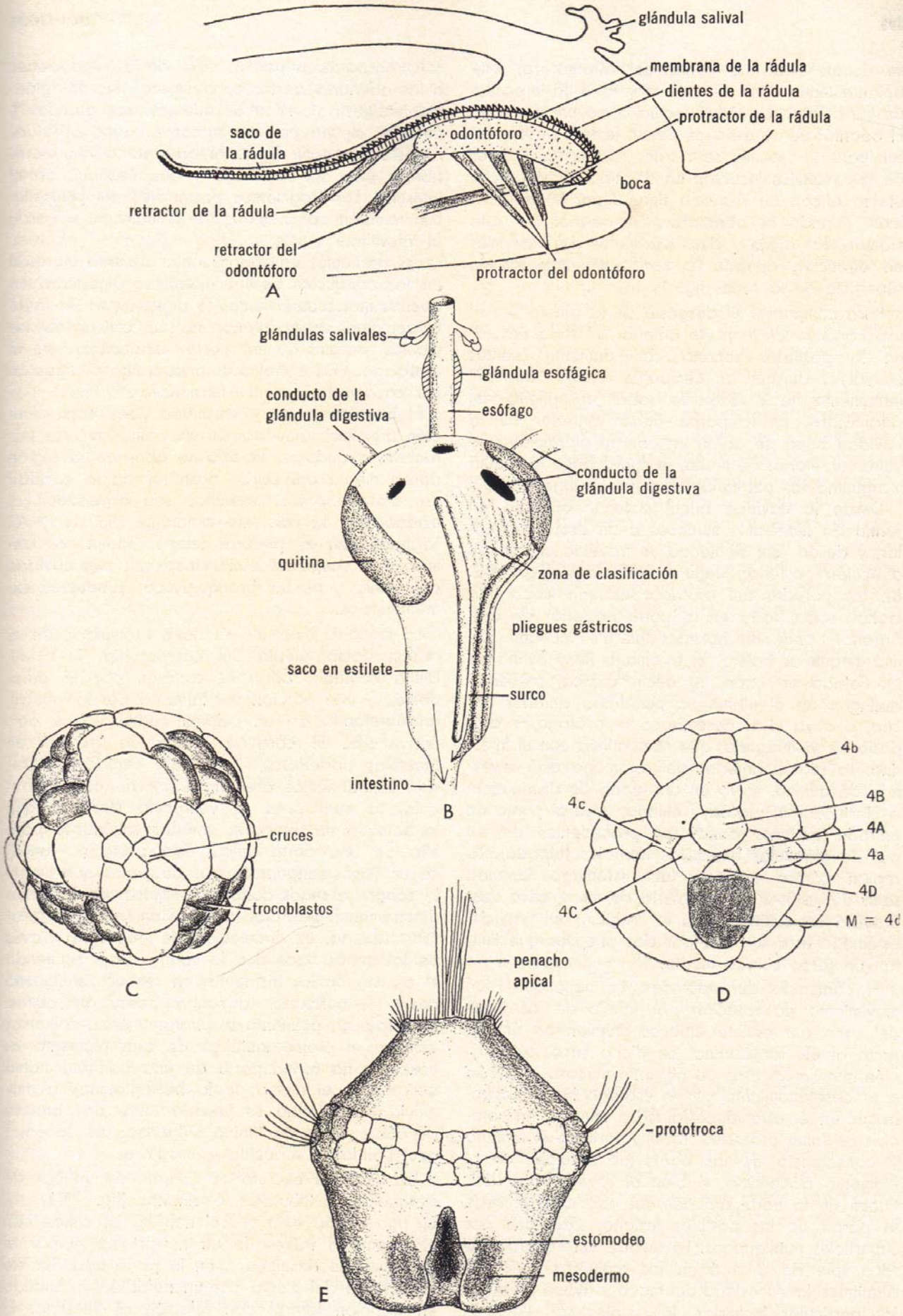


FIG. 11-2. A, Cavidad bucal de un molusco en la que se advierte el aparato llamado rádula (vista lateral). B, Esquema del estómago de un molusco primitivo. (Modificado según Owen.) C a D, Blástula del anfineuro, *Ischnochiton*. C, Hemisferio animal. D, Hemisferio vegetal. E, Larva trocófora del gastrópodo *Patella*. (Según Patten.)

se aplane sobre la punta del odontóforo; este aplanamiento a su vez da origen a la erección de los dientes. La rádula actúa como un raspador. El odontóforo se extiende desde la boca contra el substrato y después se retrae. Como los dientes de la rádula se incurvan en dirección posterior, el efecto eficaz de raspado tiene lugar hacia adelante cuando el odontóforo se retrae. De esta manera, las algas y otras partículas son raspadas en dirección opuesta, o sea alejándose de la superficie de la roca (fig. 11-13, *A*).

Para compensar el desgaste de la rádula por el uso continuo en la parte anterior, el saco radular en la posterior secreta continuamente dientes nuevos, y durante un tiempo la rádula "desliza" lentamente hacia adelante sobre el epitelio del odontóforo. En la pared dorsal anterior de la cavidad bucal se abren un par de glándulas salivales secretorias de moco, el cual lubrica la rádula y aglutina las partículas alimenticias ingeridas.

Desde la cavidad bucal pasa el alimento en forma de filamentos mucosos a un esófago tubular, y desde éste siguiendo un trayecto ciliado en dirección posterior, llega al estómago (fig. 11-2, *B*). Las paredes del esófago secretan moco adicional, sobre todo en la parte posterior de este órgano, donde las paredes laterales pueden formar pequeñas bolsas. El estómago tiene forma de un helado en copa, es decir, cónica, pudiendo distinguir en el mismo un hemisferio anterior ancho, a cuyo nivel desemboca el esófago, y otro posterior, puntiagudo, que se continúa con el intestino. La región anterior del estómago está revestida de quitina, salvo en una zona de distribución o clasificación, rugosa y ciliada, y en el punto de entrada de dos conductos procedentes de un par de glándulas digestivas laterales (hígado). La región cónica posterior del estómago, llamada saco del estilete, está cubierta de cilios, pero desprovista de quitina. Toda la longitud del piso del estómago está surcada por dos pliegues que limitan un surco ciliado medio.

El contenido del estómago es sometido a un movimiento de rotación por influjo de los cilios del saco del estilete, que se mueven en ángulo recto al eje longitudinal de dicho saco. La rotación mezcla las tiras de alimento mucoso, y ayuda a su desplazamiento por el esófago hasta desembocar en el estómago. La masa mucosa en rotación se llama protostilo. Es muy variable el tamaño y consistencia de las partículas incluidas en el filamento alimenticio, si bien el revestimiento quitinoso de la parte anterior del estómago protege la pared de las posibles lesiones causadas por superficies puntiagudas. La acidez del líquido gástrico (pH de 5 a 6 en los moluscos vivientes) disminuye la viscosidad del moco y ayuda a liberar las partículas incluidas, las cuales son llevadas finalmente a la zona de clasificación, donde se ordenan según su tamaño. Las más finas y ligeras son transportadas por los cilios de las rugosidades a las aberturas de los conductos de las dos glándulas digestivas, mientras que las más grandes y pesadas siguen por los surcos situados entre las rugosidades para llegar al gran surco que corre por el piso del estómago y que desagua en el intestino. Los fragmentos posteriores del protostilo son también comprimidos periódicamente y pasan al intestino.

Las partículas utilizadas como alimento ingresan en los conductos de las glándulas digestivas. En muchos moluscos vivientes la digestión es en parte intracelular, en el interior de las células de los túbulos distales, y en parte extracelular en el estómago. En los moluscos ancestrales la digestión fue casi exclusivamente intracelular.

El intestino largo y enrollado tiene como función principal la formación de bolitas fecales parecidas a píldoras. El ano se abre en la región dorsal media del borde posterior de la cavidad del manto, y los desechos son expulsados al exterior por la corriente exhalante (fig. 11-1, *A*). La formación de píldoras fecales compactas disminuye el riesgo de contaminación de la cavidad del manto y de las branquias por productos excrementicios.

La cavidad celómica se halla localizada en la región dorsal media del cuerpo (fig. 11-1, *A*). Dicha cavidad rodea el corazón por la parte dorsal, y una porción del intestino por la ventral, representando así un celoma pericárdico y otro perivisceral. El corazón consta de un par de aurículas posteriores, y un solo ventrículo anterior. Las aurículas drenan sangre de cada branquia, la cual pasa al ventrículo muscular que la bombea en dirección anterior valiéndose para ello de una aorta única. Esta aorta se ramifica en vasos sanguíneos más pequeños que llevan la sangre a senos donde los tejidos son bañados directamente. Se trata, pues, de un sistema circulatorio abierto. La circulación de retorno a través de los senos hace que la sangre viaje siguiendo el camino de las branquias en sentido retrógrado hasta las aurículas. La sangre posee amibocitos, así como un pigmento respiratorio llamado hemocianina; el átomo metálico de este pigmento es cobre, y no forma parte de una porfirina como ocurre con el hierro de la hemoglobina; la molécula de oxígeno es llevada entre dos átomos de cobre. La hemocianina oxigenada es de color azul pálido; la reducida es incolora.

Los órganos excretorios constan de un par de metanefridios tubulares o riñones (fig. 11-1, *A*). En uno de sus extremos el nefridio comunica con el celoma a través de un nefrostoma, y por el otro extremo desemboca en la parte posterior de la cavidad del manto por un nefridióporo situado en posición lateral con relación al intestino. El celoma pericárdico recibe productos de desecho de dos fuentes; la pared del corazón libera un

filtrado procedente de la sangre, y las glándulas del pericardio secretan también desechos en el mismo; el líquido pericárdico pasa entonces por el nefrostoma al riñón. En este punto se produce nueva secreción procedente de la pared del túbulo, y también resorción selectiva, y finalmente la orina es emitida en la cavidad del manto.

El sistema nervioso del molusco ancestral estaba formado de un plexo nervioso subepidérmico, además del sistema nervioso central. Este último se compone de un anillo nervioso en torno al esófago, de cuya parte inferior salen dos pares de cordones nerviosos que se dirigen hacia atrás. El par ventral integra los llamados cordones pedales que inervan los músculos del pie; y el dorsal, que forma los denominados cordones viscerales se encarga de la inervación del manto y de las vísceras. En los moluscos ancestrales, los ganglios quedaron restringidos a los nervios que controlaban el odontóforo y la rádula.

Los órganos de los sentidos constan de los tentáculos, manchas oculares, un par de estatocistos en el pie, y osfradios; estos últimos consisten en manchas de epitelio sensorial situadas en el borde posterior de cada una de las membranas branquiales aferentes, que actúan como quimiorreceptores, y deciden también la cantidad de sedimento de la corriente inhalante (fig. 11-1, *A*).

En cada lado del celoma, y en posición anterior y dorsolateral, se encuentran un par de gónadas; cuando maduran los huevos o espermatozoos penetran en la cavidad celómica de donde son transportados al exterior siguiendo la vía de los nefridios. La fecundación tiene lugar en el agua de mar circundante.

La embriogenia del molusco ancestral fue seguramente muy parecida a la temprana de la mayor parte de las especies hoy existentes; esto es, el cigoto experimenta segmentación espiral típica, y la gastrulación tiene lugar por epibolia, invaginación o ambas. La gástrula resultante se desarrolla rápidamente en una larva trocófora de nado libre (fig. 11-2, *E*). La estructura de esta larva, y el destino de los cuartetos de segmentación es virtualmente idéntico al de los anélidos. Se observa en estos animales un cruce, pero de origen distinto al de los anélidos. En los moluscos el cruce deriva de las células $1a^{12}$ a $1d^{12}$ y de algunas células del segundo cuarteto (fig. 11-2, *C*). Así, los rayos del cruce de los moluscos se encuentran entre las células que forman el cruce de los anélidos. En casi todas las clases de moluscos la larva trocófora evoluciona hacia una larva llamada véliger, mucho más desarrollada, en la cual hacen su aparición el pie, la concha, y otras estructuras (fig. 11-25).

En el molusco ancestral, la trocófora experimentó metamorfosis directamente hacia una forma juvenil sin pasar por la etapa de larva véliger. Según esto, la mitad de la larva situada por detrás de la prototroca se alarga; aparece un pie detrás de la boca, mientras se forma una glándula de concha y después una concha en el lado opuesto o dorsal. Durante el curso de esta metamorfosis, degenera la prototroca, y la larva se sumerge hasta el fondo para adoptar el hábito béntico del adulto.

Todas las clases de los moluscos hoy existentes han podido derivar de esta forma ancestral, y los miembros primitivos de cada clase muestran, por lo menos, algunas de las características ancestrales. Junto a estas especializaciones típicas de las diferentes clases de moluscos, son evidentes cierto número de tendencias evolutivas generales dentro del filo como un todo. 1) Se ha registrado tendencia a la adquisición de hábitos alimenticios herbívoros o macrófago-carnívoros, y a que la digestión sea cada vez más extracelular. 2) El sistema nervioso se ha convertido en ganglionado en casi todos los moluscos actuales, con tendencia a concentrarse los ganglios en la extremidad anterior. 3) Se ha observado también tendencia neta de las paredes de los nefridios a evaginarse y plegarse (generalmente en la mitad más proximal del tubo) con objeto de aumentar el área de superficie para la secreción tubular de productos de desecho extraídos de la sangre circundante. 4) Las gónadas han perdido con frecuencia su asociación primitiva con la cavidad pericárdica y han adquirido salidas especiales al exterior.

De las seis clases de moluscos, los monoplacóforos, quitones, y gastrópodos, presentan caracteres que podrían autorizar a considerarlos como más estrechamente ligados a los moluscos ancestrales. Es en realidad ya clásico comenzar el estudio de estos animales con los monoplacóforos o quitones. Vamos a romper esta tradición para iniciar nuestro estudio con los gastrópodos. La biología de esta gran clase es mejor conocida y puede servir hasta cierto grado como introducción a las otras clases. Por otra parte, los gastrópodos brindarán una base de comparación cuando nos ocupemos de describir la interesante y discutida clase de los monoplacóforos.

CLASE GASTROPODA (GASTROPODOS O GASTEROPODOS)

Es sin duda esta clase la más rica entre los moluscos. Se han descrito más de 35 000 especies vivientes, a cuya cifra procede añadir unas 15 000 formas fósiles. Tenemos en esta clase un archivo ininterrumpido de fósiles que se inicia en los albores del periodo cámbrico, y que seguramente se halla ahora en la cúspide de su desarrollo evolutivo.

Los gastrópodos han experimentado la más amplia radiación adaptativa entre todas las clases

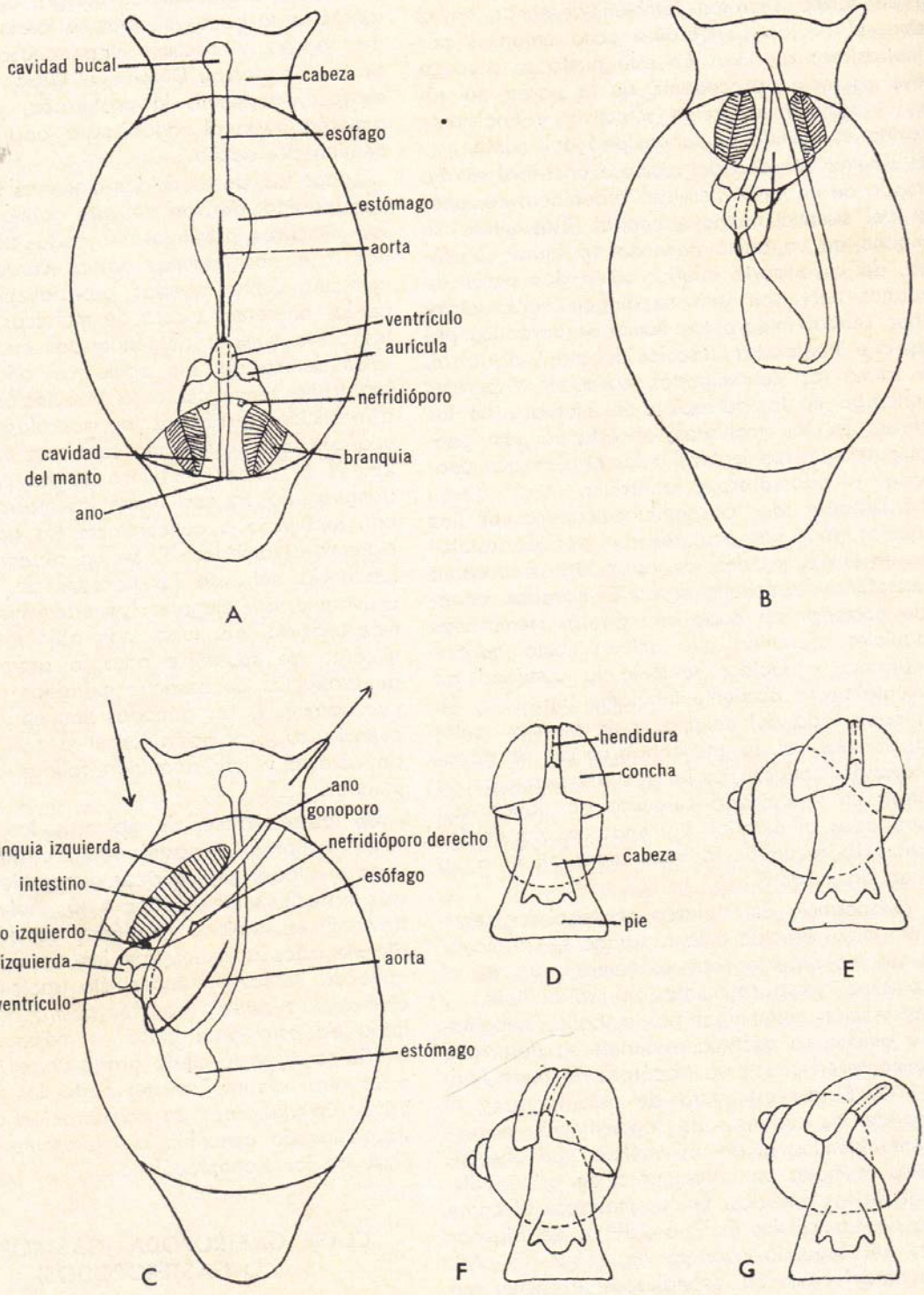


FIG. 11-3. Vista dorsal del gastrópodo ancestral. *A*, Antes de la torsión. *B*, Después de la torsión. *C*, Gastrópodo prosobranquio típico, con una sola branquia y cavidad del manto en el lado izquierdo del animal. Las flechas indican la vía de la corriente de agua por la cavidad del manto. *D* a *G*, Evolución de la concha asimétrica de gastrópodo. La ranura para la corriente exhalante en la concha señala la localización de la cavidad del manto. *D*, Gastrópodo ancestral después de la torsión con concha planoespiral. *E*, El vértice de la espiral está desviado hacia afuera, produciendo así una concha más compacta. *F*, Posición de la concha sobre el cuerpo desviado, proporcionando distribución más igual del peso. *G*, Posición final de la concha sobre el cuerpo, típica de la mayor parte de los gastrópodos vivientes. El eje de la concha es oblicuo con relación al eje longitudinal del cuerpo, y la cavidad del manto está situada en el lado izquierdo del cuerpo. El lado derecho del cuerpo está comprimido por la concha. (*A* a *C* según Graham; *D* a *G* según Yonge.)

de moluscos. Si tenemos en cuenta la gran variedad de hábitats invadida por los gastrópodos, procede aceptar desde luego que estos animales son los más prósperos entre todos los moluscos. Las especies marinas se han adaptado a vivir en todos los tipos de fondos, así como a una existencia pelágica natatoria. Muchos de ellos han invadido el agua dulce, y los caracoles pulmonados, que incluyen cerca de un millar de géneros, han conquistado la tierra al perder sus branquias y convertir la cavidad del manto en un pulmón.

Origen y evolución.* En muchos aspectos, es en los gastrópodos donde se registran los cambios mínimos, si establecemos una comparación con el plan de organización del molusco ancestral. La modificación más llamativa, y de la cual dependen la mayor parte de los otros cambios, es el retorcimiento o torsión que ha experimentado el cuerpo. La torsión no se refiere al enrollamiento de la concha; la prueba o documento fósil indica que dicho enrollamiento se produjo *antes* que la torsión. La pretorsión de la concha fue planoespiral, esto es, no en forma de espiral cónica, sino que cada vuelta de espiral está localizada completamente por fuera de la precedente y en el mismo plano, como una manguera que se enrolla sobre un plano en el suelo. La concha, aunque espiral, era bilateralmente simétrica. Así, pues, la torsión y la formación de espirales en la concha fueron acontecimientos evolutivos absolutamente separados.

La torsión fue sin duda un cambio mucho más profundo que la aparición de espirales en la concha. Si observamos al animal dorsalmente, comprobamos que la mayor parte del cuerpo por detrás de la cabeza, incluyendo la masa visceral, manto y cavidad de éste se torció 180 grados en sentido contrario al de las agujas del reloj (fig. 11-3, *A* y *B*). Como consecuencia de semejante fenómeno, las aberturas de la cavidad del manto, branquias, renal y anal, se localizaron en la parte anterior del cuerpo, por detrás de la cabeza. Los aparatos digestivo y nervioso se incurvaron en forma de **U**, mientras la concha se conservó como una espiral simétrica.

La torsión no es simplemente una hipótesis evolutiva, ya que aparece en la embriogenia de los gastrópodos vivientes. La larva es al principio bilateralmente simétrica, y después en forma rápida y súbita experimenta torsión.

De las teorías propuestas para explicar la significación evolutiva de la torsión, la más ampliamente aceptada hoy en día es la de Garstang (1928), quien postuló que se trata de una adaptación larvaria que finalmente persistió como se observa en las larvas de las formas vivientes.

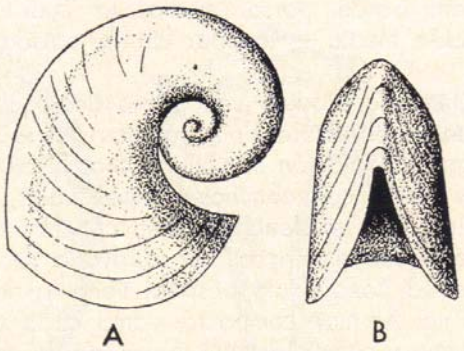


FIG. 11-4. Vista lateral (*A*) y de frente (*B*), de la concha planoespiral de *Strepsodiscus*, género del fósil Bellerophontacea, el Archeogastropoda más antiguo de los conocidos.

Antes de producirse la torsión, la cabeza y el velum, que son órganos locomotores larvarios ciliados, no podían retraerse rápidamente para penetrar en la cavidad del manto, ya que eran bloqueados por el pie. La torsión de la cavidad del manto y su localización en la extremidad anterior, permitió que la cabeza y el velum se retrajeran antes que el pie. Si la larva era atacada por un pequeño rapaz, cesaban los latidos de los cilios del velo, y las partes expuestas del cuerpo se retraían en el interior de la concha, cuya abertura se hallaba ahora bloqueada por el pie. La larva podía así escapar sumergiéndose o cuando menos quedaba protegida por la concha.

Sea cual sea la significación evolutiva de la torsión, no hay duda de que la misma creó buen número de problemas funcionales, y de que muchas de las modificaciones observadas en los gastrópodos representan tan sólo tentativas para adaptarse a estos problemas. El primero de ellos era la suciedad. En efecto, si una vez producida la torsión permanecía el circuito de agua por la cavidad del manto en las mismas condiciones que en el molusco ancestral, los desechos procedentes del ano y nefridios deberían ser expulsados a nivel de la cima de la cabeza. Se resolvió este problema en los gastrópodos primitivos por formación sobre la cavidad del manto de una grieta o hendidura, en concha y manto (fig. 11-3, *D*). Al mismo tiempo, el ano fue desplazado del borde de la cavidad del manto para ocupar una posición debajo del borde interior de la hendidura. La corriente inhalante continuó entrando sobre la cabeza y pasando sobre las branquias, pero ahora en lugar de dar una vuelta en **U**, y salir en la misma dirección, fluyó hacia arriba y afuera por la hendidura de la concha, arrastrando con ella los residuos procedentes del ano y nefridios.

Hasta este momento hemos considerado un gastrópodo provisto de concha planoespiral simétrica. Dicha forma no es enteramente hipotética, ya que se conocen especies fósiles primitivas (Bellerophontacea, fig. 11-4), con este tipo de concha en la cual se advierte una hendidura a lo

* La descripción relativa al origen y evolución de los gastrópodos se basa primariamente en los puntos de vista de Yonge y Morton.

largo del borde dorsal medio, la cual indica la posición media y anterior de la cavidad del manto.

Por último se produjo un cambio final que cristalizó en la estructura típica de los gastrópodos, y que guarda relación con la concha. Si bien hay especies fósiles con conchas planoespirales, todos los gastrópodos existentes poseen conchas asimétricas; o si son simétricas, han derivado secundariamente. La concha planoespiral tiene la desventaja de no ser muy compacta; como cada espiral se encuentra completamente fuera de la que le problema la aparición por evolución del enrollamente grande (fig. 11-3, *D*). Vino a resolver el problema la aparición por evolución del enrollamiento asimétrico, caracterizado porque las espirales se dirigen hacia abajo en torno al eje central llamado columela, y cada espira viene a situarse debajo de la precedente (fig. 11-3, *E*). De esta manera se desarrolló el cono enrollado helicoidal de los gastrópodos modernos. Esta concha es mucho más compacta no observándose en la misma el aumento rápido de diámetro característico de la concha planoespiral ancestral.

La nueva concha en cono espiral no podía ser llevada evidentemente como la vieja de conformación planoespiral, ya que todo el peso de la misma pendería de un lado del cuerpo (fig. 11-3, *E*). Con objeto de lograr la distribución apropiada del peso, se produjo un desplazamiento en cuya virtud el eje de la espiral adoptó posición oblicua hacia arriba y algo hacia atrás, obteniéndose como resultado que la concha quedase dispuesta oblicuamente en relación con el eje longitudinal del cuerpo, tal como se observa en los gastrópodos hoy existentes.

La nueva posición de la concha restringió la cavidad del manto al lado izquierdo del cuerpo, ya que dicha cavidad quedó transformada en pulmón (fig. 11-3, *G*). Los efectos de estos fenómenos fueron manifiestos dando lugar a disminución de tamaño o pérdida completa de la branquia, aurícula, y riñón del lado correspondiente del cuerpo.

Después de la evolución a la concha cónica del gastrópodo moderno, la solución del problema sanitario de evacuación de excreta en los gastrópodos actuales siguió dos vías diferentes: conservación de la hendidura primitiva o de la concha perforada, o modificación a una sola branquia en una nueva cavidad del manto, y aparición de un circuito de agua al lado de la cabeza.

Una vez expuesta a grandes rasgos la posible evolución de los gastrópodos, podemos ahora detenernos a considerar la forma en que se han clasificado los gastrópodos modernos, antes de iniciar la exposición de los diversos sistemas y órganos de esta clase. Se dividen en tres subclases; la primera, conocida como Prosobranchia, incluye todos los individuos que respiran por branquias y en los cuales la cavidad del manto, branquias y ano, se encuentran situados en la parte anterior del cuerpo, en otras palabras, aquellos cuya torsión es evidente. La mayor parte de los gastrópodos son prosobranquios.

A partir de la subclase Prosobranchia evolucionaron otras dos subclases, Pulmonata y Opisthobranchia. La primera de ellas, que incluye los caracoles terrestres, ha conservado la posición anterior de postorsión, del ano y cavidad del manto, pero las branquias han desaparecido, y la cavidad del manto se ha transformado en pulmón. En la subclase Opisthobranchia se observan diversas etapas de distorsión, y muchas de sus especies han adoptado simetría bilateral secundaria. Se observa en esta variedad de animales disminución o ausencia de la concha y cavidad del manto, y en muchos miembros selección de una existencia pelágica o natatoria. Los individuos más conocidos de esta subclase son las liebres y babosas de mar (nudibranquios)

Concha y manto. La concha típica del gastrópodo es una estructura cónica compuesta de espiras tubulares, que contiene en su interior la masa visceral del individuo (fig. 11-5, *A*). Se inicia la concha en el ápice, el cual posee las espiras más pequeñas y antiguas, surgiendo sucesivamente espiras más grandes que se van enrollando alrededor del eje central, llamado columela; la espiral más grande termina a nivel de la abertura por la cual hacen protrusión la cabeza y el pie del animal. Las espirales de la concha pueden estar orientadas en el sentido de las agujas del reloj o en el opuesto, o como se suele decir con más frecuencia son dextrógiras o levógiras. Las espiras de una concha son dextrógiras cuando la abertura desemboca al lado derecho de la columela (si se sitúa con las espiras hacia arriba y la abertura frente al observador) y levógira cuando se abre al lado izquierdo. La mayor parte de los gastrópodos son dextrógiros, una minoría levógiros y en algunas especies coinciden ambas disposiciones de las espiras.

La primera concha, propia de la etapa larvaria, recibe el nombre de protoconcha, y está constituida por la espiral más pequeña y el ápice; suele ser fácil diferenciar la protoconcha de las partes más nuevas de la concha, por ser lisa y carecer de los caracteres esculpidos típicos de estas últimas. Salvo la protoconcha, el resto de esta formación tiene estructura uniforme, terminando a nivel de los bordes del manto. La concha del gastrópodo típico está compuesta de tres capas: una externa o periostraco, una media, prismática, y otra interna llamada capa nacarada. El periostraco es delgado y compuesto de una substancia orgánica córnea conocida como conquiolina; las dos capas internas están formadas por carbonato de calcio. En la capa prismática, el mineral está dispuesto en cristales que adoptan posición ver-

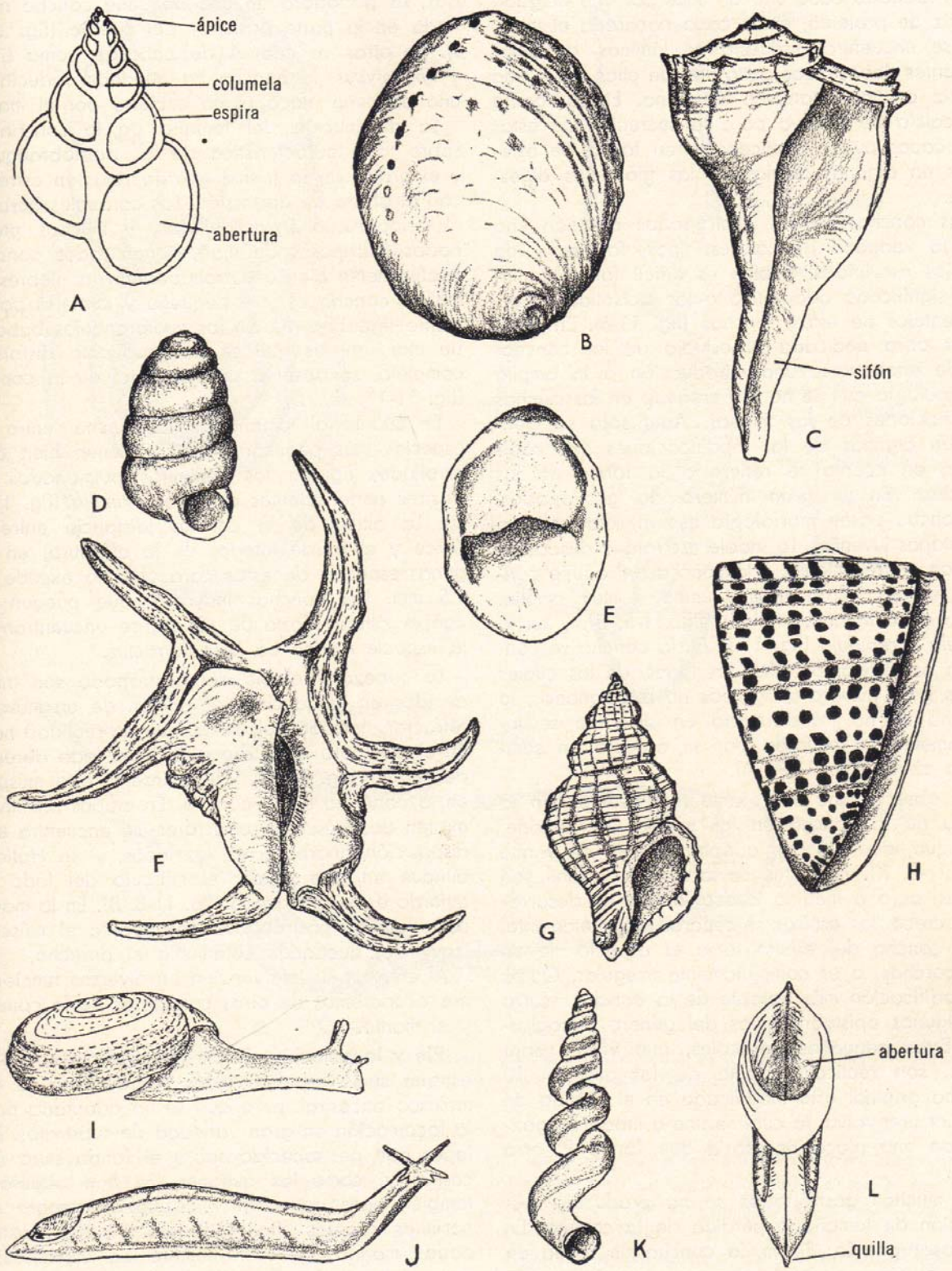


FIG. 11-5. Conchas de gastrópodo. A, Corte longitudinal de la concha. B, El abulón, *Haliotis*, con perforaciones de la concha sobre la cavidad del manto. C, *Busycon carica*, especie común de la costa del Atlántico. D, *Pupilla*, caracol terrestre de poco más de 1 mm de altura. (Según Baker.) E, *Crepidula*, o concha chinela (vista ventral). F. Abertura lateral de *Lambis*, la concha araña. G, Ostra perforadora, *Urosalpinx cinerea*, (Según Abbott.) H, *Conus spurius*, gastrópodo venenoso de la costa de Florida y del Golfo de México. I, *Helicodiscus*, caracol terrestre. J, *Testacella*, babosa terrestre de concha pequeña. (I y J según Baker.) K, Concha vermiforme, *Vermicularia*. L, Concha del heterópodo nadador, *Atlanta peroni*. (Según Abbott.)

tical, rodeado cada uno de ellos por una delgada matriz de proteína; en la capa nacarada el mineral se encuentra dispuesto en láminas, o vainas brillantes depositadas cada una de ellas sobre una matriz orgánica también muy fina. El carbonato de calcio de reserva para la secreción de estas dos capas puede almacenarse en forma de esférulas en algunas células de las glándulas digestivas.

Las conchas de los gastrópodos ostentan una infinita variedad de colores, tipos, formas, y de dibujos esculpidos, si bien es difícil formular ningún significado adaptativo a las modalidades ornamentales de estas conchas (fig. 11-5). En cualquier obra dedicada al estudio de las conchas puede encontrarse una introducción a la amplia terminología que se ha ido creando en las muchas descripciones de las mismas. Aquí sólo se mencionan algunas de las modificaciones más radicales, en cuanto se refiere a la forma de las conchas. En un gran número de gastrópodos, la concha posee morfología espiral solamente en las etapas juveniles. La índole espiroidea desaparece con el crecimiento, y la concha del adulto consiste en una gran espira, única y muy amplia. En la oreja marina, *Haliotis* (fig. 11-5, *B*), y en la chinela, *Crepidula* (fig. 11-5, *E*), la concha se conserva asimétrica; pero en las lapas, de las cuales existe gran número de grupos no relacionados, la concha se ha transformado en simétrica secundariamente, y recuerda por su aspecto un sombrero chino (fig. 11-9, *A*).

Se observa una interesante modificación en la forma de la concha en las familias Vermetidae, y Siliquariidae, ya que adopta aspecto de verme (fig. 11-5, *K*). Las conchas larvaria y juvenil son típicas, pero a medida que el animal se desarrolla y crece, las espiras se separan completamente, y la concha del adulto toma el aspecto de un sacacorchos, o es completamente irregular. Quizá la modificación más notable de la concha ocurra en algunos opistobranquios del género Sacoglossus. Estos pequeños caracoles, que viven sobre algas, son réplica perfecta de las almejas. La concha original está modificada en el sentido de parecer una valva, la cual se une a modo de gozne con una placa accesoria que forma la otra valva.

En muchos gastrópodos se ha producido disminución de tamaño o pérdida de la concha. En el prosobranquio, *Sinum*, la concha en forma de oreja, el pie y el manto son muy grandes, y este último se ha reflejado hacia atrás sobre la concha quedando ésta completamente cubierta. El animal, incapaz de retirarse al interior de su concha, parece una masa de grasa o manteca. Entre los pulmonados, los caracoles de tierra presentan diversos grados de reducción o pérdida de la concha. *Testacella*, babosa de origen europeo, que actualmente vive también en Estados Unidos, es portadora de una pequeña concha aplanada en la parte posterior del cuerpo (fig. 11-5, *J*). En otras variedades de babosas, como *Limax* y *Philomycus*, la concha ha quedado reducida a una pequeña placa plana cubierta por el manto. La disminución del tamaño de la concha es sobre todo característica de los opistobranquios, y el grado de la misma guarda relación estrecha con el grado de destorsión. Los caracoles burbuja, el ectoparásito Pyramidellidae, y muchos pterópodos (mariposas de mar), tienen todos conchas relativamente bien desarrolladas. En las liebres de mar la concha es muy pequeña y cubierta por el manto (fig. 11-6, *B*). En los nudibranquios babosas de mar, en los que se ha producido distorsión completa, se observa pérdida total de la concha (fig. 11-11, *A* y *D*).

En cuanto al tamaño de la concha, entre las especies más pequeñas, que la tienen bien desarrollada, figuran los diminutos pulmonados terrestres pertenecientes al género *Pupilla* (fig. 11-5, *D*). La altura de la concha (distancia entre el ápice y el borde inferior de la abertura) en algunas especies de estos caracoles no excede de 1.5 mm. Las conchas mayores, que pueden alcanzar alturas hasta de 60 cm, se encuentran en la especie marina de *Megalotractus*.

La cabeza y el pie del gastrópodo son introducidos en la concha por acción de un músculo retractor, llamado columelar, que en realidad nace en el pie, pero que parece salir del lado derecho del manto (fig. 11-11, *C*); se inserta este músculo en la columela de la concha. En etapas primitivas, existen dos músculos retractores; se encuentra esta disposición apareada en las lapas, y en *Haliotis*, aunque en este último, el músculo del lado izquierdo es muy pequeño (fig. 11-8, *B*). En la mayor parte de los gastrópodos desaparece el músculo izquierdo, quedando solamente el derecho.

Al estudiar su intervención en diversas funciones nos ocuparemos de otros caracteres de la concha y el manto.

Pie y locomoción. El pie del gastrópodo típico es una suela reptante plana, parecida a la del molusco ancestral, pero que se ha adaptado para la locomoción en gran variedad de substratos. Las lapas han permanecido sobre el fondo duro ancestral y, como los quitones, se han adaptado también para adherirse y desplazarse sobre superficies rocosas (fig. 11-9, *D*). Muchos gastrópodos marinos, y buen número de especies de agua dulce, habitan en fondos blandos de arena o lodo. Otros viven sobre algas, o como los pulmonados, sobre vegetación terrestre, hojas podridas, y maderos. Como carácter típico, se observa la presencia de una glándula mucosa pedal encima de la superficie anterior dorsal o ventral del pie, encargada de elaborar un moco lodoso para rastro. La capacidad principal de movimiento procede de ondas de finas contracciones muscu-

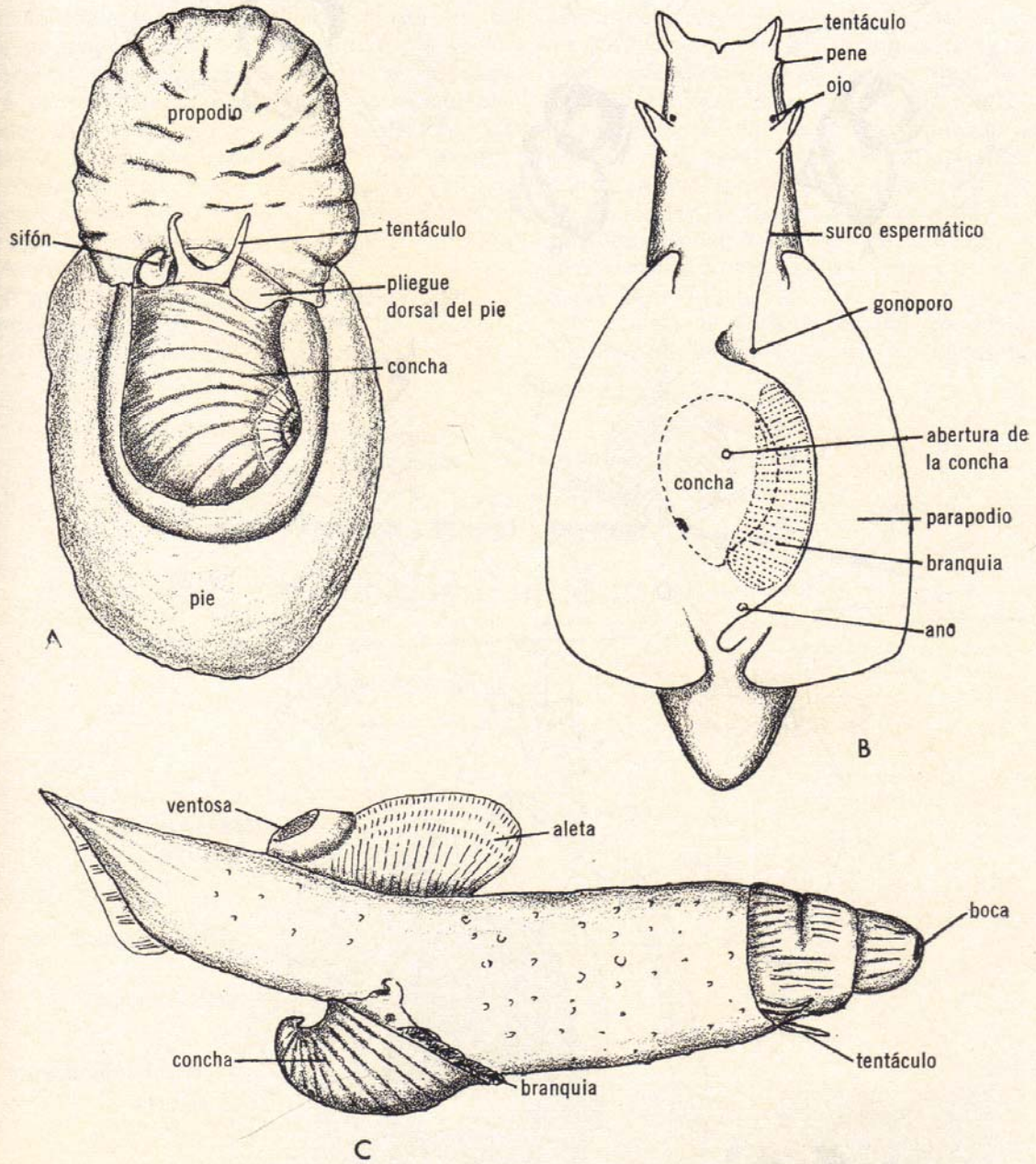


FIG. 11-6. A, *Polinices*, gastrópodo excavador (vista dorsal). (Dibujado del natural.) B, La liebre de mar, *Aplysia* (vista dorsal). (Según Bullough.) C, *Carinaria*, heterópodo nadador. (Según Abbott.)

lares que corren de la parte posterior a la anterior del pie, o de la anterior a la posterior; cada onda representa un paso diminuto. Procede señalar también la importancia en la función global del pie del desplazamiento y cambios de volúmenes de sangre en el interior de los espacios hemocélicos del mismo.

Unos cuantos gastrópodos emplean un modo diferente de progresión pedal. *Melampus*, especie pulmonada, habitante de pantanos, extiende la parte anterior del pie, y después arrastra el resto del cuerpo detrás de ella. En los caracoles marinos *Lacuna* y *Littorina* el pie se divide en dos mitades, derecha e izquierda, por un surco inferior y medio, y el animal se desplaza avanzando primero un lado del pie y después el otro. El caracol de tierra *Pomatias* se caracteriza por una marcha similar.

Algunos prosobranquios que viven sobre fondos blandos de arena se han adaptado para excavar. En el excavador *Polinices*, la parte anterior del pie, llamada propodio, actúa como arado, y un pliegue dorsal del mismo cubre la cabeza a modo de colgajo, como un escudo protector (figura 11-6, *A*).

El pie de gran número de gastrópodos provistos de concha es portador de un disco córneo de carbonato de calcio o periostraco, llamado

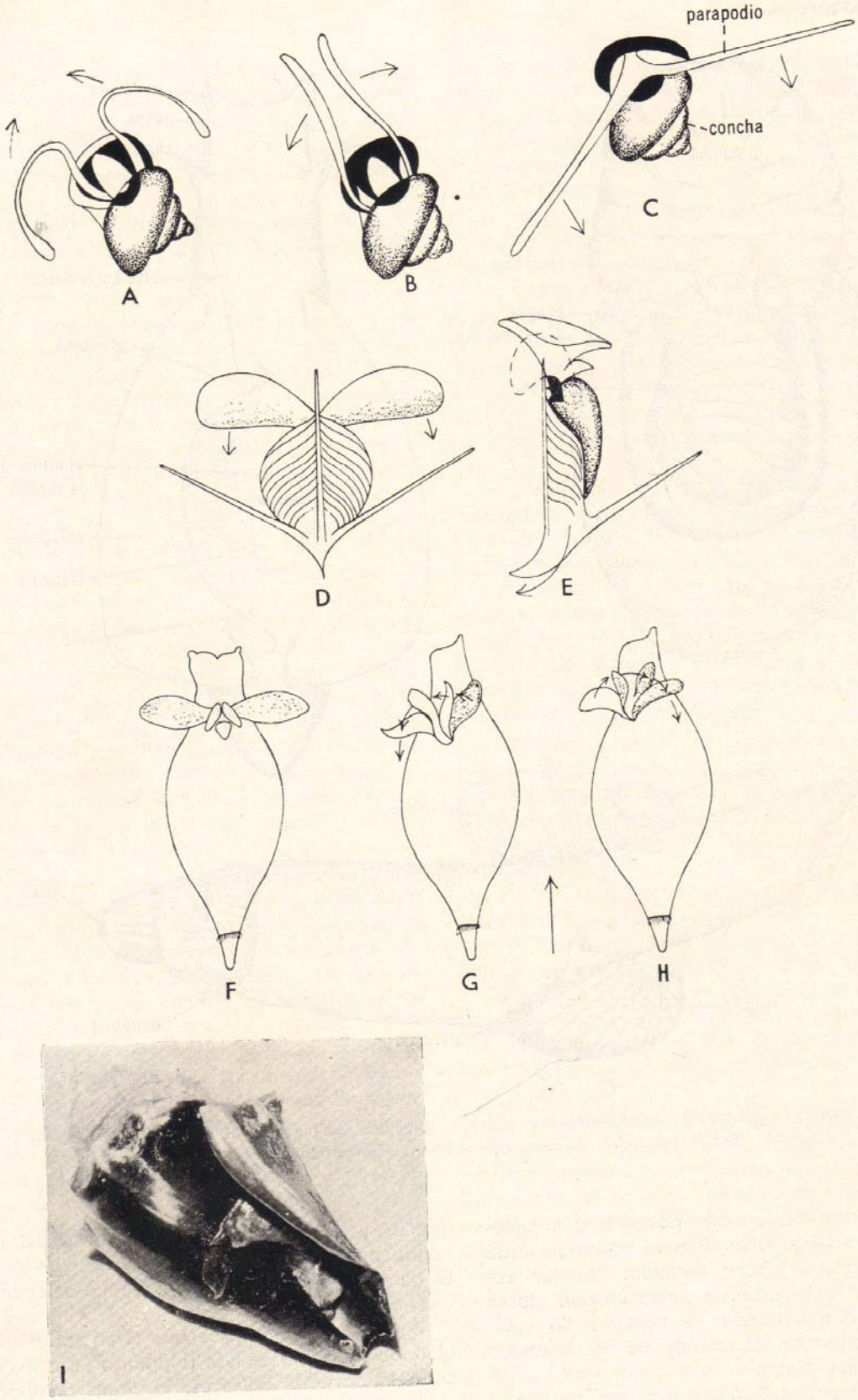


FIG. 11-7. A-C, Natación en la mariposa de mar, provista de concha, *Limacina*. Las flechas indican la dirección del movimiento de los parapodios. A, El movimiento en golpe de remo de recuperación; B, el comienzo del movimiento de remo eficaz, y C, etapa media del movimiento eficaz. D y E, Vista ventral y lateral de la mariposa de mar provista de concha, *Euclio pyramidata*, mostrando el movimiento de los parapodios durante la natación. F-H, Movimiento de los parapodios durante la natación en la mariposa de mar sin concha, *Clione limacina*. F, Vista ventral; G y H, vistas laterales. (Todas según Morton.) I, *Strombus*, mostrando opérculo en garra utilizado para reptar.

opérculo, situado en la superficie dorsal de su parte posterior (fig. 11-10). Cuando el pie se introduce en el interior de la concha, el opérculo cubre exactamente la abertura de la misma, actuando así como tapa o puerta protectora. En *Strombus*, el pie está algo reducido de tamaño, y el opérculo tiene forma de garra (fig. 11-7, *I*). La garra excava en la arena, y el animal entonces "empuja" hacia adelante mediante una contracción rápida del músculo de la columela.

Un grupo de prosobranquios, Heteropoda, y muchos opistobranquios, sobre todo los pterópodos, o mariposas de mar, han adoptado una existencia pelágica natatoria. En la mayor parte de estos grupos el pie ha experimentado modificación convirtiéndose en un órgano natatorio eficaz. En los pertenecientes a Heteropoda, notablemente comprimidos, el pie se ha transformado en una aleta ventral, aun cuando estos animales naden con la parte superior hacia abajo (fig. 11-6, *C*). En *Carinaria*, la concha es mucho más reducida, pero en *Atlanta*, está bien desarrollada, comprimida simétricamente, y con espiras en forma de quilla (fig. 11-5, *L*).

Es distinta la modificación del pie de los opistobranquios. En ellos, nacen dos aletas llamadas

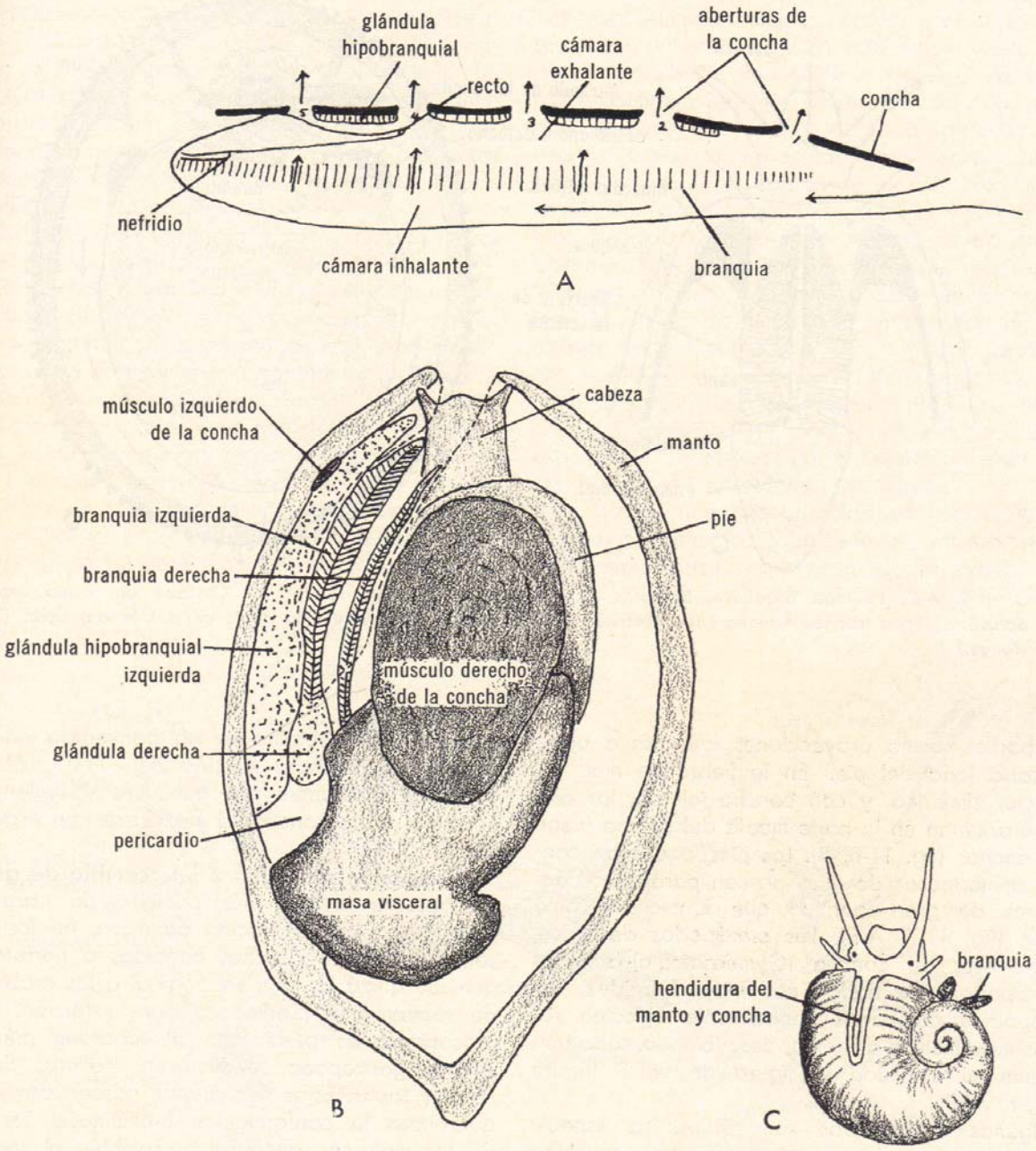


FIG. 11-8. *A*, *Haliotis*, mostrando la vía de la corriente de agua por la cavidad del manto (vista lateral). *B*, *Haliotis* al que se le ha quitado la concha (vista dorsal). *C*, *Scissurella*, gastrópodo con ranura en la concha para salida de la corriente exhalante. (Todas según Yonge.)

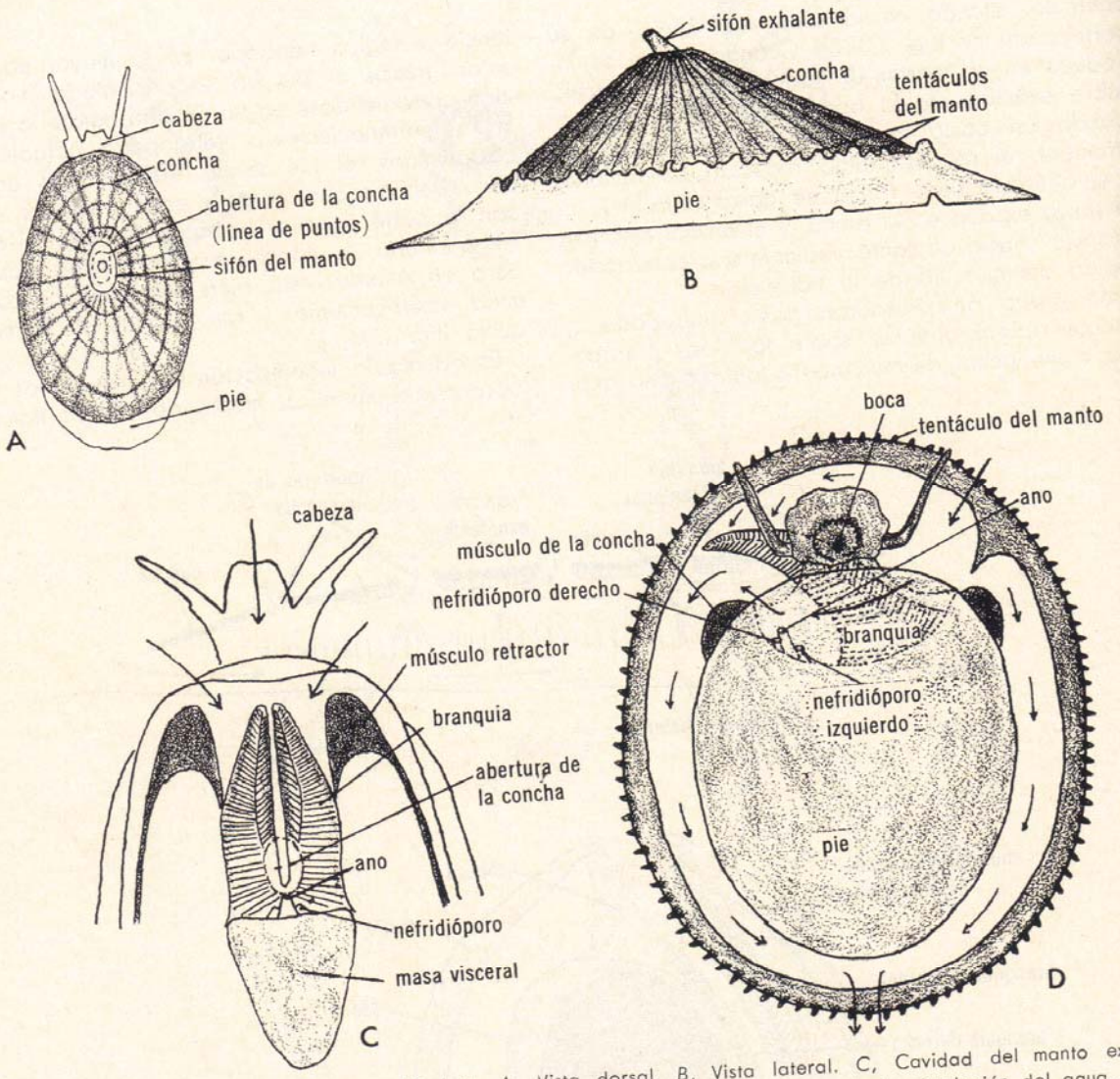


FIG. 11-9. A-C, La lapa bocallave, *Diodora*. A, Vista dorsal. B, Vista lateral. C, Cavidad del manto expuesta (vista dorsal). D, Lapa marina, Acmaea (vista ventral). Las flechas indican la dirección de la circulación del agua. (Todas según Yonge.)

parapodios, como proyecciones laterales a partir de cada lado del pie. En la liebre de mar, de carácter simétrico, y con concha interna, las aletas se originan en la parte media del cuerpo y son muy anchas (fig. 11-6, *B*). Los pterópodos de concha, o mariposas de mar, poseen parapodios anteriores de gran longitud que funcionan como remos (fig. 11-7, *A-E*). Los pterópodos desnudos, desprovistos de concha (Gymnosomata) son los gastrópodos que nadan con mayor rapidez. Los parapodios colocados ventralmente ejecutan rápidos movimientos de remo, describiendo cada uno durante su actividad la figura de un 8 (figura 11-7, *F* y *H*).

Algunos gastrópodos son sésiles. La especie *Crepidula* ataca las conchas de otros moluscos vivos o muertos (figs. 11-5, *E* y 11-24, *A*). Si bien no inmóviles y fijos, estos animales se desplazan muy poco en su medio, y aunque no han perdido el pie, esta estructura se ha convertido en una ventosa eficaz para fijación (fig. 11-19, *A*). Las conchas vermiformes son inmóviles y suelen adherirse a otras conchas o mezclarse con esponjas (fig. 11-5, *K*).

Circulación del agua e intercambio de gases. Se observa el tipo más primitivo de estructura branquial y de circulación de agua, en los prosobranquios con conchas hendidas o perforadas que fue quizá la solución original a los problemas de saneamiento planteados por la torsión. Estos prosobranquios pertenecen al suborden primitivo Archaeogastropoda, e incluyen *Haliotis*, *Scissurella*, y lapas. Estos tres grupos poseen dos branquias con la conformación bipectinada primitiva de los moluscos ancestrales. También el recto y el ano han desaparecido del borde de la cavidad del manto y se abren debajo de la perforación o hendidura de la concha.

Haliotis tuberculata es simétrica, con su cavidad del manto desplazada al lado izquierdo del cuerpo; la concha situada sobre la cavidad presenta una línea de cinco agujeros (figs. 11-5, *B* y 11-8, *A* y *B*). El manto está hendido a lo largo de la línea de perforaciones de la concha, y sus bordes se unen y proyectan en el interior de dichas perforaciones para formar un revestimiento a cada agujero. El ano y los nefridios desembocan debajo de la cuarta perforación (la primera es la más anterior). El agua es llevada a la parte anterior del cuerpo por la acción de los cilios de las branquias, las cuales bien extendidas y tensas dividen la cavidad del manto en una cámara inhalante ventral y otra exhalante dorsal. La corriente de la primera fluye en dirección posterior, primero en su cámara, y después, pasando por las branquias, hasta la cámara exhalante. La corriente de esta última fluye dorsalmente y atraviesa las cinco perforaciones de la concha. La corriente que fluye por la cuarta abertura lleva también los productos de desecho del ano y riñones, y algunos de los genitales.

Scissurella, como *Haliotis*, posee concha espiral y mecanismo parecido de ventilación (fig. 11-8, *C*). Sin embargo, en lugar de concha perforada, el borde anterior de la misma presenta una hendidura profunda; la corriente exhalante se dirige hacia arriba y pasa por la hendidura arrastrando los desechos procedentes del ano, el cual se abre en el borde posterior de aquélla.

Las lapas de tipo bocallave tienen concha cónica, simétrica secundariamente, provista de una hendidura en el borde anterior o de un agujero en el vértice o ápice; puede observarse esta última disposición en *Diodora* (fig. 11-9, *A-C*). La abertura aparece como una muesca a lo largo del borde de la concha durante las etapas iniciales del desarrollo; más tarde la muesca se completa convirtiéndose en anillo, y después por crecimiento diferencial llega a situarse gradualmente en el ápice de la concha. El manto se proyecta por la abertura para formar un sifón. El agua entra en la cavidad del manto por la parte anterior, fluye sobre las branquias, y sale como una poderosa corriente que desde la abertura se dirige al ápice de la concha. Los orificios del ano y aparato urogenital se encuentran debajo del borde posterior de la concha.

Patellacea es otro grupo de arqueogastrópodos parecidos a las lapas por su concha cónica, simétrica secundariamente, pero la cual carece de aberturas o hendiduras. En este grupo existe tendencia neta a la reducción y pérdida de branquias. *Acmaea*, patélido, posee una sola branquia, que se proyecta hacia el lado derecho del cuerpo. Como en todas las lapas verdaderas, el manto sobresale y cuelga en forma bien manifiesta, de manera que se forma un surco paleal bien definido a cada lado del pie, como en los quitones (fig. 11-9, *D*). La corriente respiratoria inhalante entra a la cavidad del manto por el lado izquierdo de la parte anterior; parte de ella circula hacia atrás por el surco lateral izquierdo del manto, y el resto fluye sobre la branquia y toma después dirección descendente para llegar al surco derecho del manto. Las dos corrientes exhalantes convergen posteriormente detrás del pie, por donde abandonan el cuerpo.

En *Patella* han desaparecido por completo las branquias originales, habiéndose formado branquias secundarias como pliegues del manto, que

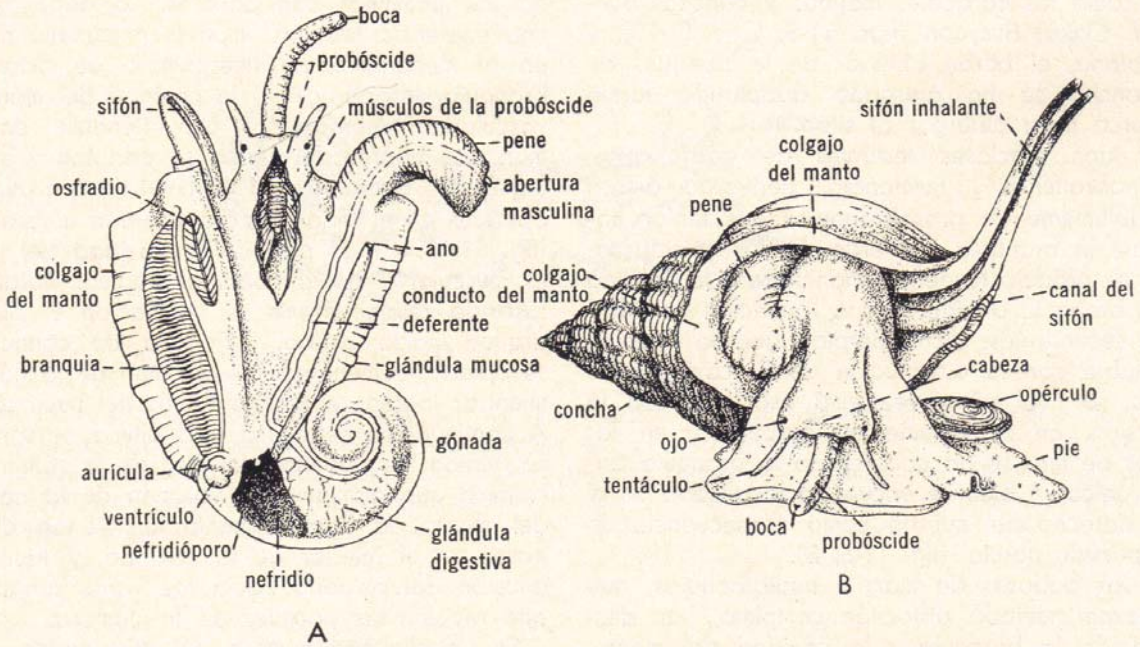


FIG. 11-10. *Buccinum undatum*, prosobranquio marino. A, Vista dorsal; se ha quitado la concha y cortado y reflejado la pared de la cavidad del manto. B, Animal reptante con probóscide en protrusión. (Según L. R. Cox.)

se proyectan en el surco paleal que rodea el cuerpo. La corriente inhalante ingresa por la parte anterior del surco paleal, y la exhalante sale por la posterior. Las lapas marinas, al igual que los quitones, se han adaptado a vivir en las rocas del litoral, y los dos grupos han experimentado una evolución notablemente paralela.

En los restantes prosobranquios se observan cambios radicales tanto en la estructura de las branquias como en la circulación del agua. En los mismos ha desaparecido la branquia derecha, y salvo en la especie *Valvata* de agua dulce, y en los arqueogastrópodos, la branquia izquierda que perdura ha perdido su conformación bipectinada primitiva. Solamente se desarrollan en estos animales los filamentos de un lado del eje, habiendo desaparecido los del opuesto (fig. 11-3, *C*).

Por otra parte, la totalidad del eje de la branquia se fija a la pared de la cavidad del manto. El agua llega a dicha cavidad por el lado izquierdo de la cabeza, y la corriente exhalante sale por el lado derecho. Para impedir la suciedad que la corriente inhalante cargada de desechos pudiera provocar, el recto se ha alargado, y el ano se abre cerca del borde derecho del manto en la región de la corriente exhalante. La utilización de este tipo de estructura branquial y corriente ventilatoria por la casi totalidad de prosobranquios, y su notable uniformidad, indica sin duda alguna que esta ha sido la solución más satisfactoria al problema causado por la torsión en los prosobranquios acuáticos.

En muchas familias de gastrópodos se ha logrado mayor eficacia de la corriente ventilatoria gracias a la presencia de un sifón inhalante en forma de conducto, formado por plegamiento de los bordes del manto (fig. 11-10). En algunas especies, como los caracoles marinos y conchas *Buccinum, Colus, Busycon* (figs. 11-5, *C* y 11-10), y *Fasciolaria*, el borde anterior de la abertura de la concha se ha alargado adoptando forma de surco para albergar al sifón.

Las dos subclases restantes de gastrópodos, Opisthobranchia y Pulmonata, derivaron ambas probablemente de prosobranquios que tenían solamente la branquia izquierda. En los opistobranquios se produjo tendencia manifiesta a la pérdida de la branquia original y a la formación de branquias secundarias; dicha pérdida guarda relación indudable con la disminución de la cavidad del manto, la cual a su vez está asociada con la distorsión. En la especie en burbuja, y en las liebres de mar se ha conservado la branquia original única, si bien se encuentra localizada en el lado derecho del cuerpo como consecuencia de la distorsión parcial (fig. 11-6, *B*).

En las babosas de mar, o nudibranquios, que han experimentado distorsión completa, han desaparecido la branquia y la cavidad del manto. En estos opistobranquios, se produce el intercambio de gases a través de la superficie general del cuerpo o mediante branquias secundarias.

En muchos nudibranquios se halla notablemente aumentada el área de la superficie corporal dorsal por la presencia de buen número de proyecciones córneas casi siempre dispuestas en hileras (fig. 11-11, *A*), las cuales pueden tener forma de maza como en *Eolidia*, o ser ramificadas, como en *Dendronotus*. Algunos nudibranquios, como *Doris*, carecen de estas prolongaciones, pero estas babosas de mar poseen branquias secundarias dispuestas en círculo alrededor del ano situado en la parte posterior (fig. 11-11, *D*). Las prolongaciones córneas y otras partes del cuerpo de los nudibranquios suelen ostentar brillantes colores que generalmente incluyen rojo, amarillo, anaranjado, azul y verde, así como combinaciones de los mismos. Las babosas de mar figuran sin duda entre los moluscos más bellos y espectaculares, y muchas de ellas han sido artísticamente reproducidas en grabados por zoólogos japoneses.

La subclase Opistobranchia representa un grupo sumamente variado constituido por ocho órdenes y 69 familias aproximadamente. Presenta este grupo filogenia radiada y no lineal. Es muy probable que cierto número de líneas radiadas hayan tenido su origen en algún ancestro primitivo provisto de concha, y con torsión completa, como la especie actual *Actaeon* (Morton, 1967). En cada una de estas líneas ha surgido tendencia hacia la distorsión acompañada de pérdida de la concha, de la cavidad del manto, y branquia.

La clase Pulmonata es uno de los pocos grupos de invertebrados, aparte de los artrópodos, que han invadido con éxito el medio terrestre. Los pulmonados han evolucionado probablemente a partir de prosobranquios de agua dulce, y muchos de los primitivos son anfibios. La adopción de una existencia terrestre implicó un cambio radical en el mecanismo de intercambio de gases. La branquia desapareció, y la cavidad del manto se vascularizó intensamente convirtiéndose en pulmón. Los bordes del manto se adaptan y ajustan firmemente al pie, excepto a nivel de una pequeña abertura en el lado derecho llamada neumostoma (fig. 11-11, *C*). El piso de la cavidad del manto es muscular y actúa como diafragma. Durante la fase de relajación de la ventilación el piso se arquea hacia arriba, y en la de contracción se aplana, aumentando el volumen de la cámara, mientras ingresa el aire a través del neumostoma. A continuación se cierra esta última estructura y se relajan los músculos del piso de la cámara, de manera que disminuye el volumen de la cavidad del manto, lo cual aumenta la presión de los gases en el interior de la cavidad, y facilita la difusión del oxígeno hacia los vasos sanguíneos que revisten las paredes de la cámara.

En un pequeño número de pulmonados, como la babosa *Janella*, el área de superficie de la

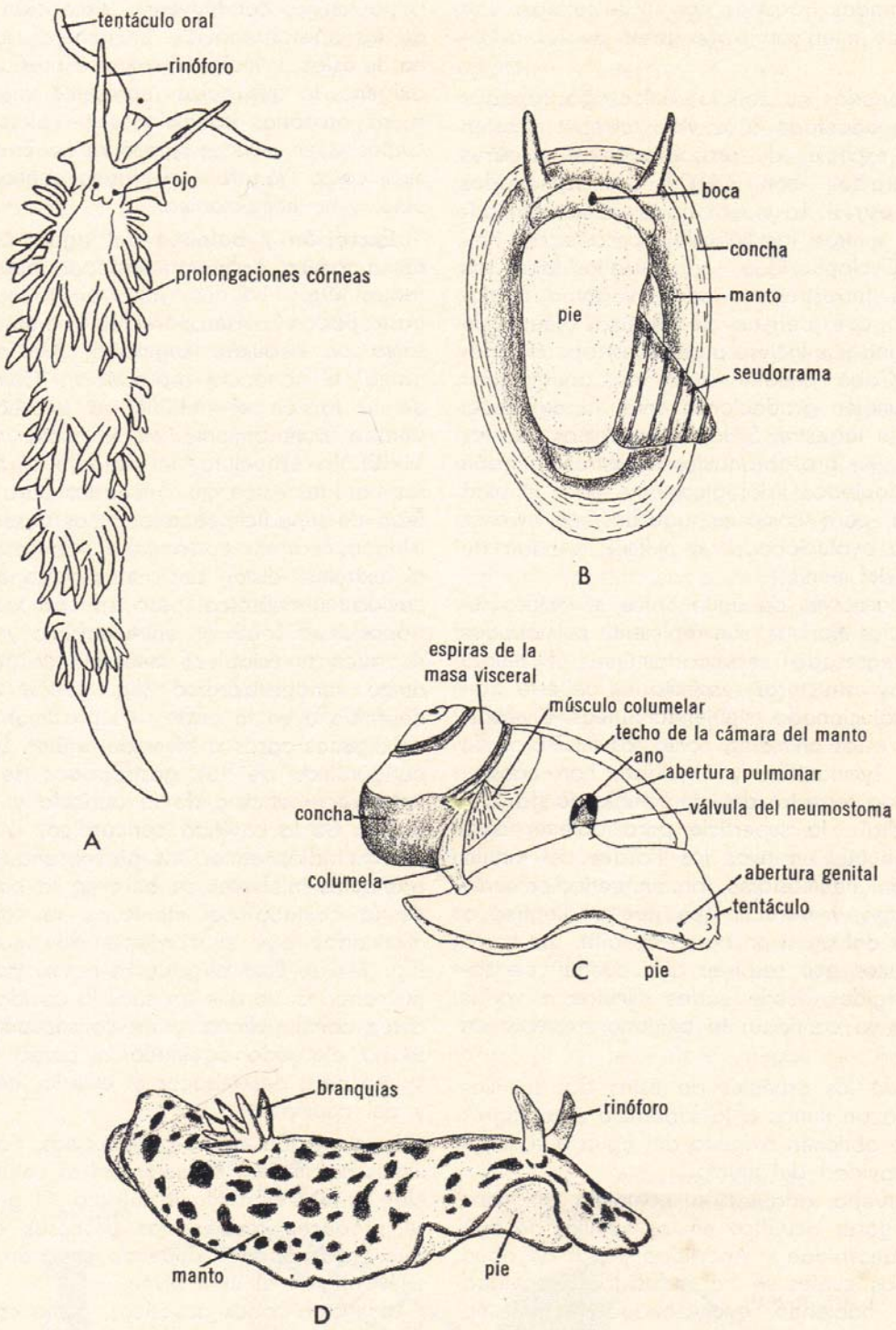


FIG. 11-11. A, Nudibranquio, *Eolidia papillosa*, con prolongaciones córneas (vista dorsal). (Según Pierce.) *B*, Caracol de agua dulce, *Ferrissia*, pulmonado acuático con branquia secundaria (vista ventral). (Según Pennack.) *C*, Caracol de tierra, *Helix*, parcialmente disecado, para poner de manifiesto el neumostoma. (Según Rowett: *Histology and Embriology.*) *D*, *Glossodoris*, nudibranquio con branquias anales secundarias. El color del animal vivo es amarillo con manchas rojas. (Según fotografía de Zahl.)

cavidad del manto ha sido notablemente aumentada por evaginación para formar extensiones tubulares, llamadas tráqueas por su semejanza con el sistema de intercambio de gases de los artrópodos.

Los pulmonados no son los únicos gastrópodos que se han adaptado a la vida terrestre. Existen unas 4 000 especies de prosobranquios terrestres (en comparación con 15 000 de pulmonados también terrestres). La mayor parte pertenecen primariamente a tres familias de operculados: Helicinidae, Cyclophoridae, y Pomatiasidae. Los operculados terrestres no son un grupo monofilético, sino que derivan de diversas líneas de mesogastrópodos e incluso arqueogastrópodos (Helicinidae). Cabe señalar que los operculados muestran también gradaciones entre la existencia acuática y la terrestre. Si los comparamos con los pulmonados, los prosobranquios terrestres no están tan bien adaptados fisiológicamente para la vida en la tierra, pero como en aquéllos, en muchos de éstos ha evolucionado un pulmón a partir de la cavidad del manto.

Muchos caracoles de agua dulce, e incluso algunas especies marinas, son realmente pulmonados que han regresado secundariamente al medio acuático. Las estructuras respiratorias de este grupo han evolucionado siguiendo líneas diversas. Algunos de estos animales, como los miembros de las familias Lymnaeidae y Physidae, han conservado el modo terrestre de intercambio de gases y deben acudir a la superficie para obtener aire, y así vemos que en ellos los bordes del manto alrededor del neumostoma forman periódicamente un sifón largo y retráctil que puede dirigirse a la superficie del agua en busca de aire. Los caracoles acuáticos que respiran aire pueden permanecer sumergidos desde varios minutos a varias horas según la cantidad de oxígeno existente en el agua.

Algunas de las especies de estas dos familias no se desplazan nunca a la superficie para lograr aire, ya que obtienen oxígeno del agua que circula por la cavidad del manto.

Se comprueba adaptación completa al intercambio de gases acuático en las familias de pulmonados Planorbidae y Ancylidae (lapas de agua dulce) en los cuales se ha reducido la cavidad del manto, habiendo evolucionado hacia una branquia secundaria una proyección cónica procedente del lado izquierdo del pie a la cual se da el nombre de seudorrama (fig. 11-11, *B*). Los pulmonados marinos (el tropical Amphibolidae y las lapas de la familia Siphonariidae) han desarrollado también branquias secundarias, pero en estas especies se hallan localizadas en el interior de la cavidad del manto que ha sido conservada.

La superficie corporal expuesta, muy especialmente la del manto, sin duda desempeña papel variable en el intercambio de gases de todos los gastrópodos. La sangre de la mayor parte posee hemocianina, constituyendo excepción principal la de los opistobranquios. En general, la hemocianina de estos animales se satura a presiones bajas de oxígeno, lo que quizá represente una adaptación a las precarias condiciones de aireación en las cuales viven muchos gastrópodos. En algunas formas, como *Planorbis*, el plasma contiene hemoglobina, y no hemocianina.

Excreción y balance del agua. Los miembros de la familia Archaeogastropoda poseen dos nefridios (fig. 11-9, *D*), pero en todos los demás gastrópodos ha desaparecido el nefridio derecho, salvo un pequeño segmento que contribuye a formar el conducto reproductor. Como resultado de la torsión el nefridio se encuentra también situado anteriormente en la masa visceral (fig. 11-10). La estructura del nefridio es sacciforme y sus paredes están muy plegadas para aumentar el área de superficie secretoria; los desechos son eliminados por un corto uréter. En fases primitivas, el extremo distal del nefridio conecta con la cavidad pericárdica, pero en casi todos los gastrópodos la conexión entre nefridio y cavidad pericárdica se establece mediante un pequeño conducto renopericárdico (fig. 11-23, *A*), el cual desemboca en la parte más proximal del nefridio, en algunos casos a nivel del uréter. Las glándulas pericárdicas de los gastrópodos se encuentran unas veces encima de la aurícula y otras en los bordes de la cavidad pericárdica.

El nefridióporo de los prosobranquios y opistobranquios inferiores se abre en la parte de atrás de la cavidad del manto, y los desechos son eliminados por la corriente de agua circulante (fig. 11-10). Esta disposición no es posible en los pulmonados, ya que en ellos la cavidad del manto actúa como pulmón, y en consecuencia el uréter se ha alargado siguiendo la pared derecha del manto para desembocar al exterior cerca del ano y del neumostoma.

La excreción en los gastrópodos, como en otros moluscos, implica filtración en el celoma, y resorción y secreción en el nefridio. El grado en que se producen todos estos procesos en los diferentes gastrópodos depende en gran medida del ambiente en el cual viven.

Los gastrópodos acuáticos, como casi todos los demás invertebrados acuáticos, excretan amoniaco o compuestos de amonio. La sangre de la inmensa mayoría de gastrópodos marinos es isosmótica con el agua del mar, y cuando se coloca a estos animales en aguas salobres la concentración sanguínea simplemente se iguala con la del medio. Las especies de agua dulce conservan concentración sanguínea más bien baja, y los riñones pueden excretar orina hiposmótica por resorción de sales. Estas especies eliminan grandes cantidades de agua por vía renal.

Los pulmonados terrestres y los caracoles opercu-lados, con el fin de conservar agua, convierten el amoniaco en ácido úrico, relativamente insoluble. Esta adaptación para ahorrar agua es sobre todo notable en el caracol de la manzana de India, que es anfibio estacionalmente. Durante su fase acuática, este animal excreta compuestos de amonio, y durante la terrestre ácido úrico. Los pulmonados que han regresado al agua dulce han mostrado tendencia a perder su capacidad para sintetizar ácido úrico. Quizá como una adaptación encaminada a conservar agua, el conducto renopericárdico de los pulmonados presenta un pequeño orificio que se abre en la cavidad pericárdica, y además no existen glándulas pericárdicas. Los productos de desecho son así en gran parte resultado de secreción renal.

Los pulmonados terrestres no han tenido gran éxito en su capacidad para controlar las pérdidas de agua por su superficie corporal, y en consecuencia, casi todos ellos necesitan ambiente húmedo, por lo cual son nocturnos o viven en medios ricos en agua, debajo de palos o de hojas caídas en el suelo de los bosques. Durante los periodos de sequía en los trópicos, y en el curso del invierno en regiones templadas, los caracoles se tornan inactivos, unas veces excavan en el humus o suelo, otras se trepan sobre la vegetación y se fijan a la misma con moco desecado. Los bordes del manto se unen frente a la abertura de la concha, y además se secreta sobre dicha abertura una membrana mucosa protectora que endurece al secar, o una delgada membrana calcárea. Los caracoles de agua dulce también quedan inactivos cuando se secan las charcas y lagunas en el verano, y viven en estado de hibernación cuando se congelan las aguas durante la estación fría.

En casi todos los gastrópodos, la glándula digestiva desempeña sin duda un papel en la excreción. Buen número de estudios histológicos han demostrado la presencia de células excretorias en este órgano; los desechos procedentes de esta glándula serían eliminados del cuerpo por vía de estómago e intestino.

Circulación. Como resultado de la torsión, el corazón de los gastrópodos está situado anteriormente en la masa visceral (fig. 11-3, *B*). Además de este cambio en la posición del corazón, los arqueogastrópodos primitivos han conservado el plan circulatorio del molusco ancestral, y en consecuencia poseen dos aurículas. Sin embargo, en todos los demás gastrópodos, la aurícula derecha unas veces está representada por un vestigio, y otras ha desaparecido como resultado de la pérdida de la branquia derecha, a la cual suministraba sangre (fig. 11-3, *C*). La contracción del corazón es miógena, como en todos los moluscos; el ventrículo da origen a una aorta posterior que riega la masa visceral, y a otra anterior para la cabeza y pie; en ocasiones, hay una sola aorta, la cual se divide en anterior y posterior. En algunas especies, como en *Busycon*, puede observarse alargamiento del vaso anterior, o segundo corazón, en la región de la cabeza, dispositivo destinado quizá a controlar la presión sanguínea (fig. 11-10). La sangre del riñón generalmente ingresa en la circulación branquial, pero en algunos casos regresa directamente al corazón (fig. 11-12).

Nutrición. En los gastrópodos se observan virtualmente todos los grados y tipos de hábitos alimenticios. Incluye este grupo herbívoros, carnívoros, alimentadores de suspensión y de materias orgánicas descompuestas, y parásitos. Por otra parte, los diferentes tipos de hábitos alimenticios han surgido más de una vez independientemente en la clase, de manera que las modificaciones acompañantes del intestino no son siempre idénticas en los diferentes grupos de gastrópodos,

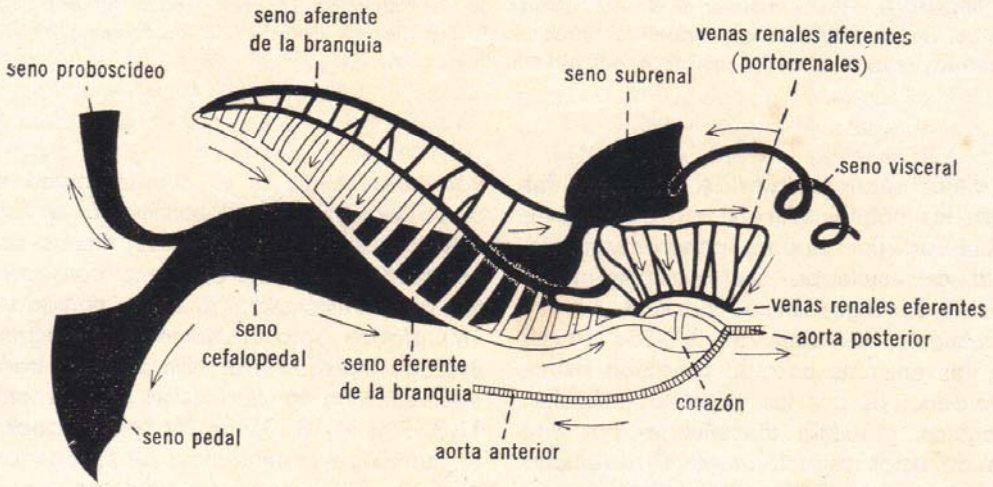


FIG. 11-12. Esquema del sistema circulatorio de *Struthiolaria*, prosobranquio mesogastrópodo. (Según Morton.)

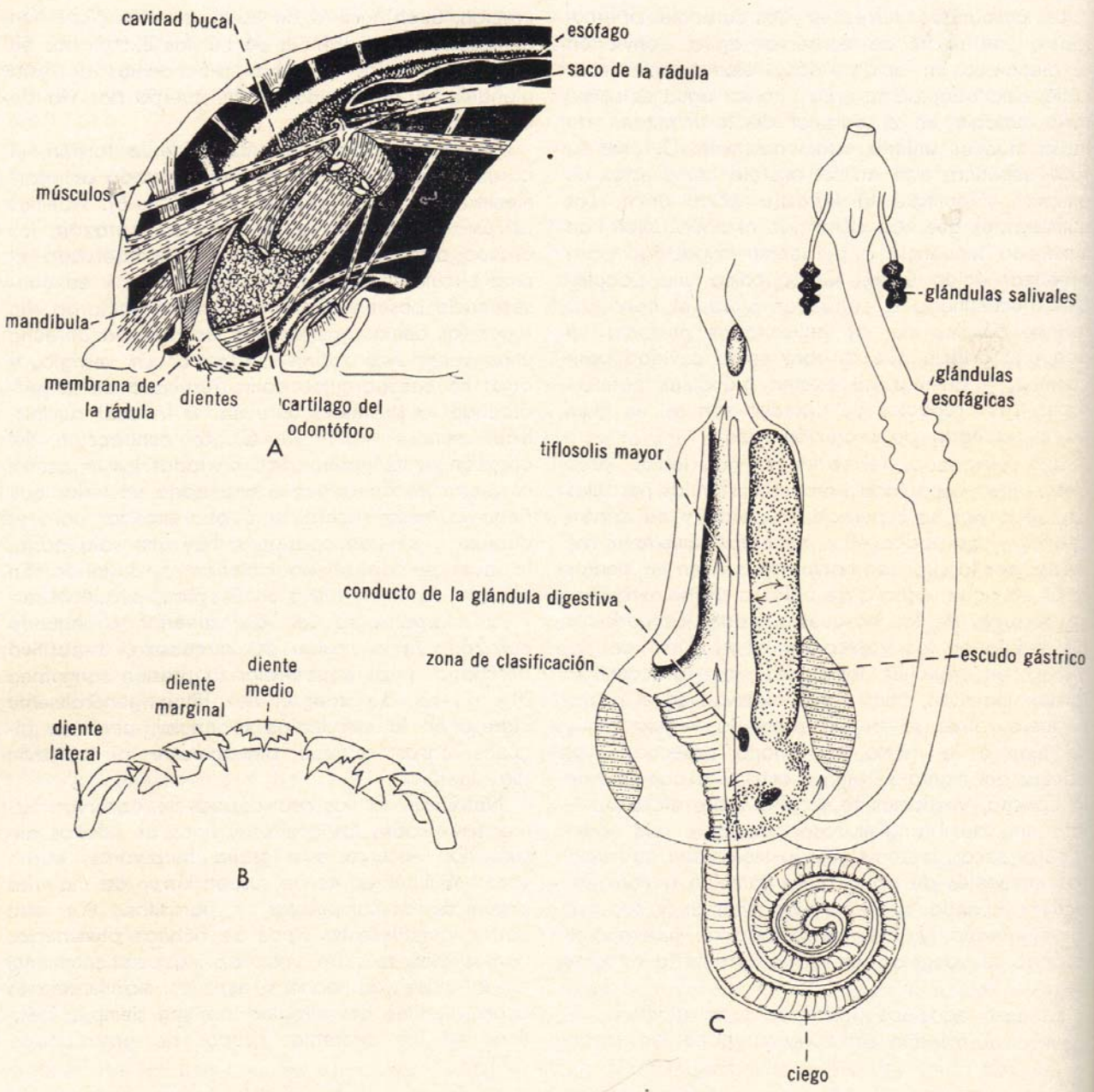


FIG. 11-13. *A*, Rádula y odontóforo de *Monodonta*, al abrir la boca ejerce presión contra el substrato para alimentarse. (Según Nisbet.) *B*, Hilera transversal de los dientes de la rádula de *Lanistes*. (Según Turner.) *C*, Esquema del aparato digestivo de un prosobranquio primitivo (Trochidae). Las flechas muestran la corriente ciliar y la rotación de la masa mucosa (protostilo) dentro del saco del estilete. (Según Owen.)

aunque las dietas sean similares. A pesar de las diferencias en los hábitos alimenticios, es, sin embargo, posible formular algunas generalizaciones. 1) La rádula es empleada casi siempre en la alimentación. 2) La digestión es siempre, por lo menos parcialmente, extracelular. 3) Con pocas excepciones, las enzimas para la digestión extracelular son producidas por las glándulas salivales, bolsas esofágicas, glándula digestiva, o por una combinación de estas estructuras. 4) El estómago es la sede de la digestión extracelular, y la glándula digestiva de la absorción y de la digestión intracelular, si es que la misma tiene lugar. 5) La movilización del alimento a lo largo del intestino se produce, por lo menos parcialmente, por medio de cilios. 6) Como consecuencia de la torsión, el estómago ha experimentado un giro de 180 grados aproximadamente, de manera que el esófago ingresa en el mismo por su parte posterior y el intestino lo abandona por la anterior (figs. 11-3, *B* y 11-13, *B*). En los gastrópodos superiores, es manifiesta la tendencia de la abertura del esófago a dirigirse hacia adelante, es decir a la posición anterior más normal (fig. 11-3, *C*).

Es muy rara la falta de rádula en los gastrópodos, ya que en casi todos ellos constituye un órgano alimenticio altamente desarrollado. El número de dientes varía desde 16 a quizá más de un millar, y se hallan siempre dispuestos en hileras. Casi siempre hay una hilera media, y a cada lado de la misma un número variable de hileras de piezas dentarias llamadas marginales y laterales (fig. 11-13, *B*). Los dientes medianos, marginales y laterales, generalmente difieren en forma y estructura. Suelen ser relativamente constantes el carácter y la forma de los dientes de la rádula en cada grupo taxonómico, y estos datos poseen importancia considerable en la sistemática de los gastrópodos, especialmente pulmonados.

Los movimientos de la rádula durante la alimentación son relativamente complejos, y sus detalles varían de un grupo a otro. La rádula puede actuar como rallador, raspador, cepillo o peine (fig. 11-13, *A*). Eigenbrodt (1941) y otros, comprobaron la presencia de rastros alimenticios característicos sobre el substrato según el tipo de acción de la rádula.

APARATO DIGESTIVO PRIMITIVO. Se encuentra el tipo más remoto en algunos arqueogastrópodos, como *Monodonta* y *Trochus*. La mayor parte de estos gastrópodos primitivos son de hábitos microfagos, alimentándose de animales y algas. Los filamentos mucosos que contienen las partículas alimenticias obtenidas por raspado de la rádula en las rocas son transportados al estómago por masas de moco giratorias existentes en el saco en estilete.

El esófago desemboca en el estómago por la parte posterior de su lado derecho, y el intestino continúa a este último órgano por su parte anterior a nivel del extremo del saco en estilete (fig. 11-13). La abertura del conducto de la glándula digestiva se halla cerca de la desembocadura del esófago. Una parte de la pared posterior del estómago está cubierta por un revestimiento quitinoso, llamado escudo gástrico, y la otra está ocupada por una amplia zona de clasificación, que se prolonga en una bolsa profunda, el ciego. También se extiende hasta el interior del ciego el tiflosolis mayor o repliegue que bordea el surco intestinal. A medida que las partículas son expulsadas del moco, se dirigen hacia la zona de clasificación pasando después al ciego. En dicha zona se efectúa una selección, de manera que las más finas son transportadas a lo largo de las crestas de los bordes para salir del ciego como una corriente que se dirige a los conductos de las glándulas digestivas. Las partículas más pesadas son llevadas por los surcos de la zona al gran surco intestinal que corre en dirección descendente por el saco en estilete y que se dirige al intestino.

La digestión es en parte extracelular por la acción de enzimas elaboradas por glándulas de la región esofágica, y en parte intracelular en el interior de las glándulas digestivas.

La mayor parte de los gastrópodos son macrófagos, herbívoros, carnívoros, o consumidores de materia orgánica descompuesta. La digestión se ha convertido en estos animales en extracelular exclusiva, y tiene lugar en el estómago, el cual ha perdido muchos de sus caracteres primitivos, esto es, revestimiento quitinoso, zona de clasificación, saco en estilete, y se ha transformado en un saco más o menos simple.

HERBIVOROS. Muchas familias de prosobranquios y opistobranquios, y casi todos los pulmonados son herbívoros. En general, la rádula de estos animales posee un gran número de pequeños dientes, y el borde superior de la cavidad bucal es portador con frecuencia de una mandíbula quitinosa, muy común en los pulmonados, que suelen presentar también un par de mandíbulas laterales.

En muchas especies de herbívoros, el esófago está alargado y forma una especie de buche antes de desembocar en el estómago (fig. 11-14). Este buche actúa como centro temporal de almacenamiento, y es donde las enzimas procedentes de las glándulas salivales y digestiva comienzan la digestión. En *Aplysia*, que se alimenta de las algas marinas más voluminosas, el buche está revestido de placas quitinosas y en realidad funciona como molleja (fig. 11-15, *A*).

Sabemos hoy que las glándulas salivales de *Aplysia* secretan amilasa, y la glándula digestiva, proteasa y lipasa. En los pulmonados el buche substituye prácticamente al estómago, y en él se efectúa digestión extracelular muy completa. La celulosa es desdoblada por la celulasa de las bacterias simbióticas. Los opistobranquios de la división sacoglossa están adaptados para un modo de alimentación de tipo aspiratorio sobre algas marinas de hábitos idénticos a los de algunos nematodos y rotíferos bdelloideos. Utilizan estos animales una rádula modificada para perforar la célula del alga y extraer su contenido protoplasmático por aspiración.

CARNIVOROS. Si bien algunas de los gastrópodos carnívoros son pulmonados, la mayor parte de las familias de carnívoros son prosobranquios y opistobranquios; en estas familias, los dientes de la rádula son más grandes, pero en menor número; pueden presentar también mandíbulas.

La mayor parte de los prosobranquios carnívoros poseen una probóscide sumamente extensible, la cual contiene el esófago, la cavidad bucal, la rádula, y la boca verdadera en el extremo. Se encuentra esta estructura en el interior de un saco proboscídeo, o vaina, provisto de una abertura en forma de boca al exterior (fig. 11-15, *B*). Durante la alimentación, la probóscide sale por la abertura de dicho saco (fig. 11-16, *A* y *B*). Cuando la probóscide se halla extendida al máximo, el

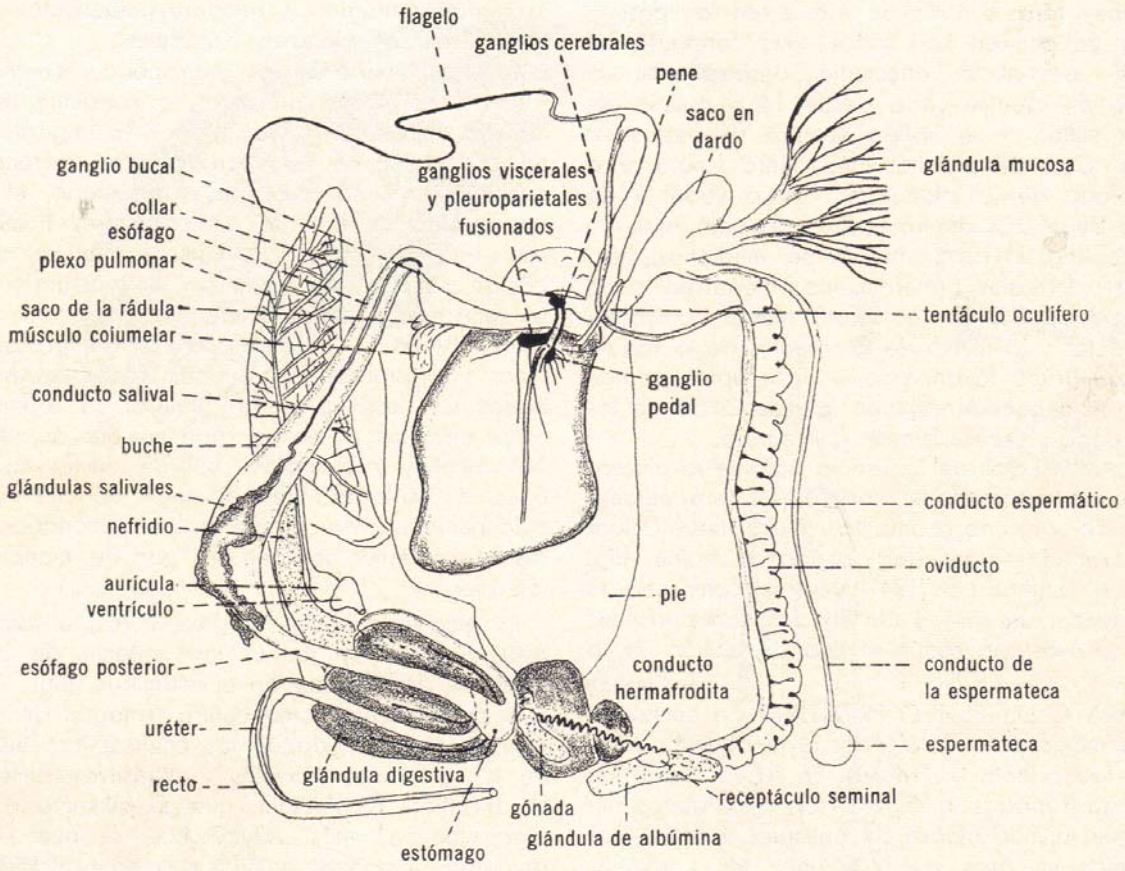


FIG. 11-14. Disección del caracol terrestre, *Helix*. (Según Rowett: *Histology and Embriology.*)

saco correspondiente se oblitera y la región bucal puede considerarse equivalente a la de un prosobranquio que carezca de probóscide. Una vez terminada la alimentación la probóscide se retrae al interior de su cavidad.

Las presas más frecuentes de muchos carnívoros son equinodermos, bivalvos, y otros gastrópodos. Es correcta tal afirmación para especies del género *Thais*, volutas, bonetes, yelmos, olivas, y arpas, muchas de las cuales excavan en la arena para obtener su presa. Algunos individuos de este grupo estrangulan a sus víctimas con el pie. Ciertos prosobranquios comunes, entre ellos los caracoles de mar *Buccinum*, *Busycon*, *Fasciolaria*, e incluso *Murex*, que se alimentan de bivalvos, fijan su presa con el pie, y separan las dos valvas con el borde de su concha. El espacio entre las valvas permite luego la entrada de la probóscide. Para lograr la acción de cuña, el gastrópodo puede ejercer tracción para abrir las valvas *(Murex)*, esperar a que la presa se abra *(Fasciolaria)*, o roer el borde la valva con el labio de su propia concha. Algunos de estos prosobranquios se alimentan también de otros gastrópodos *(Fasciolaria)*. La rádula de buen número de familias de prosobranquios, está adaptada para practicar agujeros en las conchas de la presa, sobre todo en las de bivalvos (fig. 11-17). Las dos familias mejor conocidas al respecto son Muricidae *(Urosalpinx, Murex, Eupleura)* y Naticidae *(Pólinices)*. En la primera de estas familias se ha estudiado más cuidadosamente el mecanismo de la perforación de agujeros, sobre todo en *Urosalpinx*, especie productora de grandes daños en los bancos de ostras. La porción anterior de la suela del pie posee una glándula susceptible de eversión la cual se aplica a la zona que va a perforarse. Los miembros de esta familia necesitan unas ocho horas para taladrar una concha de 2 mm de espesor.

Todavía se desconoce la índole exacta de la secreción producida por esta glándula, aunque sí sabemos que no es un ácido. Carriker y colaboradores (1963) postularon que dicha secreción contiene un agente quelante y una calcasa, que desmineraliza la concha. El caracol perfora y humedece la concha alternativamente hasta que logra perforarla por completo. Llegado este momento la probóscide penetra por el agujero, y los tejidos blandos de la presa son desgarrados por la rádula y después ingeridos. En los natícidos, la glándula ablandadora de la concha se encuentra situada en la punta de la probóscide y no en el pie (fig. 11-15, *B*). La adaptación para perforar conchas seguramente surgió en los albores de la

historia geológica, pues se han encontrado conchas perforadas de braquiópodos y bivalvos que datan del periodo devónico.

La región media del esófago está alargada en algunos carnívoros, y en ocasiones ejerce las funciones de buche, como en *Busycon*, o de molleja, como en *Scaphander*, opistobranquio provisto de concha que se alimenta de otros moluscos. En este género, la presa es deglutida entera y después triturada por las placas quitinosas que revisten las paredes de la molleja.

Uno de los grupos más notables de carnívoros son miembros del género de prosobranquios marinos, *Conus*. Estos moluscos se encuentran en regiones tropicales y subtropicales principalmente en el Atlántico occidental y zonas del Indopacífico (fig. 11-5, *H*). Las conchas del género *Conus* se alimentan primariamente de peces vivos y anélidos marinos, a los cuales desgarran y envenenan con los dientes de la rádula. En estos gastrópodos marinos, el odontóforo ha desaparecido, y la rádula está muy modificada (fig. 11-15, *C* a *E*). Los dientes son largos, con surcos, y provistos de púas en su extremo, quedando fijos en la membrana de la rádula por un cordón delgado de tejido. Un bulbo muscular voluminoso (en un tiem-

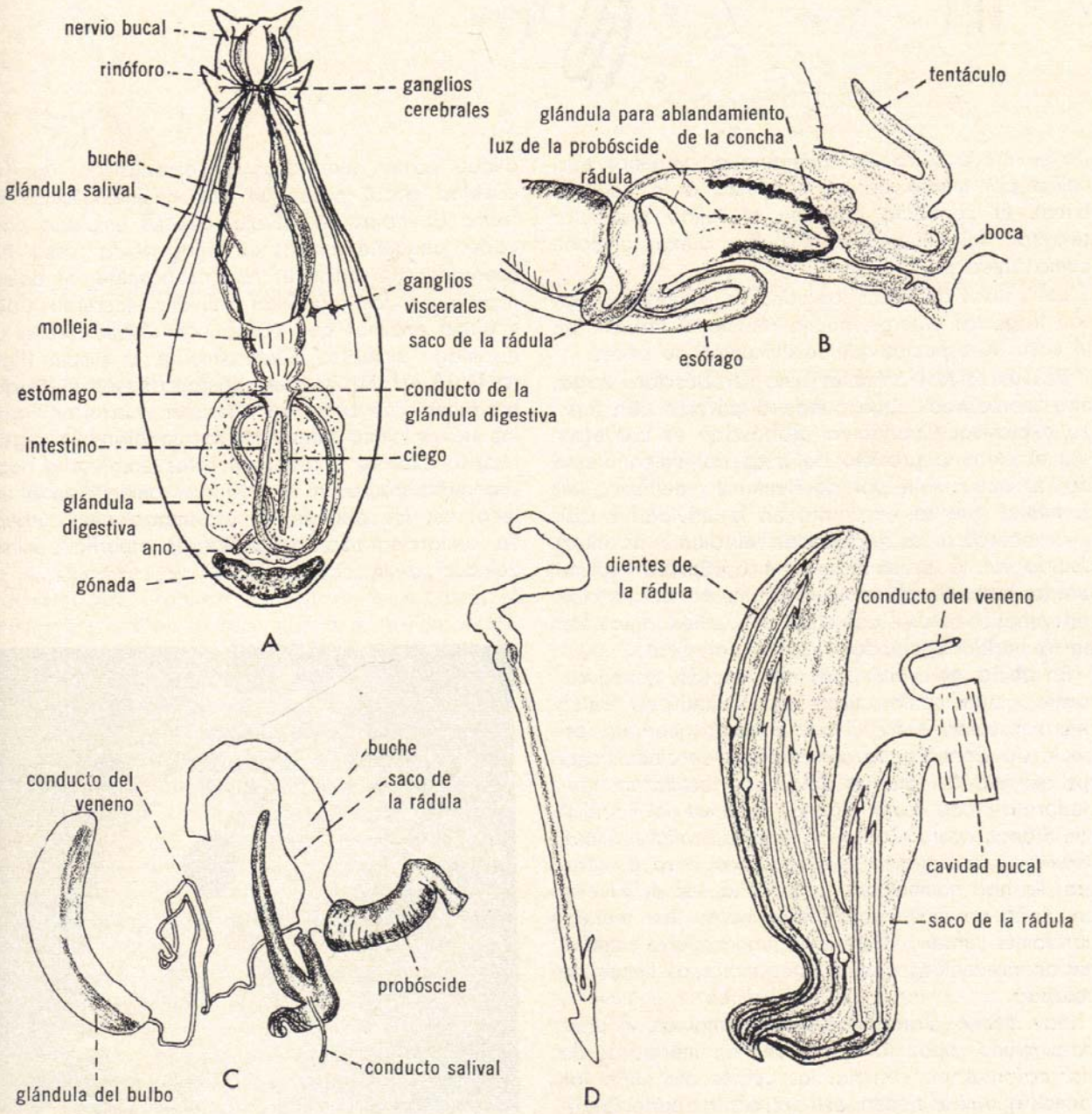


FIG. 11-15. A, Sistemas nervioso y digestivo de la liebre de mar, *Aplysia*. (Según Bullough.) *B*, Cabeza del gastrópodo perforador, *Polinices* (sección longitudinal). C, Estructuras bucales de la concha venenosa, *Conus striatus*. *D*, Diente de la rádula de *Conus striatus*. *E*, Saco de la rádula de *Conus striatus*. (*C* a *E* según Clench.)

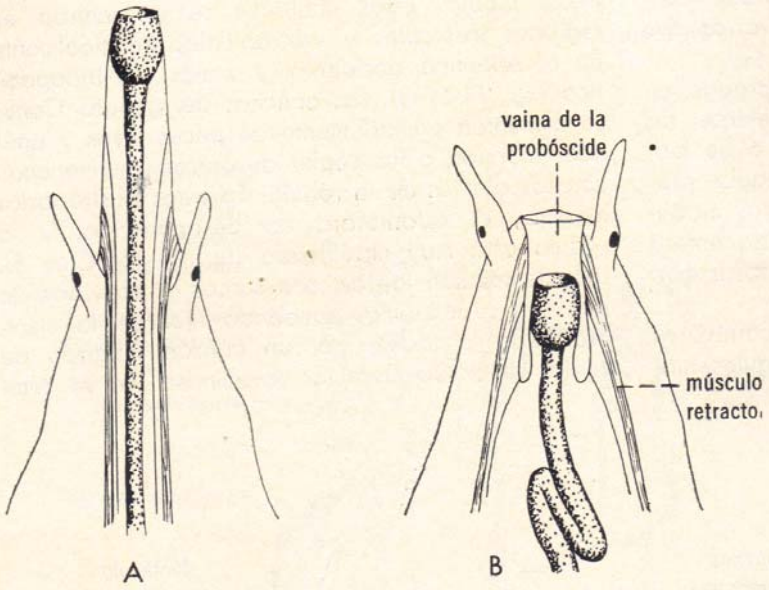


FIG. 11-16. Esquema de la probóscide de un prosobranquio (A), en protrusión y (B) *retraída*. (Según Fretter y Graham.)

po se creyó sería una glándula de veneno) está unido por medio de un conducto a la cavidad bucal. El conducto contiene el tejido glandular secretor del veneno, y el bulbo quizá funcione como inyector.

Las presas de todas las conchas llamadas conos son tragadas enteras, hecho realmente notable en el caso de especies que se alimentan de peces.

Poseen estos animales una probóscide larga, muy maniobrable que puede dispararse con fuerza explosiva. Cuando la probóscide es proyectada, el extremo provisto de púas del único diente de la rádula sale por deslizamiento del saco de la misma que se encuentra en la cavidad bucal, y al acercarse la probóscide el diente es introducido en la presa como un arpón. La víctima queda inmovilizada muy rápidamente por acción del veneno, el cual con toda probabilidad ingresa en la herida siguiendo el surco del diente.

El efecto del veneno es muy rápido, y seguramente actúa como curare paralizando la unión neuromuscular. Kline (1956) informó que una especie de *Conus geographus* murió en cinco minutos después del ataque de *Conus textilis*. La mordedura o picadura de algunas especies del Pacífico meridional, como *Conus marmoreus, aulicus, tulipa, textile* y *geographus*, es muy tóxica para el hombre; se han comunicado algunos casos de muerte en plazo no mayor de cuatro horas. Las fuerzas norteamericanas durante la segunda guerra mundial fueron prevenidas contra estos moluscos llenos de colorido.

Hay muchos carnívoros opistobranquios. El principal grupo rapaz lo constituyen las mariposas de mar carentes de concha, las cuales atacan a las formas que sí la tienen, extrayendo las partes blandas por medio de la probóscide. Ahora bien, casi todos los carnívoros nudibranquios se alimentan de animales sésiles. Los miembros de la familia Aeolidiidae comen hidroides y anémonas de mar. La cavidad bucal posee un par de mandíbulas en forma de hojas de navaja, que se emplean para cortar pequeños trozos de tejido de la presa. No cuentan estos animales con probóscide, ni bolsas esofágicas; las glándulas salivales secretan moco y quizá enzimas que pasan con el alimento a un estómago simétrico bilateralmente, y simple (figura 11-18, *A*). El piso del estómago posee cilios que producen corrientes en dirección posterior hacia los tres o cinco conductos de la glándula digestiva, la cual es peculiar en estos carnívoros nudibranquios por estar situada enteramente en el interior de las abundantes prolongaciones córneas en forma de maza, que cubren la superficie dorsal del cuerpo (fig. 11-11, *A*).

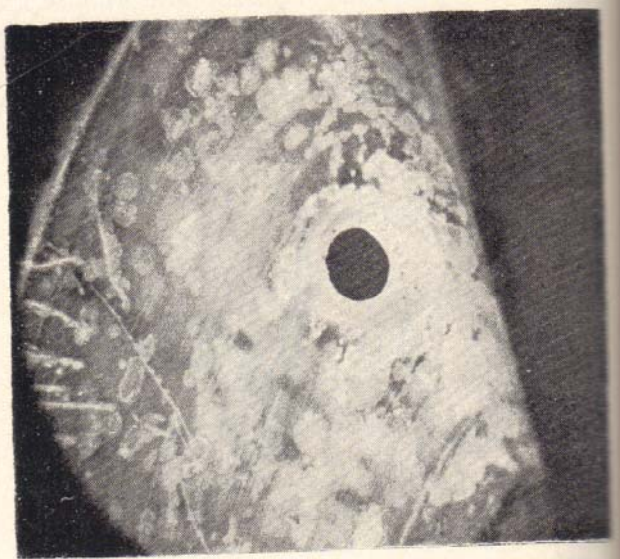


FIG. 11-17. Fotografía de perforación de la concha de un bivalvo producida por la rádula de un gastrópodo perforador.

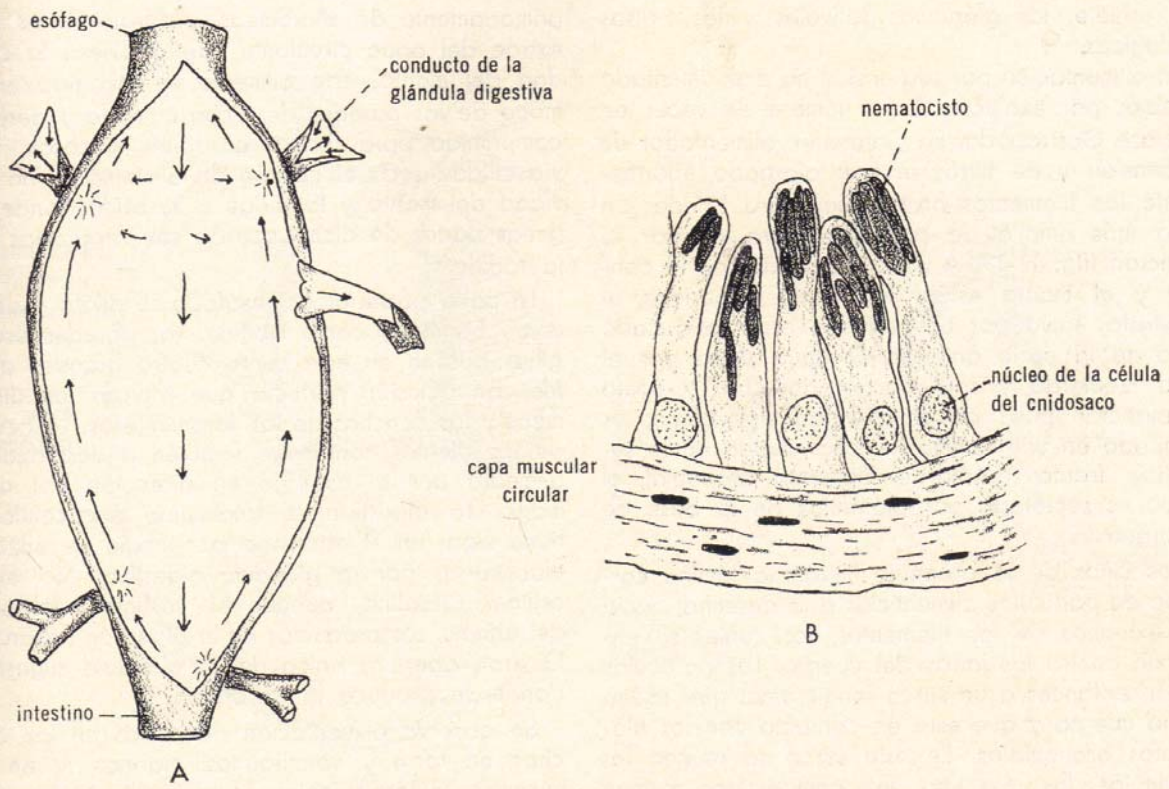


FIG. 11-18. A, Estómago de la babosa de mar, *Eolidia papillosa*, abierta dorsalmente. B, Cnidosaco de *Eolidina* (sección transversal). (Ambas según Graham.)

Cada prolongación posee un túbulo de la glándula digestiva, y estos se unen por un sistema de conductos ramificados que abandonan el estómago (fig. 11-18, *A*). Vemos, pues, que la glándula digestiva de estos nudibranquios es un órgano más bien difuso y no compacto, como el de la mayor parte de los moluscos. Las células secretorias de los túbulos digestivos en las prolongaciones córneas producen una proteasa y diastasa, que pasan al estómago y actúan extracelularmente. La absorción tiene lugar en las paredes del estómago y en la glándula digestiva. Según Graham (1938), en el interior de la glándula digestiva se produce cierto grado de digestión intracelular de pequeñas partículas, sobre todo glucógeno.

El rasgo más notable de estos nudibranquios es su utilización de los nematocistos de la presa. Los cilios del estómago y de los conductos de la glándula digestiva llevan los nematocistos no descargados a las prolongaciones córneas en las cuales son englobados, pero no digeridos. Antes al contrario, ellos son desplazados hasta la punta de las prolongaciones, llamadas cnidosacos, que comunican con el exterior, y allí son utilizados para su defensa.

No ha sido, hasta la fecha, dilucidado el mecanismo de descarga de estos nematocistos. Graham sugirió a este respecto en 1938 que dicha descarga es desencadenada por la presión ejercida por el enemigo, o bien por las fibras musculares circulares alrededor del cnidosaco.

PORTADORES DE ESTILETE Y ALIMENTADORES DE SUSPENSION. No es raro encontrar estiletes cristalinos en muchos de los alimentadores de suspensión, como *Crepidula* y *Vermetus*, que son sésiles, y algunas formas herbívoras que se alimentan con rádula, como *Strombus*. El estilete cristalino, mucho más frecuente en los moluscos bivalvos, es un fuerte bastoncillo gelatinoso de proteína que se encuentra en el extremo anterior o intestinal del estómago (saco del estilete) y que se prolonga hasta su extremo posterior redondeado (fig. 11-54). Este bastoncillo está formado por la secreción procedente del epitelio del saco del estilete, y posee enzimas que degradan los carbohidratos y que son absorbidas en las moléculas de proteína que forman la matriz del bastoncillo. El movimiento de los cilios en el saco del estilete hace que éste gire, y que su extremo libre roce con el escudo gástrico quitinoso parecido a una placa situado en la pared del estómago. Esta acción abrasiva desgasta el extremo del estilete y libera las enzimas en el estómago. La rotación del estilete también ayuda a mezclar el contenido del estómago. La presencia de estilete cristalino en los gastrópodos guarda relación con la alimentación más o menos continua del animal a base de dietas de fitoplancton o detritos orgánicos.

Lambis, la concha araña, y *Strombus*, el molusco concha, poseen ambos estilete, pero se alimentan de algas que raspan con su rádula muy delicada. En *Strombus*, producen amilasa y celulasa, además

del estilete, las glándulas salivales y las bolsas esofágicas.

La alimentación por suspensión ha experimentado cambios por evolución buen número de veces en la clase Gastropoda. En *Crepidula*, alimentador de suspensión y de filtro, se han alargado enormemente los filamentos branquiales para brindar un área más amplia de superficie para atrapar el plancton (fig. 11-19, *A* y *B*). Los bordes de la concha y el manto están firmemente adheridos al substrato, salvo por un pequeño espacio a cada lado de la parte anterior. El agua entra por el lado izquierdo y sale por el derecho, y como el plancton pasa por la cavidad del manto, es atrapado en una lámina mucosa situada en la superficie frontal del largo filamento branquial; el moco es secretado por glándulas de la base de la branquia.

Los cilios de la branquia llevan la lámina cargada de partículas alimenticias a la derecha, hacia los extremos de los filamentos, los cuales se enroscan contra los lados del cuerpo. Las partículas pasan entonces a un surco longitudinal que rodea dicho cuerpo y que está en contacto con los filamentos branquiales. En este surco se reúnen las partículas, las que una vez comprimidas forman un cordón mucoso. Otra lámina mucosa, en realidad una membrana de filamentos mucosos, cubre a modo de pantalla la entrada de la cavidad del manto (fig. 11-19, *B*). Esta lámina separa las partículas grandes que son llevadas directamente a una bolsa situada delante de la boca.

El extremo anterior del surco longitudinal está también situado cerca de la boca, y a intervalos la rádula se apodera de moco procedente de la bolsa o del extremo anterior del cordón mucoso, situado en el surco, y lo introduce en la cavidad bucal; las partículas de alimento llegan después al estómago siguiendo un surco alimenticio localizado en el esófago.

Las glándulas salivales en *Crepidula* han conservado su función primitiva de lubricar la rádula y no producen enzimas; no existen tampoco bolsas esofágicas. El alimento ingresa en el estómago cerca de la mitad del mismo y es llevado por un pliegue en forma de media luna, provista de cilios, hacia el escudo gástrico en su extremo más posterior. En este lugar se mezcla con las enzimas que degradan carbohidratos y que proceden del extremo del estilete. Los productos de la digestión y otras partículas pequeñas pasan a los conductos de la glándula digestiva, donde se completa la digestión intracelularmente y se produce la absorción. Un surco profundo paralelo al saco del estilete conduce los productos de desecho hasta el intestino.

Las mariposas de mar provistas de concha son alimentadores de suspensión, y casi todas ellas atrapan las partículas alimenticias en el moco que cubre los parapodios, pero *Limacina* se alimenta primariamente de diatomeas y foraminíferos que extrae del agua circulante que atraviesa la cavidad del manto; este alimento es recogido en el moco de las paredes de dicha cavidad y después comprimido para formar cordones mucosos. Una vía ciliada saca el cordón de alimento de la cavidad del manto y lo dirige a la boca donde algunas partes de dicho cordón son separadas por la rádula.

La parte posterior del esófago se dilata y actúa como bomba y como molleja. Las paredes esofágicas poseen en este punto cuatro grandes dientes con oclusión perfecta que trituran las diatomeas y las conchas de los foraminíferos. La acción de los dientes contribuye también a desplazar el alimento por el esófago en dirección del estómago. La digestión es totalmente extracelular y tiene lugar en el estómago por medio de enzimas elaboradas por la glándula digestiva. No existe estilete cristalino, aunque sí vestigios del saco del estilete. Los productos de la digestión pasan por la gran abertura única de la glándula digestiva, donde se produce la absorción.

Se observa alimentación por cilios en las conchas en torre y vermiformes, marinas, y en los miembros dulceacuícolas de la familia Viviparidae.

PARASITOS. El parasitismo ha evolucionado en cierto número de gastrópodos, los cuales junto con algunas formas de vida libre presentan una interesante serie de adaptaciones que conducen de una existencia epizoica a una de ectoparásito y de aquí al endoparasitismo. Los ectoparásitos han experimentado modificación sobre todo en cuanto a la naturaleza de la región bucal y del aparato digestivo. Los miembros opistobranquios de la familia Pyramidellidae poseen mandíbulas quitinosas, estiletes, y faringe con mecanismo de bomba para chupar sangre de moluscos bivalvos y poliquetos (fig. 11-19, *D*). Los mesogastrópodos de la familia Eulimidae, ectoparásitos sobre equinodermos, poseen también una probóscide capaz de aspirar, pero carecen de armadura bucal.

Los endoparásitos pertenecen a dos familias afines de mesogastrópodos. Los miembros de la primera, Styliferidae, como *Stylifer*, viven enclavados en la pared corporal de equinodermos, de los que obtienen su sustento. Todavía persiste la concha en estos caracoles, del pie quedan sólo vestigios, y la probóscide se ha adaptado para alimentación de tipo parasitario. Los miembros de la familia Entoconchidae son sin duda alguna los gastrópodos parásitos más modificados; se caracterizan por vivir en el interior de los pepinos de mar; su cuerpo es vermiforme y sólo presentan concha durante el desarrollo larvario. *Entoconcha* se alimenta de la sangre del huésped, para lo cual fija la región de la boca en uno de los vasos del mismo (fig. 11-19, *E*). *Enderoxenos* ha perdido el aparato digestivo y absorbe el alimento a través de la pared corporal.

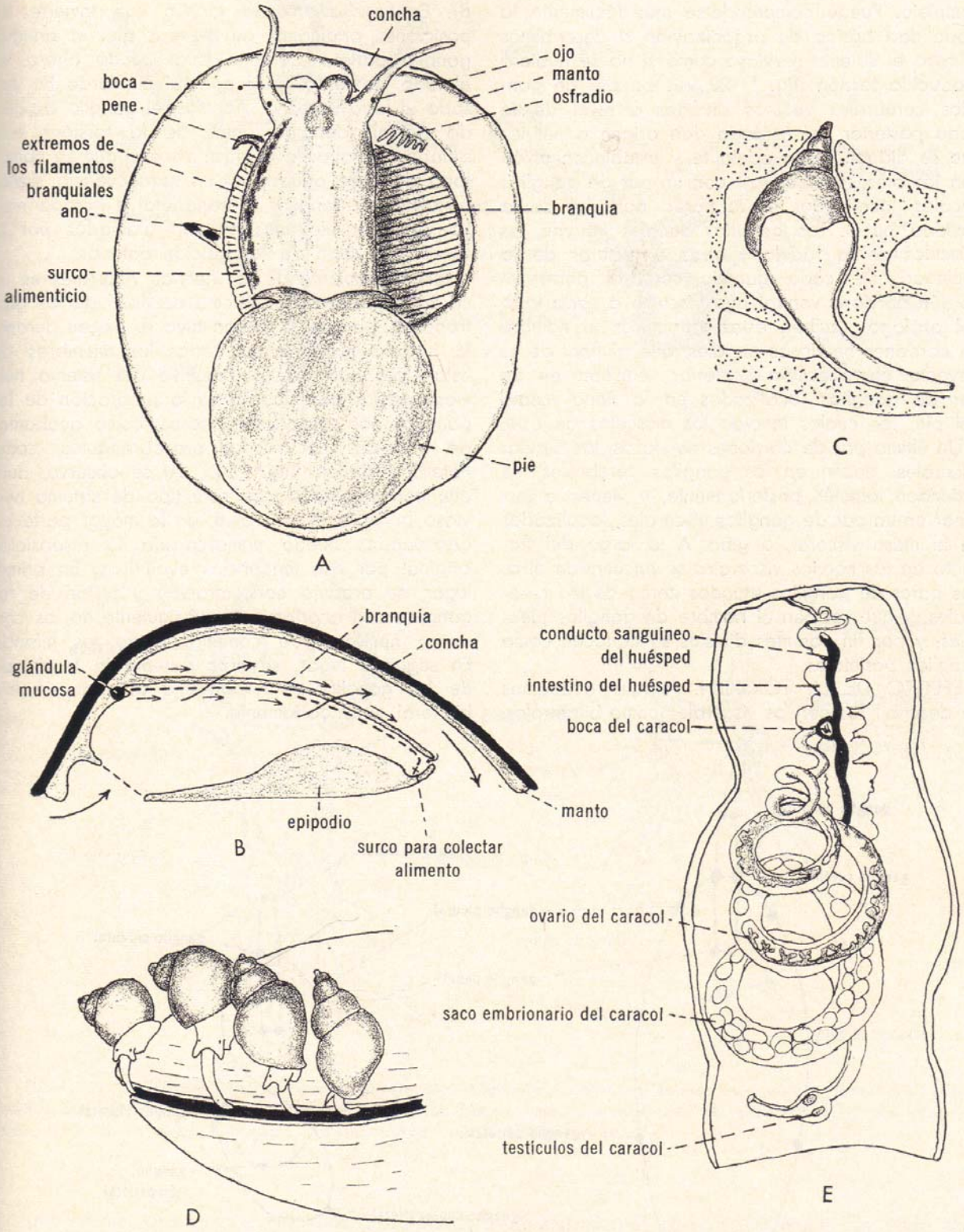


FIG. 11-19. A, Concha chinela, *Crepidula fornicata*, alimentador ciliado (vista ventral). (Dibujo tomado del natural.) B, *Crepidula*, mostrando la dirección de la corriente de agua (flechas grandes) en la cavidad del manto. Las corrientes ciliares (flechas chicas) llevan las partículas de alimento. La línea de rayas indica la lámina de filtración de moco. (Modificado según Morton.) C, El parásito, *Stylifer*, enclavado en la pared corporal de una estrella de mar. D, *Brachystomia*, ectoparásito alimentándose de los líquidos corporales de una almeja. (C-D según Abbott.) E, El endoparásito, *Entoconcha*, en el interior de la cavidad corporal en un pepino de mar. (Según Baur, tomado de Hyman.)

Sistema nervioso. El sistema nervioso de los gastrópodos es netamente ganglionado y algo complejo. Puede comprenderse más fácilmente la modalidad básica de organización si describimos primero el sistema nervioso como si no se hubiera producido torsión (fig. 11-20, *A*). Un par de ganglios cerebrales vecinos situados a nivel de la parte posterior del esófago dan origen a nervios que se dirigen hacia adelante y establecen unión con los ojos, tentáculos, y con un par de ganglios bucales, localizados en la pared posterior de la cavidad bucal. Los ganglios bucales inervan los músculos de la rádula y otras estructuras de la vecindad. De cada ganglio cerebral parte un cordón nervioso ventral que discurre a cada lado del esófago; reciben estas estructuras el nombre de cordones nerviosos pedales, que al final de su trayecto en dirección posterior terminan en un par de ganglios localizados en la línea media del pie, los cuales inervan los músculos de éste.

Un último par de cordones nerviosos, los nervios viscerales, nacen en los ganglios cerebrales, se extienden también posteriormente, y vienen a terminar en un par de ganglios viscerales, localizados en la masa visceral, o giba. A lo largo del trayecto de los nervios viscerales se encuentran otros dos pares de ganglios situados cerca de los cerebrales, y que reciben el nombre de ganglios pleurales; y por fin, los más distales se conocen como ganglios parietales.

EFECTO DE LA TORSION. Aunque acabamos de describir los nervios viscerales como bilaterales, en realidad son asimétricos y enlazados en forma de 8 como consecuencia de la torsión (fig. 11-20, *B*). Es precisamente la torsión que invierte las posiciones originales, de manera que el antiguo ganglio parietal derecho está situado ahora en el lado izquierdo, y el parietal izquierdo ha pasado al lado derecho. Además, el ganglio izquierdo actual (derecho antes de la torsión) está situado más alto en la masa visceral que su homólogo del lado opuesto, y en consecuencia suelen denominarse ganglios supraparietal e infraparietal. Los ganglios pleurales no son afectados por la torsión en virtud de su posición anterior.

El enrollamiento de los nervios viscerales es un carácter primitivo del sistema nervioso de los gastrópodos, ya que la torsión tuvo su origen durante la historia evolutiva de todos los miembros de esta clase. Otro rasgo primitivo del sistema nervioso de los gastrópodos es la separación de los ganglios por cordones nerviosos, como acabamos de describir. En muchos prosobranquios, como *Patella* y *Haliotis* (fig. 11-21, *A*) se observa, aunque con modificaciones, este tipo de sistema nervioso primitivo. Ahora bien, en la mayor parte de gastrópodos queda enmascarada la disposición original por dos tendencias evolutivas. En primer lugar, se produjo concentración y fusión de los ganglios con acortamiento subsiguiente de los cordones nerviosos de conexión entre los mismos. En segundo lugar, se hizo patente la tendencia de los ganglios y cordones a adoptar simetría bilateral secundariamente.

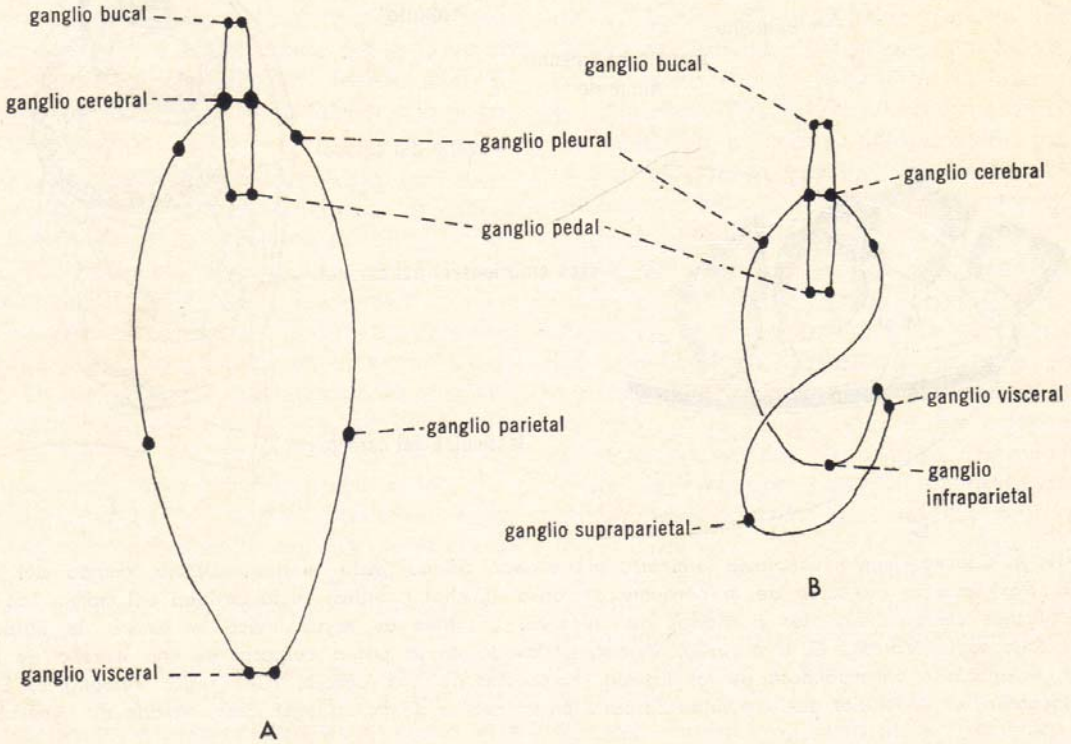


FIG. 11-20. A, Sistema nervioso hipotético antes de la torsión. B, Sistema nervioso después de la torsión.

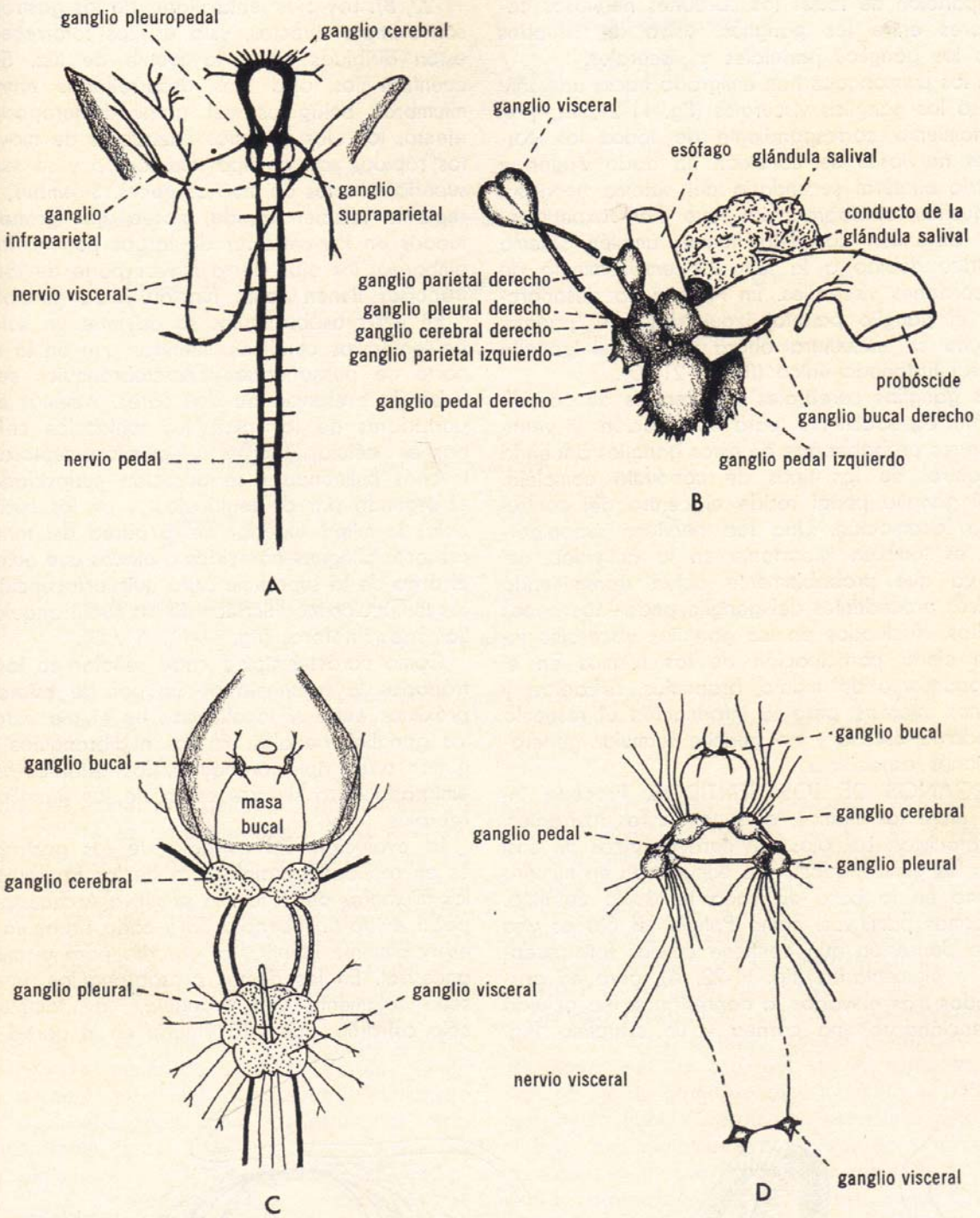


FIG. 11-21. A, Sistema nervioso primitivo en *Haliotis*. (Según Lacaze-Duthiers, tomado de Parker y Haswell.) B, Sistema nervioso concentrado en *Busycon* (Según Pierce.) C y D, Sistemas nerviosos simétricos secundariamente. C, En el pulmonado, *Helix*. D, En el opistobranquio, *Aplysia*. (Ambas según Bullough.)

Cabe afirmar que en casi todos los gastrópodos se registra cierto grado de concentración de los ganglios. Los ganglios pleurales se hallan siempre situados cerca de los cerebrales. No rara vez, como en *Patella* y *Busycon*, se fusionan los dos ganglios viscerales para formar un centro único (fig. 11-21, *B*). En *Haliotis* se ha producido fusión de cada uno de los ganglios pedales con el ganglio pleural correspondiente, y de cada ganglio pleuropedal fusionado parte un largo nervio pedal con destino al pie (fig. 11-21, *A*). En *Busycon* se observa un alto grado de concentración, ya que todos los ganglios, menos los viscerales, han emigrado hacia adelante localizándose alrededor del esófago y debajo de los ganglios cerebrales (fig. 11-21, *B*). Se comprueba entonces

desaparición de todos los cordones nerviosos conectores entre los ganglios, salvo los situados entre los ganglios parietales y viscerales.

En los pulmonados han emigrado hacia adelante incluso los ganglios viscerales (fig. 11-21, *C*), y el acortamiento correspondiente de todos los cordones nerviosos de conexión ha dado origen a simetría bilateral secundaria del sistema nervioso.

Aquellos opistobranquios que han experimentado distorsión completa tienen también sistema simétrico debido a la falta de enrollamiento de los cordones viscerales. En *Aplysia* ha desaparecido el ganglio parietal izquierdo, y el parietal derecho se encuentra ahora cerca del ganglio visceral fusionado único (fig. 11-21, *D*).

Los ganglios cerebrales son centros de coordinación, especialmente para locomoción y ventilación; es probable que de estos ganglios dependa el control de los tipos de conducta compleja. En el ganglio pedal reside el centro del control de la locomoción. Una red nerviosa subepidérmica es también importante en la actividad del pie, ya que probablemente actúa transmitiendo impulsos procedentes del ganglio pedal. Los pocos estudios efectuados en los ganglios viscerales indican cierta participación de los mismos en el funcionamiento del manto, branquias, osfradios, y órganos internos, pero la información al respecto es todavía escasa y no permite formular generalizaciones específicas.

ORGANOS DE LOS SENTIDOS. Procede incluir, entre los mismos, ojos, tentáculos, osfradios, y estatocistos. Los ojos son característicos de casi todos los gastrópodos, y se encuentran en número de uno en la base de cada tentáculo cefálico. En formas primitivas, como *Patella*, el ojo es una simple depresión que contiene células fotorreceptoras y pigmentarias (fig. 11-22, *A*), pero en gastrópodos más elevados la depresión se ha ocluido diferenciándose una córnea y un cristalino (fig. 11-22, *B*). Los ojos tentaculares de los gastrópodos son siempre directos, esto es, los fotorreceptores están dirigidos hacia la fuente de luz. Se encuentran los ojos más desarrollados entre los miembros pelágicos del grupo Heteropoda. En efecto, los ojos de estos cazadores de movimientos rápidos son de tipo telescópico y se suponen superiores a los de muchos peces. *Strombus*, forma reptante también rápida, posee ojos grandes situados en los extremos de largos pedúnculos. Sin embargo, los ojos de la mayor parte de los gastrópodos tienen como función única percibir luz.

En los prosobranquios se advierte un solo par de tentáculos cefálicos, mientras que en la mayor parte de pulmonados y opistobranquios se descubre la presencia de dos pares. Además de ser portadores de los ojos, los tentáculos cefálicos poseen células táctiles y quimiorreceptoras. En muchos pulmonados se aprecian nudosidades en el segundo par de tentáculos, y en los nudibranquios la mitad superior de la pared del tentáculo presenta pliegues parecidos a placas que aumentan el área de la superficie para quimiorrecepción. Estos tentáculos modificados de los nudibranquios son llamados rinóforos (fig. 11-11, *A* y *D*).

Como carácter típico cabe señalar en los gastrópodos la presencia de un par de estatocistos próximos entre sí localizados en el pie cerca de los ganglios pedales. En los nudibranquios y algunos otros opistobranquios, los estatocistos han emigrado para situarse cerca de los ganglios cerebrales.

La evolución del osfradio de los gastrópodos es en realidad paralela a la de las branquias. En los miembros de la familia primitiva Archaeogastropoda existe un osfradio para cada branquia, y es esencialmente idéntico al descrito para el molusco ancestral. En los demás prosobranquios, que poseen solamente una branquia, hay también un solo osfradio, que está situado en la pared de la

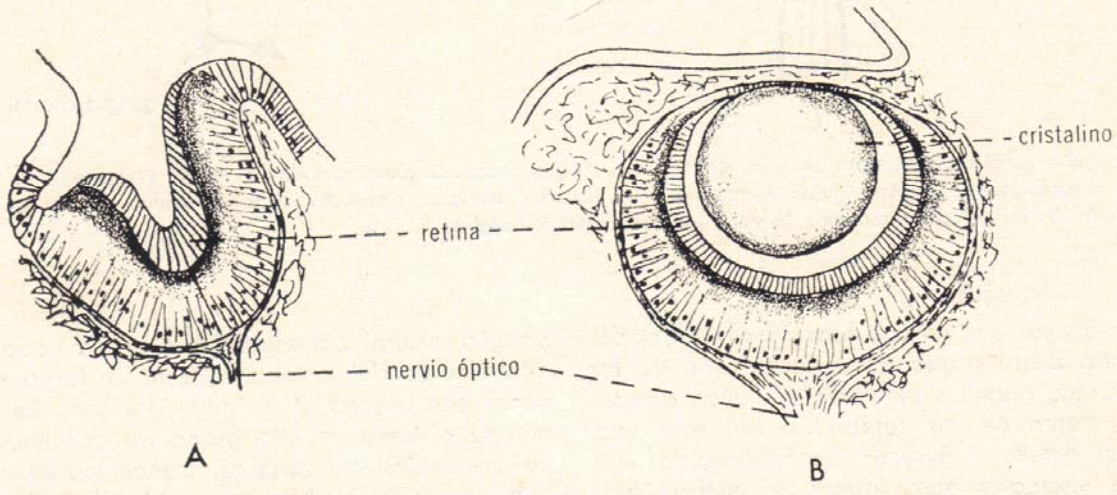


FIG. 11-22. Ojos de dos prosobranquios marinos. A, Lapa, *Patella*. B, *Murex*. (Ambas según Helger, tomado de Parker y Haswell.)

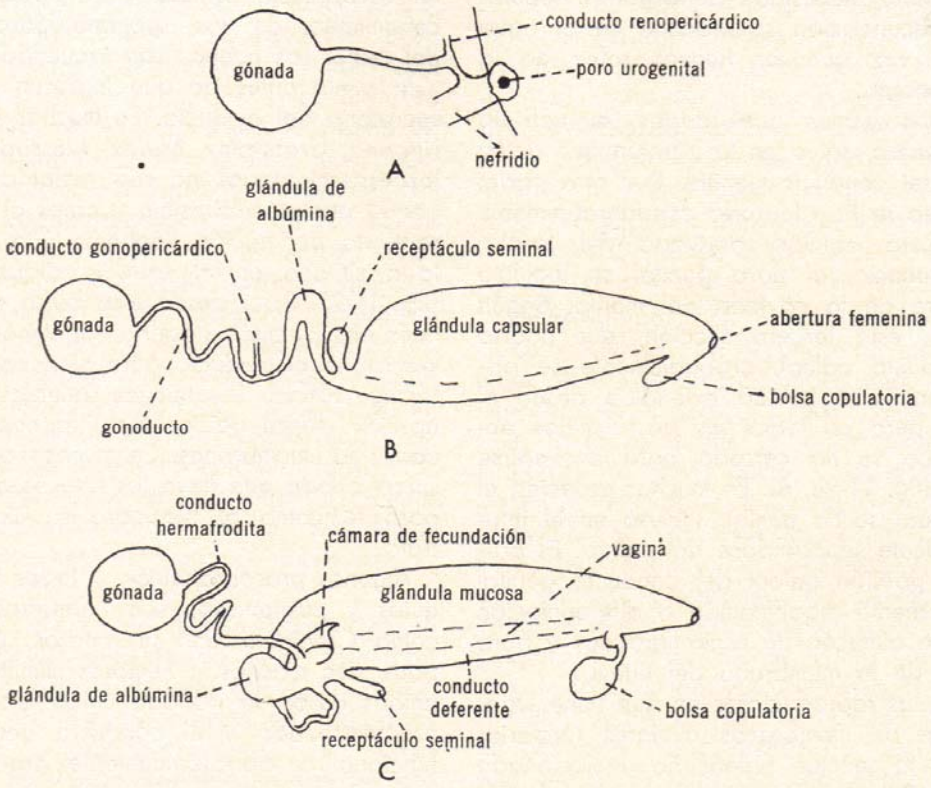


FIG. 11-23. Sistemas reproductores de tres gastrópodos. *A*, Tróquido, prosobranquio dioico primitivo. *B*, Sistema femenino del prosobranquio *Nucella*. *C*, La liebre marina, *Aplysia*, opistobranquio monoico. (Todas según Fretter.)

cavidad del manto por delante y por encima de la inserción de la branquia (figs. 11-10 y 11-19, *A*). En casi todos los casos, el osfradio se ha hecho filamentoso o se ha plegado, aumentando así el área de la superficie. Se comprueba desaparición del osfradio en los gastrópodos que han perdido la branquia, que poseen una cavidad del manto reducida, o que han adoptado una existencia estrictamente pelágica. Esta variación en la presencia de osfradio en los gastrópodos viene en apoyo del punto de vista de Yonge (1947), según el cual, el hecho de descubrir sedimento en el agua que pasa sobre las branquias sería una importante función del osfradio, aunque es muy posible que actúe también como quimiorreceptor. Este órgano está muy desarrollado en carnívoros y consumidores de materia orgánica descompuesta, los cuales pueden localizar carroña, jugos animales, o presas desde distancia considerable, a veces hasta de cerca de 200 cm, como *Cominella*. *Nassarius* y otros gastrópodos hacen ondear continuamente su sifón al mismo tiempo que se desplazan sobre el fondo. Es posible que el sifón posea quimiorreceptores y que actúe como un órgano sensorial, o bien que responda simplemente a la quimiorrecepción del osfradio.

Las estrellas de mar, caracoles, sanguijuelas, y otros predatores o rapaces desencadenan reacciones de escape manifiestas cuando se alimentan de gastrópodos. Esta respuesta suele consistir en introducción rápida en su concha, y seguramente es mediada por quimiorreceptores, ya que especies afines pero no rapaces no la producen. En unos casos es necesario contacto, en otros basta la mera presencia del predator, como el pie tubular aislado de una estrella de mar, para provocar la reacción de huida.

Sistema reproductor. Muchos gastrópodos son dioicos. La única gónada, ovario o testículo, está localizada en las espirales de la masa visceral próxima a la glándula digestiva (fig. 11-10). El gonoducto fluctúa desde una estructura muy sencilla a otra sumamente compleja, pero en todos los casos su desarrollo guarda relación estrecha con el nefridio derecho. En los arqueogastrópodos primitivos son funcionales ambos nefridios, y el del lado derecho proporciona salida para huevos o espermatozoos (fig. 11-23, *A*). Los gametos pasan por una especie de conducto que se extiende desde la gónada y se abre en diversos puntos del riñón; después son conducidos por este órgano a la cavidad del manto a través del nefridióporo. Vemos, pues, que el conducto genital está formado de dos elementos, el gonoducto propiamente dicho y el riñón derecho. En este tipo de sistema reproductor, los huevos poseen, cuando más envolturas gelatinosas producidas por el ovario, ya que el gonoducto carece de la facultad de elaborar membranas terciarias. No

hay, por lo tanto, necesidad de órganos copulatorios, y la fecundación se produce en el agua del mar una vez que los huevos salen de la cavidad del manto.

En todos los demás gastrópodos, el nefridio derecho degenera, salvo en la porción que actúa como parte del conducto genital. Por otra parte, dicho conducto se ha alargado considerablemente por una tercera adición, derivada del manto; como consecuencia, el poro genital se localiza en la abertura de la cavidad del manto. Según Fretter (1946), esta tercera sección, que podría llamarse conducto paleal, probablemente se originó como un surco ciliado extendido desde el nefridióporo, pero en todos los gastrópodos actuales el surco se ha cerrado para convertirse en conducto (fig. 11-23, *B*). En muchas especies, el conducto paleal se ha sumido incluso en el interior del hemocele separándose del manto. Es precisamente la porción paleal del conducto genital la que experimentó modificación o diferenciación para servir de almacén de espermatozoos y para la formación de la membrana del huevo.

En los sistemas reproductores en que tiene lugar la producción de membranas ovulares terciarias por parte de la sección paleal, ha evolucionado un pene, de manera que pueda producirse fecundación antes de formarse las cápsulas o cajas del huevo. Este pene es un pliegue o prolongación larga y cilíndrica de la pared corporal que se origina inmediatamente por detrás del tentáculo cefálico derecho. En algunos gastrópodos, como *Busycon*, el conducto deferente continúa abriéndose en la parte posterior de la cavidad del manto, y la sección paleal aparece en parte como un surco ciliado glandular, que se extiende hasta la extremidad del pene (fig. 11-10).

En otros, el surco se ha cerrado, y el conducto deferente desemboca en dicha extremidad del pene. Una parte, cuando menos, de la sección paleal forma una próstata para producir secreción seminal. El conducto procedente del testículo suele estar enrollado y brinda lugar de almacenamiento para los espermatozoos antes de la copulación. El conducto masculino en su totalidad consta, pues: de un conducto enrollado que parte del testículo, y que representa el gonoducto original; de una corta contribución renal al conducto deferente, y de un conducto deferente paleal que contiene la próstata.

En la hembra, se observa modificación de la sección paleal del oviducto, con objeto de formar una glándula de albúmina y una gran glándula gelatinosa o glándula caspular (fig. 11-23, *B*). Ciertas especies, como *Cerithium*, enclavan los huevos en la masa gelatinosa producida por la glándula de este nombre; ahora bien, en casi todos los prosobranquios superiores los huevos son encerrados en una cápsula. En el extremo del oviducto paleal proximal de la gónada hay un receptáculo seminal para recepción y almacenamiento de los espermatozoos procedentes del pene. Los huevos son fecundados también en este punto antes de que ingresen en la porción secretoria del oviducto. En muchos géneros, como *Littorina*, *Urosalpinx*, *Murex*, *Nassarius*, y *Busycon*, los espermatozoos no son recibidos directamente por el receptáculo seminal; antes al contrario, durante la copulación llegan a una bolsa copulatoria situada en el extremo distal del oviducto (fig. 11-23, *B*), y desde esta bolsa se dirigen después en dirección posterior siguiendo un conducto ventral en el oviducto para alcanzar así el receptáculo seminal. Los huevos salientes pasan por la porción dorsal del oviducto, donde les son aplicadas las membranas. En muchos casos, existe un surco ciliado que lleva los huevos desde el gonoporo femenino al pie para su fijación al substrato.

Algunos prosobranquios, y todos los opistobranquios y pulmonados son hermafroditas. Algunos, como *Crepidula*, son protandros, pero la mayor parte son machos y hembras simultáneamente. En ambos casos, la gónada única produce óvulos y espermatozoos, y el conducto genital se divide funcional o morfológicamente para el paso de unos y otros.

En *Aplysia*, liebre de mar, las secciones gonadal y renal del conducto genital forman un conducto hermafrodita común, en el cual se establece una separación, por medio de surcos, en dos canales en el extremo más distal a partir de la gónada (fig. 11-23, *C*). Uno de estos canales conduce espermatozoos al conducto deferente, el cual deriva de la parte inferior del conducto genital paleal. La sección media del conducto deferente está separada, pero solamente desde el punto de vista funcional, de las estructuras femeninas situadas encima. El conducto deferente continúa más allá de la abertura del sistema femenino a la extremidad del pene. La porción paleal de dicho sistema se divide en una vagina y un oviducto; la primera comunica con un receptáculo seminal, que se supone recibe espermatozoos directamente del pene. Existe también una bolsa copulatoria cuya función exacta es todavía desconocida.

En la mayor parte de opistobranquios constituye regla la copulación con fecundación mutua. *Aplysia* y algunos géneros afines se caracterizan por formar cadenas de animales en trance de copulación, de manera que un miembro dado de la cadena recibe espermatozoos del animal que está detrás y se los proporciona al que está adelante. En algunos opistobranquios ocurre inseminación por impregnación hipodérmica.

El sistema hermafrodita de los pulmonados sigue en esencia el mismo plan general descrito para *Aplysia*, discrepando solamente en detalles. En el caracol terrestre europeo *Helix*, que ha sido ampliamente estudiado, la parte anterior de

la porción femenina del aparato reproductor posee una glándula mucosa arborescente, cuya función es seguramente lubricante, y un saco oval en dardo, que secreta una espícula calcárea (fig. 11-14). Antes de la copulación la pareja de caracoles se comporta de una manera muy peculiar. Los dos animales se aproximan uno a otro, y cuando ya están muy cerca los dardos calcáreos de ambos son impulsados con gran fuerza sobre la pared corporal del individuo opuesto. Más tarde, el saco correspondiente secreta un nuevo dardo. Después de esta forma violenta de estimulación se produce la copulación introduciendo cada animal su pene en la vagina del otro. Los espermatozoos están unidos como espermatóforos y la fecundación es recíproca. El pene en los pulmonados se encuentra en el interior del extremo externo del sistema reproductor masculino hasta el momento en que sobreviene la protrusión.

Crepidula, o conchas en chinela, constituyen un género protándrico hermafrodita cuyo ciclo vital ha sido ampliamente estudiado por Coe (1936). En este grupo de prosobranquios, los individuos tienden a vivir amontonados unos sobre otros (fig. 11-24, *A*). Los ejemplares jóvenes son siempre machos. Esta fase inicial es seguida por un periodo de transición durante el cual degenera el sistema reproductor masculino; ahora, el animal se desarrolla como hembra, o como otro macho. El sexo de estos individuos mayores recibe la influencia, cuando menos parcial, de la presencia o ausencia de otros sexos en la asociación. Un antiguo macho conservará su sexo todo el tiempo que permanezca fijado a una hembra, pero si se le separa o aísla, se desarrollará con carácter de hembra. La presencia de un gran número de machos hace que algunos de ellos se conviertan en hembras. Cuando el individuo se transforma en hembra ya permanece en ese estado.

Embriogenia. Los huevos de los prosobranquios primitivos son fecundados externamente, y unas veces son puestos uno a uno, y otras aglomerados en masas o cintas gelatinosas. Ahora bien, la mayor parte de los prosobranquios, pulmonados de agua dulce, y opistobranquios disponen de membranas ovulares mucho más desarrolladas. En algunas especies, como *Littorina*, cada huevo es rodeado de albúmina y cubierto por una concha, y después un número considerable de estos huevos son enclavados en una masa de gelatina. En otras muchas, como *Crepidula*, *Busycon*, y los pulmonados de agua dulce, *Physa* y *Ancylus*, varios huevos incrustados en una masa de albúmina son envueltos por una caja o cápsula única, la cual es planctónica o se fija al substrato. El tamaño y forma de la cápsula y la naturaleza de su pared, que puede ser coriácea o gelatinosa, varían notablemente y constituyen característica de la especie. En la figura 11-24

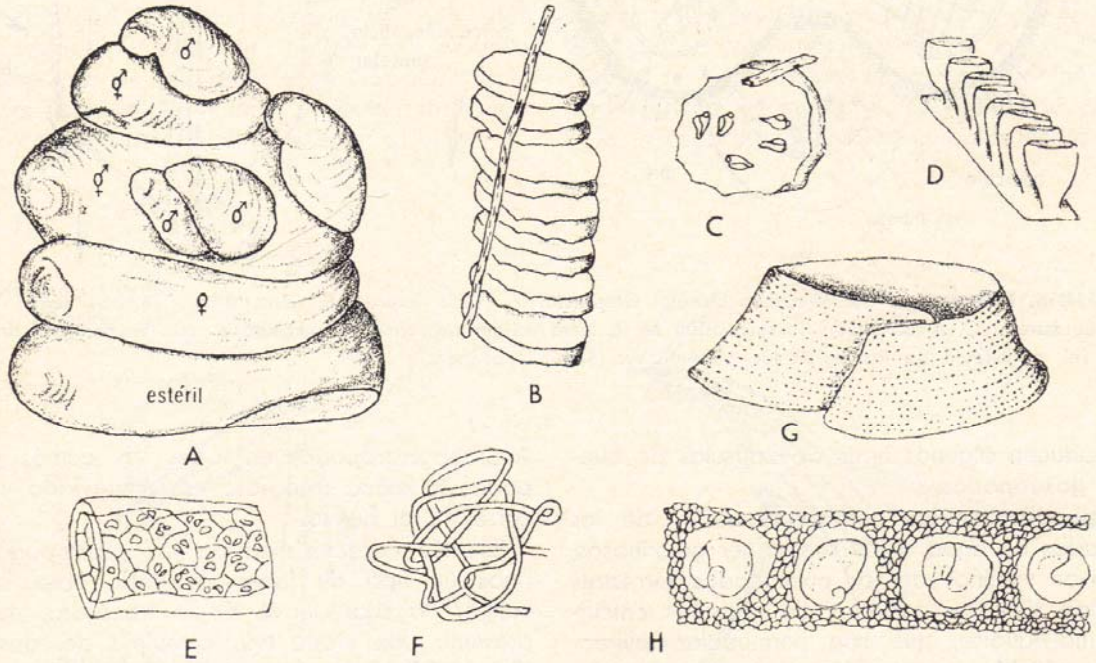


FIG. 11-24. A, Grupo de conchas chinela, *Crepidula*. Dos individuos se encuentran en el proceso de cambio del sexo masculino al femenino. El macho de la parte superior fecundará a la hembra de la inferior, una vez alcanzada la fase de hembra. (Según Coe.) *B* a *D*, Cajas de pergamino para los huevos. *B* y *C*, *Busycon*. *D*, *Conus*. *E* y *F*, Tira gelatinosa de huevos de la liebre de mar, *Aplysia*. *E*, Corte aumentado de tamaño. *F*, Tira completa. *G* y *H*, Cápsula de granos de arena para huevos de la concha luna, *Lunatia heros*. *G*, Cápsula entera. *H*, Corte de la cápsula. (*B* a *H*, según Abbott.)

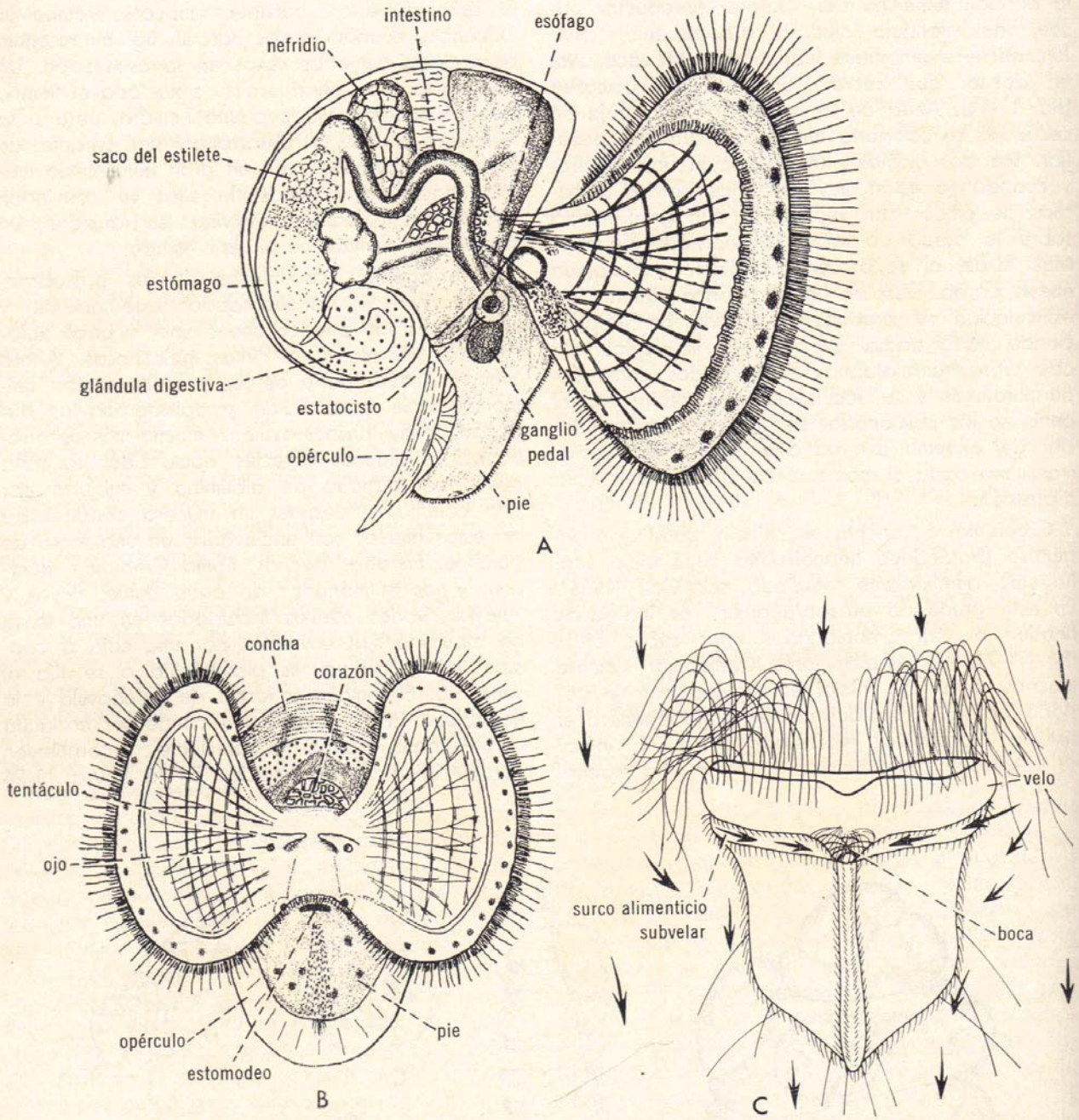


FIG. 11-25. Larva veliger de la concha chinela, *Crepidula*. A, Vista lateral. B, Vista frontal (Ambas según Werner, tomado de Raven.) C, Alimentación de suspensión en la larva veliger temprana de *Archidoris*. Las flechas indican la dirección del movimiento de las partículas alimenticias. (Según Thompson.)

se reproducen algunos tipos de cápsulas de huevos de gastrópodos.

Las cápsulas de los opistobranquios y de los pulmonados de agua dulce suelen ser gelatinosas; los huevos vitelinos de los pulmonados terrestres están casi siempre rodeados de cápsulas calcificadas individuales, que son permeables, evitándose la pérdida excesiva de agua por depósito de las mismas en lugares protegidos de la humedad.

Tan sólo se encuentra larva trocófora de nado libre en los miembros primitivos de la familia Archaeogastropoda; en todos los demás gastrópodos la etapa trocófora está abreviada y transcurre en el huevo.

Es más característica de los gastrópodos marinos un tipo de larva de nado libre llamada veliger, la cual deriva de la trocófora, pero representa una etapa más compleja del desarrollo (fig. 11-25). El carácter típico de esta larva es su órgano natatorio, llamado velo, que consta de dos grandes pliegues semicirculares portadores de largos cilios. El velo forma como una prolongación hacia afuera de la prototroca de la trocó-

fora. En otras estructuras de la larva velíger se advierte mayor grado de desarrollo que el observado en la trocófora. Así, vemos que aparecen pie, ojos y tentáculos; la concha, ya existente en la larva trocófora, adopta disposición espiral en la velíger a causa del crecimiento desigual; surge el estomodeo en el interior de las estructuras bucales y el esófago, y conecta con el estómago; se forman también los músculos retractores larvarios.

La larva velíger es un alimentador de suspensión, y los largos cilios del velo no sólo actúan en la locomoción sino también en la alimentación. El movimiento de dichos cilios pone las partículas suspendidas en contacto con cilios más cortos existentes en un surco alimenticio subvelar, donde éstas después de mezclarse con moco son llevadas a la boca (fig. 11-25, *C*).

Durante el curso de la etapa velíger tiene lugar la torsión, y la concha y masa visceral experimentan una contorsión o retorcimiento de 18 grados en relación con la cabeza y el pie. Procede señalar que la conformación espiral de la concha no depende de la torsión, sino que generalmente la precede. El fenómeno de la torsión puede producirse muy rápidamente (en unos tres minutos en la lapa marina *Acmaea*), o ser un proceso gradual (diez días en el prosobranquio terrestre *Pomatias*). En muchos arqueogastrópodos, *Haliotis*, *Patella*, y *Calliostoma* entre ellos, se produce la torsión en dos fases de 90 grados cada una, la primera relativamente rápida y la segunda más gradual.

El desarrollo del músculo retractor de la larva es seguramente la causa primaria de la torsión cuando ésta es rápida (fig. 11-26). Este músculo está compuesto de seis grandes células musculares en forma de huso, las cuales conectan formando un haz, con el lado derecho, anterior a la torsión, del ápice de la concha. El extremo opuesto del haz se despliega en abanico en el pie rudimentario, manto, y región del estomodeo. Cuatro de estas células son falciformes al iniciar su desarrollo, pero se enderezan inmediatamente antes de llegar a un estado funcional. La torsión coincide, y probablemente depende en gran medida del enderezamiento o desarrollo asimétrico de estas células, el cual obliga a torcerse al pie y a la masa visceral.

A medida que progresa el desarrollo, la larva velíger llega a un punto en que no sólo puede nadar valiéndose del velo, sino que la formación del pie es ya más que suficiente para permitir reptación al animal. A continuación, y en forma gradual, el velo se va empequeñeciendo, y el gastrópodo joven adopta el modo de locomoción propio del adulto.

La embriogenia de los opistobranquios resume diversas etapas de su evolución. Así, vemos que en la larva velíger se produce torsión, aunque no completa, que es seguida de distorsión. En los nudibranquios, que carecen de concha en la etapa adulta, aparece ésta en la larvaria, aunque el animal la pierde durante la metamorfosis.

A la larva trocófora, cuando existe, sigue siempre la velíger; ahora bien, en casi todos los gastrópodos marinos la etapa trocófora transcurre en el huevo, y la larva velíger representa la etapa de maduración. Algunos prosobranquios marinos, especialmente los miembros de la familia Neogastropoda, casi todos los prosobranquios de agua dulce, y todos los pulmonados, no tienen larva de nado libre, aunque pueden reconocerse dentro del huevo las etapas trocófora y velíger. Al llegar a maduración, sale de la concha protectora un caracol diminuto. Unos cuantos gastrópodos, entre ellos algunas especies de *Littorina*, y los prosobranquios dulceacuícolas de la familia

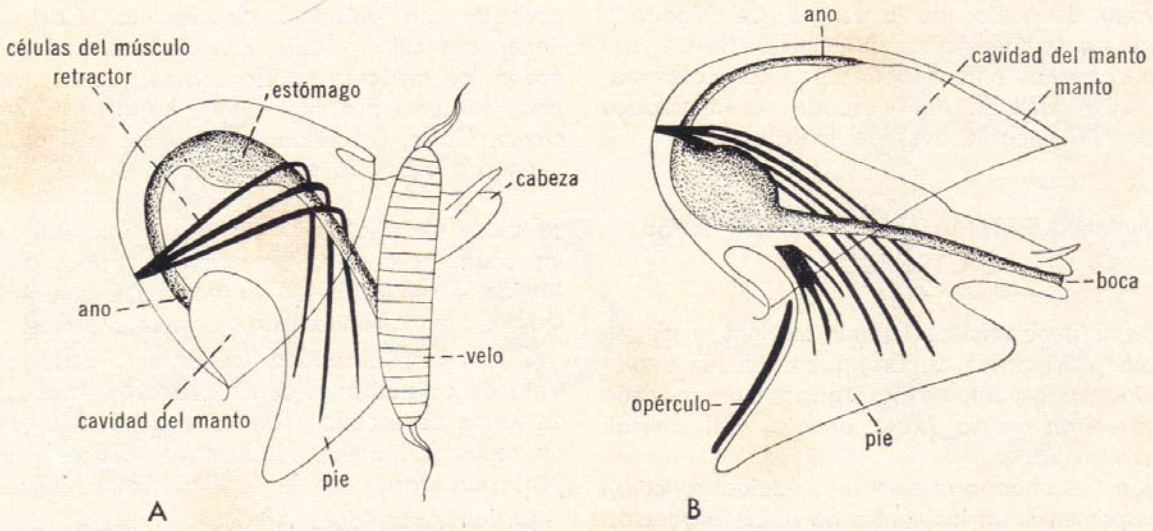


FIG. 11-26. Torsión en la larva velíger de *Patella*. A, Pretorsión. B, Postorsión. (Según Crofts.)

Viviparidae (*Viviparus* y *Campeloma*), son ovovivíparos.

Importancia económica. Los gastrópodos sirven como alimento a otros muchos animales, pero los principales enemigos de los gastrópodos acuáticos son peces, aves acuáticas, y mamíferos, muchos de los cuales se han adaptado a una dieta de moluscos. Los caracoles de tierra sirven como alimento a salamandras, aves, y pequeños mamíferos.

El hombre utiliza como alimento diversas especies de gastrópodos en diferentes partes del mundo. El abulón *Haliotis*, del litoral occidental, es consumido en California, pero la ley del estado prohibe su exportación; se consumen caracoles marinos en la región meridional de Florida. A los norteamericanos, si exceptuamos los clientes de restaurantes franceses, no les agradan los caracoles, pero en el sur de Europa el caracol terrestre *Helix pomatia* es considerado un bocado exquisito.

De mayor importancia para la economía mundial son las actividades destructoras de algunos gastrópodos. Ya se ha mencionado la acción rapaz de los murícidos sobre las ostras; algunas especies de caracoles terrestres y babosas causan grandes daños en los cultivos. Las babosas atacan tanto las porciones aéreas como las subterráneas de las plantas, y son una verdadera plaga en invernaderos y huertas. Diversas especies de caracoles como *Zonitoides* producen daños considerables en jardines y huertos del occidente de Estados Unidos. Recientemente se ha hecho una tentativa para erradicar las especies destructoras en las granjas del occidente del país, valiéndose de algunas especies de caracoles carnívoros procedentes del Pacífico meridional. Todavía no se conoce el resultado de esta tentativa.

Desde el punto de vista médico, los caracoles poseen considerable importancia como huéspedes intermedios de muchos trematodos parásitos del hombre y animales domésticos. En los caracoles de agua dulce tienen lugar diversas etapas del desarrollo de duelas de la sangre, del hígado y pulmón, en varias partes del mundo donde son epidémicas estas enfermedades. Los caracoles marinos sirven también de huéspedes a trematodos parásitos de peces y aves del litoral.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE GASTROPODA

Subclase Prosobranchia. Formas marinas y dulceacuícolas portadores de branquias, en las cuales la cavidad del manto y los órganos que contiene se encuentran en la parte anterior del animal. Poseen concha.

Orden Archaeogastropoda (Aspidobranchia). Formas primitivas en las cuales no se ha producido pérdida de la aurícula derecha y riñón, y que por lo tanto poseen dos branquias, dos aurículas, y dos riñones. La branquia derecha puede ser más pequeña o no existir, pero incluso si solamente hay una branquia, ella es bipectinada. El sistema nervioso no está nunca concentrado. La concha es espiral o simétrica secundariamente en las lapas. Casi todos son marinos, aunque hay unas cuantas especies de agua dulce. Incluye formas de conchas perforadas o con hendiduras, *Scissurella, Haliotis;* lapas de bocallave, *Emarginula, Puncturella, Diodora;* lapas, *Patella, Acmaea;* y las conchas de copa, *Margarites, Calliostoma, Trochus, Monodonta.* Especies del género Neritacea, *Neritina, Nerita, Helicina,* y *Proserpina,* han invadido zonas salobres, de agua dulce y terrestres en todo el mundo, y más en los trópicos.

Orden Mesogastropoda (Pectinibranchia). Posee solamente una branquia, una aurícula y un riñón; han desaparecido las estructuras correspondientes al lado derecho, después de la torsión; a veces hay opérculo, y la probóscide es típica. Son principalmente marinos, aunque existen muchos géneros dulceacuícolas. Es el orden mayor entre los gastrópodos e incluye muchas especies comunes: *Valvata,* margaritas, *Littorina;* la especie pelágica *Janthina;* las conchas chinela, *Crepidula; Strombus, Lambis, Cerithium, Nassarius;* los patícidos perforadores, *Polinices, Sinum, Natica;* los heterópodos pelágicos nadadores, *Atlanta, Carinaria;* las conchas vermiformes, *Vermetus;* y los caracoles de agua dulce, *Viviparus, Campeloma, Hydrobia, Goniobasis.* Los miembros de la familia de operculados Pomatiasidae y Cyclophoridae son terrestres, y viven casi exclusivamente en los trópicos.

Orden Neogastropoda (Stenoglossa). Difiere este orden de los mesogastrópodos porque sus miembros presentan osfradio bipectinado, sistema nervioso concentrado, y concha provista casi siempre de conducto de sifón. Las especies carnívoras tienen probóscide con rádula que posee dos o tres grandes dientes en cada hilera, y algunas cuentan con glándula de veneno. Casi todas tienen opérculo y todas son marinas. Incluye este orden los murícidos perforadores, *Murex, Urosalpinx, Purpura; Busycon, Oliva, Mitra, Voluta, Buccinum, Colus, Fasciolaria;* y géneros con glándula venenosa asociada con la rádula, *Conus, Terebra.*

Subclase Opisthobranchia. Poseen una aurícula y un riñón, pero muestran diversos grados de distorsión y reducción de la concha y cavidad del manto. Hermafroditas; enteramente marinos.

Orden Cephalaspidea. De aspecto vesicular. Se trata de opistobranquios excavadores, con cabeza en forma de escudo. Concha y cavidad del manto no reducidas. *Bulla, Scaphander, Philine,* y miembros parasitarios de la familia Pyramidellidae.

Orden Anaspidea. Afisoides o liebres de mar. Concha interna pequeña; cavidad del manto re-

ducida en el lado derecho. Opistobranquios reptantes o nadadores. *Aplysia, Akera.*

Orden Thecosomata. Mariposas de mar o pterópodos provistos de concha. Opistobranquios planctónicos con grandes parapodios. Cavidad del manto no reducida. *Limacina, Cavolina, Spiratella, Clio, Cuvierina.*

Orden Gymnosomata. Pterópodos sin concha. Especies del plancton que carecen de concha y cavidad del manto; aletas parapodiales ventrales. *Pneumoderma, Cliopsis.*

Orden Notaspidea. Casi siempre concha interna; no poseen cavidad del manto; una prolongación del manto en forma de falda cubre la branquia en el lado derecho. Muchos con aspecto de babosas. *Pleurobranchus.*

Orden Acochlidiacea. Opistobranquios diminutos con giba o masa visceral carente de concha. Vive entre partículas de arena. *Acochlidium.*

Orden Sacoglossa. Opistobranquios con concha, parecidos a babosas con rádula modificada y faringe con capacidad de bombeo para aspirar alimentos situados sobre algas. *Elysia, Alderia.*

Orden Nudibranchia. Babosas de mar o nudibranquios; carecen de concha y cavidad del manto; cuerpo secundariamente simétrico. Branquias secundarias alrededor del ano, o excrecencias superficiales o prolongaciones córneas. *Tritonia, Eolidia, Doris.*

Subclase Pulmonata. Poseen los miembros de esta subclase una aurícula y un riñón; branquias ausentes y cavidad anterior del manto convertida en cámara vascularizada para respiración en aire o secundariamente para agua. Sistema nervioso concentrado y simétrico. Con frecuencia existe concha, pero nunca opérculo. Hermafroditas, desarrollo directo. Son terrestres y de agua dulce; unos pocos marinos.

Orden Stylommatophora. Pulmonados con dos pares de tentáculos y ojos situados en las puntas del par posterior. Enteramente terrestres; casi todos caracoles de tierra. Incluye *Helix, Polygyra, Retinella, Pupa, Janella,* y las babosas terrestres *Deroceras, Philomycus, Pallifera, Testacella, Limax.*

Orden Basommatophora. Pulmonados con un par de tentáculos; ojos cerca de la base del tentáculo. Formas primariamente de agua dulce. Necesitan aire para respiración, aunque algunos toman agua en la cavidad del manto, y unos pocos han desarrollado branquias secundarias. Algunas especies terrestres, y otras formas marinas en aguas litorales. Incluye *Lymnaea, Planorbis, Physa,* y las lapas de agua dulce *Ferrissia, Ancylus.*

CLASE AMPHINEURA (ANFINEUROS)

Consta esta pequeña clase de moluscos marinos con cabeza reducida y sistema nervioso simétrico no ganglionado bilateralmente. Se divide en dos subclases: Polyplacophora (poliplacóforos), que incluye los conocidos quitones y, Aplacophora (aplacóforos), grupo muy pequeño de moluscos vermiformes. Estos últimos son tan anómalos y especializados que se estudiarán separadamente después de los quitones.

Los poliplacóforos (lorigados) se consideran generalmente como los más primitivos de los grupos de moluscos existentes, lo cual es sin duda cierto en cuanto se refiere a algunos caracteres de su embriogenia y de su anatomía interna, pero que en otros aspectos son más bien especializados. Los quitones han seguido viviendo en el substrato ancestral duro, habiéndose adaptado perfectamente para adherirse a rocas y conchas. Son estos moluscos bilateralmente simétricos con cuerpo ovoideo muy aplanado en sentido dorsoventral (fig. 11-27, *A*). Se observa en ellos desaparición virtual de la cabeza netamente definida del molusco ancestral, así como de los tentáculos y

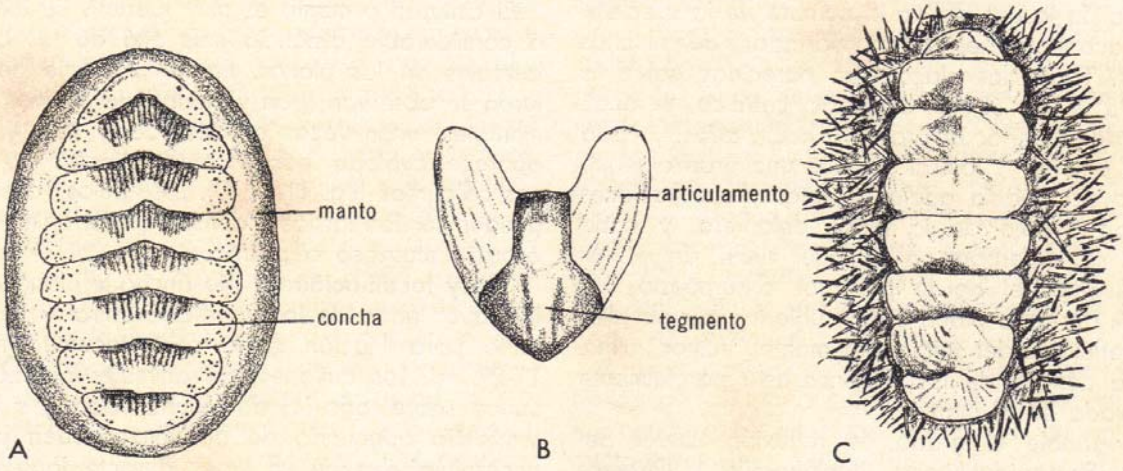


FIG. 11-27. *A, Chaetopleura apiculata,* quitón común de la costa del Atlántico. (Según Pierce.) *B,* Placa única de la concha *Katharina. C, Chiton.* (Según Borradaile y otros.)

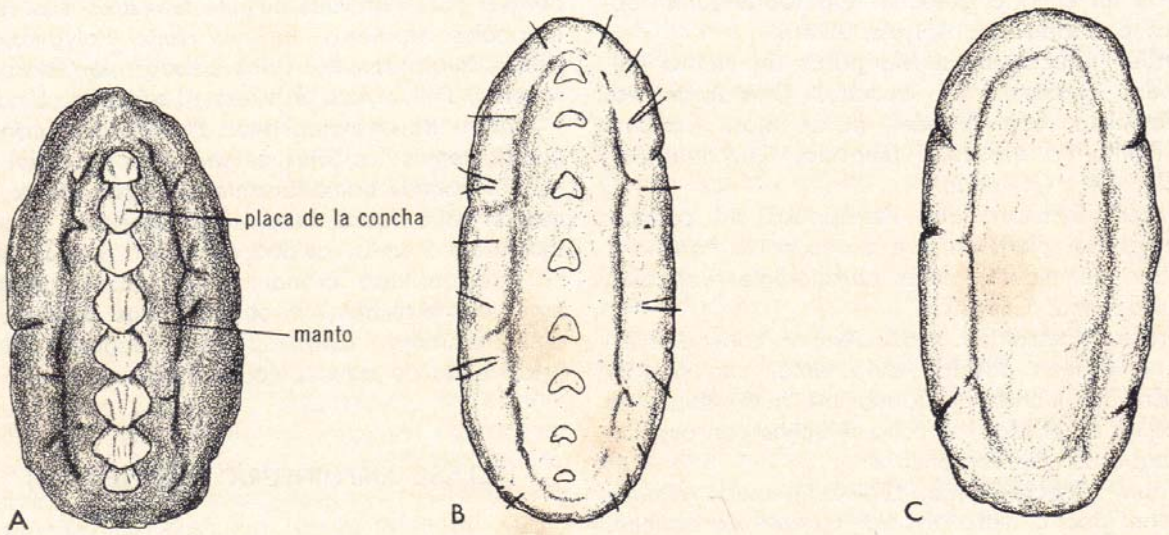


FIG. 11-28. Tres quitones (vista dorsal), mostrando diversos grados de reflexión del manto sobre las placas de la concha. A, *Katharina*. B, *Symmetrogephyrus*. C, *Amicula*. (B y C, según Abbott.)

ojos cefálicos. El manto, que suele llamarse cinturón en los quitones, es muy fuerte, y el pie es ancho y plano para facilitar la fijación al substrato duro.

El tamaño de las diversas especies de quitones varía desde unos cuatro centímetros de longitud en el pequeño quitón de la costa del Atlántico, *Chaetopleura apiculata* (fig. 11-27, *A*) y el del Golfo de México, *Ischnochiton papillosus*, a más de treinta centímetros en la especie gigante del Pacífico, *Amicula stelleri* (fig. 11-28, *C*). Ahora bien, la mayor parte de las especies tienen unos 7 centímetros de longitud. Los quitones no suelen presentar colores brillantes; son frecuentes matices rojo, pardo, gris amarillento, amarillo y verde.

Concha y manto. El carácter más peculiar de los quitones es su concha (fig. 11-27, *C*). La cúpula sólida del molusco ancestral se ha divido en ocho placas transversales superpuestas, anchas y algo convexas. Es precisamente de la naturaleza de la concha de la que deriva el nombre de la subclase Polyplacophora, es decir, portador de muchas placas. Todas las placas son parecidas, salvo la primera y la última llamadas cefálica y anal. El borde posterior se proyecta hacia atrás, y cada borde anterior y lateral sostiene una gran ala que se proyecta hacia adelante. Estas prolongaciones encajan debajo de la placa delantera, y cada placa se superpone a la que viene detrás. Si exceptuamos el borde posterior superpuesto, los bordes de cada placa están cubiertos por un pliegue reflejado del tejido del manto. Vemos, pues, que la concha de los quitones está parcialmente enclavada en el manto.

Es variable el grado de reflexión lateral del manto. En *Lepidochitona*, *Placiphorella*, y *Chaetopleura* (fig. 11-27) queda al descubierto la mayor parte de la anchura de la placa. En *Katharina* solamente queda sin cubrir la sección media de cada placa, de manera que la parte visible de la concha se ofrece a la vista como una tira estrecha media que se extiende sobre la superficie dorsal del animal (fig. 11-28, *A*). En *Symmetrogephyrus* solamente es visible el vértice de cada placa (fig. 11-28, *B*). Por último, en *Amicula*, la concha está completamente cubierta por el manto (figura 11-28, *C*).

Las placas de la concha están compuestas de dos capas solamente (fig. 11-27, *B*). La capa superior, llamada tegmento, consta de una matriz orgánica de conquiolina impregnada de carbonato de calcio, con dibujos esculpidos en su superficie externa. Debajo del tegmento se encuentra una capa más densa y gruesa llamada articulamento, compuesta totalmente de carbonato de calcio. Las prolongaciones anteriores articuladas de cada placa están compuestas de la segunda capa solamente.

El cinturón o manto es muy fuerte y se extiende a considerable distancia más allá de los bordes laterales de las placas. En la superficie del cinturón se observan gran variedad de motivos ornamentales; unas veces es desnuda y lisa, y otras aparece cubierta por escamas, "pelos" o espinas calcáreas (fig. 11-27, *C*). Los "pelos" o espinas pueden ser tan largos y densos que el animal tome aspecto musgoso o peludo.

Pie y locomoción. El pie ancho y plano ocupa la mayor parte de la superficie ventral y funciona tanto para fijación como para locomoción (fig. 11-29, *A*). Los quitones son animales perezosos y lentos, sobre todo los de alguna edad, y si hallan suministro adecuado de alimento pueden permanecer inmóviles en un lugar durante lapsos prolongados. Arey y Crozier (1919) observaron un ejemplar voluminoso de *Chiton tuberculatus* adhe-

rido durante nueve meses al frente vertical de un muelle de concreto en Bermuda. Durante este tiempo el animal sólo se desplazó en una zona de unos cuantos centímetros, y con frecuencia permanecía inmóvil varias semanas. El pie secreta una cantidad relativamente pequeña de moco, y la propulsión tiene lugar por ondas musculares exclusivamente.

La adherencia se efectúa valiéndose del pie y del cinturón; se utiliza el primero en condiciones normales, pero si el animal es hostigado recurre también al cinturón. Esta estructura se adhiere firmemente al substrato, elevándose entonces el borde interno, lo cual crea un vacío que capacita al animal para asirse muy tenazmente. Suelen encontrarse quitones solamente sobre conchas y rocas lisas, ya que las superficies no rugosas brindan adherencia más perfecta.

La división de la concha en placas transversales y la articulación mutua de éstas hace posible que el quitón pueda enrollarse como una bola. Es muy probable que tal fenómeno represente un mecanismo de defensa, ya que solamente se produce cuando el animal es expulsado del lugar en que se encuentra, lo que en condiciones normales es en verdad raro. Sin embargo, la flexión del cuerpo capacita al quitón para moverse y adherirse a superficies francamente curvas.

Circulación del agua e intercambio de gases. La adaptación para la vida sobre superficies rocosas ha ocasionado cambios manifiestos en las branquias y cavidad del manto de los quitones, si las comparamos con el molusco ancestral. En efecto, el intenso aplanamiento dorsoventral del cuerpo ha obliterado virtualmente la amplia cámara posterior original, y la cavidad del manto se ha extendido hacia adelante como un surco sobre ambos lados del cuerpo entre el pie y el borde del manto o cinturón (véase la figura 11-29, *A*).

En lugar de un par de branquias, poseen gran número de ellas apareadas, dispuestas en serie lineal en los dos canales del manto (fig. 11-29, *A*). El número de pares varía en diferentes especies e incluso dentro de la misma especie. Por ejemplo, en *Lepidopleurus asellus* fluctúa entre 11 y 13 pares, mientras que *Tonicella marmorea* posee de 19 a 26 pares. Desde el punto de vista estructural, los filamentos branquiales del quitón son prácticamente idénticos a los del molusco ancestral, aunque los bordes laterales son más redondeados en los quitones (fig. 11-29, *B*). Yonge (1939) considera que el gran número de branquias de los quitones depende de la multiplicación del par único original. Con la depresión del cuerpo y la prolongación de la cavidad del manto en forma de canales laterales superficiales, no quedó espacio adecuado para un solo par de grandes branquias, y en su virtud evolucionaron un gran número de branquias más pequeñas.

Como consecuencia lógica de los cambios en la cavidad del manto y en el número de branquias, se impuso también la necesidad de un cambio en la vía de circulación del agua. Los bordes del manto del quitón se mantienen firmemente adheridos al substrato haciendo del surco paleal una cámara cerrada. Dentro del surco, las branquias cuelgan desde el techo en curva descendente, y sus extremos toman contacto con el borde inferior del pie. De esta forma, las branquias dividen el canal del manto en una cámara inhalante ventrolateral y otra exhalante mediodorsal. A cada lado del canal del manto, y hacia el extremo anterior, los bordes del manto se levantan para formar dos aberturas inhalantes. El agua ingresa en cada cámara inhalante por estas aberturas anteriores, corre a lo largo del surco, y pasa a través de las branquias a cada cámara exhalante dorsal.

Las dos corrientes exhalantes convergen posteriormente y llegan al exterior por una o dos aberturas exhalantes creadas por elevación local del manto. Las flechas en la figura 11-29, *A*, indican el curso de las corrientes de agua en *Lepidochitona*.

Nutrición. La mayor parte de los quitones son herbívoros y se alimentan de algas unicelulares o pluricelulares que obtienen por raspado de las superficies de rocas y conchas. La boca se encuentra situada en la superficie ventral delante del pie, y se abre en una cavidad bucal revestida de quitina (fig. 11-29, *A*). En la parte posterior de esta cavidad desemboca un largo saco radular, de la misma forma que lo hace una evaginación más pequeña y más ventral, llamada saco de la subrádula (fig. 11-29, *C*). Formando parte de este último destaca una estructura sensorial en forma de cojín, el órgano de la subrádula, que cuelga desde el techo. En la pared dorsal anterior de la cavidad bucal desembocan un par de glándulas salivales.

Cuando el quitón se alimenta se produce protrusión del órgano de la subrádula que se aplica a la roca. Si hay alimento, el odontóforo y su rádula se proyectan desde la boca y comienzan a raspar. Al retraerse la rádula, las partículas alimenticias acumuladas llegan bajo presión al techo de la cavidad bucal desde donde son dirigidas al esófago. En forma periódica, durante la alimentación el órgano de la subrádula asoma al exterior y prueba el substrato. La secreción salival carece de enzimas y actúa simplemente como lubricante de la rádula y como medio de transporte de partículas alimenticias.

Dichas partículas, ya mezcladas con moco, desde la cavidad bucal llegan al esófago el cual las conduce al estómago por medio de un conducto alimenticio ciliado (fig. 11-29, *C* y *D*). A lo largo de este trayecto se mezcla el alimento con secreciones de amilasa producidas por un par de

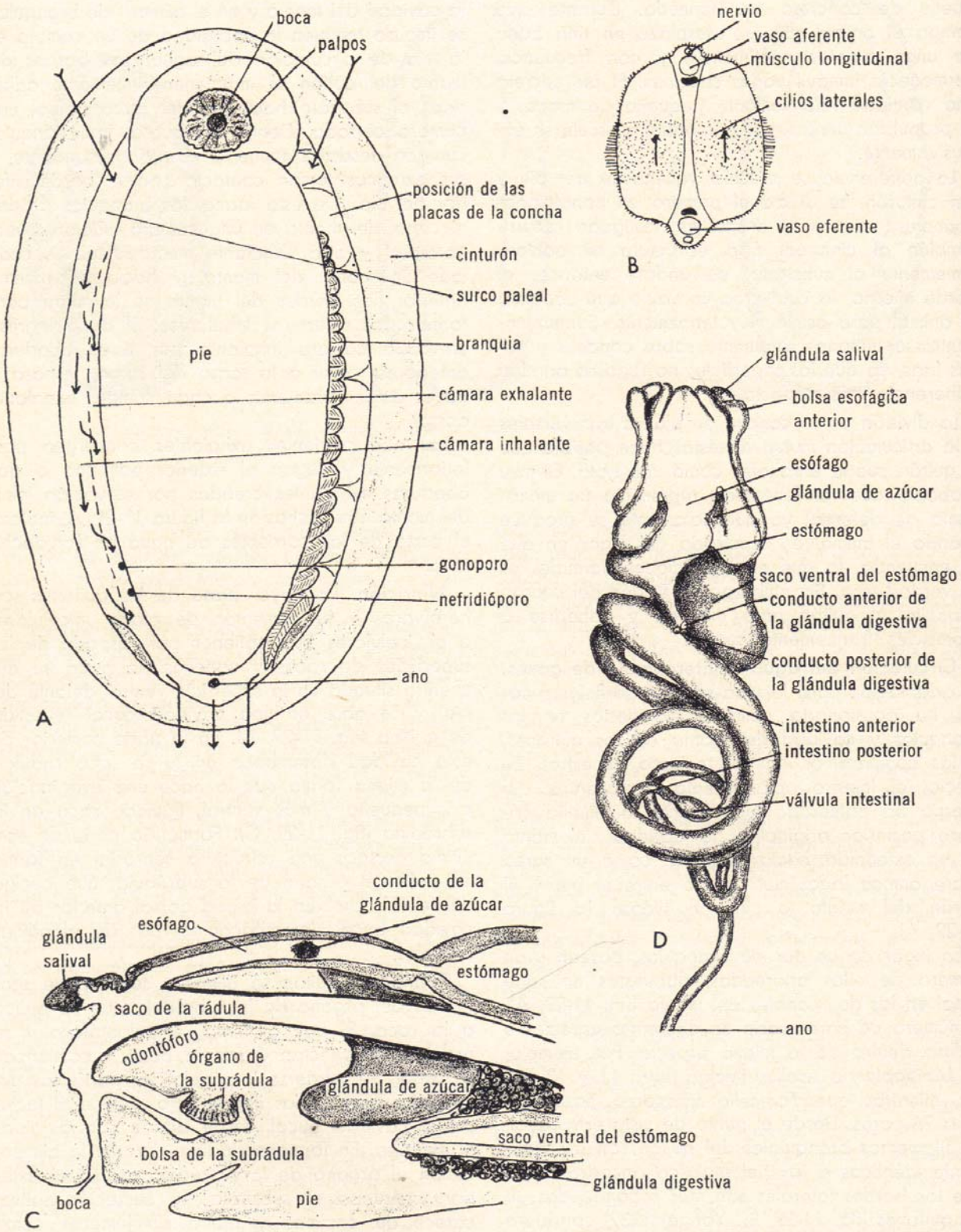


FIG. 11-29. El quitón, *Lepidochitona cinereus*. *A*, Surco del manto en el que se advierte la dirección de las corrientes de agua (vista ventral). *B*, Corte transversal por el eje de la branquia. Las flechas indican la dirección del agua sobre la superficie del filamento. (*A* y *B* según Yonge.) *C*, Región bucal (vista lateral). *D*, Aparato digestivo (vista dorsal). (*C* y *D*, según Fretter.)

grandes glándulas esofágicas (o glándulas de azúcar) cuyos conductos se abren aproximadamente en el tercio medio del esófago.

Este último órgano desemboca en la parte anterior de un estómago de forma irregular, que contiene un gran saco ventral, donde el alimento se mezcla con secreciones proteolíticas procedentes de la glándula digestiva, la cual desagua en el estómago por dos conductos. Las contracciones gástricas ayudan a mezclar el alimento y las enzimas, y junto con una acción de tipo ciliar, lo movilizan hacia la parte anterior del intestino. La digestión es casi enteramente extracelular y se produce en la parte anterior del intestino y en el estómago; las paredes de estas dos estructuras son también lugares principales de absorción.

La glándula digestiva constituye almacén importante de productos alimenticios, principalmente grasas; el glucógeno se deposita en las paredes del intestino y en el pie.

Las asas del intestino anterior se continúan con un intestino posterior enrollado (fig. 11-29, *D*), y entre ambos existe un esfínter, que forma una válvula intestinal. Los productos de desecho que abandonan el intestino se mezclan con moco que les presta consistencia, y que es secretado a lo largo del aparato digestivo en su totalidad. A medida que este bolo alimenticio compacto ingresa en el intestino posterior, la válvula intestinal lo divide en pequeñas bolitas fecales. Por otra parte, esta misma válvula retarda el paso del alimento por el estómago e intestino anterior, con objeto de dar tiempo para la digestión y absorción.

Las vías ciliadas desplazan los productos fecales por el intestino posterior donde adquieren aún más consistencia. El ano desemboca en la línea media inmediatamente detrás del borde posterior del pie, y los productos excrementicios son arrastrados por la corriente exhalante.

Circulación y excreción. La cavidad pericárdica es grande y situada debajo de las dos últimas placas de la concha (fig. 11-30). Un solo par de aurículas recogen la sangre de todas las branquias; existe únicamente una aorta, que procedente del ventrículo se dirige hacia adelante.

Los dos nefridios son grandes y se extienden a cada lado del cuerpo en dirección anterior, formando tubos en **U**. Sus paredes netamente evaginadas son muy ricas en divertículos que se ramifican en el hemoceloma. Cada tubo comunica con la cavidad pericárdica, y el nefridióporo se abre en el surco paleal situado a cada lado entre dos de los pares más posteriores de branquias (fig. 11-29, *A*).

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El sistema nervioso es primitivo (fig. 11-31, *A*). No existen ganglios o están muy poco desarrollados, y los cuerpos de las neuronas se encuentran diseminados a lo largo de los cordones nerviosos, como en los platelmintos. En torno al esófago puede verse un anillo nervioso del cual parten filetes nerviosos en dirección anterior con destino a la cavidad bucal y al órgano de la subrádula. Este anillo emite en dirección posterior un gran par de cordones nerviosos pedales que inervan los músculos del pie, y otro gran par de cordones nerviosos paleoviscerales que terminan en el man-

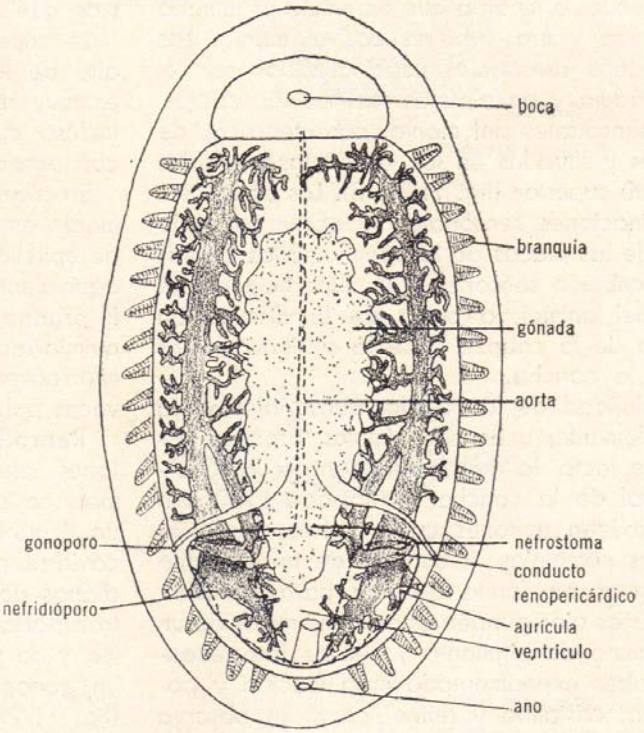


FIG. 11-30. Estructura interna de un quitón. (Según Lang y Haller.)

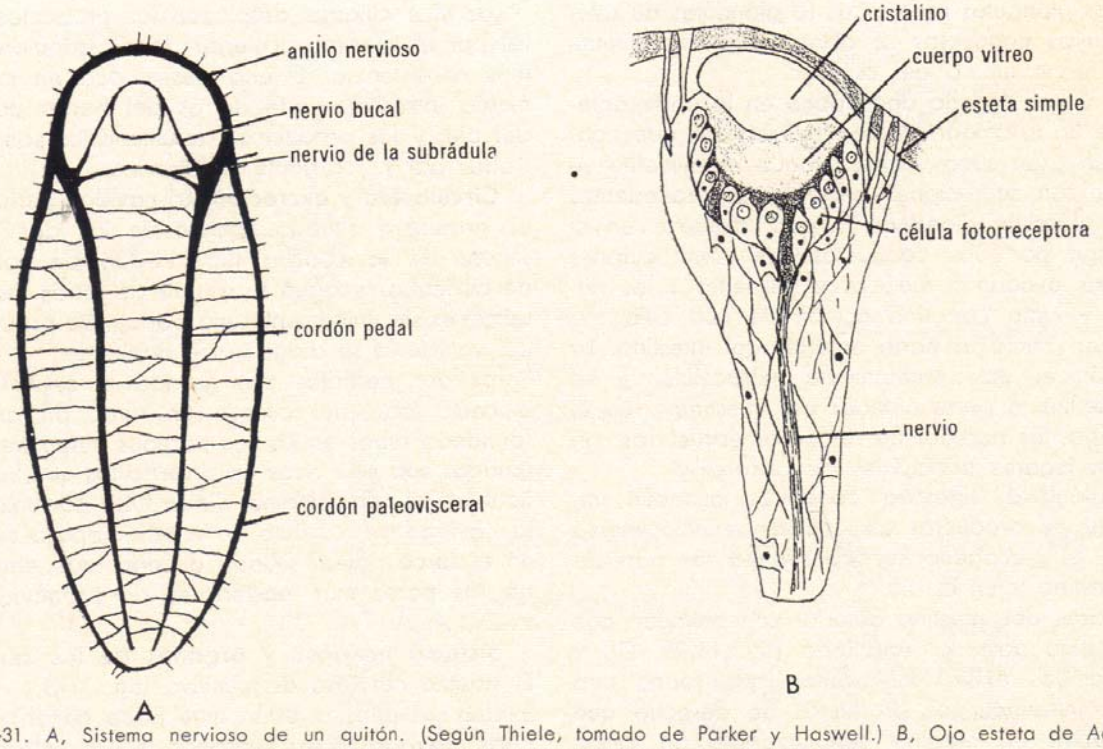


FIG. 11-31. A, Sistema nervioso de un quitón. (Según Thiele, tomado de Parker y Haswell.) B, Ojo esteta de *Acanthopleura*. (Según Nowikoff, tomado de Parker y Haswell.)

to y órganos viscerales. Puede observarse interconexión de este último par con formación de un anillo nervioso completo; por otra parte, ambos pares de cordones nerviosos dan nacimiento a gran número de nervios que establecen interconexión lateral.

Los estatocistos son rudimentarios en los quitones, y los tentáculos y ojos cefálicos han ido desapareciendo, a medida que disminuía el tamaño de la cabeza y era cubierta por el manto. Los únicos órganos sensoriales especializados son el de la subrádula y en algunas familias las estetas, o células sensoriales del manto, características de los quitones y situadas en los conductos verticales del tegmento superior (fig. 11-31, *B*). Los conductos y las terminaciones sensoriales se abren sobre la superficie de las placas de la concha. Estas células brindan recepción sensorial a la superficie dorsal expuesta del animal, a pesar de la disminución del tamaño de la cabeza y de la cubierta de las placas de la concha.

La complejidad de las células sensoriales varía considerablemente; unas son simples órganos receptores de tacto, lo que proporciona a la superficie general de la concha sensibilidad táctil. Sin embargo, existen quitones cuyas células sensoriales son más complejas, y constan de un conjunto de las mismas en forma de haz para constituir un ocelo. Estos ojos pueden estar compuestos de un simple acúmulo de pigmento y células fotorreceptoras, o haber experimentado modificación y poseer córnea, cristalino y retina, como se observa en *Acanthopleura*. Los ojos u ocelos de los quitones pueden contarse por millares en cada individuo, y se hallan concentrados en las placas anteriores de la concha. Informes reiterados indican que los quitones jóvenes muestran fototropismo negativo, y que tal respuesta puede desaparecer en animales adultos a medida que las células sensoriales o estetas son cubiertas por organismos que se incrustan en la concha.

La superficie del manto que se extiende más allá de los bordes de las placas de la concha es muy rica en células táctiles y fotorreceptoras, incluso cuando esta superficie está ornamentada con escamas y espinas.

En diversos puntos de las paredes del canal del manto en los quitones pueden apreciarse manchas de epitelio sensorial, las cuales se consideran como equivalentes de los osfradios de otros moluscos. El órgano de la subrádula es el punto principal de quimiorrecepción, aunque puede haber también quimiorreceptores en el pliegue del manto, llamado a veces palpo, que rodea la boca.

Reproducción y embriogenia. Todos los quitones son dioicos. Las gónadas apareadas del molusco ancestral se han fusionado para formar un órgano medio y único situado delante de la cavidad pericárdica y debajo de las placas medianas de la concha (fig. 11-30). Los gametos son transportados al exterior por gonoductos especiales, y no por nefridios. En cada surco paleal existe un gonoporo localizado delante del nefridióporo (fig. 11-29, *A*).

En estos animales no se observa copulación, y en la mayor parte de los casos la fecundación ocurre en la cavidad del manto. Los espermatozoos que deja el macho en las corrientes exhalantes son llevados por corrientes inhalantes a los surcos paleales de la hembra. Facilita la fecundación el gregarismo habitual de los quitones. Los huevos son puestos en el mar, ya aislados, o en sartas o hileras; en el primer caso, aparecen rodeados de una envoltura espinosa. En algunas especies los huevos quedan retenidos entre las branquias, y el desarrollo prelarvario, o, como en *Nuttallina*, el curso total del desarrollo tiene lugar en la cavidad del manto. *Callistochiton viviparus* da nacimiento a sus crías, las cuales han desarrollado en el ovario.

El desarrollo es típico. Se forma una celoblástula produciéndose la gastrulación por invaginación. El cruce de los moluscos es muy neto, observándose siempre larva trocófora de nado libre, salvo en algunas de las formas que incuban sus huevos (fig. 11-32, *A*). Se produce desarrollo de glándula de la concha en la superficie dorsal de la región postrocal, siendo muy pronto dividida por surcos transversales (fig. 11-32, *B*). El pie se desarrolla sobre el lado opuesto de la glándula de la concha, y se forman un par de ojos larvarios inmediatamente detrás de la prototroca.

Un rasgo primitivo de la embriogenia de los anfineuros es la metamorfosis directa de la larva trocófora en forma adulta. En todas las demás clases de moluscos caracterizados por desarrollo indirecto, la trocófora pasa por una etapa larvaria avanzada llamada velíger. En la metamorfosis de la trocófora de quitón, la región postrocal se alarga y forma la mayor parte del cuerpo (fig. 11-32, *C* y *D*). La glándula de la concha se extiende a la región pretrocal, y se forman las placas de la concha en los surcos transversales. La prototroca degenera, y el animal se sumerge en el fondo en calidad de cría de quitón. Los ojos larvarios perduran por algún tiempo después de la metamorfosis.

Distribución. Existen unas 600 especies de quitones. El archivo de fósiles, que data del cámbrico superior, es más bien escaso, ya que solamente se conocen unas 100 variedades de los mismos.

Casi todos los quitones viven en litorales y se observan en cualquier parte del mundo donde haya substrato duro. La costa rocosa del Pacífico

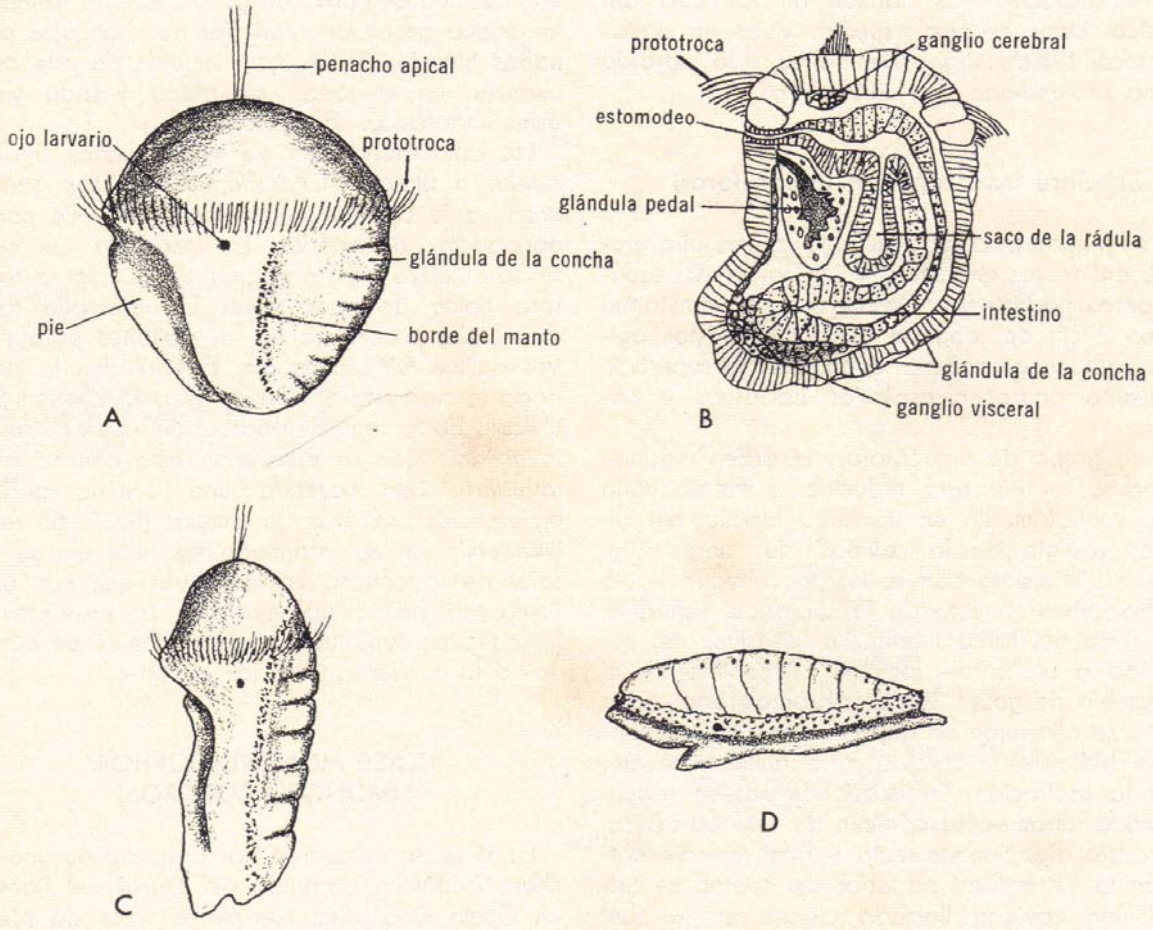


FIG. 11-32. Desarrollo de los quitones. *A*, Larva trocófora de *Ischnochiton*. *B*, Corte de larva trocófora de *Chiton*. *C* y *D*, Metamorfosis de *Ischnochiton*. (*A*, *C* y *D*, según Heath, tomado de Dawydoff; *B*, según Kowalevsky, tomado de Dawydoff.)

UNIVERSIDAD DEL VALLE

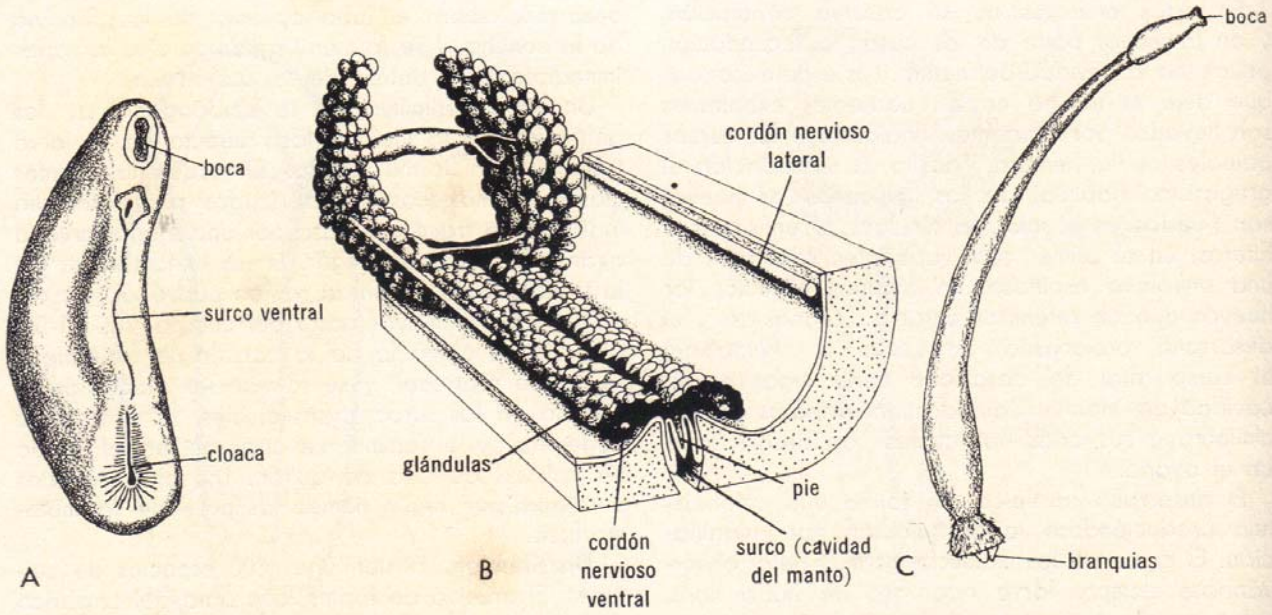


FIG. 11-33. Aplacóforos. *A, Neomenia.* (Según Hansen, tomado de Parker y Haswell.) *B,* Corte transversal de la porción ventral del cuerpo de *Proneomenia antarctica.* (Según Hoffman.) *C, Crystallophrisson.* (Según Simroth, tomado de Parker y Haswell.)

de Estados Unidos, Canadá y Alaska posee una fauna rica integrada por unas 50 especies, y unas 40 especies más habitan en la costa del Atlántico. Unas cuantas especies viven en aguas profundas; *Lepidochitona bentha* ha sido extraída de una profundidad de 4 200 metros.

Subclase Aplacophora (aplacóforos)

Está formada esta subclase por un pequeño grupo de anfineuros anómalos, y consta de 100 especies aproximadamente. Tienen cuerpo vermiforme y unos 2 cm de longitud (fig. 11-33). Estos animales carecen de concha, aunque en la superficie del manto aparecen espículas calcáreas enclavadas.

En un grupo de aplacóforos, el orden Neomeniomorpha, el pie está reducido a un pequeño borde ventral medio en un surco longitudinal diminuto, vestigio de la cavidad del manto (fig. 11-33, *B*). El manto con su borde volteado hacia adentro cubre el resto de la superficie ventral a cada lado del surco medio. Los pliegues del pie parecido a un borde facilitan probablemente el intercambio de gases. Los miembros de este orden viven y se alimentan de algas, y con más frecuencia de hidroides y corales. Para alimentarse emplean la aspiración. En ocasiones poseen rádula perforada, otras veces carecen de esta estructura; el aparato digestivo es recto y relativamente simple. En la extremidad posterior del cuerpo se advierte una cavidad llamada cloaca en la cual vacían el ano y un par de gonoductos; el sistema nervioso es análogo al de los quitones.

En el orden Chaetodermomorpha no existen pie ni surco ventral, y los bordes del manto se han fusionado para formar un cuerpo cilíndrico; la cloaca posee un gran par de branquias pectinadas (fig. 11-33, *C*). Los miembros de este orden excavan en el fondo de arena y lodo y son alimentadores de depósito.

Los aplacóforos son ya hermafroditas (*Proneomenia*) o dioicos (*Crystallophrisson*). Los gametos pasan a la cavidad pericárdica y de ella por los gonoductos al exterior. El desarrollo del huevo se caracteriza por formación de una larva trocófora típica de nado libre. El desarrollo tardío difiere del observado en los quitones porque los tres anillos de células que comprenden la prototroca forman una envoltura, o concha, que rodea el resto de la región postrocal del cuerpo; durante la metamorfosis se desprende esta concha en su totalidad. Se encuentra una concha análoga en especies primitivas de almejas (fig. 11-58, *A*). En *Dondersia,* se ha informado de siete placas dorsales de la concha en individuos que han experimentado nueva metamorfosis. La presencia de tales placas constituye prueba evidente de que los aplacóforos derivan de los quitones.

CLASE MONOPLACOPHORA (MONOPLACOFOROS)

En 1952, se extrajeron por dragado de una trinchera oceánica profunda del litoral del Pacífico, en Costa Rica, diez ejemplares vivos de *Neopilina,* grupo de moluscos antes conocidos solamente en calidad de fósiles del cámbrico. A partir

del descubrimiento inicial se han obtenido nuevas especies.

Neopilina pertenece a un grupo de moluscos conocidos como monoplacóforos. Como su nombre implica, los fósiles de este grupo eran portadores de una concha simétrica única, cuya forma variaba, desde una placa aplanada parecida a un escudo, hasta un corto cono. Los monoplacóforos se han clasificado entre los anfineuros unas veces, y otras entre los gastrópodos, pero todos ellos comparten un rasgo distintivo muy peculiar, que consiste en la presencia, en la mayor parte de las especies, de seis pares de formaciones musculares, en la superficie inferior de la concha.

Los ejemplares vivos de *Neopilina* tienen menos de 3 cm de longitud, y por su aspecto externo constituyen una combinación de gastrópodo y quitón. Poseen estos moluscos concha bilateral, grande y única, cuyo vértice o ápice se incurva en sentido anterior y ventral (fig. 11-34, *B*). La

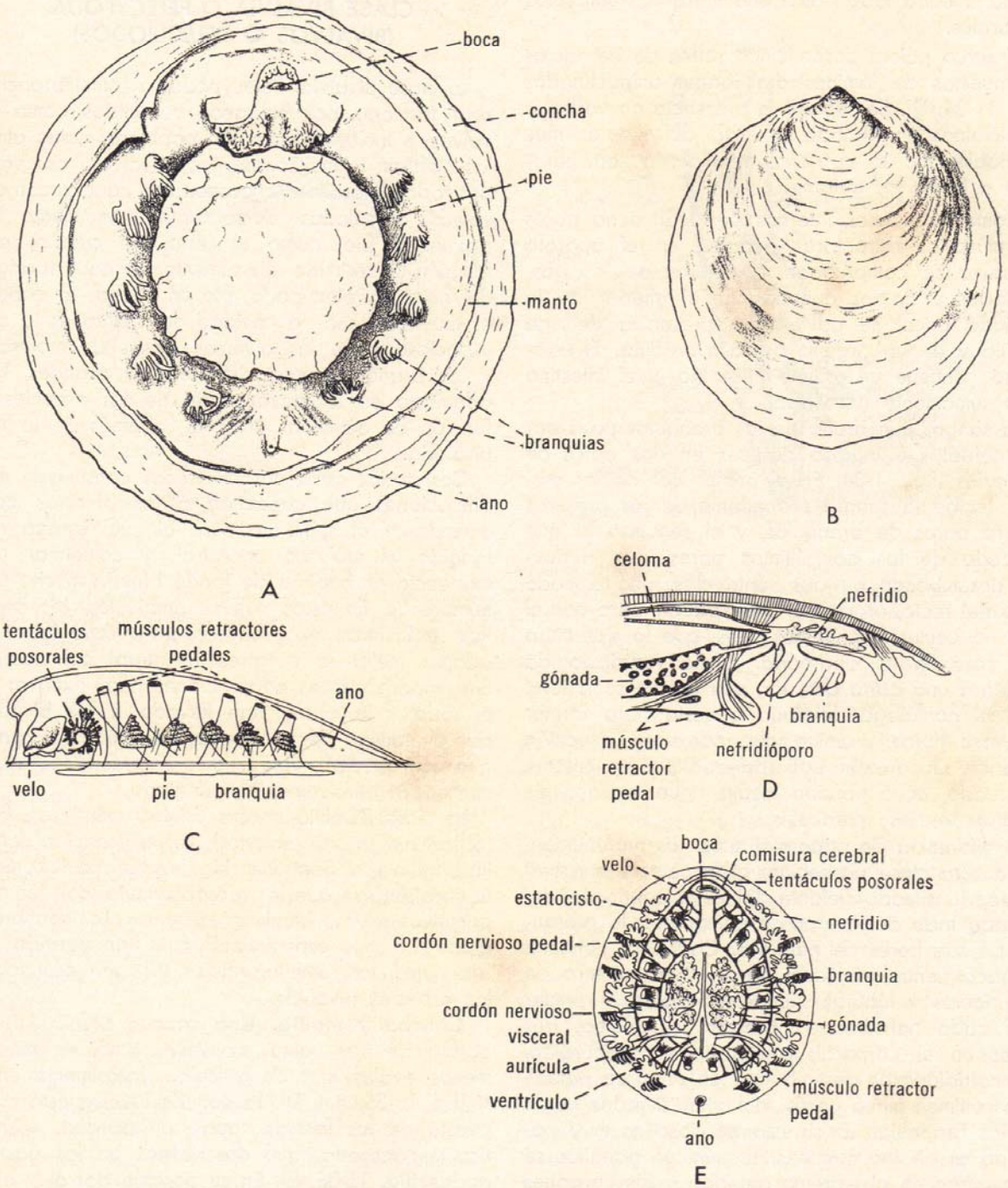


FIG. 11-34. El monoplacóforo *Neopilina*. *A*, Vista ventral. *B*, Vista dorsal de la concha. *C*, Vista lateral. *D*, Corte transversal de una mitad del cuerpo. *E*, Anatomía interna. (Todas adaptadas de Lemche y Wingstrand.)

superficie inferior de *Neopilina* se parece extraordinariamente a la del quitón (fig. 11-34, *A*). La cabeza de este animal es de pequeño tamaño, y su pie ancho y plano. Un surco paleal separa en cada lado el borde del pie del manto. Como en los quitones, la boca se encuentra adelante del pie, y el ano está situado en el surco paleal en la parte posterior del cuerpo. Delante de la boca se advierte un pliegue preoral, o velo, que se extiende lateralmente a cada lado, a modo de gran estructura ciliada parecida a un palpo. Detrás de la boca existe otro pliegue que se prolonga a cada lado como una masa de tentáculos posorales.

El surco paleal posee cinco pares de branquias compuestas de láminas digitiformes unipectinadas (fig. 11-34, *D*). Se supone la presencia de vestigios de láminas en el lado opuesto del eje; es muy probable que la corriente ventilatoria sea parecida a la de los quitones.

Como estructuras internas destacan ocho pares de músculos retractores pedales; en el aparato digestivo se comprueban caracteres de los gastrópodos y de los quitones. En el interior de la cavidad bucal se advierte la presencia de una rádula y de un órgano de la subrádula. El estómago contiene un estilete cristalino, y el intestino está sumamente enrollado.

La sangre que drena de las branquias pasa por los nefridios e ingresa después en dos pares de aurículas (fig. 11-34, *E*); el primer par de las mismas recibe la sangre procedente de los primeros cuatro pares de branquias, y el segundo la que procede de los dos últimos pares. Las aurículas desembocan en dos ventrículos, uno a cada lado del recto, órgano al cual rodean, pero con el que no comunican. Vemos pues, que la estructura del corazón es apareada. Cada ventrículo da origen a una aorta anterior, que pronto se fusiona con su homóloga del lado opuesto para formar un vaso típico y único que corre en dirección anterior. El corazón está rodeado por un celoma apareado, cuya porción media sigue la línea de división de los ventrículos.

A diferencia de otros moluscos, los pertenecientes a esta clase poseen un gran celoma corporal apareado situado delante del celoma pericárdico. A cada lado del cuerpo se comprueba la presencia de seis pares de nefridios. Cada par contiene un saco central del cual parten buen número de divertículos y lóbulos secretorios. Salvo el primer par, cada nefridio se abre en el celoma, tres pares en el corporal, y dos en el pericárdico. Los nefridióporos desembocan en el surco paleal, y los últimos cinco pares se hallan situados cerca de las branquias. El sistema nervioso es muy parecido al de los quitones. Los únicos ganglios se encuentran en el extremo anterior, y los cordones viscerales y pedales están conectados por comisuras transversales.

Los sexos se encuentran separados, y dos pares de gónadas están localizadas en la parte media del cuerpo. Cada gónada comunica por el gonoducto con uno de los dos pares de riñones situados también en la parte media del cuerpo. Sin duda que la fecundación se consuma externamente, pero se desconoce si se produce también en el surco paleal.

Al final de este capítulo, en la sección dedicada a orígenes de los moluscos, se estudiará el evidente metamerismo de *Neopilina*.

CLASE BIVALVIA O PELECYPODA (BIVALVOS O PELECIPODOS)

La clase Bivalvia, Pelecypoda, o Lamellibranchia, está formada por moluscos conocidos como bivalvos, e incluye formas tan populares como almejas, ostras y mejillones. Los bivalvos, comprimidos todos lateralmente, poseen una concha con dos valvas articuladas dorsalmente por medio de gozne. El pie, como el resto del cuerpo, está también comprimido lateralmente, de aquí el origen del nombre Pelecypoda, pie en hacha. La cabeza es muy pequeña; la cavidad del manto es la más espaciosa entre las diversas clases de moluscos, y las branquias, casi siempre muy grandes, han adquirido en la mayor parte de las especies la función de acumular alimento, además de la respiratoria.

Casi todas estas características constituyen modificaciones que capacitan a los bivalvos para abandonar el substrato duro al cual estaba restringido el molusco ancestral, y comenzar una existencia en hábitats de fondo blando mucho más númerosos. En estos nuevos ambientes, los bivalvos se hicieron excavadores, para cuya labor se adapta mejor la compresión lateral del cuerpo. Sin embargo, estas adaptaciones para excavar en el lodo y la arena han llevado a los bivalvos por el camino de la especialización, a tal grado que han quedado virtualmente encadenados a una existencia relativamente sedentaria.

La clase Bivalvia consta de tres subclases: Protobranchia (protobranquios), Lamellibranchia (lamelibranquios), y Septibranchia (septibranquios). Suele considerarse que los protobranquios son los más primitivos de los bivalvos existentes. Los septibranquios son muy especializados, y han perdido sus branquias, los lamelibranquios incluyen casi todas las especies bivalvas.

Concha y manto. Una concha bivalva típica consta de dos valvas convexas similares, más o menos ovales, que se articulan dorsalmente entre sí (fig. 11-35, *A* y *D*). La concha bivalva está compuesta de las mismas capas, periostraco, prismática y nacarada, que describimos en los gastrópodos (fig. 11-35, *E*). En su porción dorsal y algo anterior, se observa en cada valva una protuberancia llamada umbo, que sobresale por encima

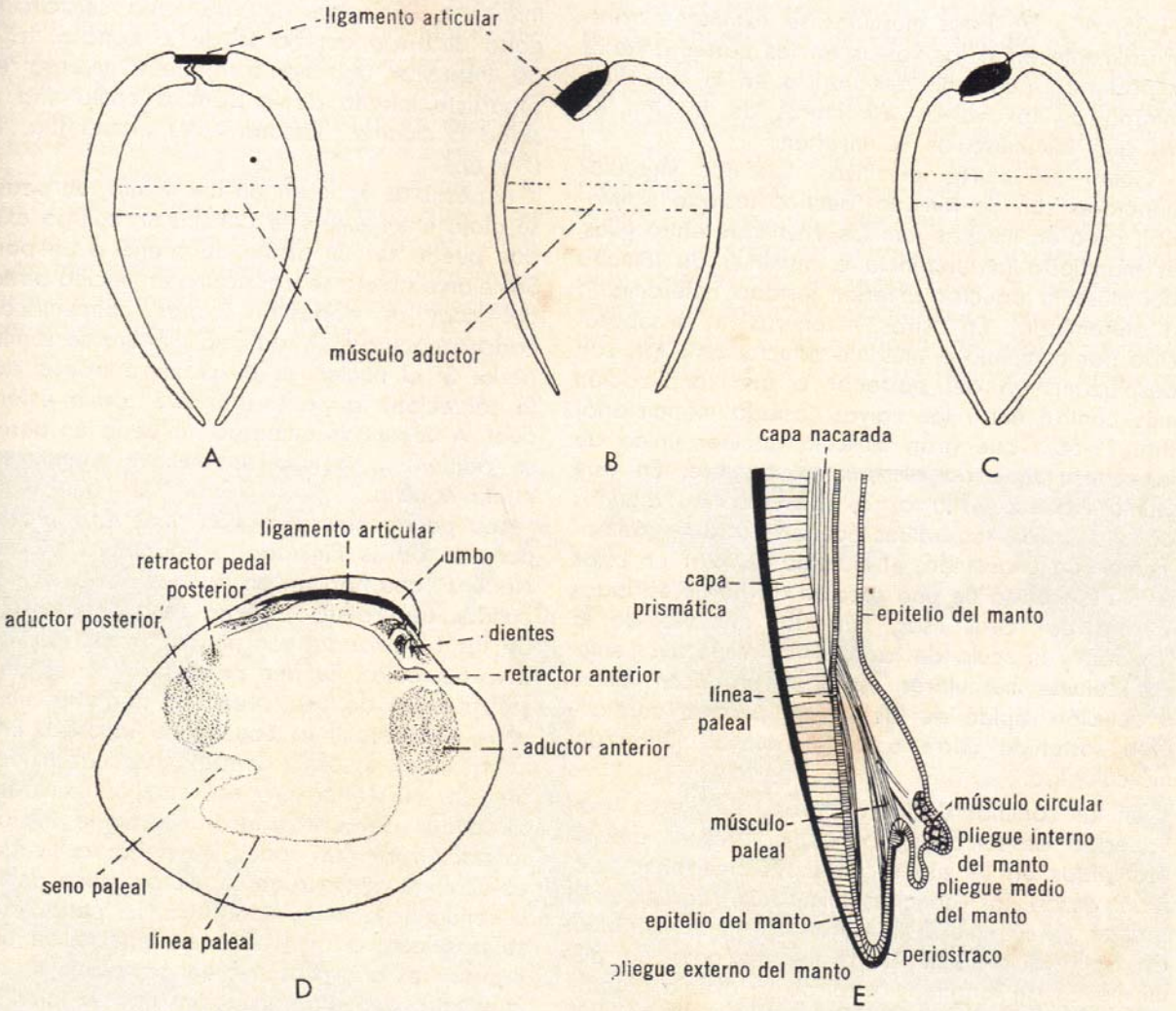


FIG. 11-35. *A* a *C*, Cortes transversales de conchas de pelecípodos, en los cuales se representan diversos tipos de ligamentos articulares. *A*, Ligamento articular tenso cuando las valvas están cerradas. *B* y *C*, Ligamento articular comprimido cuando las valvas están cerradas. (*A* a *C*, según Shrock y Twenhofel.) *D*, Superficie interna de la valva izquierda de la almeja marina, *Mercenaria*. *E*, Corte transversal del borde del manto. (Según Wilbur.)

de la línea de articulación, y que constituye la parte más vieja de la concha; las líneas concéntricas que se aprecian en el mismo son en esencia las del crecimiento de la concha. La dirección del umbo es casi siempre anterior, lo que hace posible identificar las valvas derecha e izquierda del animal, las cuales están unidas por una banda elástica denominada ligamento articular o de gozne, compuesto de la misma materia orgánica córnea (conquiolina) que el periostraco con el que se continúa.

La estructura del ligamento articular es variable, pero en todos los casos su organización es tal, que cuando las valvas son dirigidas una hacia otra, juntándose, el ligamento aparece ya tenso, ya comprimido (fig. 11-35, *A* a *C*). Así, cuando los músculos aductores se relajan, el ligamento hace que las valvas se separen. Para impedir el deslizamiento lateral, en muchas especies las valvas quedan fijas y juntas, por la acción de dientes y alveolos que se oponen a aquéllos, localizados en la línea articular de la concha debajo del ligamento (fig. 11-35, *D*).

En casi todos los bivalvos, las dos valvas son parecidas y de igual tamaño, pero en algunas familias sésiles, como Anomiidae (conchas cascabel), Ostreidae (ostras), y Spondylidae (ostras espinosas) (fig. 11-36, *B*), la valva superior o izquierda es siempre más grande que la derecha, la cual sirve de asidero al animal. Se observa el caso extremo de desigualdad de las dos valvas en los miembros de la familia prácticamente fósil Chamidae, y de la familia australiana Chamostreidae, en las cuales la valva derecha fija forma una depresión en forma de copa sobre la cual se adapta la valva izquierda como una tapa.

Las valvas de la concha son atraídas una hacia otra, y se juntan, por acción de dos grandes músculos dorsales, llamados aductores, de función antagónica con la del ligamento articular (fig.

11-35, *A* y *D*). Estos músculos se extienden transversalmente entre las valvas en las partes anterior y posterior, pudiendo descubrirse en la superficie interna de las valvas estructuras de fijación en las que los músculos se insertan.

Como estructuras primitivas, los dos músculos aductores son de tamaño idéntico (estado isomiario), pero en muchas familias, Mytilidae entre ellas, es manifiesta la tendencia a disminuir de tamaño del músculo aductor anterior (estado heteromiario o anisomiario). En ostras y veneras ha desaparecido por completo el músculo aductor anterior, con desplazamiento del posterior a una localización más central entre las valvas (estado monomiario) (fig. 11-56). Este gran músculo aductor único de la venera sirve de alimento al hombre. En este último molusco y la ostra, así como en algunos otros bivalvos, las valvas pueden cerrarse rápidamente con chasquido; el músculo aductor en estos animales consta de una sección de fibras estriadas y otra de fibras lisas, llamadas músculo de la rápidez y músculo de la captura, respectivamente. Las células musculares estriadas producen cierre u oclusión rápida de las valvas, pero la contracción sostenida corre a cargo de las fibras del músculo liso.

En las conchas de los bivalvos se observa gran variedad de tamaños, formas, colores, y dibujos esculpidos en la superficie. Las dimensiones fluctúan desde las conchas diminutas, parecidas a granos, de los miembros de la familia Sphaeriidae, de agua dulce, que no suelen exceder de dos milímetros de longitud, a las de la almeja gigante *Tridacna* (fig. 11-36, *A*) del Pacífico meridional, que alcanza una longitud de más de 120 cm y puede pesar más de 200 Kg. Existen todos los colores y combinaciones de los mismos. En la figura 11-36 se reproducen algunas de las variaciones en forma y dibujos de la superficie. Las características de las conchas tienen gran importancia para identificar a los bivalvos, y como en los gastrópodos, se han creado términos especiales para describir estas características.

Como la concha, el manto sobresale ampliamente del cuerpo, y forma una gran lámina de tejido debajo de las valvas (fig. 11-49). En el borde del manto se distinguen tres pliegues, interno, medio y externo (fig. 11-35, *E*). El pliegue más interno es el más grande y posee músculos circulares y radiados; el pliegue medio destaca por su función sensorial, y el externo está relacionado con la secreción de la concha. La superficie interna del pliegue externo se encuentra debajo del periostraco, y la externa secreta las capas prismática y nacarada. Esta última procede también de la secreción producida por la superficie externa del manto.

Se impide que penetren partículas extrañas entre la concha y el manto gracias a la adherencia de este último a la concha por el músculo del lóbulo interno a lo largo de una línea semicircular a corta distancia del borde de la concha. La línea de inserción del manto aparece impresa en la superficie interna de la concha como una rugosidad o cicatriz, llamada línea paleal (fig. 11-35, *D* y *E*).

A pesar de la inserción del manto, en ocasiones se aloja entre éste y la concha un cuerpo extraño, que puede ser un grano de arena o un parásito. Semejante objeto se transforma en núcleo alrededor del cual se depositan capas concéntricas de concha nacarada, y de esta manera se forma una perla. Si el núcleo se desplaza o mueve durante la secreción, la perla adquiere forma esférica u oval. A veces, sin embargo, la perla en desarrollo se adhiere o incluso se enclava completamente en la concha.

Las perlas naturales más finas son producidas por las ostras *Pinctada margaritifera* y *Pinctada mertensi*, que habitan en muchas de las zonas más cálidas del Pacífico; ahora bien, la mayor parte de los bivalvos forman perlas, incluso las almejas dulceacuícolas. Pueden producirse perlas mediante introducción de una cuenta o abalorio minúsculo entre el manto y la concha de la ostra. En estas condiciones, la ostra deposita una capa nacarada de un milímetro de espesor aproximadamente alrededor del cuerpo extraño. Suele iniciarse la formación de casi todas las perlas cultivadas por colocación de un glóbulo microscópico de líquido o sólido irritante en una ostra. La perla resultante se trasplanta a otra ostra en término de un año, y unos tres años después del trasplante se obtiene una ostra de valor comercial por su tamaño.

Pie. El pie bivalvo ha experimentado compresión, ha tomado forma de hoja, y dirección anterior, como otras tantas adaptaciones para el trabajo de excavación. En los protobranquios primitivos, como *Nucula*, *Solemya*, y *Yoldia*, el pie todavía conserva, en cierto grado, una suela aplanada (fig. 11-37). Sin embargo, los dos lados de la suela pueden plegarse dando origen a un borde en forma de hoja; en este caso el pie se clava en el lodo o la arena, abriéndose entonces la suela que actúa como ancla; el resto del cuerpo experimenta tracción descendente después de la suela. *Solemya*, excavador rápido del lodo, puede desaparecer completamente bajo la superficie del mismo con sólo dos impulsos del pie. En otros órdenes de bivalvos la suela ha desaparecido, pero la función del pie en la excavación es exactamente la misma. El extremo distal del pie se dilata después de clavarse en el substrato y el cuerpo le sigue al ser traccionado.

El movimiento del pie depende de una combinación de acción muscular y de presión de la sangre. La extensión del pie es producida por la acumulación de sangre en el mismo sumada a la acción de un par de músculos protractores pedales. Estas formaciones musculares se extienden

desde cada lado del pie a la valva opuesta, donde se insertan en la concha inmediatamente por debajo y detrás del músculo aductor anterior (fig. 11-45, *A*). La retirada o salida del pie se efectúa por la contracción de un par de músculos retractores anteriores, y otro de retractores posteriores, que también se insertan en el pie y la concha, y por la contracción de fibras musculares intrínsecas del pie. Los puntos de fijación de los músculos retractores pedales están situados inmediatamente por encima de los correspondientes a los aductores (véanse las figuras *11-35, D* y 11-45, *A*).

El mecanismo real de la excavación implica la acción coordinada de cierto número de fuerzas (Trueman, 1966). La acción protráctil del pie es iniciada por la contracción del par de músculos protractores pedales que se extienden desde cada lado del pie a la valva vecina, y se insertan inmediatamente por debajo del músculo aductor anterior. El pie, una vez extendido, actúa como sonda y se clava en la arena circundante. A medida que el pie es proyectado al exterior, se cierran las valvas por contracción de los músculos aductores, y la cavidad del manto expulsa cierta cantidad de agua que reblandece la arena

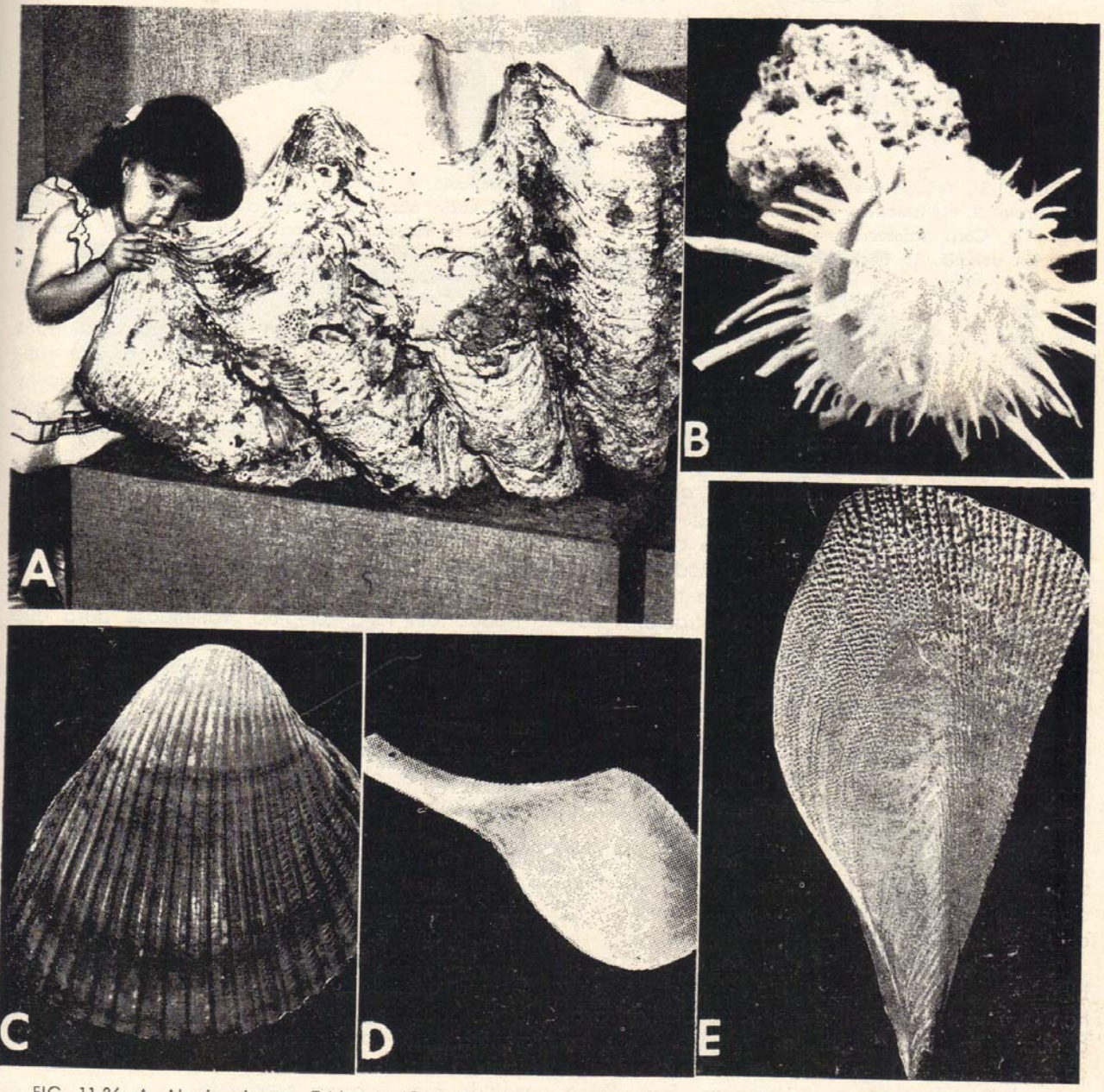


FIG. 11-36. *A*, Almeja gigante, *Tridacna*. (Cortesía de Cranbrook Institute of Science.) *B*, *Spondylus americanus*, ostra espinosa del Atlántico. *C*, Coquina gigante del Atlántico, *Dinocardium robustum*. *D*, *Rostrata Cuspidaria*. *E*, Concha pluma con dientes de sierra, *Atrina serrata*. (*B* a *E*, según Abbott, R. T., 1954: *American Seashells*. *D*, Van Nostrand, Princeton, N. J.)

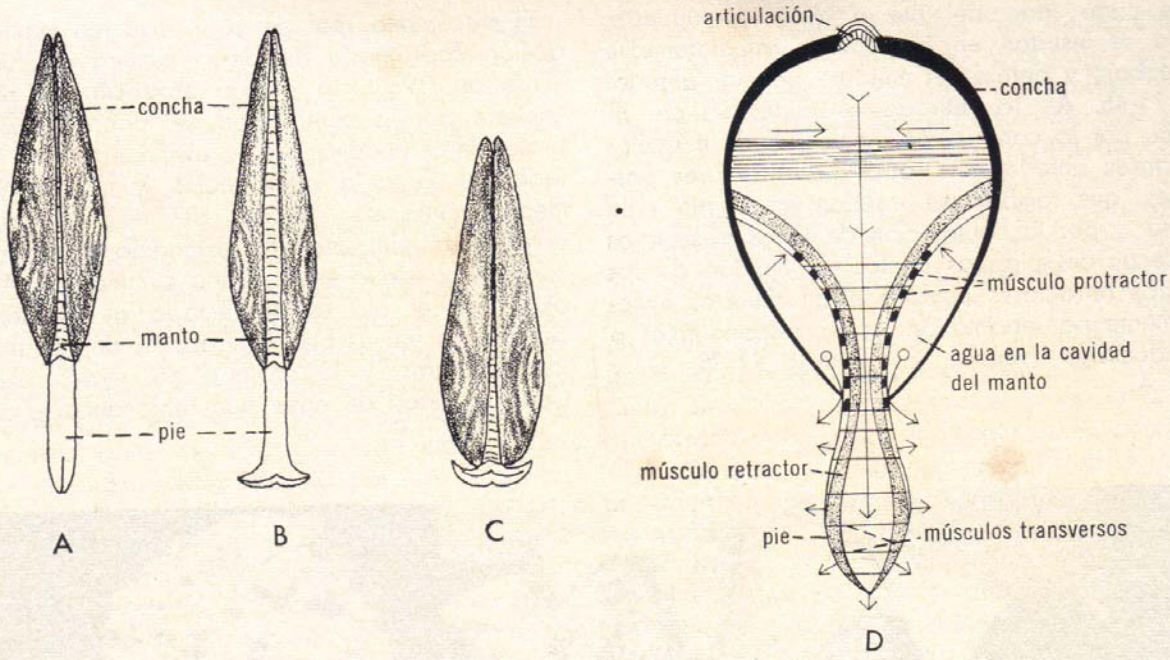


FIG. 11-37. Funcionamiento del pie de *Yoldia limatula*, protobranquio. *A*, Extremo del pie plegado y extendido en el substrato. *B*, Pie abierto y actuando de ancla. *C*, Cuerpo dirigido hacia abajo al interior del substrato. (Todo según Yonge.) *D*, Corte transversal esquemático de un bivalvo, en el que se muestran las fuerzas hidrostáticas que producen dilatación del pie. La flecha vertical central indica el flujo de sangre en el pie. (Modificado según Trueman.)

o el lodo y facilita el movimiento del pie. El agua restante de la cavidad del manto y la sangre actúan como esqueleto hidrostático. La presión de estos dos líquidos se eleva cuando las valvas están en aducción, y como consecuencia la sangre de la masa visceral pasa al hemoceloma pedal, haciendo que el pie se dilate y actúe como ancla en el interior del substrato (fig. 11-37, *D*). Una vez el pie anclado, se produce contracción de un par de músculos retractores pedales anteriores y de otro par posteriores, que tiran de la concha hacia abajo. Los músculos retractores pedales tienen su origen también en la concha en la región de los músculos aductores (fig. 11-35, *D*). En muchas especies, la retracción del músculo pedal anterior ocurre antes que la del posterior, lo cual produce balanceo de la concha que facilita su progresión por el substrato. A la retracción pedal sigue relajación con abertura subsiguiente de las valvas.

Los músculos retractores y protractores pedales son homólogos de los retractores pedales de otras clases de moluscos, por ejemplo, el músculo de la columela de los gastrópodos.

Los bivalvos habitan primariamente en fondos blandos de lodo y arena, si bien algunas especies han invadido substratos duros, como arcilla, roca, o pilotes de madera. Sin embargo, en todos los casos tales formas se han convertido en sésiles o se han adaptado para taladrar. Esta última cualidad se ha desarrollado plenamente en buen número de familias. En estos casos la concha suele ser alargada, y los bordes anteriores de las valvas dentellados y con acción abrasiva para taladrar (fig. 11-38, *A*). El ligamento articular suele estar en estas especies netamente reducido, y el diente del gozne presenta desarrollo muy escaso o ha desaparecido, ya que las valvas deben moverse fácilmente durante el proceso de horadación. Un pie parecido a una ventosa, o un penacho de filamentos secretados por una glándula del surco del pie llamado biso, suelen brindar apoyo para el anclaje.

Se logra la horadación mediante desgaste por raspado del lugar elegido, valiéndose para ello de los bordes dentellados de la concha; pero el mecanismo varía en los diferentes grupos. En Pholadidae, el extremo anterior gira 90 grados contra la superficie. Las valvas se abren por acción del músculo aductor anterior modificado, el cual se encuentra, al menos parcialmente, por encima del gozne, y puede estar cubierto por placas accesorias de la concha. El pie hace presa firmemente en el tubo que se excava, y los músculos retractores pedales, que se insertan en rugosidades de la cara interna de la concha, mantienen el extremo anterior de la misma contra la superficie del substrato (fig. 11-38, *B*). Cuando el animal llega a obtener una madriguera adecuada cesa la horadación; se cierra la abertura pedal de manera que no pueda extenderse el pie, y el extremo anterior de la concha se redondea a medida que ésta va creciendo.

En otras especies se produce abrasión cuando las valvas son obligadas a abrirse por la contracción de los sifones contra el agua contenida en

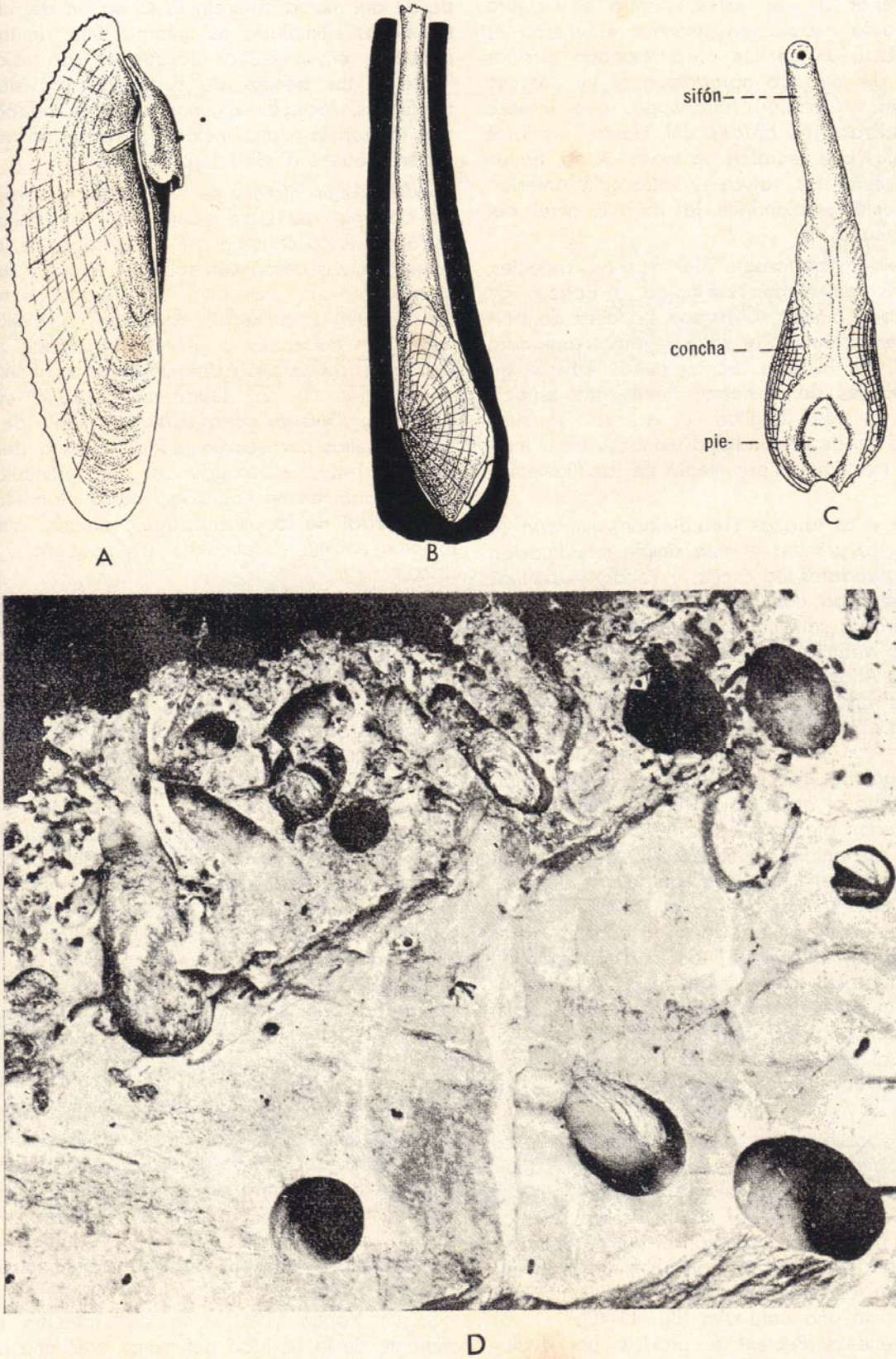


FIG. 11-38. A, Interior de la valva derecha del bivalvo perforador, *Pholas dactylus*. B, *Pholas* en el interior de la excavación. Nótense la fijación por el pie y la extensión de los sifones. C, El perforador de rocas, *Barnea parva* (A-C, según Yonge.) D, Galerías labradas por bivalvos perforadores de roca; excavadas en piedra caliza. (Por E. B. Wilson.)

la cavidad del manto; o cuando se fuerza el extremo anterior de las valvas contra el agujero cabeza de la excavación, mientras el cuerpo es dirigido hacia un anclaje proporcionado por los filamentos del biso. La horadación es un proceso químico en el mejillón *Lithophaga*, que taladra piedras calizas. Los bordes del manto, provistos de glándulas que secretan un moco ácido, hacen protrusión entre las valvas en dirección anterior, y la secreción reblandece la roca a nivel del punto a excavar.

La actividad perforante de muchas especies, como *Petricola*, queda restringida a bancos de arcilla y roca blanda; otras son capaces de perforar cemento armado y roca relativamente dura (fig. 11-38, *D*). *Hiatella arctica* puede destruir diques y muelles de cemento; tiene esta especie unos 2.5 cm de longitud y excava agujeros de unos 15 cm de profundidad fijándose en el interior de la madriguera por medio de los filamentos del biso.

Martesia y las tarazas (Teredinidae) excavan en la madera. La primera es una simple modificación de los excavadores en arcilla y rocas, y algunas especies perforan conchas viejas de otros bivalvos; las tarazas son moluscos muy especializados, de aspecto vermiforme. *Teredo navalis*, o taraza común del Atlántico septentrional, produce grandes daños en pilotes de madera y cascos de barcos (fig. 11-39). La penetración en la madera tiene lugar tan pronto como se deposita en la larva. La galería que excava se va agrandando a medida que el animal aumenta de longitud; los adultos pueden alcanzar hasta 30 cm. La concha, disminuida de tamaño, queda reducida a dos pequeñas valvas en la parte anterior, utilizadas para horadar. Vemos, pues, que la mayor parte del cuerpo no está encerrada en la concha; dicho cuerpo, largo y cilíndrico, llena la excavación en forma de tubo; el manto produce un revestimiento calcáreo en el interior del túnel. Los sifones, largos y delicados, se abren en la entrada del tubo, la cual siempre permanece pequeña de manera que el animal quede aprisionado en su interior.

No todos los bivalvos son excavadores; muchos de ellos habitan en la superficie. *Cardium* (coquinas), y algunos otros bivalvos se desplazan por la superficie del fondo por medio de movimientos saltatorios, para cuya ejecución el pie es doblado hacia atrás, debajo de la concha y después enderezado bruscamente, impulsando al animal hacia adelante como una catapulta (fig. 11-40).

En las veneras *(Pecten)* se produjo por evolución un tipo de natación a sacudidas, para lo cual el pie disminuyó de tamaño, y el animal logró desplazarse a nado valiéndose de chorros de agua. Las valvas se cierran de golpe y el agua es lanzada entonces al exterior, unas veces por la porción dorsal a ambos lados del gozne, y otras por la ventral. El pliegue muscular interno del borde del manto controla la dirección del chorro. Los bellos ejemplares del género *Lima*, de tamaño pequeño, cuyos tejidos corporales son rojo brillante, y los bordes de su manto provistos de tentáculos, incluyen algunas especies nadadoras, que utilizan el mismo método de natación que las veneras afines a ellos (fig. 11-41, *A*).

Existen buen número de familias de bivalvos sésiles con pie reducido; cabe citar entre ellas las ostras y las conchas cascabel. Como ya se indicó, estos bivalvos descansan sobre un lado, y se fijan al substrato por una valva. Otro grupo de formas sésiles integra la familia Mytilidae, o mejillones, que viven adheridos a pilotes de muelles, rocas, y bancos de ostras. Estos animales se mantienen en posición no por fusión de la valva con el substrato, como las ostras, sino por medio de fuertes filamentos córneos llamados bisales o del biso (figura 11-42), secretados por una glándula del pie, probablemente homóloga de la glándula mucosa pedal de los gastrópodos, situada inmediatamente encima y detrás del pie pequeño y cilíndrico.

Para la formación de un filamento del biso, el pie ejerce presión contra la piedra o pilote al cual va a fijarse el molusco. Fluye entonces la secreción glandular a lo largo del surco posterior del pie, y sale por la punta del mismo que está en contacto con el substrato; esta secreción endurece por la acción del agua del mar, y al retirarse el pie, queda detrás del mismo un filamento completamente formado. A continuación, el pie secreta otro filamento en una nueva localización, y por último el molusco queda realmente amarrado por una masa de filamentos. *Anomia* también es fijada por un filamento del biso, pero en este grupo dicho filamento se ha calcificado y se prolonga a través de un agujero en la valva derecha, la cual descansa contra el substrato.

Cavidad del manto y circulación del agua. En la evolución de los bivalvos, la cavidad del manto, como en los quitones, se extendió en dirección anterior y a cada lado del cuerpo. En los quitones dicha cavidad estaba restringida a un canal superficial, en virtud del aplanamiento dorsoventral del cuerpo; ahora bien, en los bivalvos el cuerpo se agrandó notablemente en sentido dorsoventral, y la porción sobresaliente de la concha aumentó tanto para incluirlo que se formó una cavidad del manto sumamente amplia a cada lado del cuerpo.

Según Yonge (1941) esta prolongación hacia adelante de la cavidad del manto creó una nueva vía para la circulación del agua. La corriente inhalante se desplazó desde la parte posterior a la anterior.

El agua ingresaba ahora en la cavidad por la parte anterior, pasaba sobre las branquias, y abandonaba la cavidad por la parte posterior.

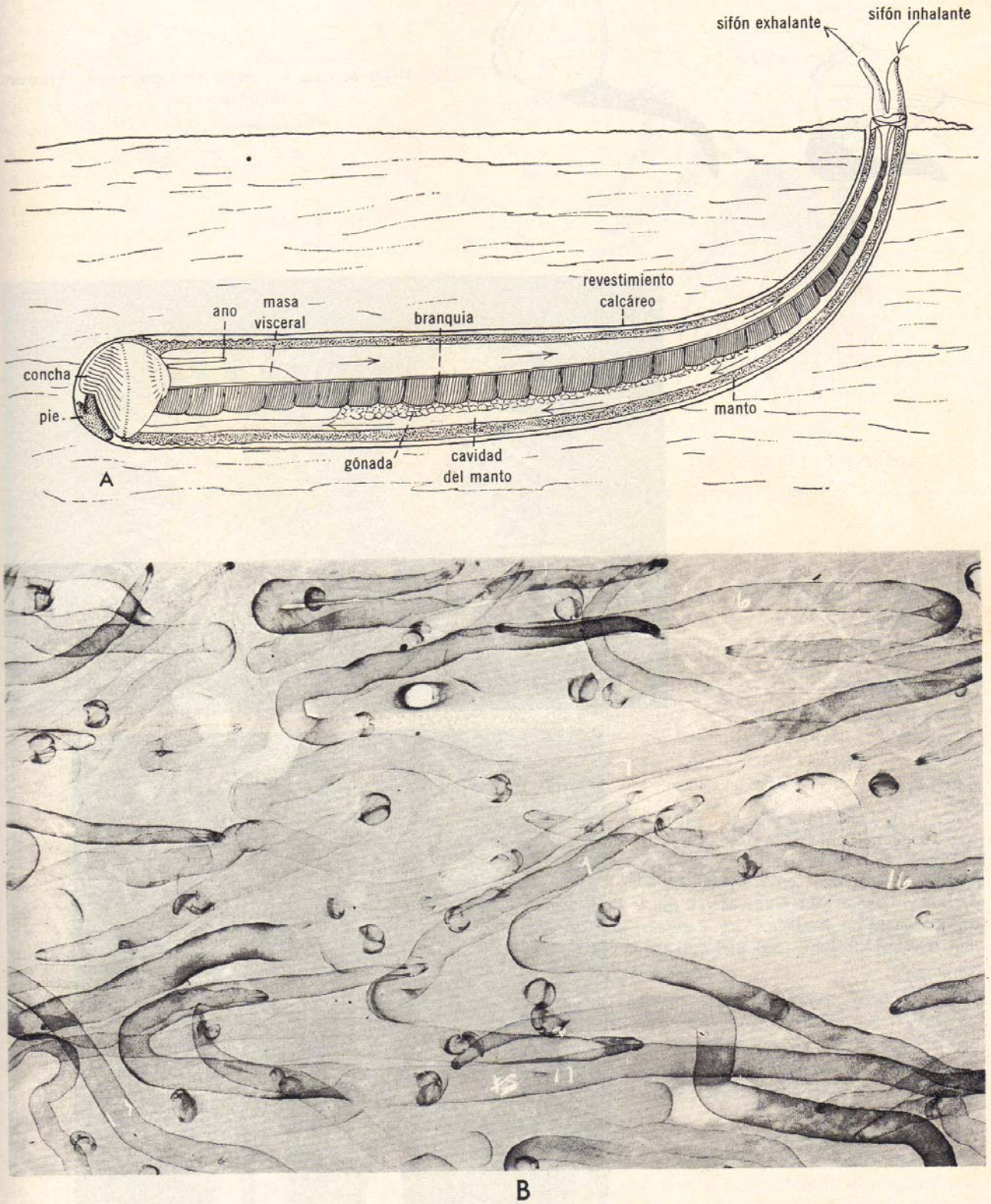


FIG. 11-39. A, Taraza, bivalvo perforador de madera. B, Vista radiográfica de un corte de madero marino en el que se aprecian abundantes tarazas. (Por C. E. Lane en *Scientific American*, Febrero, 1961.)

Entre los protobranquios primitivos, el minúsculo *Nucula* presenta corriente anterior, y excava bajo la superficie. Cuando *Nucula* está inmóvil los bordes del manto se unen mutuamente salvo por una pequeña abertura en los extremos anterior y posterior (fig. 11-46, *C*). El agua entra por la abertura anterior, pasa sobre las branquias, y sale con la corriente exhalante a través de las aberturas posteriores. Aun cuando las corrientes de agua son lentas, siempre llega algún sedimento por la co-

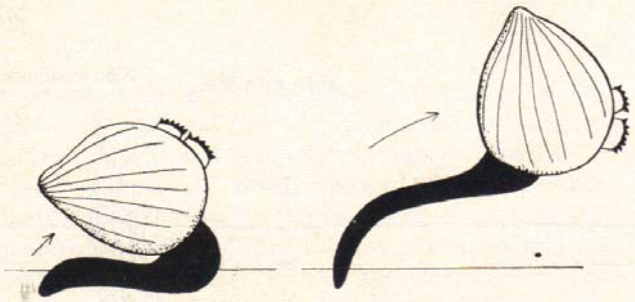
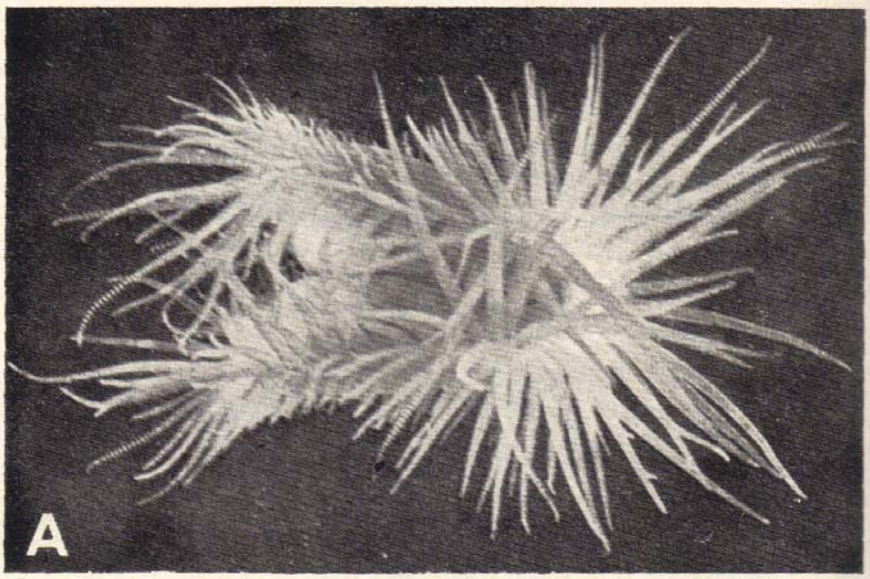


FIG. 11-40. Marcha en saltos de *Laevicardium crassum*. (Según Morton.)



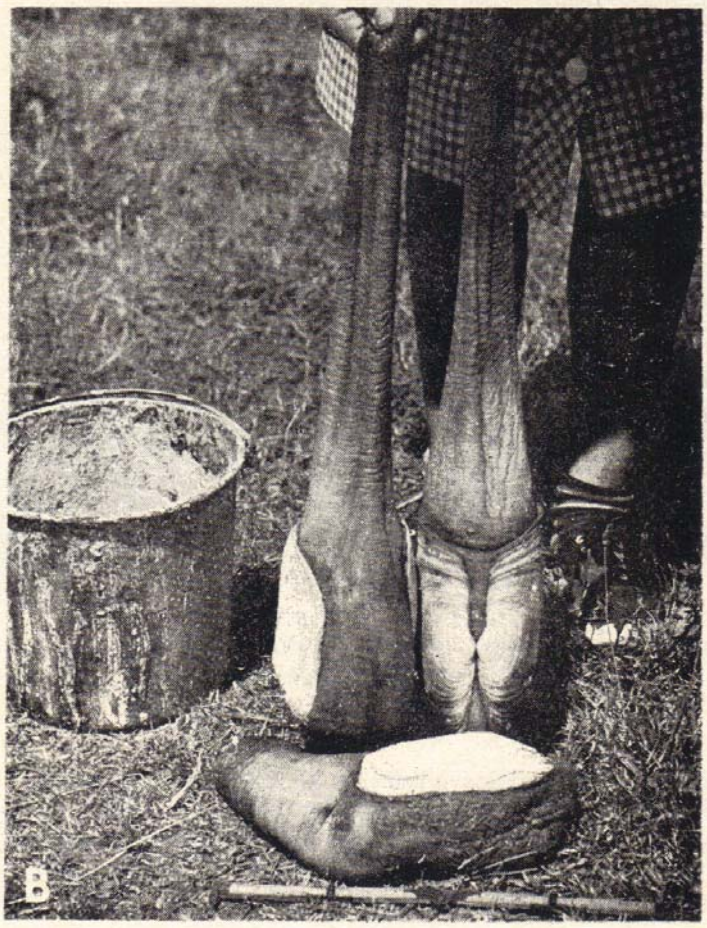


FIG. 11-41. Concha del género *Lima*, bivalvo nadador. (Cortesía de D. P. Wilson.) *B*, Especie *Panope generosa*, bivalvo gigante de California, cuyo cuerpo y sifón no pueden quedar encerrados en las valvas. (Según Milne & Milne, 1959: *Animal Life*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N. J.)

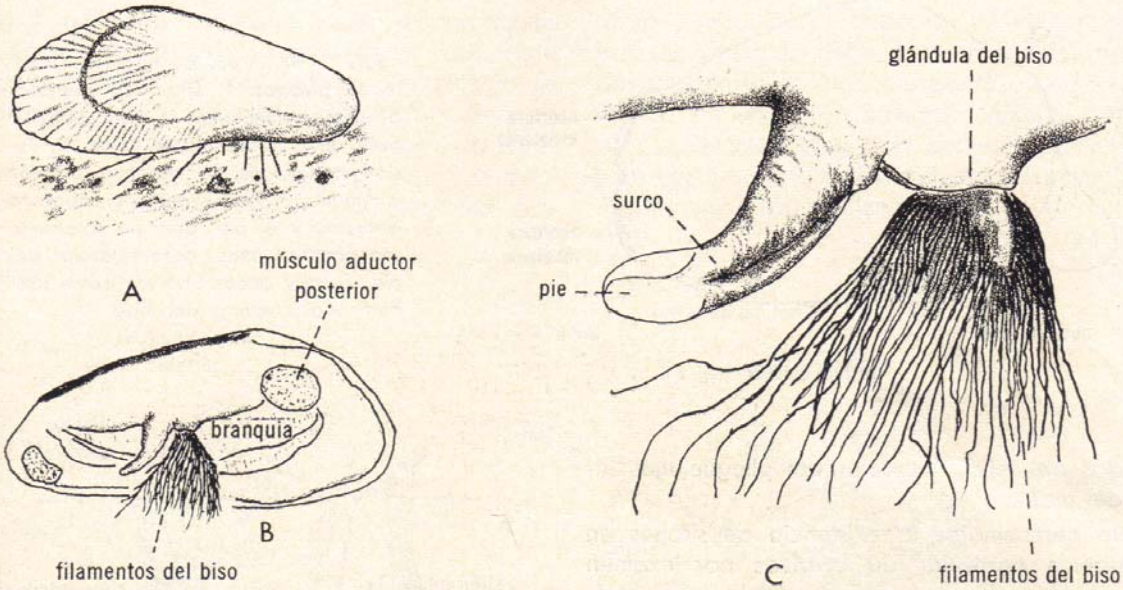


FIG. 11-42. A, Mejillón marino sésil, *Mytilus*. A, Adherido por filamentos del biso. B, Después de quitar la valva izquierda (vista lateral). C, Pie y glándula del biso. (Dibujado del natural.)

rriente inhalante. Los cilios de saneamiento situados en las branquias, pie y superficie del manto arrastran las partículas más pesadas de sedimento hacia el borde ventral del manto donde se acumula, siendo después expulsado por contracciones bruscas de las valvas. Existen también en *Nucula* glándulas hipobranquiales bien desarrolladas que unen los sedimentos más finos que pasan a través de las branquias.

El sedimento introducido en las corrientes de agua constituye el problema más importante derivado de la excavación en fondos blandos. Los músculos que corren a lo largo del borde del manto hacen posible que dichos bordes se acoplen uno con otro, incluso cuando las valvas están ligeramente separadas; pero dada la necesidad de la circulación de agua en la cavidad del manto para la respiración del animal, es obligada la abertura, siquiera de una pequeña parte, del manto para que entre el agua, la cual arrastra siempre sedimento.

El plan de circulación del agua descrito para *Nucula* es realmente primitivo, y desde luego no muy eficaz, por lo que la mayor parte de los bivalvos no lo han conservado. Se han producido, en consecuencia, varios cambios de importancia fundamental.

En la mayoría de protobranquios, y en todos los demás órdenes de bivalvos, la corriente inhalante ha vuelto al extremo posterior. El agua ingresa nuevamente por la parte posterior y ventral, da una vuelta en **U** a través de las branquias y sale también por la parte posterior, pero en la región dorsal (fig. 11-45, *A*). Esta disposición capacita al animal para excavar, primero por introducción de su extremo anterior en el lodo o la arena, mientras el extremo posterior inhalante se proyecta hacia arriba en relación con la superficie del fondo, evitando así la acumulación de grandes volúmenes de sedimento.

Como segunda modificación cabe señalar la tendencia al cierre u obturación de los bordes del manto, allí donde las aberturas no sean necesarias (fig. 11-43). Este hecho condujo a la formación de sifones inhalante y exhalante netamente diferenciados. El punto más frecuente de fusión del manto se halla entre las aberturas inhalante y exhalante; esta fusión forma una abertura exhalante bien definida. Existe una abertura inhalante funcional, ya que los bordes del manto están en contacto por debajo de la abertura, aunque no fusionados morfológicamente. Se observa este tipo de estructura en el protobranquio *Nuculana*, y en las almejas lamelibranquias dulceacuícolas *Anodonta* y *Unio*. Se ha producido un segundo punto de fusión inmediatamente por debajo de la abertura inhalante, la cual queda así netamente definida, en muchos bivalvos como *Cardium*, *Macoma* y *Tagelus*.

Con frecuencia, una vez formadas tales aberturas inhalante y exhalante, los bordes del manto que las rodean han experimentado agrandamiento para formar sifones tubulares de longitudes variables (figs. 11-41, *B*; 11-44 y 11-51, *A*). Las ventajas de semejantes sifones son evidentes; en efecto, los animales pueden estar completamente enterrados en el lodo mientras la punta de los sifones se proyecta sobre la superficie del fondo. La presión del agua en la cavidad del manto, cuando las valvas están cerradas, provoca la protrusión o extensión de los sifones, los cuales se retiran por la acción de músculos retractores

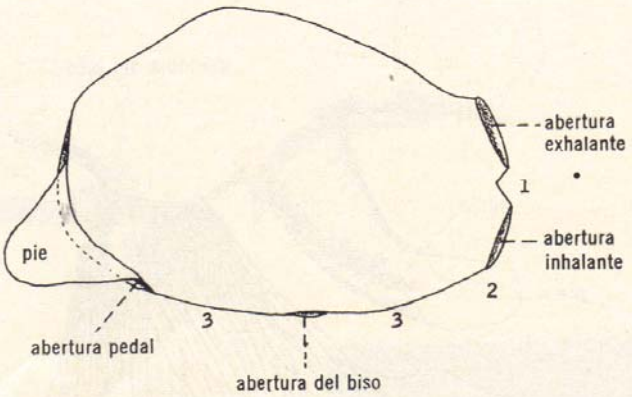


FIG. 11-43. Areas de fusión del manto en bivalvos. 1, Entre las aberturas o sifones inhalante y exhalante, o punto más frecuente de fusión. 2, Fusión debajo de la abertura o sifón inhalante. 3, Fusión entre la abertura inhalante y el pie, dejando solamente una abertura pedal para extensión del pie. En muy pocos bivalvos existe también una abertura del biso.

derivados del tejido muscular del pliegue más interno del manto.

Puede determinarse la existencia de sifones en una especie particular de bivalvos por examen de las rugosidades para fijación en la cara interna de la valva. Cuando existen sifones bien desarrollados, la impresión de la línea paleal se incurva fuertemente hacia dentro inmediatamente por debajo del aductor posterior; esta pequeña ensenada constituye el punto de inserción del músculo retractor del sifón, y recibe el nombre de seno paleal (fig. 11-35, *D*). La estructura de los sifones es sumamente variable; pueden ser cortos y poco desarrollados, o también, al extenderse tener más longitud que el cuerpo, como ocurre en la almeja *Tagelus* conocida como navaja. Es posible que su longitud sea igual o diferente, y que se encuentren separados, fusionados por sus bases, o en su totalidad. Los sifones de *Panope generosa*, especie de la costa del Pacífico que excava en el lodo hasta profundidades de 90 cm, son tan grandes que no pueden ser retraídos y encerrados dentro de las valvas (fig. 11-41, *B*).

Con toda seguridad los bivalvos más extraños son las conchas australianas en regadera, miembros de la familia Clavagellidae. Los dos sifones fusionados, que pueden alcanzar hasta 90 cm de longitud, secretan un fuerte tubo calcáreo común. En el extremo de esta concha de sifón gigante están adheridas las dos pequeñas valvas originales e inmóviles del animal.

En algunas especies se ha producido fusión del manto todavía más amplia, ya que ha quedado ocluido todo el borde ventral, anterior a la abertura inhalante, de manera que estas especies conservan tres aberturas: la inhalante, la exhalante, y una tercera, pedal anterior, que sirve para la protrusión del pie. *Cardium*, *Solemya*, *Ensis* y *Tagelus* son bivalvos que poseen aberturas pedales. Por último, unos pocos bivalvos, como *Lyonsia*, disponen de una cuarta abertura localizada inmediatamente por detrás de la pedal, y que sirve de paso a un filamento del biso.

Branquias e intercambio de gases. Los bivalvos han conservado el único par de branquias del

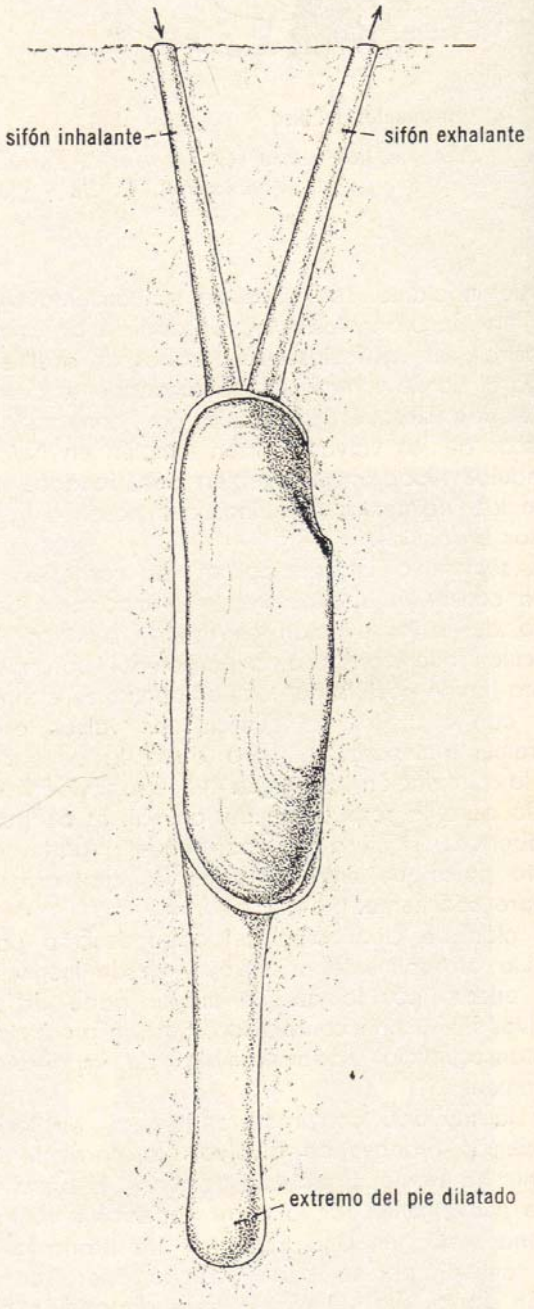
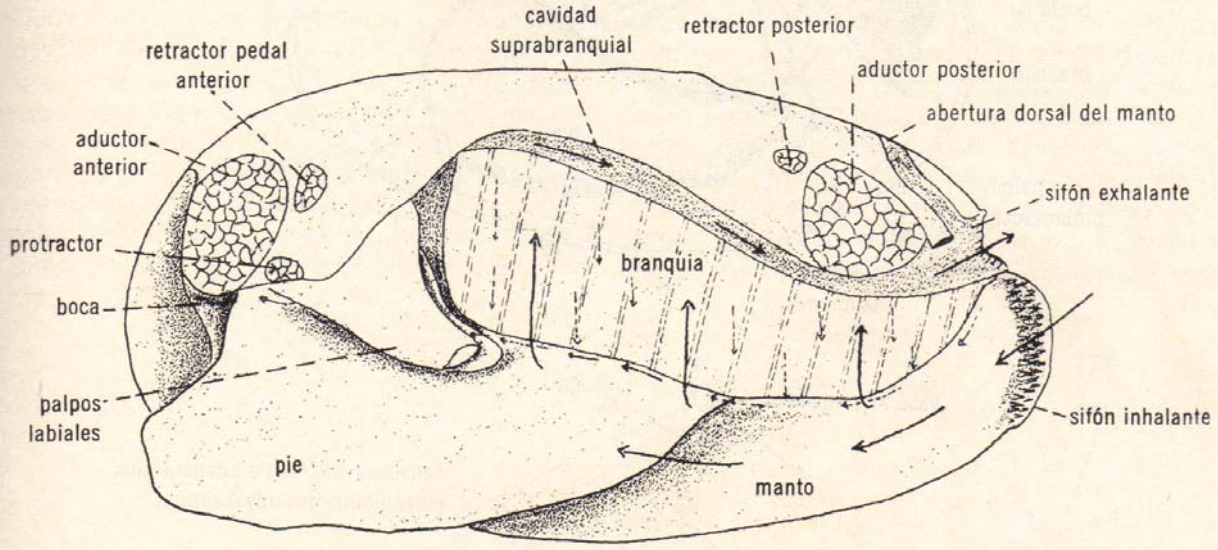
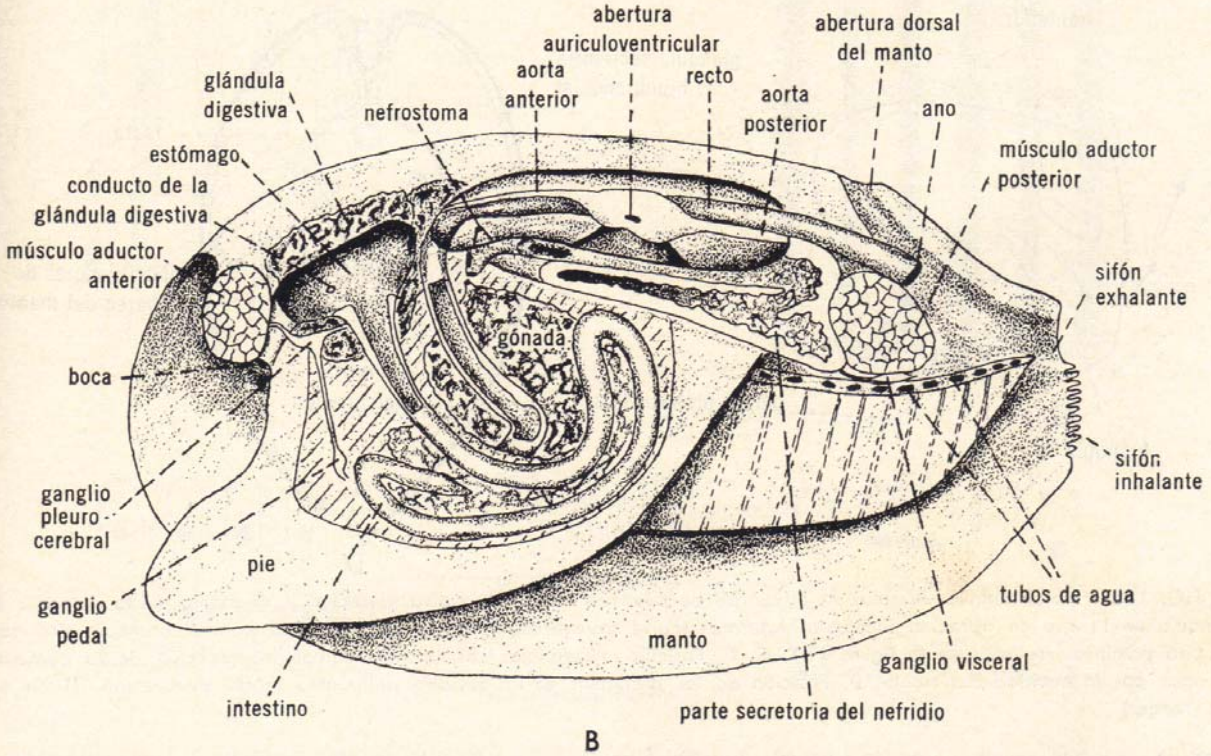


FIG. 11-44. *Tagelus*, bivalvo marino común, de las arenas costeras del Océano Atlántico. (Dibujado del natural.)

molusco ancestral; la doble serie de branquias que en muchos grupos se advierte a cada lado del cuerpo, deriva en realidad del plegamiento de la branquia única. Con la formación de una gran cavidad lateral del manto durante la evolución de la clase, la branquia posterior original adoptó una posición más lateral, se hizo más larga y modificó su dirección en sentido anterior, esto es, hacia la boca. Estas branquias agrandadas dividen la cavidad del manto a cada lado del cuerpo en una gran cámara inhalante ventral, y otra exhalante dorsal más pequeña, llamada también con frecuencia cavidad suprabranquial en los órdenes más especializados (fig. 11-45, *A*).



A



B

FIG. 11-45. Almeja de agua dulce, *Anodonta*. *A*, Después de quitar la valva izquierda, manto, y una semibranquia (vista lateral). *B*, Estructura interna (vista desde el lado izquierdo). Gonoporo y nefridióporo desembocan en la cavidad suprabranquial inmediatamente por debajo del nefrostoma. No se representa el estilete cristalino. (Ambas según Parker y Haswell.)

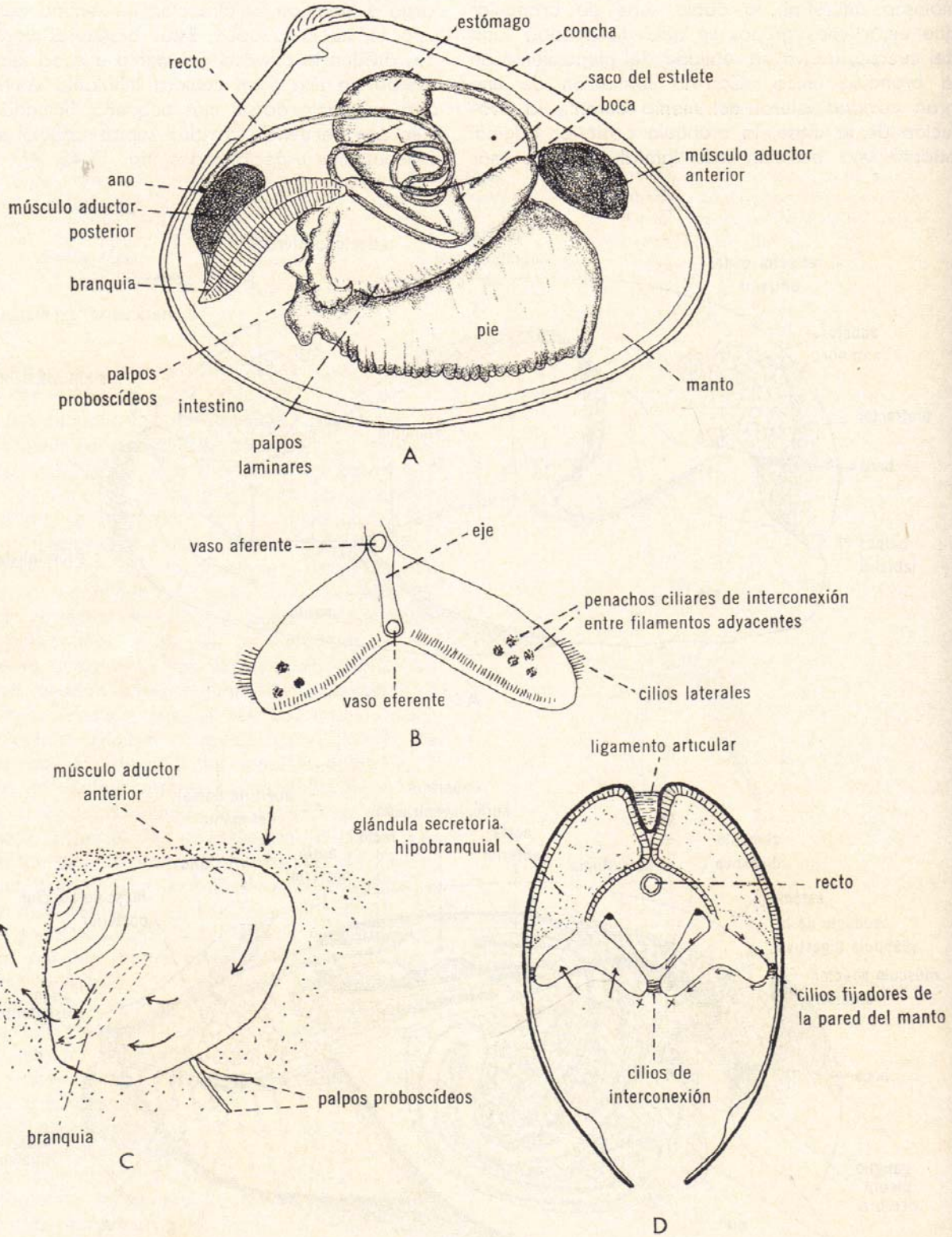


FIG. 11-46. Protobranquio, *Nucula*. *A*, El cuerpo después de quitar la valva derecha y el manto (vista lateral). *B*, Branquia en la que se aprecian filamentos laterales (corte transversal). Nótese la semejanza con la branquia del gastrópodo primitivo, *Haliotis*, en la figura 11-1, *C*. *C*, Posición alimenticia. Las flechas indican la dirección de la corriente de agua por la cavidad del manto. *D*, Posición de las branquias en la cavidad del manto (corte transversal). (Todo según Yonge.)

En el protobranquio primitivo *Nucula*, la estructura de las branquias es muy parecida a la descrita en el molusco ancestral (fig. 11-46). Sin embargo, difieren primariamente por ser algo más largas y porque los filamentos vecinos de la branquia establecen conexiones mutuas por medio de cilios entremezclados. Las uniones ciliares de engranaje se encuentran situadas en ambos lados

de la superficie lateral de cada filamento branquial. Dichas uniones establecen también enlace de las branquias sobre cada lado, por detrás del punto en que las branquias son separadas por el pie. Por último, existen también penachos ciliares de interconexión en los extremos de los filamentos externo e interno de cada branquia, los cuales unen los filamentos a los lados del pie y a la superficie interna del manto. El efecto neto de semejantes uniones es mantener a las branquias en posición dentro de la cavidad del manto.

Como vimos en el molusco ancestral, los cilios laterales de los bivalvos se emplean para mover el agua. Las partículas más gruesas de sedimento atrapadas sobre la superficie ventral de los filamentos branquiales son llevadas por los cilios frontales a la línea media, y después desplazadas en dirección anterior a lo largo de la branquia, al pie, y de aquí al borde ventral del manto. El sedimento más fino que pasa por las branquias se mezcla con las secreciones de las glándulas hipobranquiales situadas sobre la cámara exhalante. Para los lamelibranquios, obtener alimento constituye una función más de las branquias, y como consecuencia de ello estas estructuras han experimentado notable modificación. Se puede así comprobar adición de muchos filamentos a las branquias, de manera que éstas se extienden hasta una parte más anterior que en *Nucula;* además, cada filamento se ha alargado notablemente. Quizá durante la evolución de las branquias más típicas en los bivalvos, estos filamentos adelgazados se proyectaron al principio algo lateralmente para flexionarse o doblarse después hacia abajo en la línea media (fig. 11-47, *A-C*). En el ángulo de flexión, la superficie frontal de cada

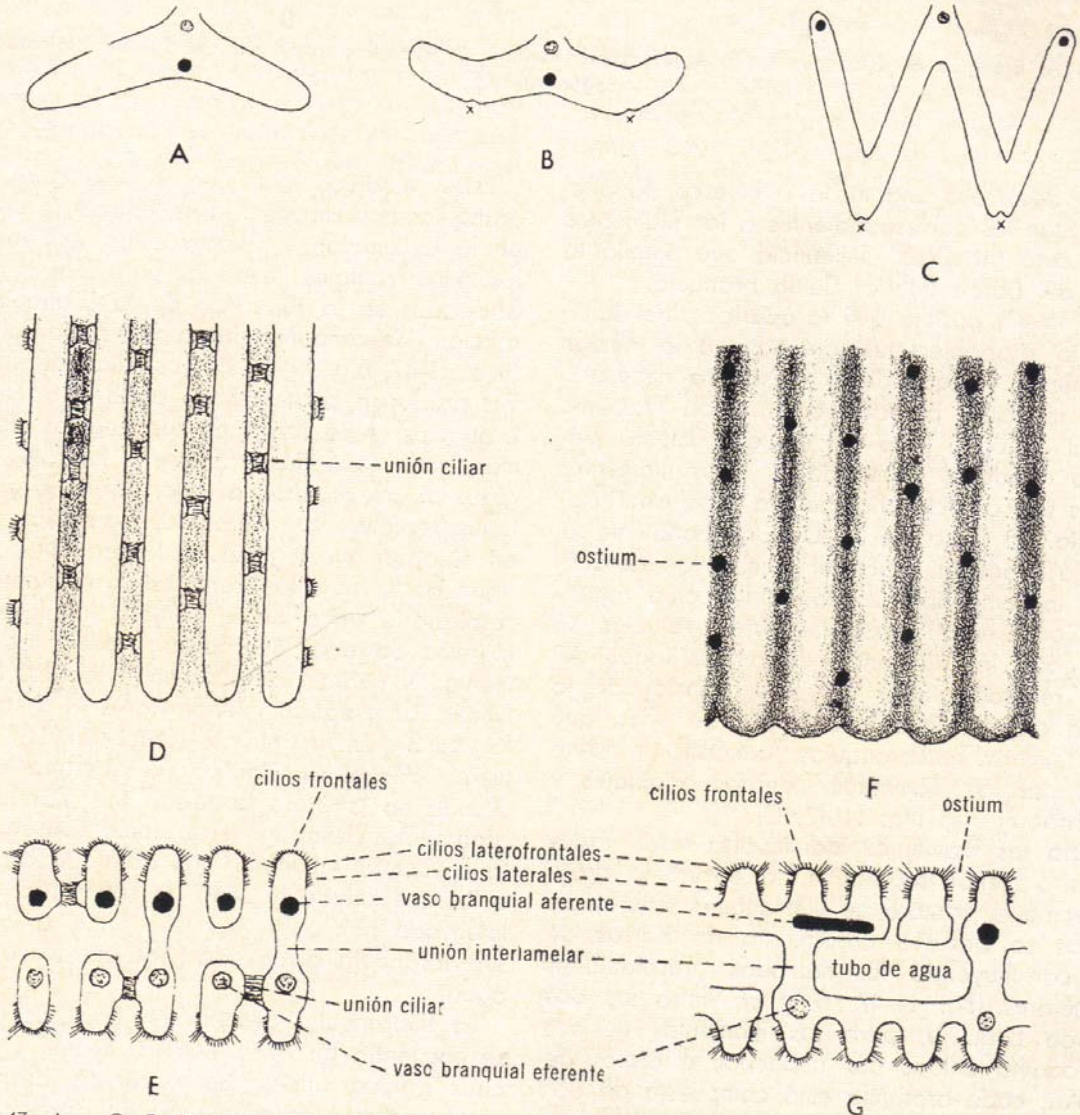


FIG. 11-47. *A* a *C*, Evolución de la branquia del lamelibranquio por plegamiento. *A*, Branquia primitiva. *B*, Desarrollo del surco alimenticio en la superficie mediofrontal. *C*, Plegamiento en el surco alimenticio para formar una rama ascendente y otra descendente para cada filamento. *D* y *E*, Branquia de filibranquio. *D*, Cinco filamentos adyacentes (vista superficial). *E*, Corte frontal. *F* y *G*, Branquia de Eulamelibranquio. *F*, Cinco filamentos adyacentes fusionados. *G*, Corte frontal.

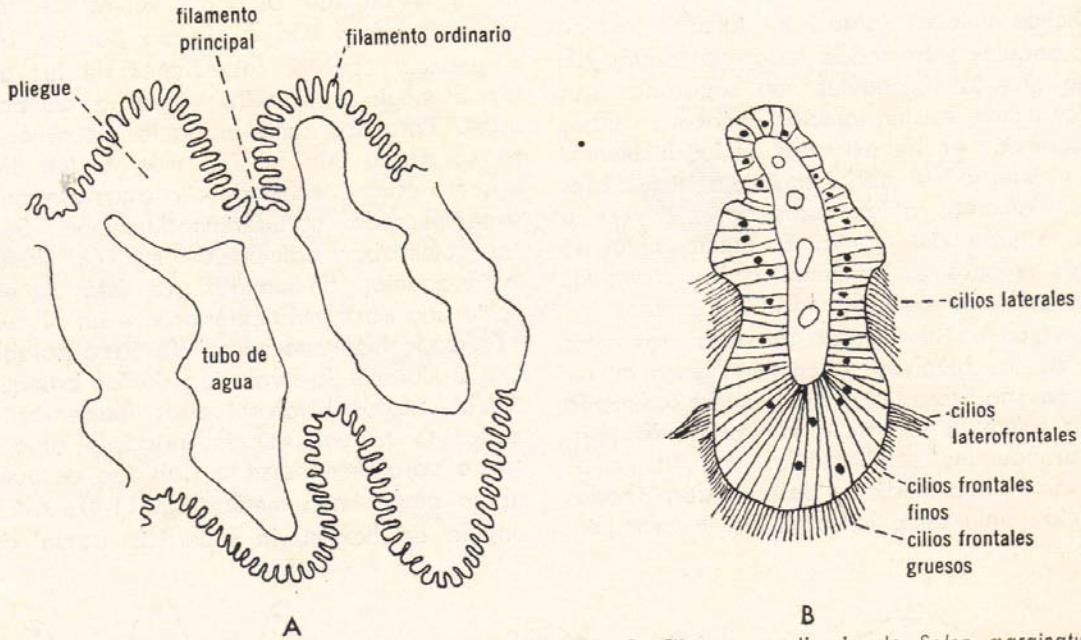


FIG. 11-48. A, Branquia de *Ensis* con sus pliegues (corte frontal). *B*, Filamento ordinario de *Solen marginatus*. (Ambas según Atkins.)

filamento desarrolló una mella o muesca, la que, alineada con las correspondientes a los filamentos vecinos, creó un surco alimenticio que amplió la longitud del borde inferior de la branquia.

Yonge (1941) postula que la aparición del surco alimenticio probablemente precedió a la flexión del filamento, ya que dicho curso era necesario para la nutrición. En todo caso, cada filamento branquial en cada lado del eje experimentó plegamiento o adoptó forma de **U**. Estos filamentos plegados son característicos de la subclase Lamellibranchia. La rama de la **U** correspondiente al eje de la branquia recibe el nombre de descendente y la rama libre es conocida como ascendente. Como en el curso de esta evolución se han plegado los filamentos de ambos lados del eje, el resultado neto ha sido transformar la branquia original única en un par de ellas, que pueden llamarse semibranquias, formando un miembro del par los filamentos externos originales y los internos el otro (fig. 11-47, *C*).

Cuando los filamentos individuales están todavía más o menos separados, la estructura branquial recibe el nombre de filibranquia. A diversos intervalos se observa crecimiento de barras de tejido, constituyendo las llamadas articulaciones interlamelares (fig. 11-47, *D* y *E*), entre las dos ramas de cada **U**, pero los filamentos vecinos están todavía unidos por penachos o discos de cilios. Así, cada branquia está compuesta de dos laminillas, una formada por la unión de las ramas descendentes vecinas, y otra por la unión de las ascendentes. Los filamentos en **U** del otro lado del eje de la branquia original forman también dos laminillas.

Estas modificaciones en la estructura de las branquias han impuesto la necesidad de un cambio en la circulación y sistema ciliar. Así vemos que los cilios frontales llevan las partículas alimenticias atrapadas en la superficie de la branquia en dirección descendente hasta el surco alimenticio (figs. 11-47, *E*, y 11-48, *B*). Los cilios laterales todavía producen corrientes de agua a través de las branquias. A lo largo de los ángulos de las ramas, entre los cilios frontales y laterales, ha surgido un nuevo sistema ciliar formado por cilios laterofrontales, que filtran las partículas existentes en el agua que ingresa en la branquia, y las dirigen hacia los cilios frontales. La corriente acuosa respiratoria entra en la cámara inhalante por el extremo posterior del animal, fluye entre los filamentos, y avanza después entre las dos laminillas. Desde los espacios interlamelares el agua pasa a la cámara exhalante o suprabranquial, y finalmente sale al exterior por la abertura exhalante, situada en la parte posterior. Las glándulas hipobranquiales desaparecieron como consecuencia de la estructura en malla más apretada de la branquia, que impide el paso de sedimento, salvo del integrado por partículas muy finas, a la cavidad suprabranquial arrastrado junto con la corriente de agua.

La filibranquia, descrita en párrafos anteriores, se encuentra en *Arca*, *Mytilus*, *Pecten* y otros muchos grupos afines. Se observan branquias de estructura más especializada en ostras y conchas pluma. En estos filibranquios (llamados a veces seudolamelibranquios) los extremos de las ramas ascendentes se han fusionado morfológicamente con el manto en el lado externo, y con la base

del pie en el interno. Estas conexiones brindan gran cohesión a la estructura branquial.

En las branquias primitivas de los protobranquios, el vaso eferente o de drenaje corre por el interior del eje del filamento debajo del vaso aferente, tal como vimos en la branquia del molusco ancestral. Al sobrevenir elongación y plegamiento del filamento y fusión de las ramas ascendentes, el vaso de drenaje de la branquia de los seudolamelibranquios experimentó división y emigró a los extremos de las ramas ascendentes de cada filamento (fig. 11-47, *C*).

La branquia lamelibranquia más especializada es conocida como eulamelibranquia, en la cual ha sobrevenido además unión de los filamentos (figura 11-47, *F* y *G*). En estas branquias las uniones ciliares han sido substituidas por fusión real de tejidos, de manera que las laminillas se han convertido en placas tisulares sólidas. Por otra parte, las articulaciones interlamelares han aumentado en número y ampliado la longitud de las laminillas (dorsoventralmente). Así, el espacio interlamelar se ha convertido en tubos verticales para agua. La sangre en lugar de difundir a través de las laminillas, circula por vasos verticales que discurren en el interior de las articulaciones interlamelares. Los extremos de las ramas ascendentes se han fusionado con la superficie superior del manto en el lado externo, y con el pie en el interno, separando morfológicamente la cámara inhalante de la suprabranquial. El sistema ciliar permanece inalterable, pues el borde frontal de los filamentos no se halla implicado en la fusión interfilamentosa. Así, un corte frontal de la branquia eulamelibranquia presenta una laminilla con la superficie externa caracterizada por depresiones y prominencias, o camellones, cada uno de estas últimos representando uno de los filamentos originales (figura 11-47, *G*).

El agua de la cámara inhalante circula entre los camellones y entra en los tubos para agua a través de numerosos poros (ostia) de la laminilla. Tiene lugar la oxigenación a medida que el agua circula en la parte dorsal, por los tubos destinados a la misma. Pasa después el agua a la cavidad suprabranquial y llega al exterior por la abertura exhalante. La cantidad de oxígeno utilizada, que procede del agua que circula sobre las branquias de los lamelibranquios, es muy baja si la comparamos con la registrada en otros moluscos (2.5 a 6.8 por 100 en la venera comparada con 48 a 70 por 100 en el abulón). Esta utilización escasa del oxígeno está sin duda relacionada con el gran tamaño de la branquia, muy superior a las necesidades respiratorias del animal, pero necesario para la alimentación por filtro.

En algunos eulamelibranquios, como coquinas y navajas, y también en ciertos filibranquios como veneras y ostras, se ha incrementado el área de superficie de las laminillas por plegamiento de las branquias (fig. 11-48, *A*). La superficie branquial de estos bivalvos tiene aspecto ondulado.

En todos los bivalvos, la superficie interna del manto contribuye en cierto grado a la oxigenación, aunque esta función incumbe en su mayor parte a las branquias. Sin embargo, en los septibranquios (*Poromya* y *Cuspidaria*), corre a cargo del manto en forma exclusiva la función del intercambio de gases, y las branquias se han modificado y degenerado para formar un tabique muscular perforado, que separa las cámaras suprabranquiales de las inhalantes (fig. 11-49, *C*).

Por contracciones musculares, el tabique se desplaza hacia arriba y hacia abajo, haciendo que el agua penetre en las cámaras inhalantes y salga por las suprabranquiales.

Si bien los bivalvos son estrictamente acuáticos, muchos géneros, como los mejillones, *Modiolus* y *Mytilus*, y las ostras viven en la zona intermedia de las mareas o litoral y están expuestas al aire y a la bajamar. Durante este tiempo, permanecen inactivos, y las branquias se conservan húmedas por el agua retenida en la cavidad del manto.

Nutrición. La mayor parte de los bivalvos son alimentadores de filtro, en los cuales las branquias además de la función respiratoria han asumido la de atrapar materiales alimenticios. No se observa esta función adicional de las branquias en los protobranquios primitivos, ni seguramente existió en los bivalvos ancestrales. En los moluscos originales la boca descansaba en el fondo duro sobre el cual se arrastraba el animal. Ahora bien, según Yonge (1941), y Stasek (1961, 1965), cuando los bivalvos se adaptaron para excavar en el lodo y la arena, la boca se desplazó hacia arriba y quedó por encima del substrato como consecuencia de la compresión lateral del cuerpo y del notable aumento de altura del eje dorsoventral. Para restablecer el contacto con el substrato, el borde superior de la boca probablemente se alargó en ambos lados para formar una probóscide muscular y un par de laminillas parecidas a colgajos (palpos) que se dirigen hacia las branquias,

En el nuevo medio de fondo blando se utilizó la probóscide para obtener alimento. Gran número de protobranquios emplean este método de alimentación; *Nucula*, *Nuculana*, *Yoldia*, *Yoldiella* y *Malletia*, se alimentan todos de detritos del fondo. En *Nucula*, las dos probóscides que salen por el resquicio entre ambas valvas, se dirigen hacia adelante y se insertan en el lodo o arena circundante (fig. 11-50). En la superficie ventral de cada probóscide se advierte un surco ciliado por el cual llegan los restos orgánicos a la base de estas estructuras, y de aquí pasan a los palpos, siguiendo luego su camino entre las dos laminillas.

Las superficies internas oponentes de las laminillas son rugosas y ciliadas, y actúan como dispositivo de distribución. Las partículas destinadas a la ingestión son transportadas sobre los lomos o

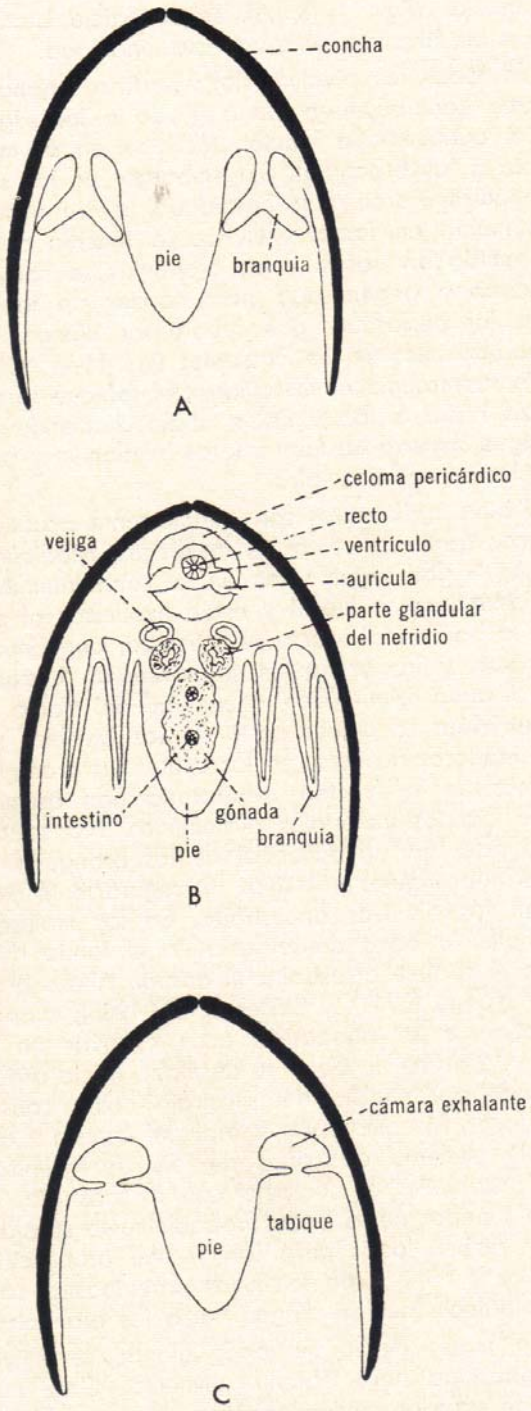


FIG. 11-49. A, Bivalvo protobranquio (corte transversal). B, Bivalvo lamelibranquio (corte transversal). C, Bivalvo septibranquio (corte transversal).

crestas de las rugosidades o a lo largo de vías especiales que las llevan hasta el surco oral; las partículas rechazadas pasan al borde de las laminillas y son desplazadas hacia adelante hasta las extremidades de las mismas, las cuales tocan el manto. En este punto son transferidas a la superficie del manto y llevadas al fondo de su cavidad acompañadas del sedimento suspendido en la corriente de agua.

Algunas partículas adicionales quedan en las branquias y superficies externas de los palpos. En los miembros de la familia Solemyidae, las branquias son los principales órganos recolectores de detritos, de preferencia a los palpos, los cuales son relativamente pequeños y no apareados.

La estructura y fisiología del aparato digestivo de los protobranquios ha conservado muchos rasgos primitivos que sin duda guardan relación con el hábito de alimentarse de detritos.

Los productos alimenticios ingresan en la boca y de allí son llevados en dirección posterior hasta el estómago por medio de un esófago tubular corto y ciliado. El estómago, rodeado por la gran glándula digestiva, se divide en dos regiones: una dorsal, en la cual desembocan el esófago y los conductos de la glándula digestiva, y otra ventral o saco del estilete. La primera de estas regiones se halla revestida de quitina, salvo en una zona plegada y ciliada de distribución, o clasificación en la cual se abren los conductos de la glándula digestiva. En el vértice del estómago existe una prolongación en forma de diente que se origina en el cinturón quitinoso, conocida con el nombre de escudo gástrico.

El alimento entra en la parte dorsal del estómago donde se mezcla con una gran masa mucosa que es sometida a rotación por los cilios del saco del estilete. A medida que las partículas son liberadas del moco, son dirigidas hacia la amplia zona de distribución. En este punto las partículas más finas son conducidas por las crestas ciliadas a las aberturas de los conductos de la glándulas digestivas, y las más grandes son rechazadas y transportadas en dirección descendente por los surcos de la zona de distribución al surco intestinal, que corre a lo largo de la pared anterior del saco del estilete, el cual las deposita directamente en el intestino.

La digestión en los protobranquios es extracelular e intracelular; la primera ocurre en el estómago, y para ello son secretadas enzimas por diversas áreas de la glándula digestiva. La digestión intracelular se produce en el interior de las células de otras partes de la glándula. La familia Nuculidae *(Nucula)* es una excepción, ya que la digestión es en su totalidad extracelular y se produce en el estómago. Las enzimas necesarias son secretadas por las glándulas digestivas y las paredes del estómago, y la absorción tiene lugar en el estómago y en el intestino. Los conductos de las glándulas digestivas son ciliados y se dividen en incurrente y excurrente. Las partículas alimenticias que entran en los conductos son llevadas por el incurrente a la luz de túbulos más pequeños que son los constituyentes de la glándula propiamente dicha. En este lugar las partículas son englobadas por las células de la pared del túbulo y digeridas intracelularmente. Los productos de desecho son vertidos en la luz, y regresados al estómago por

la vía ciliar excurrente, de donde pasan al surco intestinal, y de aquí al intestino.

El intestino, bastante largo, forma una o dos asas en la vecindad del estómago, y después pasa dorsalmente entre el músculo aductor anterior y el estómago, para llegar al recto. Este último órgano discurre a nivel del corazón y de la cavidad pericárdica, pasa sobre el músculo aductor posterior, y se abre a través del ano en la parte posterior de la cavidad suprabranquial. El intestino está compuesto de epitelio ciliado y glándulas mucosas. A lo largo del intestino se advierte la presencia de un reborde o cresta fácilmente visible cuya altura disminuye gradualmente a medida que se acerca al recto, y que recibe el nombre de tiflosolis; se continúa este reborde con uno de los situados al lado del surco del saco del estilete.

La función primaria del intestino es formar heces, y probablemente corra a cargo del reborde intestinal a que antes aludimos el moldearlas y transportarlas. El hecho de la formación de productos excrementicios sin duda explica también la longitud considerable del intestino. El recto es también ciliado, pero carece de tiflosolis. Las heces salen por el ano en bolitas perfectamente formadas, las cuales en *Malletia* no se desmoronan aunque se trate de hacerlo con una aguja de disección (Yonge, 1941); son expulsadas las heces al exterior por acción de la corriente exhalante.

En los lamelibranquios, las branquias se han apropiado la función de adquirir alimento, y en su virtud han desaparecido las probóscides, aunque persisten las laminillas. El plegamiento de los filamentos branquiales ha aumentado considerablemente el área de superficie de las branquias. El nuevo modo de obtener alimento ha impuesto también un cambio en la dieta; la mayor parte de estos bivalvos ingieren partículas diminutas de plancton, esencialmente fitoplancton, de manera que el número de partículas gruesas que llega al estómago de estos animales es mucho menor que en otros bivalvos.

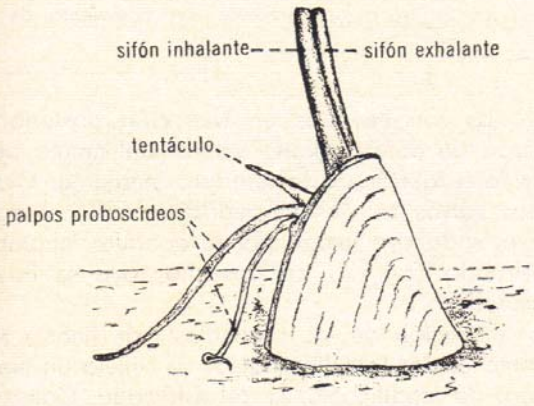


FIG. 11-50. El protobranquio, *Yoldia limatula*, durante la alimentación. (Según Yonge.)

Las partículas alimenticias, en algunos casos tan pequeñas como una micra, son filtradas por largos cilios laterofrontales en las corrientes de agua que pasan entre los filamentos o que llegan a los poros, alcanzan después los cilios frontales donde se mezclan con moco, siendo entonces desplazadas por encima o por debajo del borde del filamento a un surco alimenticio. Estos surcos pueden estar situados en la parte más alta de la branquia, entre las semibranquias o fuera de ellas, o a lo largo del borde ventral de estas últimas. Los surcos alimenticios ciliados transportan las partículas en dirección anterior a las laminillas de los palpos.

La posición de los surcos alimenticios es muy variable; la familia Mytilidae posee uno a lo largo del borde ventral de cada semibranquia, que lleva casi todo el alimento, y tres surcos dorsales en la cima de las branquias (fig. 11-52, *A*). En la figura 11-52 se muestran algunas de las posiciones más frecuentes del surco alimenticio y de las vías frontales ciliadas.

En cierto número de familias que tienen branquias plegadas, como Ostreidae, Pectinidae, y Solenidae, los cilios frontales de casi todos los filamentos se han dividido en dos vías de movimientos opuestos. Una de ellas, de cilios cortos, transporta partículas ligeras hacia arriba, y la otra, de cilios largos, dirige las más grandes y pesadas hacia abajo a los surcos alimenticios situados a lo largo del borde ventral (fig. 11-52, *G*). El filamento situado entre los dos pliegues, llamado principal (figura 11-48, *A*), sólo lleva partículas ligeras hacia arriba. A pesar de las vías antagónicas en los filamentos ordinarios, la mayor parte del transporte ascendente de partículas es llevado a cabo por los filamentos principales. La separación, por parte de estas familias, de partículas pesadas que se desvían hacia los surcos alimenticios ventrales representa sin duda alguna cierto grado de selección efectuado por las branquias, ya que las partículas demasiado grandes caerán fueran del surco antes de alcanzar las laminillas de los palpos.

En las laminillas no plegadas de las familias Arcidae y Anomiidae se observan también vías antagónicas de cilios frontales. Sin embargo, en estas especies, la separación de las partículas pesadas de las ligeras representa sólo una adaptación para la clasificación antes de los palpos. Las partículas más grandes que son llevadas al borde ventral de las branquias, *posteriormente* son transportadas y rechazadas sobre el manto (figura 11-52, *F*). Existen todavía otros mecanismos que clasifican las partículas sobre la superficie de las branquias.

En los lamelibranquios, las laminillas de los palpos tienen la misma función de transporte y clasificación que en los protobranquios (figs. 11-45, *A* y 11-53). Las partículas son clasificadas por tamaños; las más pequeñas, seleccionadas para inges-

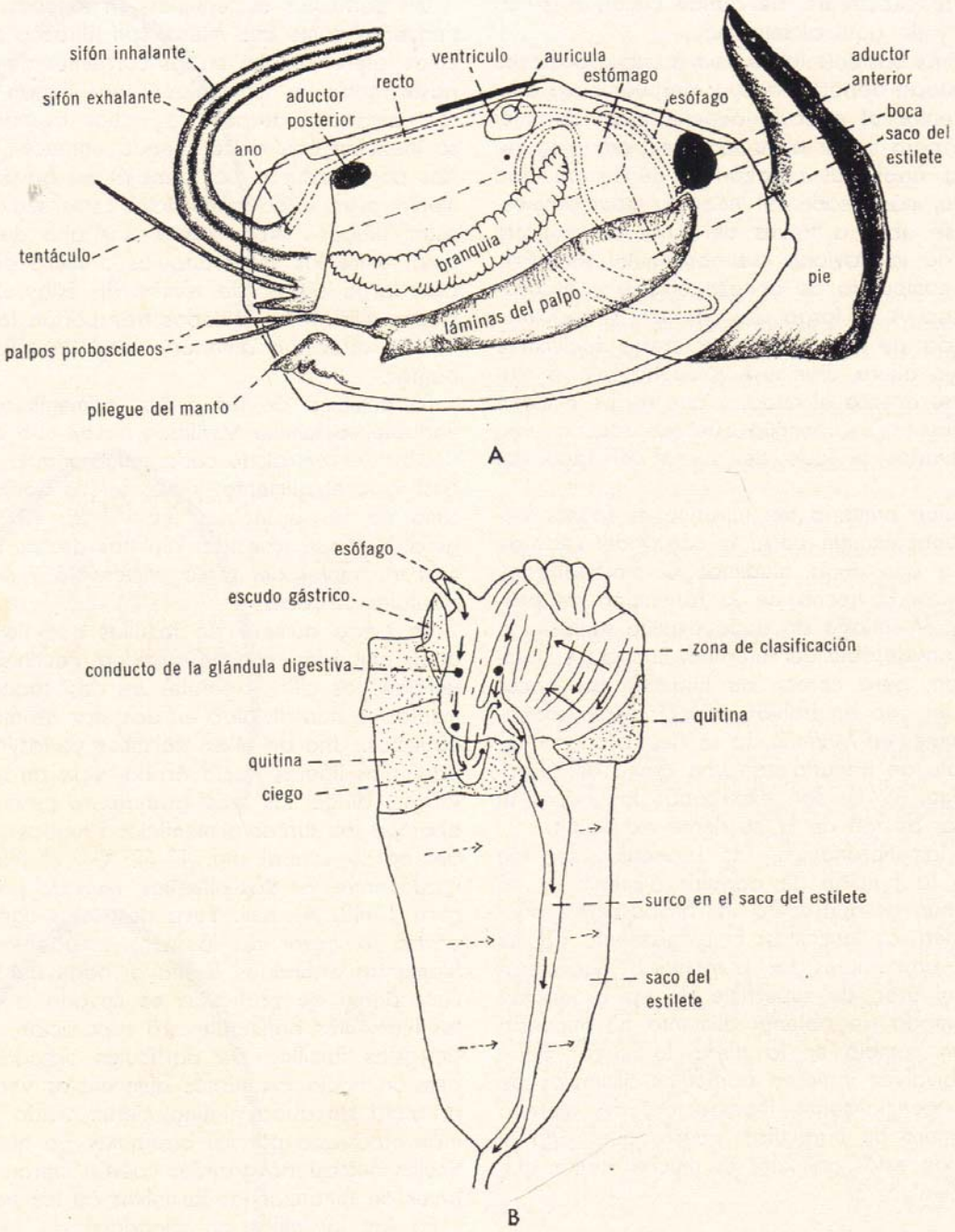


FIG. 11-51. A, El protobranquio *Malletia*, después de quitar valva derecha y manto (vista lateral). B, Estómago de *Malletia* abierto. Las flechas enteras indican las vías alimenticias; las de trazos la dirección del movimiento de los cilios en el estilete en rotación. (Ambas según Yonge.)

tión, son transportadas a la superficie de los palpos siguiendo las crestas de los bordes ciliados (figura 11-53); las más grandes, que el animal rechaza, son llevadas al borde de las laminillas por los surcos situados entre las crestas y caen en el pie o manto. Existen también vías especiales de reclasificación que corren dorsal y ventralmente a lo largo de los bordes. El material rechazado tanto por los palpos como por las branquias abandona la cavidad del manto, unas veces por un espacio pedal abierto, y otras, caso más frecuente, por el sifón inhalante. En esta última eventualidad las partículas son llevadas en dirección posterior a lo largo de la vía ciliada ventral del manto para acumularse detrás de la abertura inhalante. Cuando las valvas se cierran periódicamente, el agua es expulsada con fuerza por la abertura inhalante, arrastrando con ella los desechos que se hayan acumulado.

La utilización de las partículas más finas como alimento en los Lamelibranquios se refleja en cierto número de modificaciones del estómago. Como ya no existe la necesidad de macerar las partículas alimenticias, ha desaparecido el cinturón de qui-

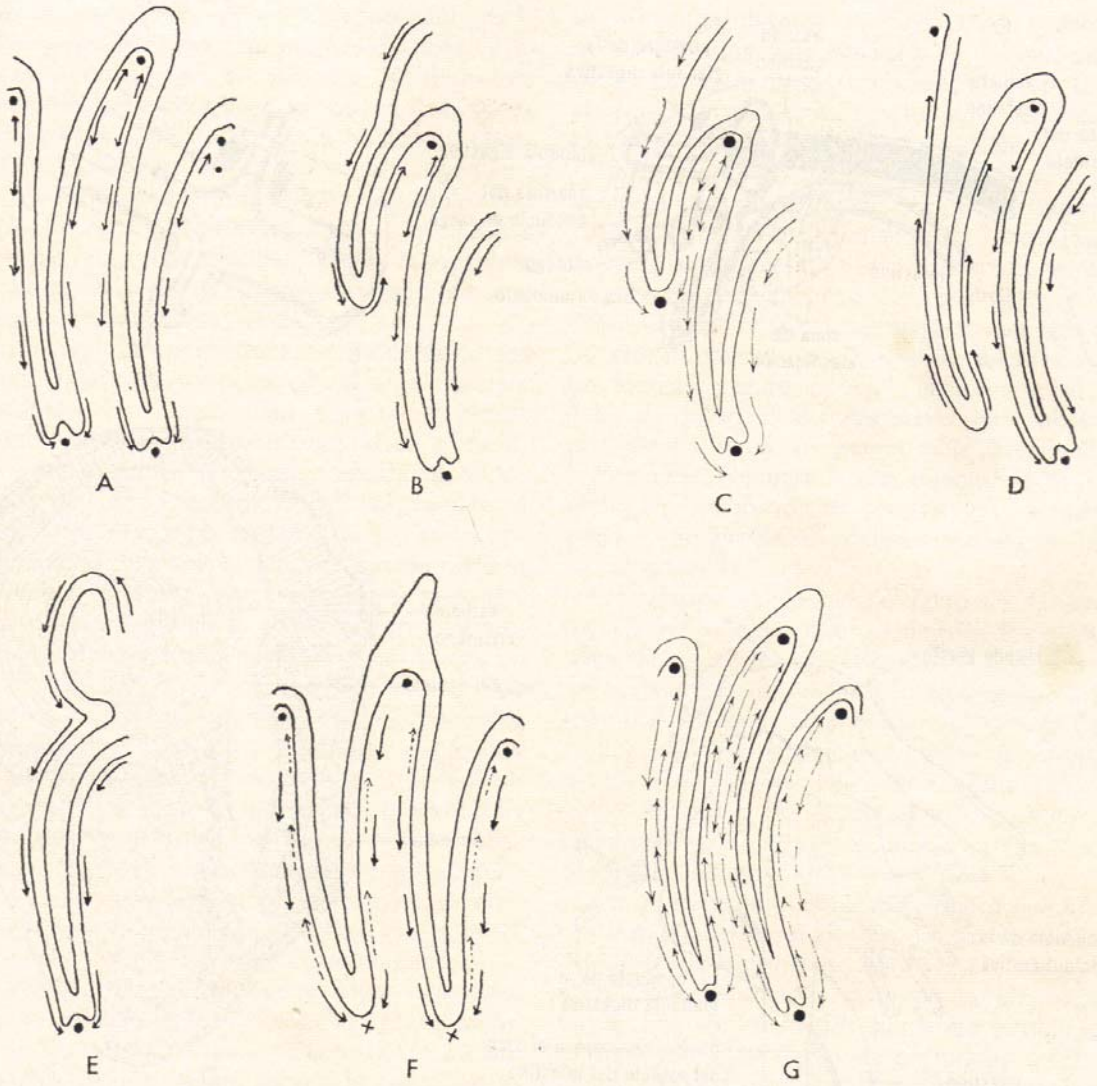


FIG. 11-52. Cortes transversales de diferentes branquias de lamelibranquios, en los que se aprecia la dirección del movimiento de los cilios frontales, y la posición de las vías alimenticias en dirección anterior (puntos negros). En *F* y *G*, las flechas de rayas indican los cilios frontales finos llevando partículas alimenticias hacia arriba; las flechas completas representan cilios frontales gruesos llevando partículas en dirección ventral. Las cruces representan conductos moviéndose posteriormente. En todos los casos la semibranquia interna está en el lado derecho. *A*, *Mytilidae* y *Pinnidae*. *B* y *C*, Muchos eulamelibranquios. *D*, *Unionidae* (agua dulce). *E*, *Tellinidae* y *Semelidae*. *F*, *Arcidae* y *Anomiidae*. *G*, *Ostreidae* y *Pectinidae*. (Todas según Atkins.)

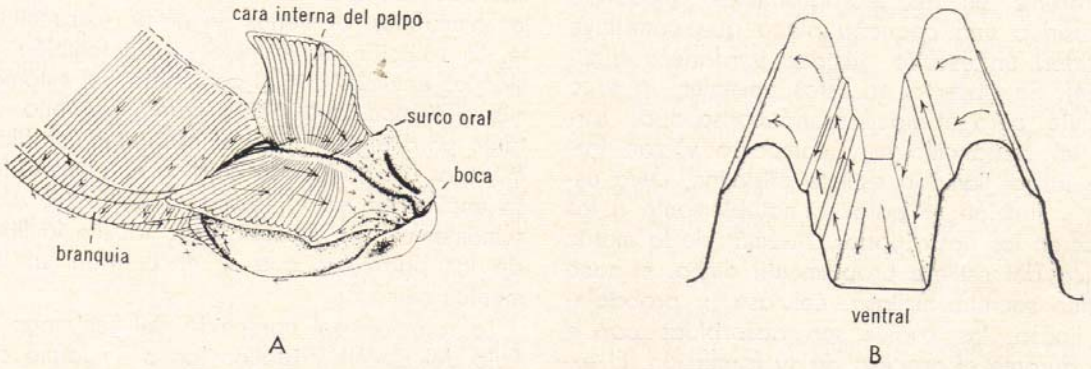


FIG. 11-53. *A*, Un par de palpos separados y corte anterior de branquias de *Ostrea edulis*. Las flechas indican las vías ciliares (según Yonge.) *B*, Corte de dos bordes de un palpo de lamelibranquio. La boca se encuentra a la izquierda y el borde ventral del palpo mira al observador. Las flechas indican vías ciliares. (Según Stasek.)

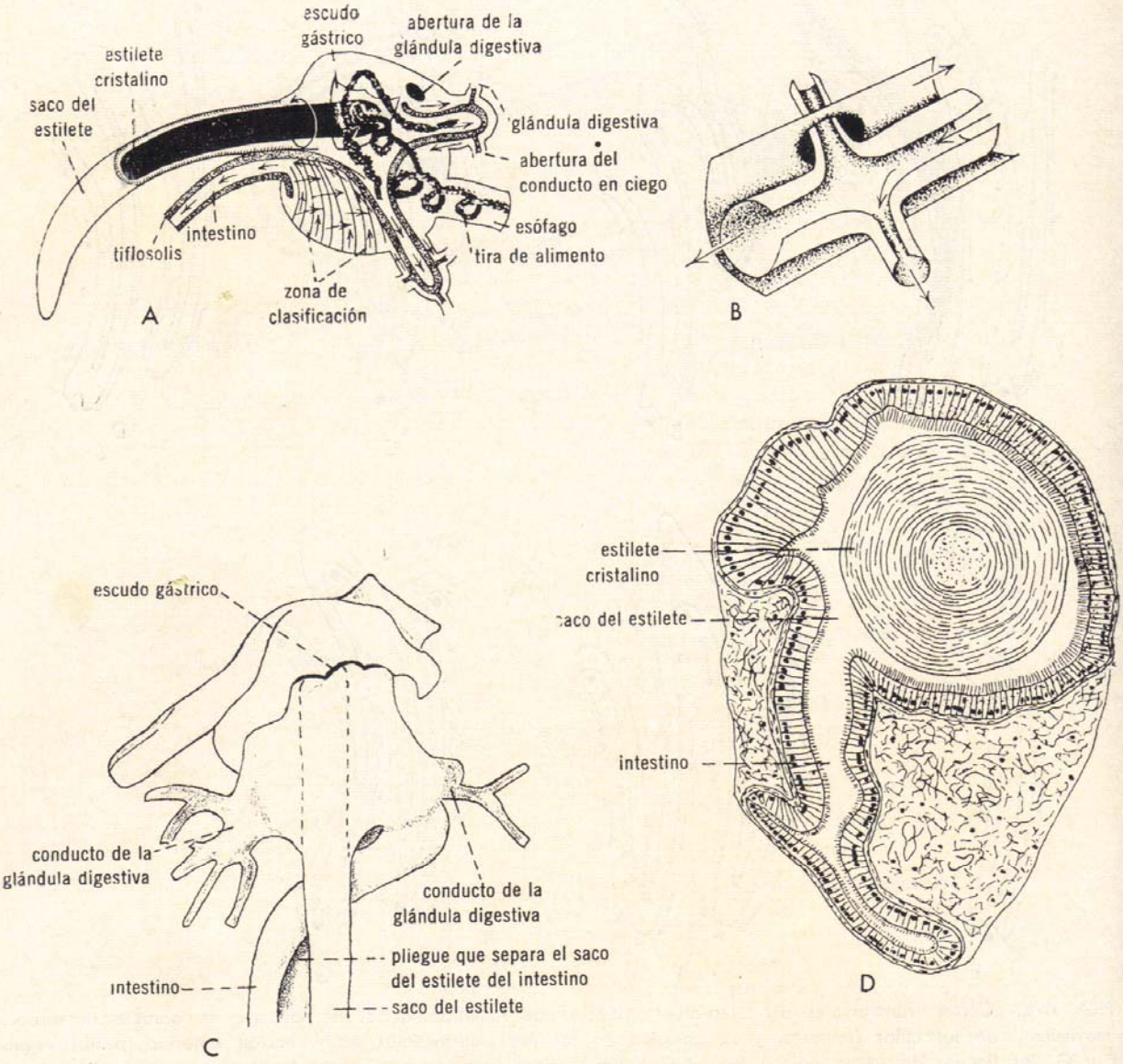


FIG. 11-54. *A* y *B*, Esquema del estómago y conducto de la glándula digestiva de un eulamelibranquio. *A*, Estómago, mostrando rotación del estilete cristalino y enrollamiento de la tira de alimento y moco. Las flechas indican las vías ciliares. *B*, Conducto de la glándula digestiva. (*A*, según Morton; *B*, según Owen.) *C*, Estómago de la ostra, *Ostrea edulis*. *D*, Saco del estilete e intestino de la almeja de agua dulce, *Lampsilis anodontoides* (corte transversal). (*C*, según Yonge; *D*, según Nelson, tomado de Yonge.)

tina, presente en los protobranquios, quedando como residuo una pequeña placa que constituye en realidad un escudo gástrico verdadero (figura 11-54). Se observa en estos animales un saco del estilete, pero el moco se ha consolidado formando un bastoncillo muy compacto y con frecuencia largo, llamado estilete cristalino, cuya estructura y función se parecen notablemente a las descritas en los gastrópodos. Además de la matriz proteínica del estilete propiamente dicho, el saco del mismo secreta amilasa, celulasa, y probablemente lipasa, las cuales son absorbidas por el estilete durante el proceso de su formación. El extremo anterior del estilete gira rozando contra el escudo gástrico en forma de placa, por acción de los cilios del saco, y durante este proceso son liberadas las enzimas. De este modo son digeridos los almidones, al menos en parte, extracelularmente. La rotación del estilete ayuda también a mezclar las enzimas con el contenido del estómago, al mismo tiempo que actúa como pequeño cabrestante para atraer hacia el estómago los filamentos mucosos cargados de partículas alimenticias que se encuentran en el esófago (fig. 11-54, *A*). El pH sumamente bajo del estómago facilita la liberación de las partículas que se encuentran en los filamentos mucosos.

La rotación del contenido del estómago por influjo del estilete cristalino lanza en forma continua material alimenticio parcialmente digerido hacia la zona de clasificación. En esta región son separadas las partículas más voluminosas y enviadas al

intestino siguiendo el surco profundo del estómago, o surco intestinal. Las partículas finas, y el líquido que contiene los productos de la digestión, son retenidos por los cilios de las crestas de la zona de clasificación, y dirigidos hacia las aberturas, dos o muchas, de las glándulas digestivas. En los lamelibranquios, estas aberturas junto con parte de la zona de clasificación, y un tiflosolis que bordea el surco intestinal, están localizados en un ciego, o en formas más elevadas, en dos ciegos del estómago (fig. 11-54, *A*).

En el interior de los conductos principales de las glándulas digestivas se produce un flujo de doble corriente. En efecto, una porción inhalante no ciliada transporta las partículas finas y los líquidos a la glándula digestiva y finalmente a los conductos terminales, en los cuales se produce la absorción y la digestión intracelular. Los desechos de la glándula circulan por una porción ciliada exhalante del conducto principal. Se cree que esta circulación intraglandular es mantenida por el movimiento hacia afuera de los cilios en el conducto exhalante, el cual a su vez produce el flujo de contracorriente hacia adentro por el conducto inhalante (Owen, 1955). Los productos excrementicios son conducidos al intestino por el tiflosolis y no se mezclan con el contenido gástrico. La estructura del tiflosolis es compleja y consiste generalmente en la presencia de un tubo dentro de otro (fig. 11-54, *B*); esta estructura desempeña importante papel en la regulación del flujo de material dentro y fuera de las aberturas glandulares.

En muchas formas, como *Donax, Mya, Ensis, Meretrix,* y la almeja gigante *Tridacna,* el saco del estilete se ha separado del estómago, y el estilete se encuentra situado en un saco que se proyecta desde la parte anterior del intestino, o en el intestino mismo. En este último caso, el estilete y el epitelio secretorio están separados por un pliegue de la luz del intestino. Sin embargo, el estilete propiamente dicho continúa proyectándose en el estómago. En estas formas, las partículas rechazadas y los productos de desecho son llevadas al intestino a lo largo de un pliegue en el piso del estómago que se continúa con el del intestino al que acabamos de referirnos.

La presencia de un estilete cristalino impide casi en absoluto la digestión extracelular de las proteínas, ya que en caso contrario una proteasa digeriría al estilete mismo. El saco del estilete elabora en forma continua secreción adicional en la base del estilete a medida que se va desgastando la parte anterior que se proyecta. El tipo de estilete localizado en el intestino o en saco fuera del mismo perdura indefinidamente, pero los producidos en un saco de estilete gástrico pueden ser completamente disueltos, para volver a formarse cuando el animal se alimenta de nuevo. Se observa este fenómeno en las especies *Crassostrea virginca* y *Lasaea rubra,* habitantes del litoral, que solamente se alimentan durante la pleamar. El estilete cristalino de estos dos bivalvos es reconstruido dos veces cada 24 horas coincidiendo con la aparición de la marea alta. No ha sido aún dilucidada la causa de la disolución del estilete.

La longitud del estilete es muy variable, aunque siempre considerablemente larga, si tenemos en cuenta el tamaño del animal. En muchos bivalvos es de unos 2.5 cm, hasta 8 cm. El estilete de *Tagelus* puede alcanzar unos 5 cm, y Yonge (1932) informó haber observado un estilete de 33 cm en la almeja gigante *Tridacna* de 92 cm de longitud. Sabemos que el estilete de la almeja de agua dulce *Anodonta* gira once veces por minuto, y en las ostras muy jóvenes la rotación puede alcanzar hasta setenta veces por minuto. Sin embargo, la temperatura, el pH y la presión del alimento, influyen también en la velocidad de la rotación.

La nutrición de la almeja *Tridacna* es, sin duda alguna, notable, ya que además de las actividades alimenticias normales, este molusco "cultiva" literalmente algas unicelulares como fuente suplementaria de alimento. Las algas del grupo Zooxanthellae viven en el tejido carnoso del sifón de la almeja. Las valvas del animal están orientadas hacia el fondo de modo que la abertura entre las mismas se halla dirigida hacia arriba. Los labios del sifón asoman entre las valvas y se pliegan sobre parte de la concha, de manera que las algas de Zooxanthellae reciben así la luz del sol necesaria para la fotosíntesis. Ahora bien, las vesículas cristaloides del manto difunden la luz solar profundamente en los tejidos, haciendo posible que las algas vivan a niveles más profundos de los normales. Algunas de las algas son englobadas y digeridas por células fagocitarias, proporcionando así una fuente adicional de alimento para la almeja.

Los septibranquios, que ya carecen de branquias, se han convertido en carnívoros o en devoradores de materia orgánica descompuesta. La fuerza de aspiración del tabique es más que suficiente para llevar a la cavidad del manto ciertos animales pequeños, como crustáceos y gusanos. Estas presas son entonces capturadas por las laminillas reducidas, pero musculares, de los septibranquios, y transportadas a la boca. El estómago, provisto también de fibras musculares, está revestido de quitina, y actúa como molleja capacitada para triturar. El estilete está representado por un pequeño bastoncillo, que según Yonge (1947) probablemente tenga por misión exclusiva cubrir de moco los fragmentos duros y puntiagudos para evitar lesiones del intestino durante su progresión hacia el exterior.

Existe acuerdo unánime en el sentido de que las tarazas utilizan los productos ingeridos resultantes de la desintegración de la celulosa que son extraídos de la madera en el curso de sus excava-

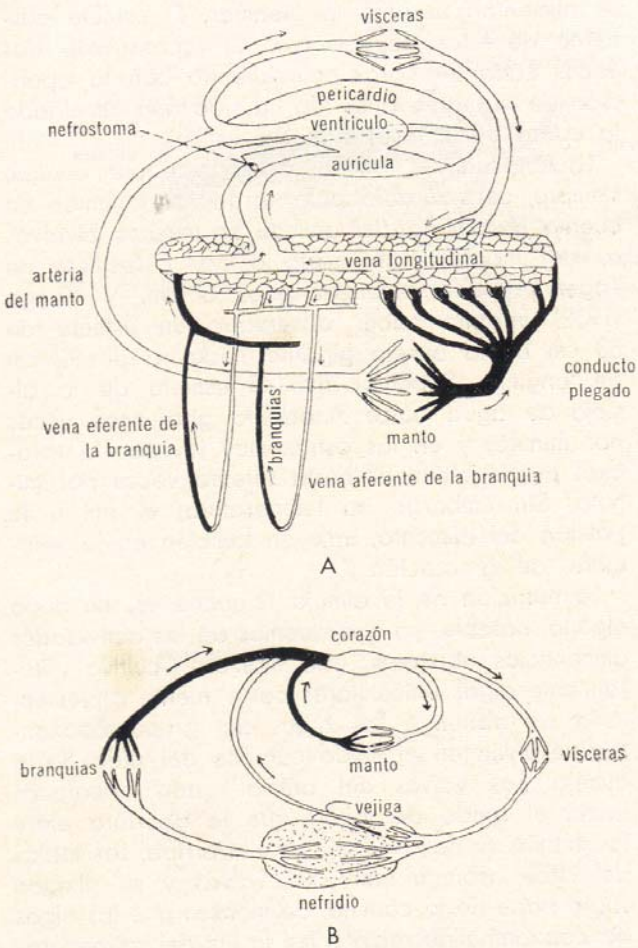


FIG. 11-55. A, Sistema circulatorio de *Mytilus*. (Según Field tomado de Borradaile y otros.) *B*, Sistema circulatorio de la almeja de agua dulce, *Anodonta*. (Según Borradaile y otros.)

ciones. No se ha dilucidado todavía si la celulosa es producida por el molusco o por bacterias. Las branquias obtienen aminoácidos del plancton; sin embargo, es indudablemente muy variable la importancia del plancton en la dieta, dada la diferencia del área de superficie de las branquias en las distintas especies.

Circulación. En casi todos los bivalvos, el ventrículo se ha plegado en torno al intestino (recto), de manera que la cavidad pericárdica incluye no sólo el corazón, sino también un breve fragmento del tubo digestivo (figs. 11-45, *B*, 11-49, *B* y 11-56). En unos cuantos protobranquios como *Nucula* y *Ostrea*, están separados el recto y el corazón, pero incluso en ellos la separación es indudablemente secundaria. Salvo por la asociación entre corazón y recto, el sistema circulatorio es parecido en muchos aspectos al del molusco ancestral. Las aurículas, de pared delgada, están adheridas lateralmente al ventrículo muscular que rodea al recto. Es fácil observar las contracciones del ventrículo en almejas de gran tamaño a las cuales se ha desprendido con todo cuidado una de las valvas. Las pulsaciones son lentas; en *Anodonta*, alrededor de veinte por minuto.

En calidad de estructura primitiva, el ventrículo emite una sola aorta que toma dirección anterior, tal como se observa en todos los protobranquios y en muchos filibranquios como *Mytilus* (figura 11-55, *A*). En los eulamelibranquios existe también una aorta posterior, casi siempre más pequeña que la anterior (figs. 11-45, *B*, 11-55, *B* y 11-56). En *Mercenaria*, la aorta posterior se agranda inmediatamente antes de salir de la cavidad pericárdica, si bien no ha podido precisarse la función de esta porción ampliada que recibe el nombre de bulbo arterioso. Quizá sus contracciones brinden fuerza adicional para la propulsión de la sangre, o su función se reduzca solamente a regular la presión sanguínea.

La vía circulatoria del molusco típico, corazón, senos tisulares, nefridios, branquias, corazón, se confirma en los bivalvos, aunque es dable comprobar algunas modificaciones de este circuito en las diferentes especies. En *Mytilus*, por ejemplo, toda la sangre de los senos corporales fluye a los riñones (fig. 11-55, *A*). Parte de la sangre se reúne entonces en una gran vena longitudinal en el interior del riñón, y regresa a las aurículas; la restante, circula a través de las branquias para retornar después al riñón donde ingresa en la vena longitudinal siendo enviada más tarde al corazón.

En *Anodonta*, sólo una pequeña cantidad de sangre es dirigida del riñón al corazón; la mayor parte es enviada a las branquias, y desde allí regresa directamente al corazón (fig. 11-55, *B*). No obstante, en *Mytilus* y *Anodonta* el corazón recibe sangre oxigenada y no oxigenada. En todos los bivalvos existe una vía circulatoria más o menos bien desarrollada, a través del manto, que representa un lugar adicional de oxigenación. En *Pecten* y *Anodonta*, la ruta del manto forma un circuito separado con sangre que retorna directamente al corazón; en *Mytilus*, la sangre vuelve al corazón siguiendo la vía renal.

En unos pocos bivalvos, como *Arca* y *Lima*, la sangre posee hemoglobina y comunica un color rojo brillante al manto y a otros tejidos. Procede señalar, sin embargo, que la sangre de la mayor parte de bivalvos carece de pigmentos respiratorios.

Excreción. Los dos nefridios de los bivalvos se hallan situados debajo de la cavidad pericárdica, o un poco por detrás de ella, y aparecen plegados formando una larga **U** (figs. 11-45, *B*, 11-49, *B* y 11-56). Una rama de la **U** es glandular y desemboca en la parte anterior de la cavidad pericárdica, la otra forma una bolsa o vejiga y se abre por un nefridióporo en la parte anterior de la cavidad suprabranquial. En los protobranquios primitivos, no existe la diferenciación histológica del nefridio observada en los miembros más elevados de la clase. No se comprueba definición

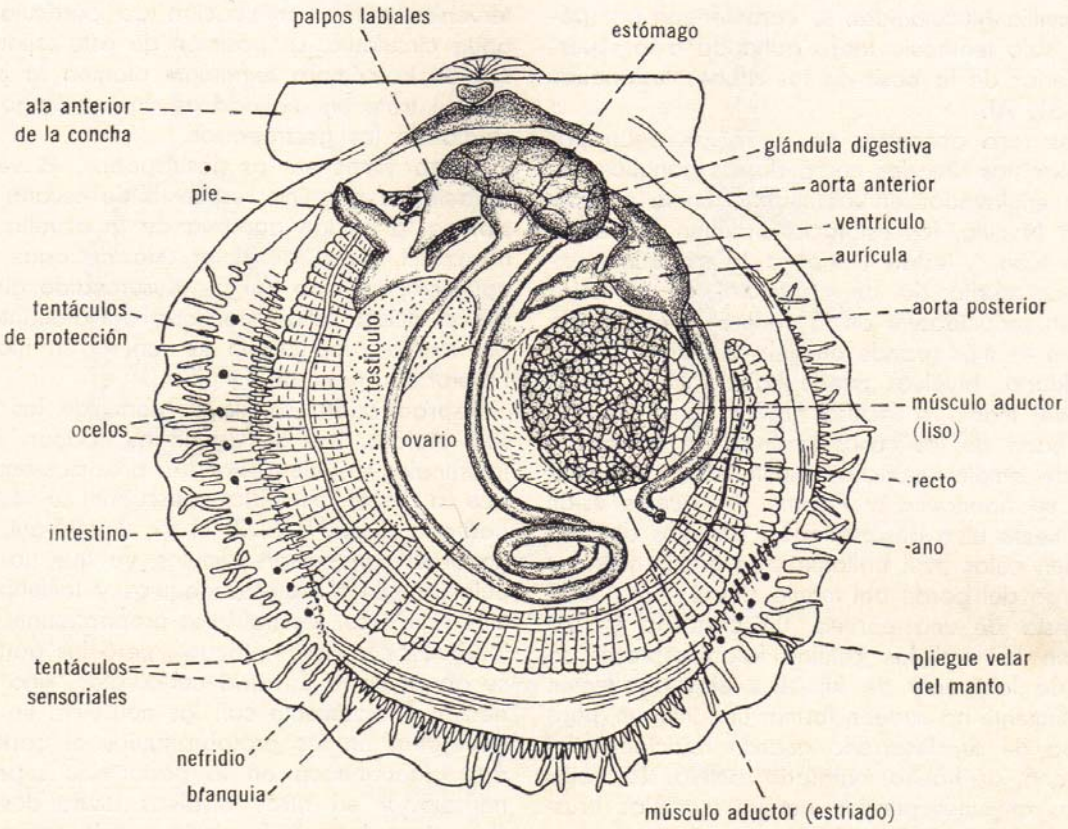


FIG. 11-56. Estructura de la venera *Pecten* (vista desde el lado izquierdo). (Según Pierce.)

neta entre porciones glandular y vesical; antes al contrario, las paredes del tubo son glandulares en toda su extensión y no experimentan la evaginación y plegamiento característicos de las secciones glandulares de la mayor parte de los nefridios de los bivalvos.

Si exceptuamos algunos representantes fortuitos de diferentes familias marinas como las ostras, que pueden tolerar salinidades bajas y que han invadido esteros y pántanos salobres, los bivalvos dulceacuícolas son miembros de seis familias, a saber: Sphaeriidae, Corbiculidae, Margaritiferidae, Unionidae, Aetheriidae ("ostras" tropicales de agua dulce), y Mutelidae (mejillones del hemisferio austral). Los bivalvos de agua dulce de Estados Unidos son primariamente miembros de las familias Unionidae y Sphaeriidae, si bien se ha comprobado la invasión del sistema de drenaje en este país por la especie japonesa *Corbicula*.

Como vimos en los gastrópodos, los bivalvos dulceacuícolas excretan grandes cantidades de agua por los riñones. Casi todas las sales son resorbidas, y en consecuencia la orina es muy hipotónica (Picken, 1937).

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El sistema nervioso es bilateral y relativamente sencillo (fig. 11-45, *B*). Se compone de tres pares de ganglios, y de dos pares de cordones nerviosos largos. A cada lado del esófago se encuentra un ganglio cerebropleural, unido al del lado opuesto por una corta comisura que cruza la parte superior de aquel órgano. De cada uno de estos ganglios nacen dos cordones nerviosos de dirección más o menos posterior. El par superior de estos nervios (uno de cada ganglio) se extiende directamente hacia atrás a través de las vísceras y termina en un par de ganglios viscerales muy próximos, situados debajo del músculo aductor posterior. El segundo par de cordones que tienen su origen en los ganglios cerebropleurales se extienden en dirección posterior y ventral al pie y conectan con un par de ganglios pedales. Como en los gastrópodos, el movimiento del pie se halla bajo control de los ganglios cerebrales y pedales, mientras que los ganglios viscerales controlan los músculos aductores. Constituye función de los ganglios cerebrales coordinar los movimientos tanto del pie como de las valvas.

La mayor parte de los órganos de los sentidos en los bivalvos se localizan en el borde del manto, sobre todo a nivel del pliegue medio. En muchas especies, el borde del manto posee tentáculos paleales, portadores a su vez de células táctiles y quimiorreceptoras. En ocasiones, existen tentáculos en toda la longitud del manto, como en las especies nadadoras *Pecten* y *Lima* (figs. 11-41, *A* y 11-56); con más frecuencia los tentáculos quedan restringidos a los sifones o aberturas inhalante o exhalante, pudiendo también guarnecer como flecos la abertura pedal. *Malletia* y otros miembros

de la familia Nuculanidae se caracterizan por poseer un solo tentáculo largo adherido a la superficie inferior de la base de los sifones fusionados (fig. 11-51, *A*).

No es raro encontrar en los bivalvos un par de estatocistos situados cerca de los ganglios pedales o enclavados en los mismos. En la especie primitiva *Nucula*, los estatocistos tienen forma de hoyo o fosa, y están unidos a la superficie externa por medio de un conducto; en la ostra aparecen reducidos, y en la venera el estatocisto izquierdo es más grande que el derecho.

En algunos bivalvos puede haber ocelos en el borde del manto o incluso en los sifones; en la mayor parte de los casos se trata de ocelos en forma de simples manchas pigmentarias. Sin embargo, en *Spondylus* y *Pecten*, los ocelos están notablemente bien desarrollados. Los ojos de *Pecten* tienen color azul brillante y se hallan situados a lo largo del borde del manto (fig. 11-56). Cada ojo consta de una córnea, un cristalino y una retina en la cual las células fotorreceptoras se alejan de la fuente de luz. Los ojos de *Pecten* probablemente no puedan formar una imagen, pero el grado de su desarrollo guarda relación indudable con su hábito natatorio activo. Los ojos de estos animales pueden percibir cambios bruscos en la intensidad de la luz.

Inmediatamente debajo del músculo aductor posterior en la cámara exhalante, hay una mancha de epitelio sensorial comúnmente denominada osfradio, el cual se considera un órgano de quimiorrecepción para probar el agua que pasa por la cavidad del manto; sin embargo, su función no ha sido totalmente dilucidada; puede también intervenir en la identificación de partículas en el agua circulante. La posición de este tejido sensorial en la cámara exhalante plantea la duda de que se trate en realidad de un homólogo del osfradio de los gastrópodos.

Como vimos en los gastrópodos, la venera se caracteriza por una respuesta de escape muy visible a la acción agresiva de la estrella de mar rapaz. El hecho de situar una de estas estrellas completa, un tubo del pie desprendido de la misma, o incluso tejido machado del atacante, cerca del manto produce en la venera un movimiento natatorio rápido de huida.

Reproducción. La mayor parte de los bivalvos son dioicos. Las dos gónadas rodean las asas intestinales y suelen estar tan próximas una a otra que a veces es difícil descubrir su disposición pareada (figs. 11-45, *B*, 11-49, *B* y 11-56). Los gonoductos son siempre simples, ya que no hay copulación. En los protobranquios y lamelibranquios más primitivos, los nefridios proporcionan salida a los huevos y espermatozoos, pero las gónadas no se abren en la cavidad pericárdica, sino que conectan directamente con los nefridios. En términos generales, en los protobranquios el corto gonoducto desemboca en la parte más superior del nefridio, y en otros bivalvos dicha desembocadura tiene lugar más abajo y más cerca del nefridióporo. En casi todos los lamelibranquios, los gonoductos no guardan relación con los nefridios y se abren separadamente en la cavidad del manto, pero todavía muy cerca del nefridióporo (figura 11-45, *B*). En *Mercenaria* y otras muchas especies, el gonoporo y el nefridióporo se encuentran situados sobre una papila común.

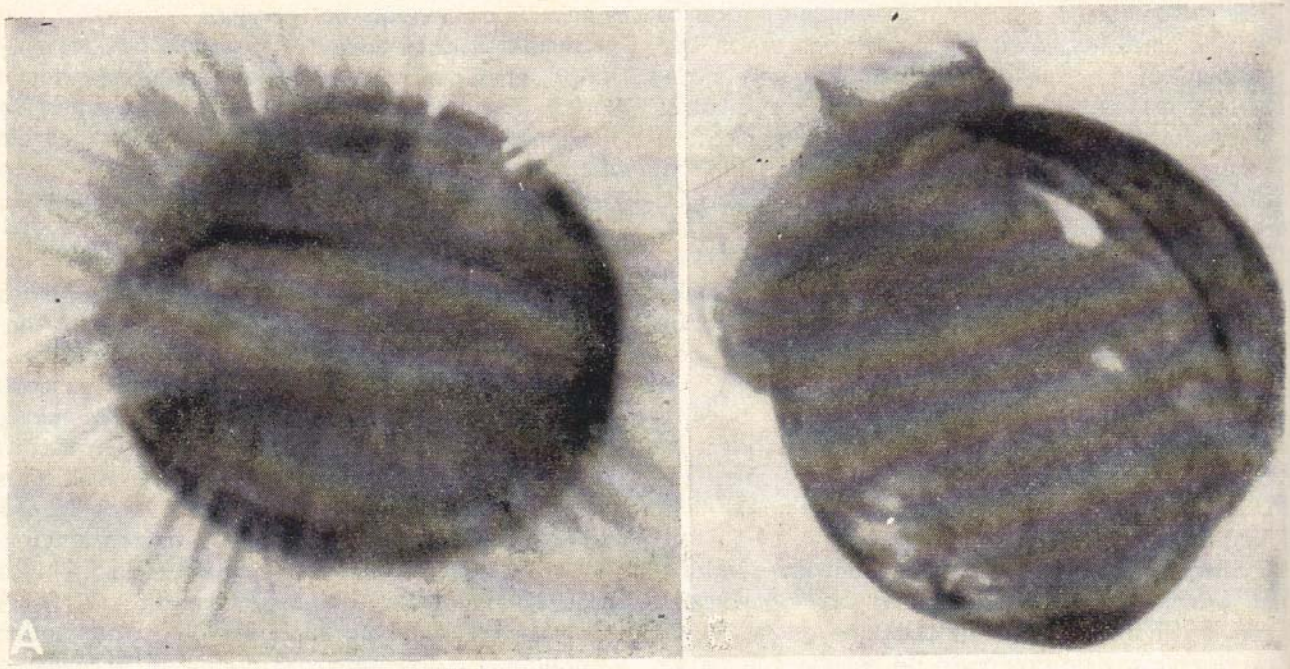


FIG. 11-57. Larva velíger de *Teredo*. A, Vista del velo proyectado de la concha de un bivalvo. B, Velo en trance de retracción. (Por C. E. Lane en *Scientific American*, February, 1961.)

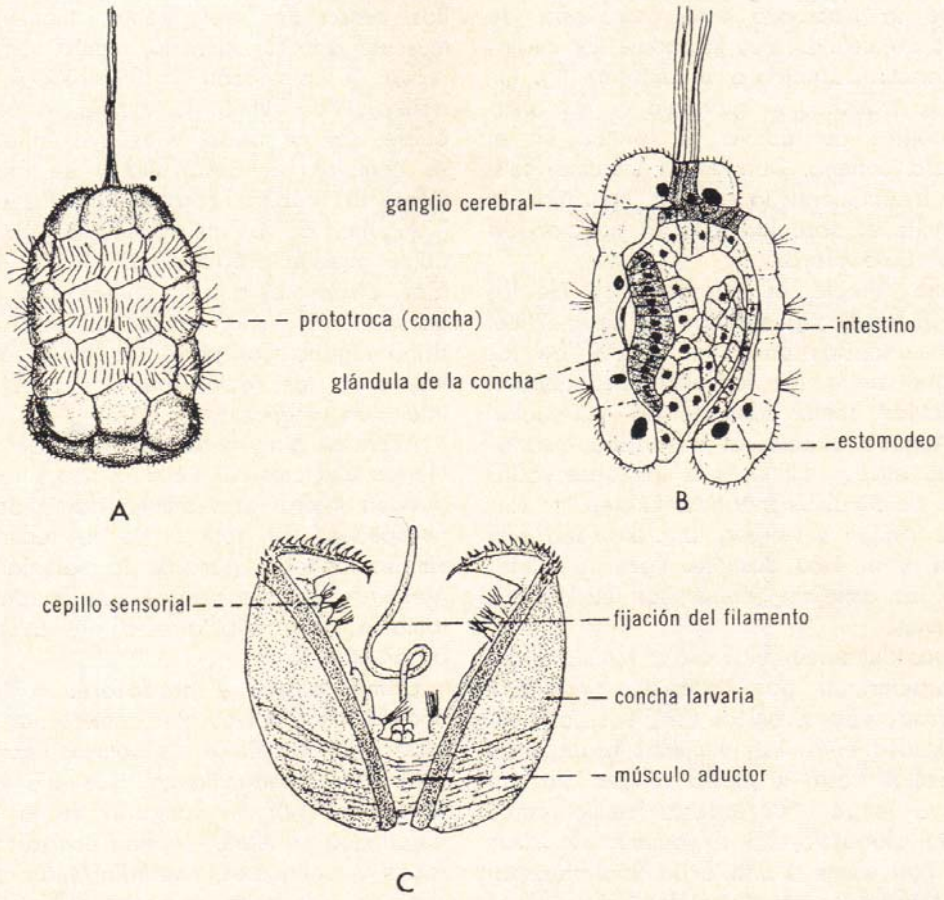


FIG. 11-58. A y B, Larva trocófora de *Yoldia limatula*. A, Vista externa. B, Corte longitudinal. (Ambas según Drew, tomado de Dawydoff.) C, Gloquidio de la almeja de agua dulce *Anodonta*. (Según Harms, tomado de Kaestner.)

Las especies hermafroditas de los bivalvos incluyen *Cardium, Poromya,* algunas variedades de ostras y veneras, miembros dulceacuícolas de la familia Sphaeriidae, y unos pocos de Unionidae. En las veneras, la gónada se divide en un ovario ventral y un testículo dorsal, ambos situados delante del músculo aductor (fig. 11-56).

Embriogenia. En casi todos los bivalvos, la fecundación tiene lugar en el agua circundante; los huevos y espermatozoos llegan a la cavidad suprabranquial, y de aquí son arrastrados al exterior por la corriente exhalante. Se registran, sin embargo, algunas excepciones que corresponden casi siempre a especies que incuban sus huevos. En la ostra europea, *Ostrea edulis,* se produce la fecundación en la cavidad suprabranquial cuando los espermatozoos son conducidos a la misma por las corrientes de agua; los huevos experimentan desarrollo en los filamentos branquiales. En la familia dulceacuícola hermafrodita Sphaeriidae, probablemente ocurra autofecundación en los conductos genitales antes de que los huevos sean liberados en la cavidad suprabranquial. Los huevos fecundados pasan después a los tubos de agua de las branquias donde prosigue su desarrollo. En miembros de la familia Unionidae, de agua dulce, los huevos pasan también a los tubos de agua y son fecundados ahí por espermatozoos llegados con las corrientes acuosas ventilatorias. Los cigotos permanecen en los tubos de agua durante el principio del desarrollo.

Es típico de los bivalvos marinos el desarrollo de una larva trocófora de nado libre, a la cual sucede una larva velíger. La estructura de estas larvas es prácticamente idéntica a la descrita en los gastrópodos, pero en los bivalvos es siempre simétrica, ya que en ellos no se produce torsión (fig. 11-57). La concha y la glándula de la misma existen siempre al principio en forma de placa dorsal única, que más tarde crece en dirección lateral y ventral. Como consecuencia, la placa dorsal se pliega y forma las dos valvas características de los moluscos que estudiamos. La pérdida del velo durante la metamorfosis es muy brusca en los bivalvos, ya que en un momento determinado se fragmenta y desprende. La placa apical se desplaza entonces hacia abajo y se vuelve a situar encima de la boca donde forma parte de los palpos labiales. En los lamelibranquios marinos la larva velíger suele tener vida prolongada, ya que puede perdurar en etapa larvaria durante varios meses.

Algunas peculiaridades del desarrollo de los protobranquios no se observan en otros órdenes. La

prototroca de la trocófora está compuesta de cuatro hileras de células muy grandes, las cuales forman una concha parecida a un cinturón (fig. 11-58, *A* y *B*). La concha, su glándula, y las otras estructuras propias del adulto se forman en el interior de esta concha. Durante la metamorfosis, se desintegra bruscamente la concha, liberando la cría. Esta concha es parecida a la ya mencionada al estudiar los aplacóforos.

El desarrollo directo es característico de los miembros de la familia Sphaeriidae de agua dulce. Los huevos fecundados pasan al interior de los tubos de agua entre las laminillas branquiales, las cuales actúan como cámaras de incubación temporales. Aunque directo, el desarrollo embrionario presenta etapas similares a las observadas en las larvas de bivalvos marinos. Existen las larvas trocófora inmóvil y velíger, la prototroca está muy reducida, y el velo ausente. Para completar el desarrollo las almejas jóvenes son expulsadas de las branquias.

Los individuos dulceacuícolas de la familia Unionidae se caracterizan por desarrollo indirecto, muy especializado. Como en los esféridos, los huevos son incubados entre las laminillas branquiales donde desarrollan hasta la etapa velíger. Sin embargo, la larva velíger, que en esta familia recibe el nombre de gloquidio, ha experimentado gran modificación con vistas a una existencia parasitaria. La larva está encerrada entre dos valvas cuyos bordes son portadores de un gancho en *Anodonta* (fig. 11-58, *C*). Las valvas de la concha cubren un manto larvario que sostiene cuatro grupos de cepillos sensoriales. Existe un pie rudimentario, al cual se adhiere un largo filamento adhesivo. No hay ni boca ni ano, y el desarrollo del aparato digestivo es muy precario.

Una vez maduro, el gloquidio fluctúa en tamaño de 0.05 mm a 0.5 mm según la especie. En *Unio* y *Anodonta*, el gloquidio abandona las branquias por la cavidad suprabranquial y la abertura exhalante. En *Lampsilis* sale directamente de las branquias por aberturas temporales. En ambos casos, las larvas liberadas se sumergen y llegan al fondo, donde permanecen hasta que se ponen en contacto con un pez nadador en dicho fondo.

Los gloquidios de *Anodonta*, provistos de ganchos, se fijan inmediatamente a las aletas y otras partes de la superficie corporal del pez. Los gloquidios que carecen de ganchos son arrastrados por las corrientes respiratorias del pez y fijados a las branquias. En ambos casos, la presencia del gloquidio estimula los tejidos del pez en la vecindad del mismo dando lugar a crecimiento en torno al parásito y a la formación de un quiste. El manto larvario posee células fagocitarias que se alimentan de los tejidos del huésped y obtienen nutrición para la almeja en trance de desarrollo. Durante este periodo parasitario, que dura de 10 a 30 días, muchas de las estructuras larvarias (cepillos sensoriales del manto, filamento adhesivo, músculo aductor larvario, manto larvario) desaparecen, y comienzan a desarrollarse los órganos adultos. Por último, la almeja inmadura sale del quiste, cae al fondo, y excava en el lodo, donde se completa el desarrollo y se inician gradualmente los hábitos correspondientes al adulto.

Algunos de los mejillones más grandes de agua dulce pueden producir hasta 3 000 000 de gloquidios, y sabemos que en un solo pez pueden albergarse hasta 3 000. Los peces adultos no reciben daño alguno por parte de los gloquidios parásitos, pero los recién nacidos pueden morir por infección secundaria.

Algunos gloquidios de bivalvos necesitan de ciertas especies de peces como huéspedes; otros, pueden tolerar una amplia gama de especies de huéspedes. Un género de la familia Unionidae, *Simpsoniconcha*, parasita la salamandra acuática *Necturus*, aunque parece que puede experimentar también desarrollo directo en las branquias del progenitor.

Comensalismo y predatores o rapaces. Buen número de bivalvos son comensales de otros animales marinos. Entre los comensales bivalvos cabe citar: *Phylyctaenachlamys*, que vive en las galerías excavadas por un camarón de la Gran Barrera coralina australiana; *Lepton*, en galerías de camarones y poliquetos; *Modiolaria*, en la concha de ascidias; y *Vulsella*, en esponjas. Existen unos cuantos bivalvos parásitos, como *Entovalva*, que habitan en el intestino del pepino de mar, *Synapta*.

Los bivalvos constituyen fuente importante de alimento para muchos animales, incluso el hombre Las especies rapaces más peligrosas para estos bivalvos son los gastrópodos, peces, y aves del litoral.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE BIVALVIA O PELECYPODA

Subclase Protobranchia. Primitiva. Filamentos branquiales no plegados; pie con superficie ventral aplanada; con frecuencia probóscides palpales. *Nucula, Nuculana, Yoldia, Solemya, Malletia.*

Subclase Lamellibranchia. Filamentos branquiales plegados, y los filamentos vecinos unidos por cilios o articulaciones tisulares.

Orden Taxodonta. Dientes articulados en gran número y similares; músculos aductores anterior y posterior del mismo tamaño, aproximadamente. Bordes del manto no fusionados; filamentos branquiales no fijos, y sin articulaciones interlamelares. *Arca.*

Orden Anisomyaria. Branquias de tipo filibranquio con articulaciones interlamelares. Casi siempre sésiles; pie pequeño; músculo aductor anterior reducido o ausente. No sifones. Mejillones: *Mytilus, Modiolus;* ostras: *Ostrea, Crassostrea, Spon-*

dylus, Pinctada, Anomia, Lima; veneras: *Pecten, Pinna;* y el taladrador de rocas *Lithophaga.*

Orden Heterodonta. Dientes articulados que constan de unos pocos grandes dientes cardinales, con dientes laterales agrandados o sin ellos. Branquias de tipo eulamelibranquio; músculos aductores de igual tamaño; manto fusionado, en diversos grados; casi siempre sifones. *Cardium;* familias Sphaeriidae y Corbiculidae; la almeja comestible común *Mercenaria; Lasaea;* almejas taladradoras, *Petricola, Tagelus;* las almejas comensales *Lepton; Dosinia; Donax; Tridacna.*

Orden Schizodonta. Dientes articulados de forma y tamaño variables. Branquias de tipo eulamelibranquio. Familia Unionidae de agua dulce: *Unio, Elliptio, Lampsilis, Anodonta* y *Simpsoniconcha.* Familias Margaritiferidae, Mutelidae, y Aetheriidae, de agua dulce.

Orden Adapedonta. Dientes articulados reducidos o ausentes, así como el ligamento y abertura de la concha. Branquias de tipo eulamelibranquio; bordes del manto cerrados, excepto una abertura pedal; sifones largos. Almejas taladradoras y excavadoras profundas. Almejas navaja, *Ensis, Pa-*

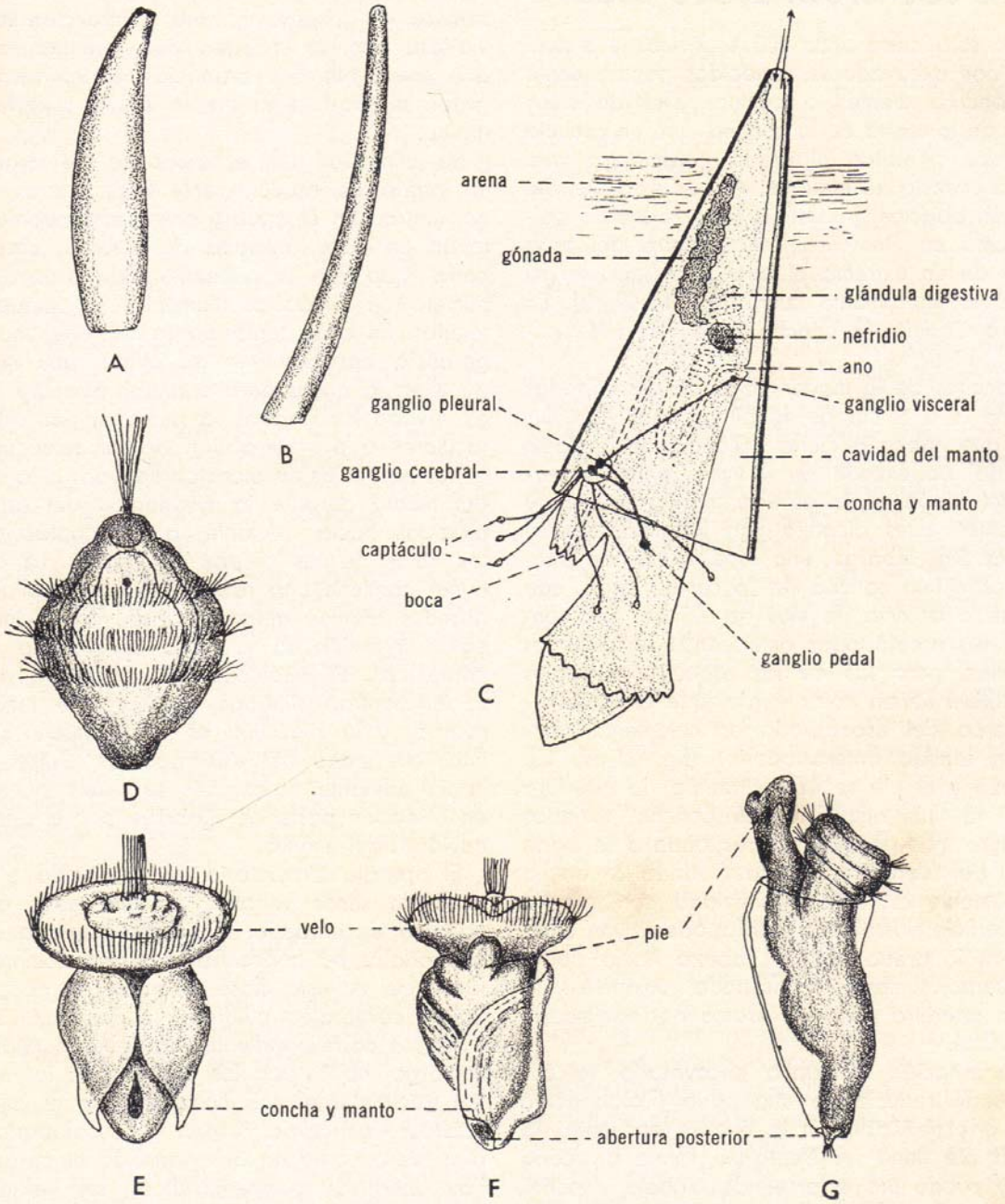


FIG. 11-59. Escafópodos. *A,* Concha de *Cadulus. B,* Concha de *Dentalium.* (Ambas según Abbott.) *C,* Estructura de *Dentalium.* Las flechas indican la dirección de la corriente de agua por la cavidad del manto. (Según Naef, tomado de Borradaile y otros.) *D* a *G,* Desarrollo en *Dentalium. D,* Larva trocófora. *E,* Larva veliger. *F* y *G.* Metamorfosis. (*D* y *G,* según Lacaze-Duthiers, tomado de Dawydoff.)

nope, Mya; taladradoras, *Hiatella, Barnea, Martesia, Pholas;* veneras, *Teredo.*

Orden Anomalodesmata. Dientes no articulados. Branquias de tipo eulamelibranquio, pero semibranquia externa reducida y dirigida dorsalmente. Hermafroditas. *Lyonsia, Pandora;* conchas regadera, *Clavagella.*

Subclase Septibranchia. Branquias modificadas a modo de tabique aspirante entre la cámara inhalante y la cavidad supbranquial. *Poromya, Cuspidaria.*

CLASE SCAPHOPODA (ESCAFOPODOS)

Incluye esta clase unas 200 especies de moluscos marinos excavadores conocidos popularmente como conchas dientes o caninos. Derivan estos nombres de la forma de la concha, que en esencia es un tubo cilíndrico alargado parecido a una trompa o colmillo de elefante. Ambos extremos del tubo están abiertos, y cuando tiene forma de colmillo, como en *Dentalium,* el diámetro del tubo aumenta de un extremo al otro, y el tubo en su totalidad es ligeramente curvo (fig. 11-59, *B).* En el género *Cadulus* la concha tiene forma de pepino (fig. 11-59, *A).*

Las conchas de la mayor parte de escafópodos tienen de 2 a 5 cm de longitud, pero *Cadulus mayori,* que habita a cierta distancia de la costa de Florida, no excede de 4 mm. *Dentalium vernedei,* del Japón, es la especie más grande entre las vivientes, pues alcanza una longitud máxima de 12 cm. Sin embargo, una especie fósil de *Dentalium* posee una concha de 25 cm de largo, con un diámetro máximo de más de 2.5 cm. Las conchas de los escafópodos americanos son blancas o amarillas, pero las de las especies orientales de *Dentalium* tienen color verde jade brillante.

El cuerpo del escafópodo es netamente alargado en sentido anteroposterior (fig. 11-59, *C).* La cabeza y el pie se proyectan por la abertura anterior, la más amplia de la concha, mientras la abertura más pequeña corresponde a la parte posterior del cuerpo, y la limita. Cuando la concha es ligeramente curva la concavidad corresponde a la superficie dorsal. Los escafópodos viven enterrados en la arena con la cabeza hacia abajo y el cuerpo sumamente inclinado; solamente la pequeña abertura posterior asoma por encima de la superficie.

Por adaptación al hábito excavatorio, la cabeza quedó reducida a una corta prolongación cónica, o probóscide, en la que se encuentra la boca. El pie tiene en *Dentalium* forma de cono breve, y puede proyectarse hacia abajo y penetrar en la arena cuando excava el animal. En ciertas especies de *Cadulus* y géneros afines, el pie es más o menos alargado, y su punta puede ensancharse para formar un disco que sirve como ancla, característica algo parecida a la observada en algunas almejas primitivas.

La cavidad del manto del escafópodo es grande y se extiende por toda la longitud de la superficie ventral. La abertura posterior sirve para ambas corrientes, inhalante y exhalante. La circulación del agua ocurre en dos fases. En efecto, el agua ingresa lentamente en la cavidad del manto por acción ciliar; los cilios se encuentran situados sobre las crestas verticales de la pared del manto a medio camino aproximadamente entre los extremos anterior y posterior de la cavidad del manto. En el resto de la superficie del manto existen muy pocos cilios. Después de 10 a 12 minutos de inhalación, una contracción muscular violenta expulsa el agua por la misma abertura que entró. No hay branquias; el intercambio de gases se produce a través de la superficie del manto.

Se alimentan los escafópodos de organismos microscópicos, especialmente foraminíferos, que se encuentran en el agua y arena circundantes. Destacan en estos animales dos lóbulos situados a cada lado de la cabeza, portadores de gran número de tentáculos filamentosos llamados captáculos. En cada tentáculo se advierte una protuberancia adherente en su punta, que se introduce en la arena para capturar alimento, el cual es llevado hacia atrás, a la boca, por cilios tentaculares o por retracción de los tentáculos. Algunas partículas de plancton llevadas a la cavidad del manto durante la circulación del agua son dirigidas hacia adelante, a los captáculos, por los cilios de las crestas del manto. La cavidad bucal contiene una rádula bien desarrollada con grandes dientes aplanados. La rádula interviene en la ingestión de la presa aprisionada por los captáculos. El estómago y la glándula digestiva se encuentran situadas en la parte media del cuerpo, y la digestión es extracelular. El intestino, que parte del estómago, se dirige primero hacia adelante, y después se dobla para seguir en dirección posterior y abrirse por el ano en la cavidad del manto.

El aparato circulatorio está reducido a un sistema de senos venosos, ya que estos animales carecen de corazón. El sistema nervioso es ganglionado y no concentrado. Cabe comprobar la presencia en esta clase de moluscos de ganglios típicos cerebrales, pleurales, pedales, y viscerales y de sus correspondientes cordones nerviosos. Sin embargo, no existen los órganos de los sentidos, tan frecuentes en los moluscos, esto es, ojos, tentáculos y osfradios. Poseen los escafópodos nefridios, pero como ha desaparecido el corazón, no hay aberturas renopericárdicas; los nefridióporos están localizados cerca del ano.

Los escafópodos son dioicos. La gónada no apareada llena casi toda la parte posterior del cuerpo, y los huevos y espermatozoos llegan al

exterior por vía del nefridio derecho. Los huevos, que son puestos de uno en uno, son planctónicos, y la fecundación es externa.

El desarrollo de estos moluscos es sumamente parecido al de los bivalvos marinos. En efecto, existe una larva trocófora de nado libre, seguida de una larva velíger bilateralmente simétrica (fig. 11-59, *D* y *E*). Como en los bivalvos, la concha y el manto larvarios de los escafópodos son primero bilobulados, pero más tarde se produce fusión de los lóbulos del manto a lo largo de su borde ventral (fig. 11-59, *E*). De esta fusión resulta un manto cilíndrico y una concha que permanece abierta en ambos extremos (fig. 11-59, *F*). La metamorfosis es gradual y se acompaña de alargamiento del cuerpo (fig. 11-59, *G*).

Aunque algunos escafópodos habitan en aguas superficiales o excavan en el lodo, la mayor parte de las especies practican sus excavaciones en la arena bajo el agua hasta profundidades que fluctúan entre 6 y 1 830 metros. En consecuencia, no suelen encontrarse animales vivos, pero si juzgamos por el número de conchas que llegan a las playas, los escafópodos son animales bénticos nada raros.

Se han encontrado catorce especies de escafópodos aproximadamente, incluyendo once de *Dentalium*, en aguas de la costa atlántica de Estados Unidos; la mayor parte al sur del cabo Hatteras. La fauna costera del Pacífico es mucho menos densa, aunque algunas tribus indias de la costa noroeste del pacífico utilizaron diversas especies como moneda.

Pruebas de diversos orígenes parecen indicar que los escafópodos representan una rama del tronco del bivalvo ancestral. La simetría del cuerpo y su orientación dentro de la concha, la disminución del tamaño de la cabeza, el hábito de excavar, la larva simétrica velíger, y la concha y manto embrionarios bilobulados, constituyen características sumamente parecidas a las observadas en los bivalvos. Los captáculos bien pueden ser homólogos a las probóscides de los protobranquios.

CLASE CEPHALOPODA (CEFALOPODOS)

Pertenecen a esta clase los nautilos, pulpos, calamares, y octópodos. Aunque algunos cefalópodos, como *Octopus*, han adoptado un hábito menos activo como residentes en el fondo del mar, la clase en su totalidad se adaptó para una existencia natatoria, y son hoy sin duda los moluscos más especializados y de organización más elevada. La cabeza se proyecta dentro de un círculo o corona, de grandes brazos o tentáculos prensiles, homólogos a la parte anterior del pie de otros moluscos. En la evolución de los cefalópodos, el cuerpo se alargó notablemente en dirección del eje dorsoventral, y como consecuencia de un cambio en el modo de locomoción, este eje se transformó en el anteroposterior funcional. Por lo tanto, el círculo de tentáculos se encuentra situado en la parte anterior del cuerpo, y la giba visceral en la posterior. La cavidad del manto, originalmente posterior, es ahora ventral.

El tamaño de los cefalópodos es superior al de cualquier invertebrado, y aunque la mayor parte tienen de unos pocos a muchos centímetros de longitud, incluyendo los tentáculos, algunas especies alcanzan proporciones gigantescas. Cabe citar entre los cefalópodos más grandes a los calamares gigantes, *Architeuthis*, del Atlántico Septentrional, uno de cuyos ejemplares tenía un cuerpo de más de 16 m de longitud, incluidos los tentáculos; solamente estos últimos medían más de diez metros, y la circunferencia del cuerpo, 3.5 metros. Octópodos gigantes existen únicamente en cuentos y fábulas. El cuerpo de *Octopus punctatus* (costa del Pacífico), una de las mayores especies de este grupo, no excede de 30 cm de longitud, aunque sus brazos delgados pueden alcanzar cerca de 5 metros.

Desde el punto de vista evolutivo, los cefalópodos son sin duda alguna un grupo decadente, ya que en la actualidad existen no más de 400 especies en contraste con más de 10 000 formas diversas de fósiles. La primera clase apareció en el periodo cámbrico, y después, una vez durante la era paleozoica, y otra durante la mesozoica, se produjeron dos grandes periodos de desarrollo evolutivo con formación de muchas especies. La abundancia y número de especies fósiles hace de los cefalópodos un grupo indicador o índice de importancia considerable.

Los cefalópodos fueron divididos en un tiempo en dos subclases: Tetrabranchia (tetrabranquios) y Dibranchia (dibranquios). Los primeros poseen concha externa y dos pares de branquias. En la actualidad solamente existe un grupo de tetrabranquios, el género *Nautilus*, del Indo-pacífico; sin embargo, se incluyeron en esta subclase la mayor parte de las formas fósiles (fig. 11-60). Los demás cefalópodos vivientes, calamares, pulpos, y octópodos pertenecen al orden Dibranchia y se caracterizan por la presencia de un solo par de branquias y, también, por su concha, interna o ausente.

Esta clasificación es adecuada para los cefalópodos que viven actualmente, pero no para las especies fósiles. Es imposible determinar el número de branquias por el solo examen de la concha, único resto fósil perdurable, y no es en modo alguno correcto afirmar que todos los cefalópodos fósiles provistos de concha tenían cuatro branquias. La mayoría de los zoólogos aceptan hoy el sistema de clasificación utilizado por los paleontólogos, cuyo esquema será descrito después de estudiar la estructura de la concha.

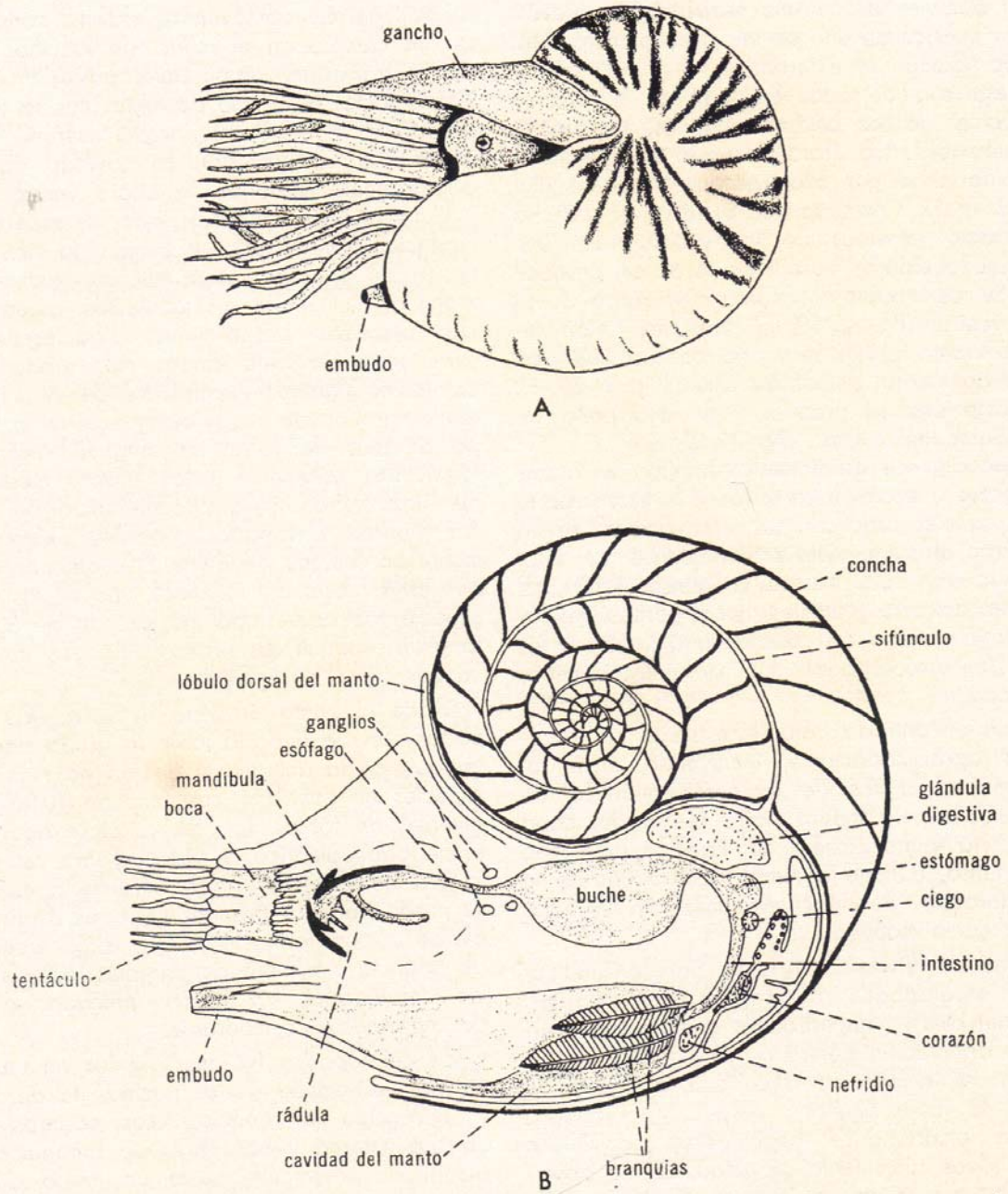


FIG. 11-60. A, *Nautilus*, el único cefalópodo viviente con concha, durante la natación. (Según Moore y otros.) B, Corte sagital. (Según Naef, tomado de Shrock y Twenhofel.)

Concha. Sólo en los tetrabranquios se encuentra concha completamente desarrollada, pudiendo observarse en el *Nautilus* actual y en los representantes fósiles de la clase. En los calamares y pulpos la concha es muy pequeña e interna, y en los octópodos no existe. En *Nautilus* la concha está enrollada sobre la cabeza en un plano espiral bilateralmente simétrico (fig. 11-60). Solamente son visibles las dos últimas espiras, ya que ellas cubren a las más internas. Aunque enrollada, la concha de *Nautilus* es totalmente distinta de la descrita en los gastrópodos. La de *Nautilus*, como la de todos los cefalópodos, está dividida por tabiques transversales en cámaras internas, y sólo la última cámara está ocupada por el animal vivo. A medida que éste crece se desplaza aquélla periódicamente hacia adelante, y la parte posterior del manto secreta un nuevo tabique.

Vistas desde la parte anterior, cada tabique es cóncavo, esto es, forma arco hacia atrás. En el punto de unión del tabique con la pared de la concha hay una rugosidad o sutura. Los tabiques están perforados en su parte media y desde la masa visceral se extiende un cordón de tejido corporal, llamado sifúnculo, que discurre a través de las aberturas, y cuya función consiste en secretar gas en el interior de las cámaras vacías, haciendo que la concha flote y permita nadar al

animal. La concha está compuesta de una capa externa de porcelana, que posee prismas de carbonato de calcio en una matriz orgánica, y de una capa interna nacarada. La superficie externa presenta a menudo bandas alternantes blancas y anaranjadas, y otras veces es blanca perlada.

No todos los cefalópodos fósiles tenían conchas enrolladas, ni todas las conchas enrolladas de las diversas especies se parecían a la de *Nautilus*. Los cefalópodos ancestrales probablemente poseyeron una concha curva en forma de cono (Donovan, 1964). Las cámaras apicales quizá estaban llenas de líquido y sólo las cámaras formadas más recientemente estaban ocupadas por gas. En consecuencia, el animal seguramente nadaba en posición horizontal con el lado convexo de la concha dirigido hacia arriba (fig. 11-61, *I*). De los conos curvos pudieron evolucionar conos rectos en consonancia con la creciente eficacia en la natación. El líquido de las cámaras apicales, o un pesado depósito calcáreo apical, actuó como contrapeso. Las conchas de los cefalópodos fósiles más primitivos eran conos rectos o curvos. Las conchas rectas de algunas especies del periodo ordovícico tenían cerca de 5 metros de longitud, con una abertura de más de 30 cm de diámetro. Sin embargo, la concha recta o curva no constituye siempre índice de antigüedad, ya que en diferentes periodos durante el curso de la evolución de los cefalópodos, las conchas de diversos grupos se enrollaron secundariamente, para adquirir de nuevo disposición recta.

El enrollamiento en los cefalópodos fósiles resultó en forma típica en un plano espiral (fig. 11-61, *C*), pero en unos pocos grupos el vértice estaba dirigido hacia afuera como en los caracoles (fig. 11-61, *D*). En algunos casos el enrollamiento de la concha era tan leve que no existía conexión entre las espiras (fig. 11-61, *B*), otros mostraban fusión de las espiras, pero éstas no siempre enlazaban una con otra, como en *Nautilus*, por lo que era visible cada espira (fig. 11-61, *C*). Muchas eran similares a *Nautilus*. Las espiras de algunas formas fósiles eran exogástricas, como en *Nautilus*, esto es, la superficie ventral correspondía al perímetro externo de la espira (fig. 11-61, *G* y *H*). Otras eran endogástricas, es decir, la concha estaba enrollada debajo del animal, de modo que la superficie dorsal guardaba relación con la parte externa de la espira (fig. 11-61, *I* y *J*). La especie fósil más grande provista de concha enrollada fue *Pachydiscus seppenradensis* del periodo cretáceo, que tenía una concha cuyo diámetro llegaba a 2.5 metros. Sin embargo, muchos de estos cefalópodos fósiles fueron especies diminutas con conchas de unos dos centímetros.

Una de las características más importantes para clasificar los cefalópodos fósiles radica en la naturaleza de las suturas internas, o sea, el punto de unión entre el tabique y la pared de la concha. Aunque dichas suturas eran internas, las cámaras se llenaron de sedimento durante el largo transcurso de la conservación, quedando bellamente impresos los detalles de la sutura en la superficie externa del relleno de sedimento. Las líneas de sutura más sencillas eran rectas o ligeramente onduladas, como en *Nautilus* (fig. 11-61, *K*); pero en un gran grupo, Ammonoidea, se descubrieron suturas primorosas en zigzag (fig. 11-61, *L*) o con más frecuencia minuciosamente onduladas o serpenteantes (fig. 11-61, *M*). Semejantes suturas indican complejidad análoga en la naturaleza del tabique y en la parte del manto que lo secretaba.

El sistema actual de clasificación de los cefalópodos divide las formas provistas de concha completa (la vieja subclase Terebranchia) en dos subclases: Nautiloidea (nautiloideos) y Ammonoidea (ammonoideos). Los primeros, se caracterizan por poseer conchas rectas o curvas y suturas simples; aparecieron por primera vez en el cámbrico y están representados hoy por *Nautilus*. Todos los miembros de la subclase Ammonoidea tenían concha enrollada y tabiques y suturas complejos; aparecieron en el periodo silúrico, después de los nautiloideos, y desaparecieron al final del cretáceo.

Nada sabemos respecto a las partes blandas de los fósiles nautiloideos y ammonoideos, y solamente cabe suponer que fueron parecidas a las de *Nautilus*.

Los cefalópodos que tienen conchas internas, o que carecen de conchas, se incluyen en la subclase Coleoidea. Se cree que estos cefalópodos proceden por evolución de algunos nautiloideos primitivos de concha recta, y que durante esta etapa evolutiva la concha quedó completamente envuelta por el manto. La estructura básica de la concha la representan los fósiles belemnítidos, que son los dibranquios más antiguos entre los conocidos. Sin recurrir a ningún género de nueva nomenclatura, la concha de los belemnítidos difiere de la de los nautiloideos solamente por el gran engrosamiento de las paredes lateral y apical, y porque la pared dorsal anterior se proyectaba como un escudo, en el cual se insertaban los músculos del manto (fig. 11-62).

A partir de algunas formas primitivas de belemnítidos la concha de los dibranquios evolucionó en cuatro direcciones, todas conduciendo a formas modernas, e implicando todas disminución del peso de la concha. En la figura 11-62 se ilustra este desarrollo evolutivo. En *Spirula*, pulpo común de aguas profundas ampliamente distribuido, han desaparecido la pared engrosada y los anaqueles al mismo tiempo que se enrolló la concha. En la línea evolutiva que lleva a *Loligo*, calamares de cuerpo largo, y género al que pertenecen los calamares comunes de la costa

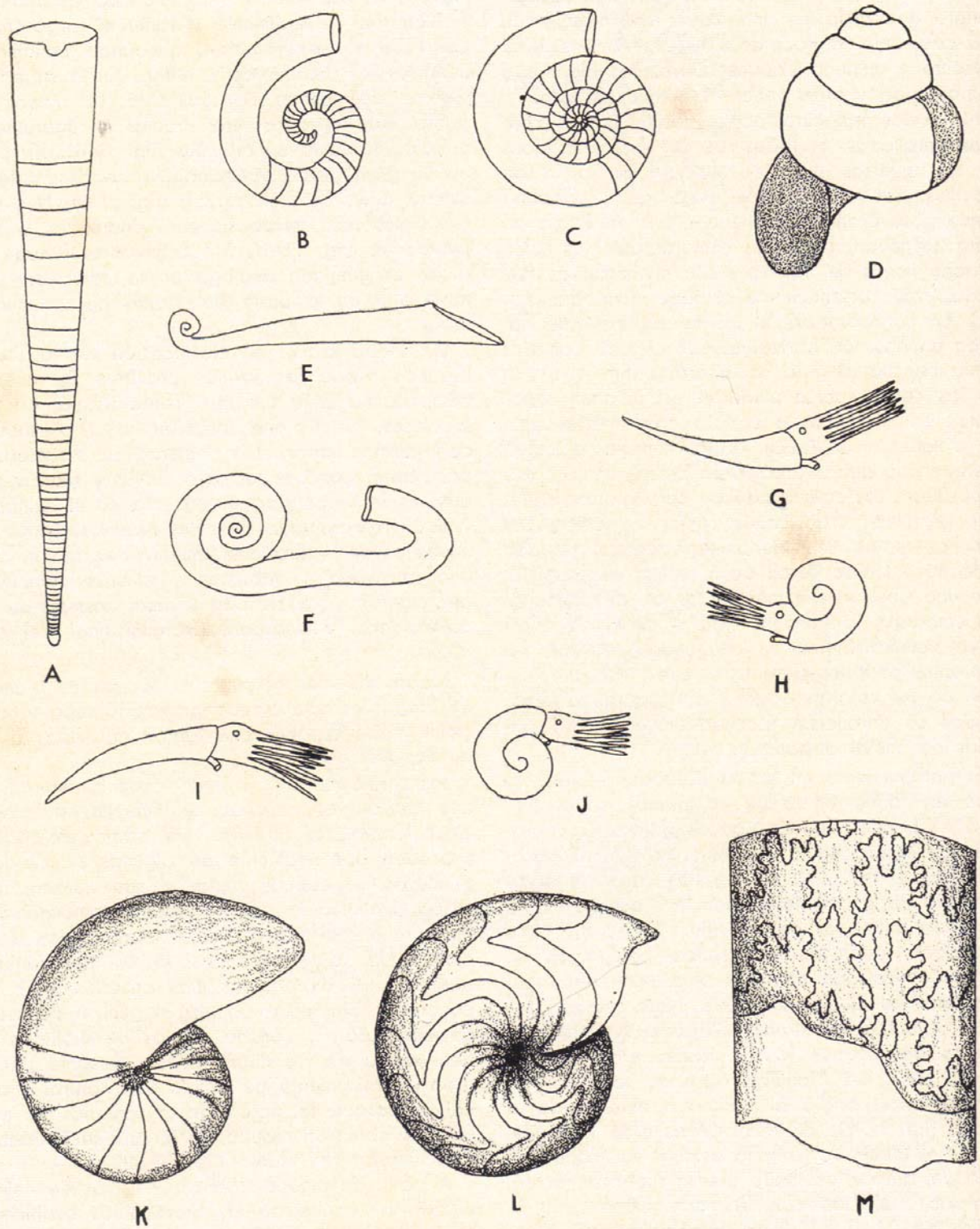


FIG. 11-61. Conchas de cefalópodos fósiles. *A*, Concha recta temprana. *B*, Enrollamiento mínimo de la concha. *C*, Concha plano-espiral. (*A* a *C*, según Flower, tomado de Shrock y Twenhofel.) *D*, Concha enrollada asimétricamente. La parte sombreada indica la zona ocupada por el animal (según Moore y otros.) *E* y *F*, Conchas enrolladas modificadas. *E*, *Baculites*, del periodo cretáceo. *F*, *Scaphites* del periodo cretáceo. *G* y *H*, Enrollamiento exogástrico, en el cual la superficie ventral está localizada a lo largo del perímetro externo de la concha. *I* y *J*. Enrollamiento endogástrico, en el cual la superficie dorsal está localizada a lo largo del perímetro externo de la concha. (*E* a *J*, según Shrock y Twenhofel.) *K*, *Nautilus undulatus*, cefalópodo del cretáceo con suturas simples. (Según Sharp tomado de Shrock y Twenhofel.) *L*, *Muensteroceras rotarius*, del periodo misisipiense ammonoide con suturas angulares. (Según Shrock y Twenhofel.) *M*, *Buculites*, ammonoide del cretáceo con suturas complejas. (Según Meek, tomado de Shrock y Twenhofel.)

atlántica de Estados Unidos, ha desaparecido toda la concha, incluyendo los tabiques, salvo el anaquel, y una tira de la pared dorsal; la concha es córnea y se llama pluma.

Una tercera línea evolutiva, representada por el pulpo europeo *Sepia*, ha conservado los tabiques, pero ha perdido el anaquel y las partes engrosadas de la pared. Por último, en *Octopus* la concha ha desaparecido por completo. No sólo ha disminuido notablemente el tamaño de la concha de los calamares para facilitar la natación, sino que el cuerpo ha adquirido mayor rigidez por el desarrollo de un esqueleto cartilaginoso interno. Las placas de cartílago se hallan situadas en la pared del manto, en la región del "cuello", y en torno al cerebro; estas últimas forman una cubierta protectora para este órgano.

Locomoción y diversidad adaptativa en cefalópodos. La mayor parte de los cefalópodos nadan por expulsión rápida de agua de la cavidad del manto. En estos moluscos el manto posee fibras musculares circulares y longitudinales. Durante la fase inhalante de la circulación del agua, se relajan las fibras circulares y se contraen las longitudinales. Esta acción aumenta el volumen de la cavidad del manto, y el agua se precipita en dirección lateral y ventral entre el borde anterior del manto y la cabeza (fig. 11-63, *A*). Cuando se llena la cavidad se invierte la acción de los músculos del manto.

La contracción de los músculos circulares no sólo aumenta la presión del agua en el interior de la cavidad sino que cierra fuertemente los bordes del manto alrededor de la cabeza. De esta manera el agua es obligada a salir por el embudo tubular ventral; la fuerza del agua al abandonar el embudo impulsa al animal en dirección opuesta. Este embudo es muy móvil, y puede tomar dirección anterior o posterior, lo que se traduce en movimientos del cuerpo hacia adelante o hacia atrás. La rapidez del movimiento depende en gran medida de la fuerza con que el agua es expulsada del embudo; ahora bien, los movimientos son exactamente controlados.

Los calamares y pulpos están mejor adaptados para nadar impulsados por chorro de agua. Pueden estos animales dar vueltas sin rumbo, ejecutar movimientos sutiles de natación, o precipitarse rápidamente como saetas. Los calamares alcanzan nadando mayores velocidades que cualquier otro invertebrado acuático. En términos generales, el cuerpo del calamar es largo y afilado en la parte posterior donde ostenta un par de aletas laterales, que funcionan como estabilizadores. Los "calamares voladores" (Onycoteuthidae), que poseen cuerpo largo y puntiagudo, y aletas y em-

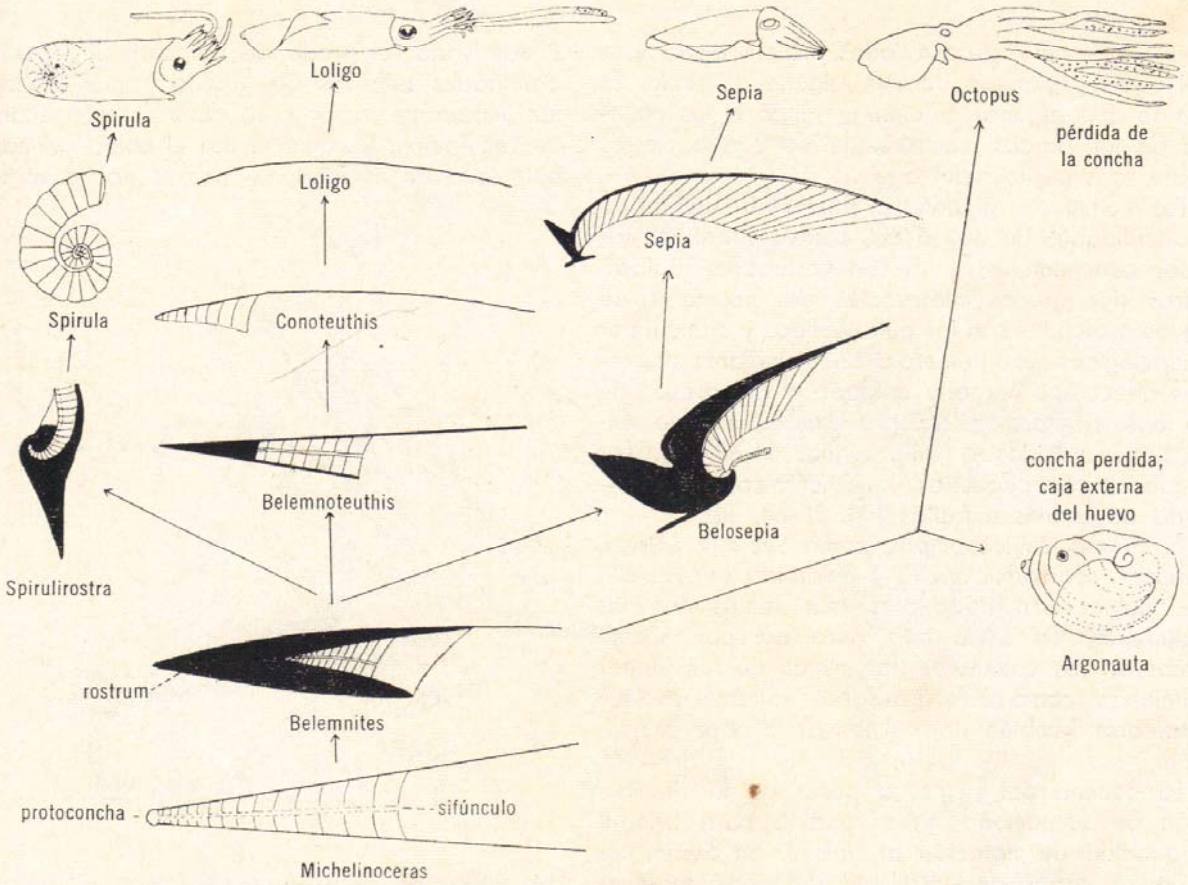


FIG. 11-62. Evolución de las conchas de la subclase Coleoidea. (Según Shrock y Twenhofel.)

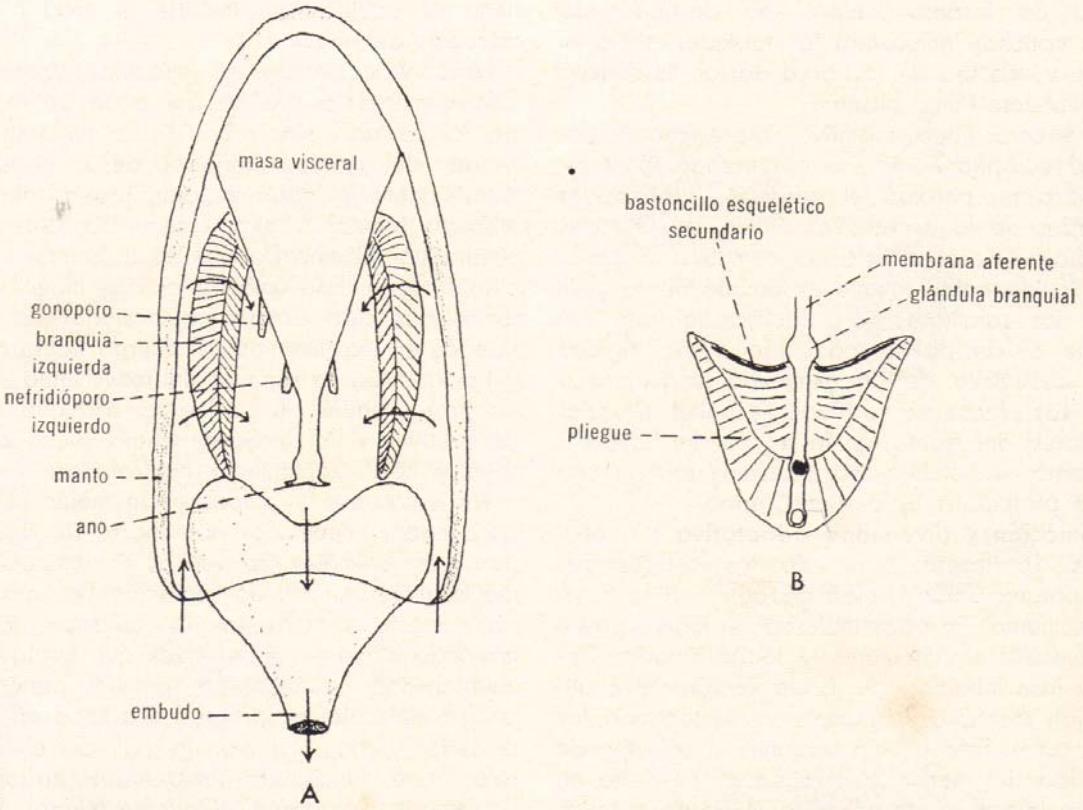


FIG. 11-63. A, El pulpo *Sepia officinalis*, en el que se advierte la dirección de la corriente de agua por la cavidad del manto (vista ventral). B, Filamento branquial de un calamar. (Ambas según Yonge.)

budo altamente desarrollados, salen disparados del agua y planean durante alguna distancia. Es sabido que algunos calamares saltan a los puentes de los barcos, hasta cerca de cuatro metros sobre la superficie del agua.

Los calamares gigantes, *Architeuthis*, habitan a profundidades de 300 a 600 metros sobre los taludes continentales, y no son nadadores rápidos. Otros dos grupos interesantes de calamares de aguas profundas son los quirotéutidos y cranchiidos batipelágicos. Los primeros son ejemplares pequeños de cuerpo largo y delgado y del grosor de un lápiz en *Dorotopsis*, y provistos además de tentáculos parecidos a látigos (fig. 11-64, *A*). Los segundos son pequeños y planctónicos, y a menudo de formas extrañas (fig. 11-64, *B*).

El cuerpo de los pulpos, como *Sepia* y *Spirula*, tiende a ser corto, ancho y aplanado (fig. 11-62). Los pulpos son nadadores más lentos que los calamares, sin duda más aerodinámicos. Como vimos en los calamares, las aletas de los pulpos funcionan como estabilizadores, aunque pueden emplearse también para timonear y para propulsión.

La concha del pulpo, a pesar de la disminución de su tamaño, sirve todavía para brindar capacidad de flotación al animal. En *Sepia*, los espacios estrechos entre los delgados tabiques contienen líquido y gas, sobre todo nitrógeno. Puede variar el grado de flotación al regular las cantidades relativas de líquido y gas, siendo la luz importante factor para controlar el mecanismo de regulación. Durante el día el pulpo permanece enterrado en el fondo, y por la noche se torna

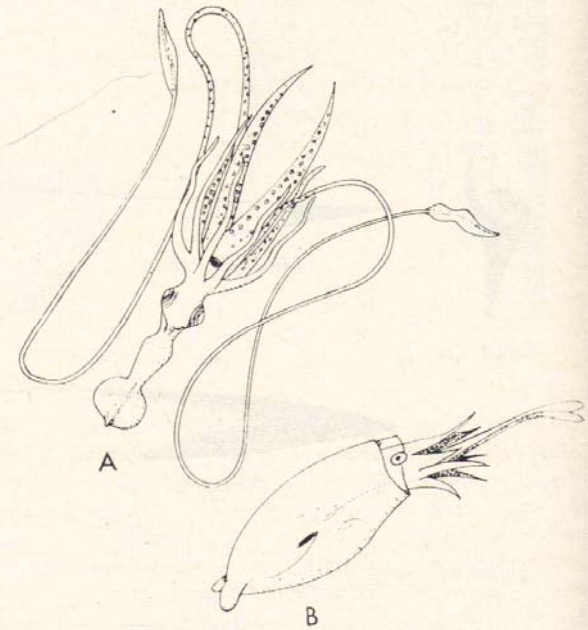


FIG. 11-64. Dos calamares batipelágicos. A, *Chiroteuthis*. B, *Cranchia*. (Ambas según Morton.)

activo y nada en busca de alimento. Denton y Gilpin-Brown (1961) han demostrado que la capacidad de flotación disminuye cuando se expone el animal a la luz y aumenta en la obscuridad.

Los pulpos más pequeños son especies del género *Idiosepius*, que tienen alrededor de 15 mm de longitud. Viven en las charcas que deja la marea y poseen una ventosa dorsal sobre el manto para fijarse a las algas.

Nautilus, activo en la noche, descansa durante el día. Ya esté nadando o en reposo, las cámaras llenas de gas sostienen la concha en posición vertical y proporcionan flotabilidad, la cual contrarresta el peso de la concha. Como *Nautilus* vive lo mismo cerca de la superficie que a profundidades mayores de 600 metros, debe regularse la cantidad de gas para que el animal se acomode a las presiones de diferentes profundidades. El trabajo de Denton y Gilpin-Brown (1966) sugiere que el mecanismo regulador es idéntico en esencia al de *Sepia*. El gas y el líquido son intercambiados en las cámaras por medio del sifúnculo. Los tejidos vivos de esta última estructura bombean sales activamente, y entonces el agua se difunde pasivamente fuera de las cámaras y es substituida por gas, principalmente nitrógeno, que ocupa el espacio que quedó vacío; el intercambio de líquidos queda restringido a las cámaras más anteriores. De hecho, el líquido llena el espacio entre el último tabique y el extremo posterior del animal, cuando está siendo secretado un nuevo tabique. El líquido es retenido en la cámara hasta que el tabique adquiere fuerza suficiente para resistir los cambios de presión.

Nautilus puede también nadar con sorprendente rapidez, aunque no con tanta velocidad como el calamar (fig. 11-60, *B*). El mecanismo locomotor es idéntico al de los calamares, aunque la expulsión de agua por el embudo depende más de la retracción del cuerpo y contracción de los músculos propios del embudo, que de la intervención del manto.

Los octópodos han regresado a hábitos más sedentarios. El cuerpo es globuloso, en forma de bolsa, y carece de aletas (fig. 11-65). Los bordes del manto están fusionados dorsal y lateralmente a la pared corporal, por lo que es mucho más restringida la abertura de la cavidad del manto. Aunque algunos octópodos pueden nadar impulsados por chorros de agua, con tentáculos traseros, con más frecuencia se arrastran sobre las rocas entre las cuales viven (fig. 11-65, *A*). Los brazos, provistos de discos adherentes con capacidad de aspiración, se utilizan para fijar al animal a lo largo, contra el substrato, o para actuar como ancla con el mismo fin. Abbott (1954) cuenta de un octópodo que escapó de un acuario y se arrastró más de 30 metros hacia el mar, antes de ser detenido por la acción del sol. Sabemos también que algunos octópodos pueden competir en velocidad con un hombre que marche con paso acelerado.

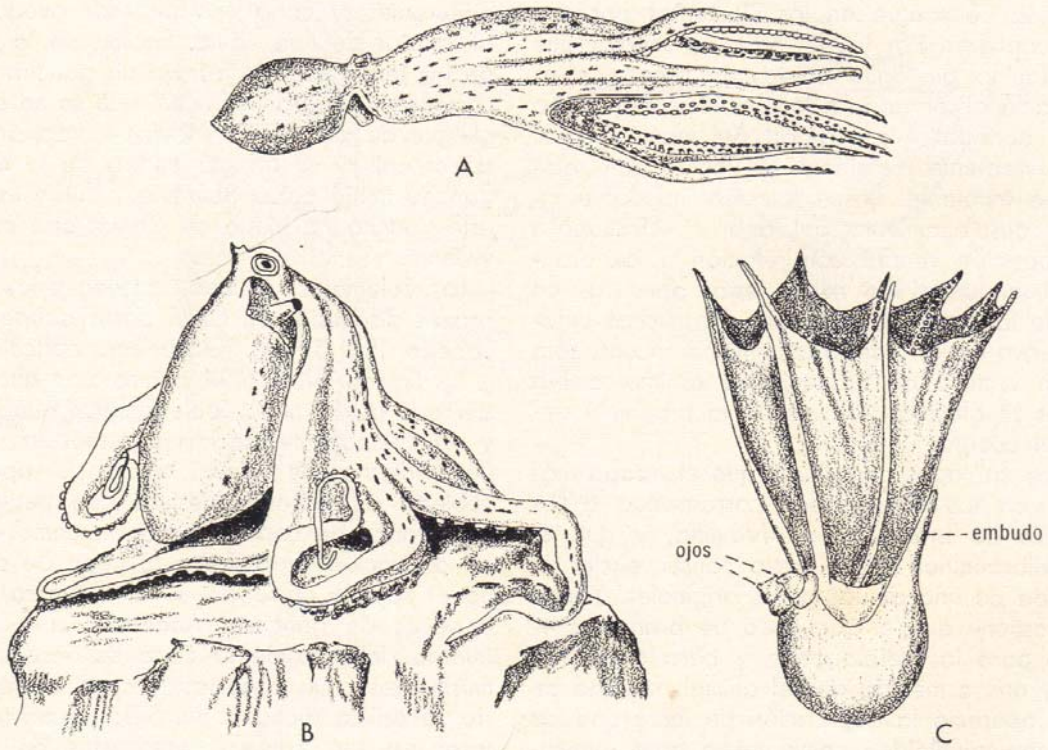


FIG. 11-65. *Octopus vulgaris*. A, Natación. B, Reposo. (Según Merculiano, tomado de Parker y Haswell.) C, *Amphitretus*, octópodo vitreledonelido con brazos membranosos para nadar. (Según Hoyle, tomado de Parker y Haswell.)

En los octópodos se observan dos modos de existencia diferente del asociado generalmente con *Octopus*. Los miembros del género *Argonauta* y de otros afines, son pelágicos de superficie. Por otra parte, buen número de familias de octópodos de aguas profundas, algunos batipelágicos y abisalbénticos, han abandonado el método normal de locomoción mediante propulsión de agua, y en su lugar utilizan brazos provistos de membranas, parecidos a sombrillas, nadando el animal al estilo de una medusa (fig. 11-65, *C*).

También se ha producido por evolución el movimiento de nado por medio de brazos membranosos en dos grupos de calamares, Cirroteuthacea, y los calamares vampiros, ambos cefalópodos de aguas profundas.

Intercambio de gases. La circulación de agua a través del manto no sólo produce fuerza para la locomoción, sino que, como en otros moluscos, proporciona también oxígeno para las branquias. Los nautiloideos *(Nautilus)* tienen cuatro branquias, pero los coleoideos suelen tener dos. Ha aumentado el área de superficie del filamento branquial mediante un tipo de plegamiento parecido al de un abanico, y todos los cilios han desaparecido (fig. 11-63, *B*). Desde luego, no debe sorprender esta desaparición, ya que en los animales pelágicos no constituye problema la eliminación del sedimento, pues las contracciones del manto crean una corriente de agua que pasa por la cavidad del mismo.

Todavía se observa otra modificación en las branquias de los dibranquios, y consiste en la conducción de sangre en los filamentos por medio de capilares. Por último, procede señalar que la circulación de agua sobre las branquias es inversa a la observada en los gastrópodos. Como el agua abandona la cavidad del manto por el túnel, la corriente exhalante es ventral con relación a la inhalante. Posee también indudable interés el desplazamiento del ano y nefridióporo a una posición ventral con relación a las branquias, situando así de nuevo estas aberturas en la vía de la corriente exhalante. En muchos cefalópodos que nadan con brazos membranosos, sólo existe un vestigio de branquias, y el intercambio de gases se efectúa a través de la superficie general del cuerpo.

Muchos zoólogos consideran que el estado más primitivo en los cefalópodos corresponde a los dos pares de branquias de *Nautilus*, y que el estado dibranquial surgió como consecuencia de la pérdida de uno de los pares originales. Yonge (1947) sostiene que el par único de branquias es primitivo para los cefalópodos, y para otros moluscos, y que a medida que el animal aumentó de tamaño, apareció la duplicación de las branquias en la línea nautiloidea como medio para aumentar la superficie para el intercambio de gases. Los dibranquios retuvieron un solo par de branquias, y en ellos el intercambio de gases mejoró como resultado de una circulación de agua más eficaz, de la presencia de capilares en los filamentos, y de la adición de un par de corazones branquiales, todo lo cual produjo aumento de la presión sanguínea.

Nutrición. Los cefalópodos son carnívoros y poseen rádula, pero su carácter más importante es la presencia de mandíbulas en forma de pico que capacitan al animal para morder y desgarrar (figs. 11-60, *B* y 11-66). Los calamares y pulpos devoran peces y diversos invertebrados, según el tamaño de las especies. *Loligo* se lanza rápidamente hacia atrás sobre un banco de crías de caballa, captura una de ellas, y rápidamente arranca un trozo triangular de su cuello, seccionando el cordón nervioso; como dato curioso el animal muerde siempre en el mismo sitio. Los octópodos, más tardos y cautelosos, se sitúan en acecho cerca de su guarida que se halla siempre en agujeros o grietas de rocas. A medida que pasan caracoles, peces, y sobre todo crustáceos, son apresados e introducidos en la cueva donde son ingeridos. Los octópodos también hacen excursiones nocturnas en busca de alimento.

Los hábitos alimenticios de *Nautilus* no son bien conocidos, pero es lógico suponer que se parecen a los de los dibranquios. La captura de la presa es efectuada por los brazos o tentáculos, de los cuales *Nautilus* despliega no menos de 90, que nacen de los lóbulos situados en un círculo interno y otro externo alrededor de la cabeza (fig. 11-60). Estos tentáculos carecen de discos o ventosas adherentes, y cada uno de ellos puede retirarse al interior de una vaina. Encima de la cabeza y de los tentáculos se observa un gancho protector, correoso y de gran volumen, que es en esencia un pliegue de uno de los lóbulos tentaculares. Cuando el animal se refugia dentro de la concha, el gancho actúa como opérculo y cubre la abertura; este gancho no existe en ningún otro cefalópodo viviente.

Los calamares y pulpos poseen solamente diez brazos dispuestos en cinco pares alrededor de la cabeza (fig. 11-66). Ocho son cortos y fuertes y se llaman brazos; el cuarto par que procede del lado dorsal tiene doble longitud que los brazos y sus componentes se llaman tentáculos. La superficie interna de cada brazo es aplanada y cubierta de discos adhesivos con pequeño tallo y en forma de copa que actúan como estructuras de aspiración. En torno a la copa de aspiración, no es rara la presencia de un refuerzo córneo, y a veces de ganchos. Adheridas a la superficie interna del piso de la copa se descubren fibras musculares cuya contracción crea un vacío cuando se aplica dicha copa. Sólo se advierten ventosas en los extremos aplanados en forma de espátula de los tentáculos más largos. Los tentáculos, muy móviles, son utilizados por el animal

para capturar la presa, que es entonces dirigida hacia la boca; los brazos contribuyen a fijarla o sostenerla.

Los octópodos tienen sólo ocho tentáculos o brazos, todos de igual longitud, y parecidos a los del calamar, salvo en que las ventosas son sésiles y carecen de ganchos y anillos córneos. La diferencia en el número de tentáculos en los cefalópodos dibranquios brinda la base para dividir la subclase en dos órdenes, decápodos (nombre inapropiado, ya que se emplea también para un orden de crustáceos), que incluye los calamares y pulpos con diez tentáculos, y los octópodos, armados de ocho tentáculos.

Las mandíbulas en pico, situadas en la cavidad bucal, pueden morder y desgarrar grandes piezas de tejido que son introducidas en la boca por la rádula mediante un movimiento de la misma parecido al de una lengua, y después deglutidas (fig. 11-67, *A*). La situación de la masa bucal en el interior de un seno sanguíneo hace posible que gire todo el aparato bucal, lo que faculta al animal para utilizar sus mandíbulas con gran destreza. La rádula es rudimentaria o no existe en algunos octópodos que viven en aguas marinas profundas, y que sin duda han adoptado como hábito alimentarse de detritos del fondo del mar. Los miembros de la subclase Coloidea poseen dos pares de glándulas salivales que vacían en la cavidad bucal, y la índole de cuyas secreciones solamente se conoce en unos cuantos cefalópodos. El par anterior secreta moco y en *Octopus vulgaris* se ha identificado también una dipeptidasa. Las glándulas salivales posteriores, mucho más

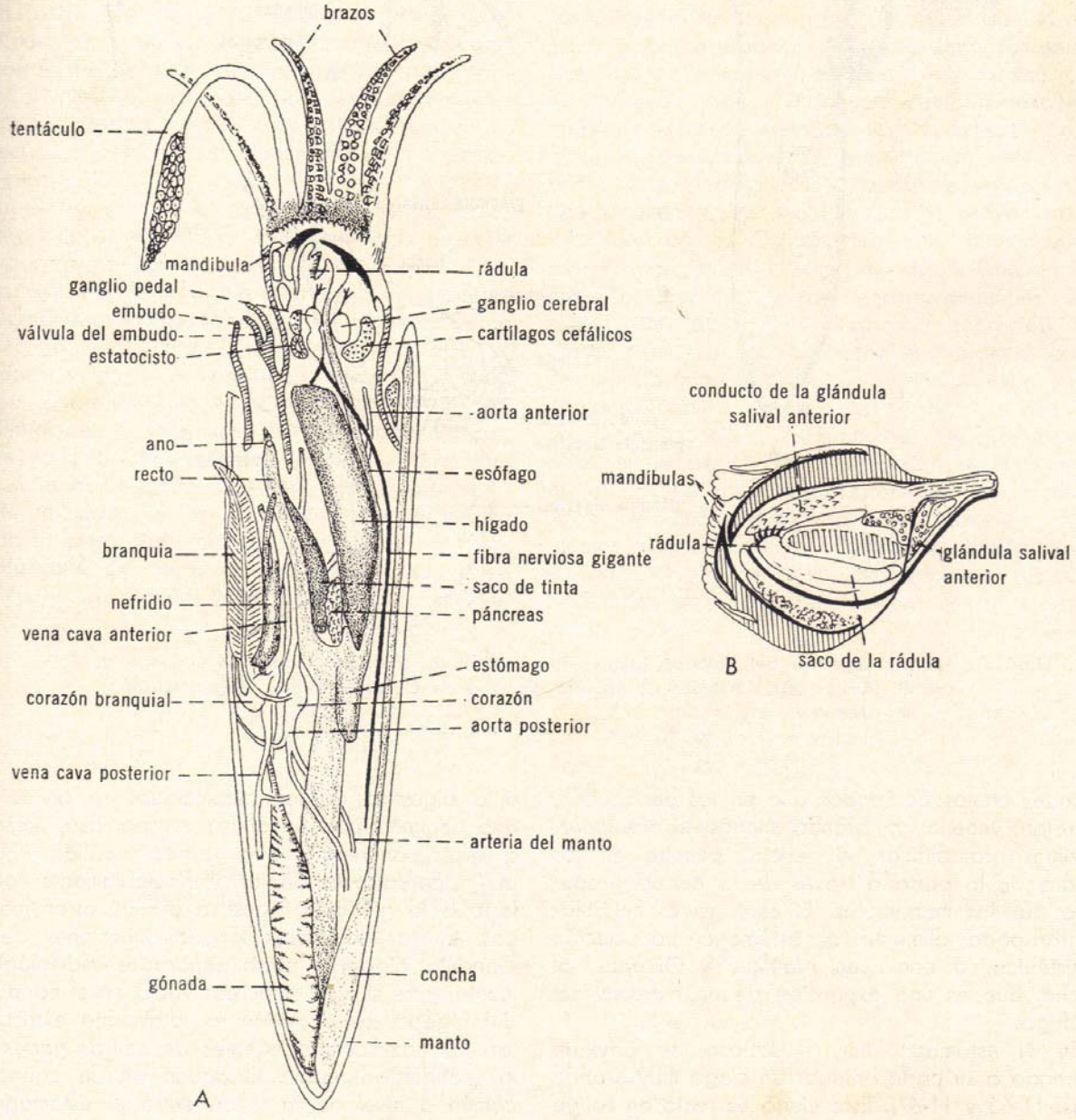


FIG. 11-66. *A*, Calamar *Loligo*. (Según Schlecter.) *B*, Corte sagital de la masa bucal de *Loligo*. (Según Owen.)

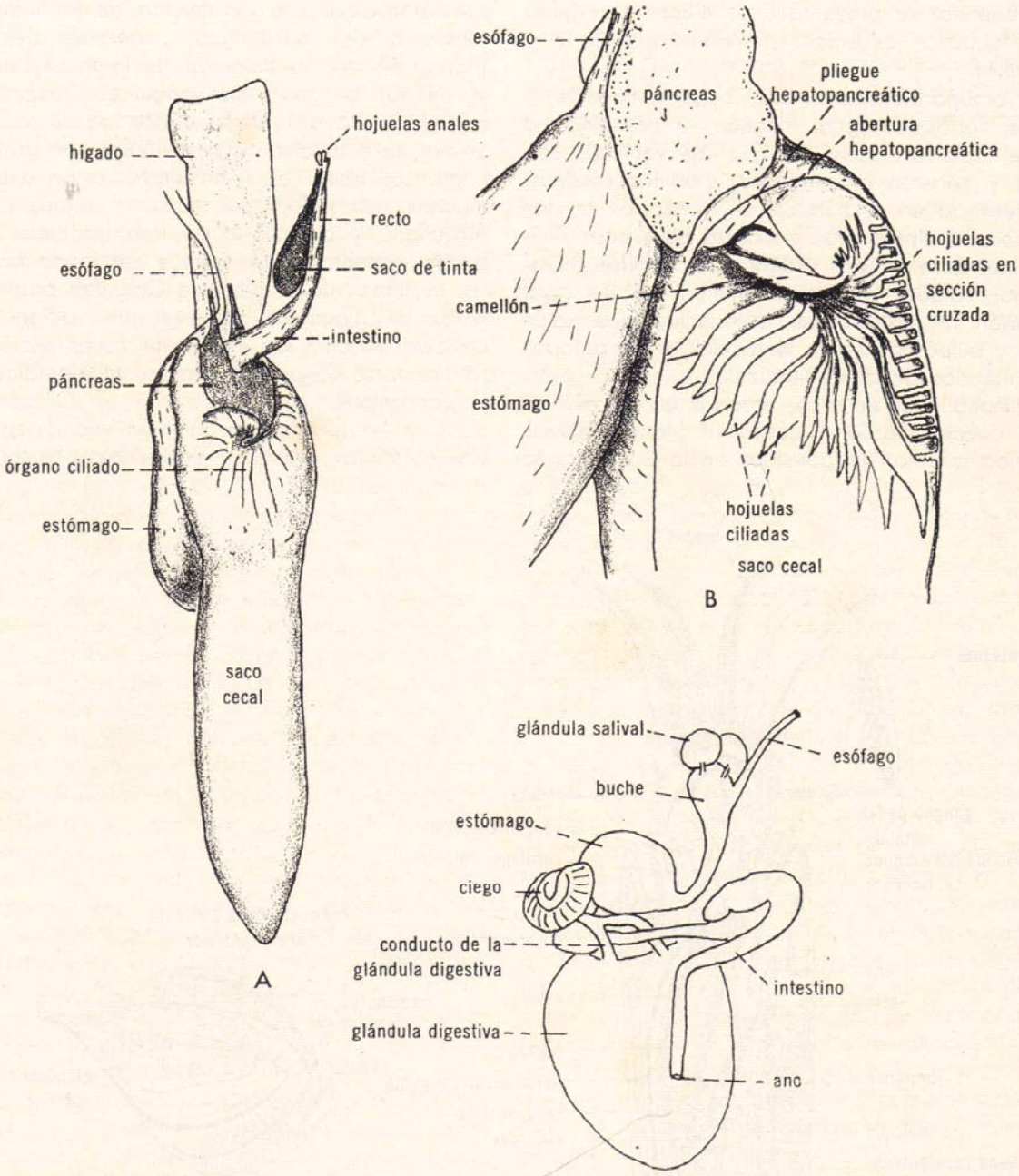


FIG. 11-67. A, Aparato digestivo del calamar *Loligo* (vista ventral). B, Pliegues ciliados en el ciego de *Loligo* (vista ventral). (Ambas según Bidder.) C, Aparato digestivo de *Octopus vulgaris*. (Según Masao.)

grandes en los octópodos que en los decápodos, secretan veneno y, cuando menos en *Octopus*, enzimas proteolíticas; el veneno penetra en los tejidos de la presa a través de la herida producida por las mandíbulas. El esófago es muscular y transporta alimento al estómago por acción peristáltica, o como en *Nautilus* y *Octopus*, al buche, que es una expansión de un extremo del esófago.

En el estómago, muy musculoso, se advierte adherido a su parte anterior un ciego muy grande (figs. 11-66 y 11-67). Este ciego es recto en *Loligo* y espiral en *Sepia*, *Octopus* y *Nautilus*. La glándula digestiva de los cefalópodos se divide en una pequeña porción difusa y esponjosa, llamada a veces páncreas, y otra grande y sólida, "hígado" (apareado en *Sepia*), y probablemente homólogo a la glándula digestiva de los otros moluscos. En los calamares las dos porciones de la glándula digestiva están separadas morfológicamente entre sí, y el páncreas vacía en el conducto del hígado. La digestión es totalmente extracelular; las enzimas procedentes de ambas partes de la glándula digestiva desaguan en un conducto común a nivel de la unión entre el estómago y el ciego. Las secreciones producidas por las dos

glándulas, que pueden ser liberadas en fases distintas, vacían en el estómago o en el ciego mediante regulación de la naturaleza del surco.

En las especies estudiadas se registra alguna variación en los detalles del proceso digestivo, pero en todas las formas la digestión comienza en el estómago, en cuyo interior es amasado el alimento y mezclado con secreciones glandulares (pancreática en *Loligo;* hepática en *Sepia).* El contenido del estómago es vertido periódicamente en el ciego junto con secreciones enzimáticas adicionales (hepática en *Loligo;* pancreática en *Sepia),* completándose así la digestión. Las paredes anteriores del ciego poseen una serie complicada de pliegues ciliados espirales que separan las partículas no digeribles del contenido cecal y las conducen en dirección retrógrada por un surco ciliado al estómago, y de aquí al intestino (fig. 11-67, *B).*

En *Loligo* tiene lugar la absorción en las paredes cecales, y no en la glándula digestiva como en otros moluscos; el residuo gástrico pasa también al intestino, donde se produce cierta absorción. El intestino, recto o enrollado, lleva los desechos al ano, el cual desemboca en la cavidad del manto.

En *Octopus* y en el pulpo *Sepia* la absorción se produce en el hígado. Existe en estas especies alternancia de las funciones de absorción y secretoria, siendo la digestión mucho más lenta que en los calamares. Sabemos que la digestión dura en *Loligo* unas cuatro horas, mientras que en *Octopus vulgaris* se prolonga hasta 14 horas. Como oportunamente señaló Bidder (1950), las modificaciones digestivas de los cefalópodos, sobre todo de los calamares, quizá representen una adaptación para digestión rápida, probablemente relacionada con una vida pelágica activa y con su dieta carnívora.

Glándula de tinta. En los cefalópodos, salvo en *Nautilus* y algunas especies de aguas profundas, destaca la presencia de una gran bolsa de tinta en la región del intestino (figs. 11-66 y 11-67, *A).* Consta este aparato de una glándula productora de tinta situada en la pared de un gran reservorio, y de un conducto con ampolla terminal de expulsión que se abre en el recto inmediatamente detrás del ano. La glándula secreta un líquido pardo o negro rico en melanina, el cual se almacena en el reservorio. Cuando uno de estos animales recibe un estímulo alarmante, expulsa tinta por el ano, y al enturbiarse el agua, forma una "cortina de humo" de suma eficacia, que permite escapar al animal, o simula un objeto cualquiera que confunde al perseguidor. Se cree, asimismo, que la índole alcaloide de la tinta puede ser nociva para los atacantes, especialmente peces, en los que quizá produzca anestesia de las terminaciones quimiorreceptoras.

Excreción. La parte descollante del nefridio de los cefalópodos es un gran saco renal (fig. 11-68). Cada saco desemboca en la cavidad del manto por medio de un nefridióporo, y comunica con el pericardio por un conducto llamado renopericárdico. Antes de desaguar en el corazón branquial, la vena branquial aferente cruza el saco renal; esta vena posee grandes evaginaciones, llamadas apéndices renales, que se proyectan en los sacos renales. Coincidiendo con los latidos del corazón branquial, la sangre entra y sale de los apéndices renales de las venas branquiales. Durante este paso tiene lugar la secreción de desecho en los sacos renales. Adherido a cada corazón branquial existe un apéndice, que toma contacto con el celoma pericárdico, y que se cree corresponde a las glándulas pericárdicas de otros moluscos. En los decápodos se encuentra en el celoma el corazón branquial en su totalidad. Se supone que desde los corazones branquiales y sus apéndices penetra un filtrado en la cavidad pericárdica; el líquido pericárdico es conducido a los sacos renales por los conductos

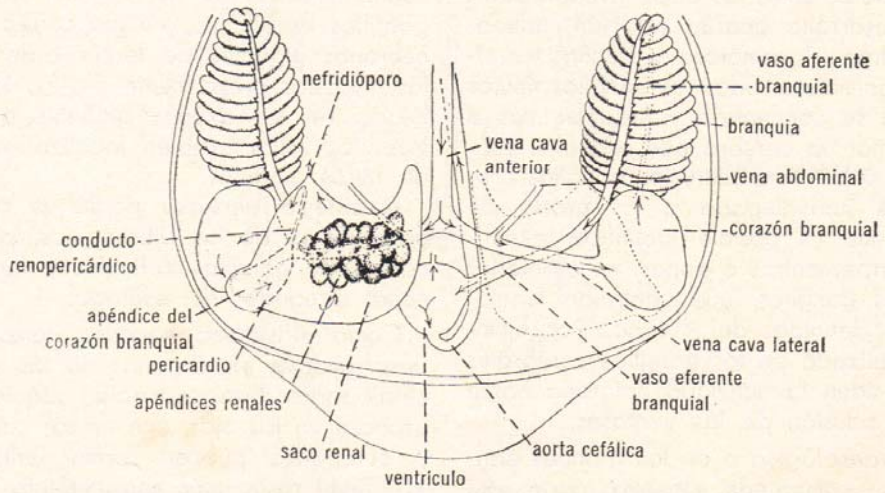


FIG. 11-68. Sistemas circulatorio y excretorio de *Octopus dolfleini.* (Según Potts.)

renopericárdicos, los cuales se abren cerca de los nefridióporos. Se ha demostrado que en estos conductos se produce cierto grado de resorción.

Los cuatro nefridios de *Nautilus* son básicamente análogos, si bien han perdido su conexión con la cavidad pericárdica.

Circulación. El aparato circulatorio de los cefalópodos es cerrado y consta por lo tanto del sistema vascular más amplio entre los moluscos. En los dibranquios, la sangre regresa de la región cefálica por la gran vena cava, que se divide en dos ramas cerca de los nefridios (fig. 11-68). Cada rama penetra en un saco nefridial y atraviesa el corazón branquial muscular antes de ingresar en las branquias. La rama derecha de la vena cava recibe también sangre de una vena que drena la bolsa de tinta, y de otra procedente de las gónadas. Por último, un par de venas anteriores y otro de venas posteriores, o venas abdominales, regresan la sangre del manto y viceversa.

La estructura y fisiología del aparato circulatorio de los cefalópodos guarda relación estrecha con el índice metabólico más elevado de estos animales, si lo comparamos con el de otros moluscos. La existencia de capilares, de algunas arterias contráctiles, y de corazones branquiales, aumenta la presión de la sangre y la velocidad del flujo sanguíneo. La contracción de los corazones branquiales, los cuales reciben sangre no oxigenada de todas las partes del cuerpo, eleva la presión de la sangre enviándola por los capilares de las branquias. Las dos aurículas drenan sangre de estas últimas estructuras, la cual pasa pronto al ventrículo medio, y éste la bombea a todo el cuerpo por la aorta anterior y posterior, y finalmente por vasos más pequeños a los capilares de los tejidos. La sangre de los cefalópodos posee hemocianina, pigmento que se satura a presiones relativamente altas de oxígeno.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. Sólo se observa el alto grado de desarrollo del sistema nervioso de los cefalópodos, en algunos insectos y arácnidos, entre los otros invertebrados. Tan elevado desarrollo guarda relación indudable con la destreza locomotora y hábitos carnívoros de estos animales. Todos los ganglios típicos de los moluscos se concentran y fusionan más o menos para formar un cerebro que rodea el esófago (fig. 11-69, *A*). Ahora bien, los ganglios propiamente dichos han llegado a tal grado de diferenciación, que es posible identificar experimentalmente ciertos centros o zonas, en el interior de determinados ganglios, que controlan funciones o regiones definidas del cuerpo. Por ejemplo, se han localizado en los ganglios cerebrales centros que presiden la actividad natatoria hacia adelante, y la oclusión de las ventosas.

La región supraesofágica o de los grandes ganglios cerebrales comprende aquella parte del cerebro situada por encima del esófago. Estos ganglios dan origen a un par de nervios bucales que corren en dirección anterior, a un par de ganglios bucales superiores, y después, mediante una comisura que rodea el esófago, a un par de ganglios bucales inferiores. Ambos pares de ganglios bucales están situados inmediatamente detrás de la masa bucal. De cada lado de los ganglios cerebrales parte también un nervio óptico voluminoso.

En la región subesofágica del cerebro, los ganglios pedales proporcionan nervios al embudo, y las divisiones anteriores de estos ganglios, llamadas ganglios braquiales, envían nervios a cada uno de los tentáculos. La inervación procedente de los ganglios pedales y braquiales constituye testimonio de que los tentáculos y el embudo de los cefalópodos son homólogos del pie de los otros moluscos.

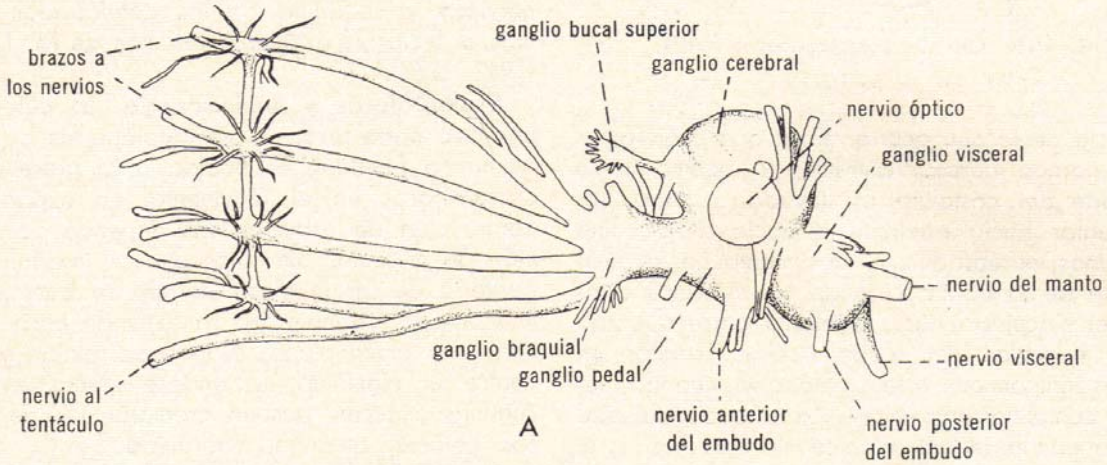
Los ganglios viscerales (que quizá representan los ganglios viscerales y pleurales de otros moluscos) dan origen a tres pares de nervios de dirección posterior: 1) Un par de nervios viscerales con destino a los órganos internos (fig. 11-69, *B*). Una rama de cada uno de estos nervios inerva las branquias y posee un ganglio branquial. 2) Un par de nervios simpáticos, que se unen en un ganglio gástrico entre el estómago y el ciego, inervan la región del estómago. 3) El tercer par de nervios es de gran calibre e inerva el manto. Los cefalópodos de movimientos rápidos, como *Loligo*, poseen un sistema altamente organizado de neuronas motoras gigantes para la ejecución de contracciones rápidas y sincrónicas de los músculos de los brazos y del manto. El centro del sistema se halla en un lóbulo ventral medio de los ganglios viscerales fusionados, llamado lóbulo de fibras gigantes. Un par de neuronas muy voluminosas, llamadas neuronas gigantes de primer orden, se extienden a otro centro en el interior de los ganglios viscerales, en el cual estas neuronas establecen conexión con un pequeño número de neuronas gigantes de segundo orden, las cuales cruzan los nervios del manto hasta los ganglios estrellados, en los cuales conectan con neuronas gigantes de tercer orden destinadas a los músculos propiamente dichos. Los cuerpos celulares de los axones gigantes que inervan los músculos están también localizados en el lóbulo de fibras gigantes.

El sistema nervioso periférico de *Nautilus* es parecido al de los dibranquios, pero el cerebro carece de ganglios definidos y forma un pesado collar alrededor del esófago.

Como el sistema nervioso, también están muy desarrollados los órganos de los sentidos de los cefalópodos. Este desarrollo adquiere importancia especial en los ojos, que en los calamares, pulpos y octópodos pueden formar una imagen (fig. 11-70). El rasgo más sorprendente del ojo de los dibranquios es su gran similitud estructural con el

de los vertebrados. Una estructura esférica que posee placas cartilaginosas se adapta en una especie de órbita o alveolo de cartílagos asociados con los que rodean el cerebro. Las inserciones musculares externas posibilitan la ejecución de movimientos limitados del ojo. El cristalino está suspendido en el interior de la cavidad por un músculo ciliar y delante del mismo se encuentra un diafragma iris, que puede controlar la cantidad de luz que entra en el ojo. La retina posee firmemente aglomerados largos fotorreceptores en forma de bastoncillo, dirigidos hacia la fuente de luz. El ojo es así de tipo directo, y no indirecto como en los vertebrados. Los bastoncillos están conectados a células de la retina que envían fibras retrógradas a un ganglio óptico. Estos ganglios a su vez están localizados en los extremos externos de los nervios ópticos.

En virtud de su funcionamiento en un medio acuático, la córnea del ojo de los cefalópodos contribuye poco al enfoque, ya que casi no hay refracción de la luz en la superficie corneal, a



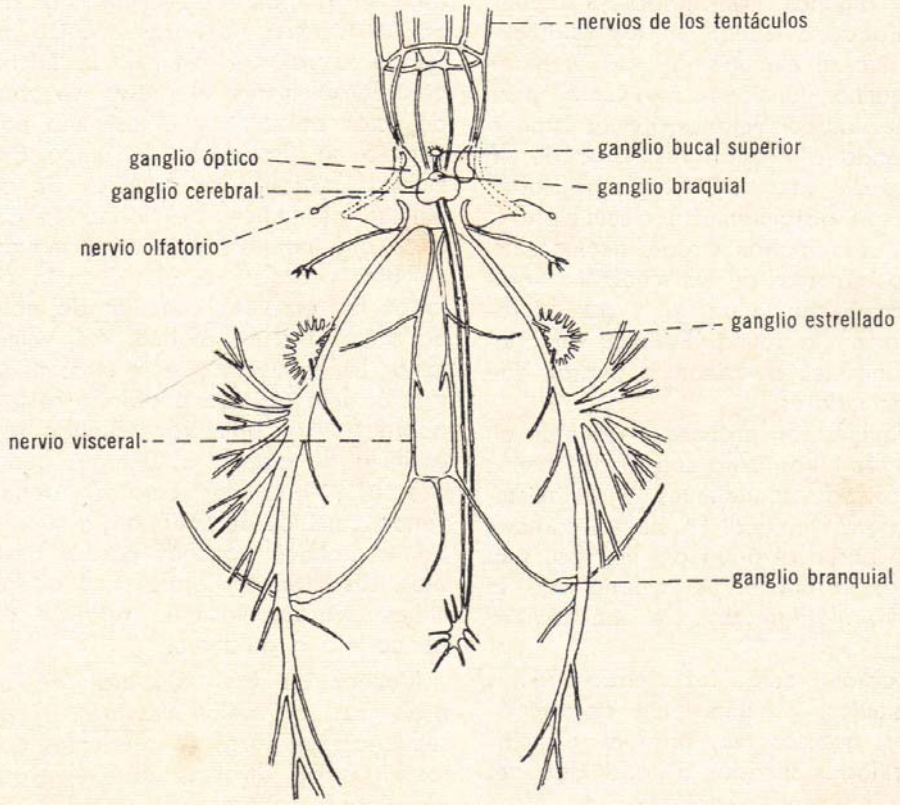


FIG. 11-69. A, Cerebro de *Sepia* (vista lateral). (Según Hillig, tomado de Kaestner.) B, Sistema nervioso de *Sepia*. (Según Hillig, tomado de Borradaite y otros.)

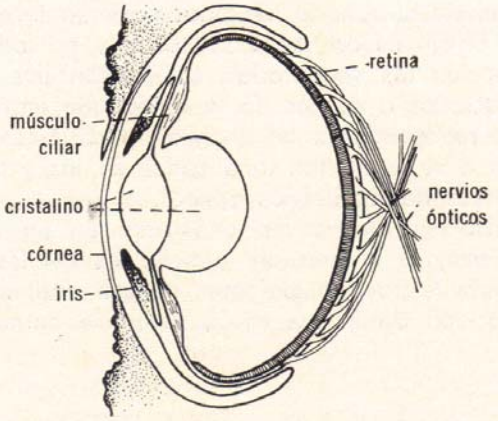


FIG. 11-70. Ojo de *Octopus*. (Según Wells.)

diferencia de lo que ocurre, en la que pudiéramos llamar córnea aérea. Asimismo, la acomodación por parte del cristalino es llevada a cabo por movimientos hacia adelante o hacia atrás como en algunos vertebrados. El movimiento hacia atrás depende de la contracción de los músculos ciliares, y el ejecutado hacia adelante corre a cargo de los músculos del globo ocular. Estudios en *Octopus* indican que este cefalópodo, cuando menos, es completamente miope. La escasa visibilidad en el agua, la índole miópica de los ojos, y el importante papel sensorial de los tentáculos, han hecho pensar a algunos investigadores si realmente ocurre enfoque auténtico en los cefalópodos. Es posible que el mecanismo para el movimiento del cristalino funcione solamente para conservar normales las condiciones ópticas cuando el ojo está sometido a presión resultante de un movimiento brusco del cuerpo. Sin embargo, todos estos conceptos son absolutamente discutibles.

El ojo de los cefalópodos puede acomodarse por sí mismo a los cambios de luz mediante modificaciones del tamaño de la pupila, y por migración de pigmento en la retina. Estudios de conducta en estos animales autorizan a pensar que pueden identificar colores.

Los ojos de *Nautilus* son grandes y asientan en el extremo de cortos tallos, pero son mucho menos complejos que los correspondientes a los miembros de la subclase Coleoidea. En efecto, carecen de cristalino y se abren al agua del mar por una pequeña abertura, la pupila. Se supone que el ojo funciona como el diafragma de una cámara fotográfica.

Poseen estatocistos tanto los tetrabranquios como los dibranquios, especialmente desarrollados en los últimos, que son muy grandes y enclavados en los cartílagos situados a cada lado del cerebro. Sólo se encuentran osfradios en *Nautilus*.

Los tentáculos son muy ricos en células táctiles y quimiorreceptoras, habiendo comprobado en *Octopus* discriminación estructural y química de una superficie por los tentáculos. En *Nautilus* estas estructuras probablemente desempeñen un papel primario en la percepción sensorial.

La conducta de los cefalópodos fue durante mucho tiempo, y continúa siendo, tema de palpitante interés. Se ha estudiado con resultados alentadores el aprendizaje, la memoria, la discriminación visual y de los tentáculos, y la localización en el cerebro de funciones sensoriales y motoras. Destacan entre los muchos investigadores de la conducta de los cefalópodos, los zoólogos británicos J. Z. Young, M. J. Wells, J. Wells, y B. B. Boycott. Para más detalles relativos al sistema nervioso y conducta de los cefalópodos remitimos al lector al excelente resumen de M. J. Wells (1962, 1966).

Cromatóforos y luminiscencia. La coloración, por otra parte rara, de los cefalópodos, si exceptuamos a *Nautilus*, es debida a la presencia de cromatóforos en el tegumento. La expansión y contracción de estas células depende de la acción de músculos diminutos que se insertan en la periferia de las mismas. Cuando se contraen los músculos, el cromatóforo se extiende para formar una gran placa plana; cuando se relajan se concentra el pigmento haciéndose menos evidente. Algunas especies poseen cromatóforos de diversos colores, amarillo, anaranjado, rojo, azul y negro, y los de un color determinado pueden aparecer en grupos. Los cromatóforos son controlados por el sistema nervioso y quizá por hormonas, siendo la visión el estímulo inicial principal. Varía considerablemente el grado de cambio de color de estos animales y el estímulo para que dicho cambio se produzca. El pulpo *Sepia officinalis* muestra complicados cambios de color y puede simular los matices del fondo de arena, de roca o de otra naturaleza, pero la mayor parte de los cambios guardan relación con la conducta. Casi todas las especies cambian de color por influjo de situaciones de alarma. Así, vemos que el calamar *Loligo vulgaris* es generalmente muy pálido y solamente obscurece cuando se le hostiga; otros aparecen más brillantes. Cuando se somete a un estímulo de alarma a Octopus puede aplanar su cuerpo y presentar colores "defensivos", incluyendo cambios de color en la superficie del cuerpo, y grandes manchas pardas alrededor de los ojos. Los diversos colores que ostentan estos animales guardan también relación con maniobras de cortejo o galanteo.

Muchos de los calamares de aguas marinas profundas son bioluminiscentes, y poseen en consecuencia fotóforos de diferentes colores dispuestos en formas diversas sobre el cuerpo, incluso en los globos oculares. Los fotóforos de algunas especies son sumamente complejos, ya que disponen incluso de cristalino y reflectores, y a veces hasta de un obturador suprayacente del cromatóforo. *Heteroteuthis* secreta una tinta luminiscente. El

órgano luminoso complejo de los sepiólidos guarda relación estrecha con la glándula accesoria en forma de nido, y a diferencia de los fotóforos de muchos calamares, posee bacterias simbióticas luminiscentes. También existen estas bacterias en Loliginidae y Sepiidae, encontrándose en la piel y conductos de las glándulas accesorias.

Reproducción. Con excepción de unas cuantas especies, los cefalópodos son dioicos, y las gónadas se encuentran en la parte posterior del cuerpo (fig. 11-66). El testículo es una estructura sacular con una cavidad interna, que se considera derivada del celoma. Los espermatozoos se forman en la pared del saco, pasan a la luz, y se dirigen después al conducto deferente siguiendo una abertura ciliada. Los conductos deferentes fuertemente enrollados conducen los espermatozoos en dirección anterior a la vesícula seminal, cuyas paredes presentan surcos provistos de cilios. En este punto se entrelazan los espermatozoos y quedan encerrados en un espermatóforo complicado, que se completa en una glándula de endurecimiento y después en una glándula final. Desde la vesícula seminal los espermatóforos pasan a un gran saco o reservorio de almacenamiento llamado saco de Needham que se abre en el lado izquierdo de la cavidad del manto.

En las hembras el ovario es también sacular y ocupa una posición parecida a la del testículo. El oviducto es ondulado y termina en una glándula; los octópodos poseen dos oviductos.

La fecundación puede tener lugar en la cavidad del manto o fuera de la misma, pero en cualquier caso implica copulación. En virtud de la restricción de la abertura en la cavidad del manto, uno de los brazos del macho, el derecho o el izquierdo, cuarto en los pulpos y calamares, y el derecho, tercero, en los octópodos, se ha modificado convirtiéndose en órgano de introducción, fenómeno llamado hectocotilia, mientras que el brazo modificado recibe el nombre de hectocótilo. El grado de modificación varía. En *Sepia* y *Loligo* varias hileras de ventosas son más pequeñas y forman una especie de surco que se extiende por toda la longitud del hectocótilo; en los octópodos la modificación es mucho mayor. Así, vemos que en *Octopus* la punta del brazo presenta una depresión en forma de cuchara. En *Argonauta* y otros existe una cavidad o cámara donde se almacenan los espermatóforos.

Durante la copulación el hectocótilo extrae una masa de espermatóforos del saco de Needham, y se introduce después en la cavidad del manto de la hembra; deposita los espermatóforos sobre la pared de la cavidad cerca de las aberturas de los oviductos, o dentro del mismo conducto genital en *Octopus*. En los octópodos, con cámaras de almacenamiento en el extremo del hectocótilo, puede separarse el brazo y permanecer en la cavidad del manto de la hembra, como en *Argonauta* y *Philonexis*. En un tiempo se pensó que el hectocótilo desprendido era un verme parásito y se le denominó *Hectocotylus*; de aquí la derivación del término.

En *Loligo* y otros géneros de la misma familia, los espermatóforos pueden ser recibidos por la cavidad del manto como acabamos de describir; o bien puede insertarse el hectocótilo en un receptáculo seminal en forma de herradura, y situado en un pliegue debajo de la boca. Solamente en *Sepia* recibe los espermatóforos la membrana bucal.

El espermatóforo tiene forma de palo de béisbol y consta de una masa alargada de espermatozoos, un cuerpo de cemento, un órgano eyaculador enrollado, parecido a un muelle, y un casquete o caperuza (fig. 11-71, *A*). El espermatóforo se descarga al retirar la caperuza, lo que en los calamares se produce por tracción sobre el filamento, ya que entonces son atraídos los espermatóforos del saco de Needham, o en los octópodos, por ingestión de agua cuando son extraídos del saco. Una vez retirada la caperuza el órgano eyaculador entra en eversión y expulsa la masa de espermatozoos. El cuerpo de cemento se adhiere al receptáculo seminal o pared del manto y la masa de esperma se desintegra, liberando espermatozoos.

Los pulpos y calamares machos despliegan brillantes colores antes de la copulación, quizá dirigidos contra los machos rivales. La copulación tiene lugar mientras los animales nadan; el macho se sitúa cabeza con cabeza con relación a la hembra. El hectocótilo, que ha extraído una masa de espermatóforos del saco de Needham, se inserta en la cavidad del manto de la hembra y deposita los espermatóforos sobre la pared de la cavidad cerca de las aberturas de los oviductos, o como en *Octopus* en el conducto genital mismo.

A medida que los huevos se desprenden del oviducto, cada uno de ellos es envuelto por una cápsula o membrana en la glándula de dicho oviducto. Brinda cobertura protectora adicional una glándula en forma de nido situada en la pared del manto cerca de la glándula del oviducto y que se abre independientemente en la cavidad del manto. En *Loligo*, las secreciones de esta glándula envuelven los huevos en una masa gelatinosa. Después de abandonar la cavidad del manto, la fila de huevos es sostenida por los brazos, y éstos pueden ser fecundados por espermatozoos procedentes del receptáculo seminal situado debajo de la boca. La hembra entonces fija los huevos fecundados al substrato en grupos de tiras de diez a cincuenta, cada una de las cuales posee un centenar de los mismos. La cubierta gelatinosa de cada masa endurece por contacto con el agua del mar, y las cápsulas de cada huevo aumentan varias veces su diámetro original, dejando un espacio claro alrededor del huevo. Gran número

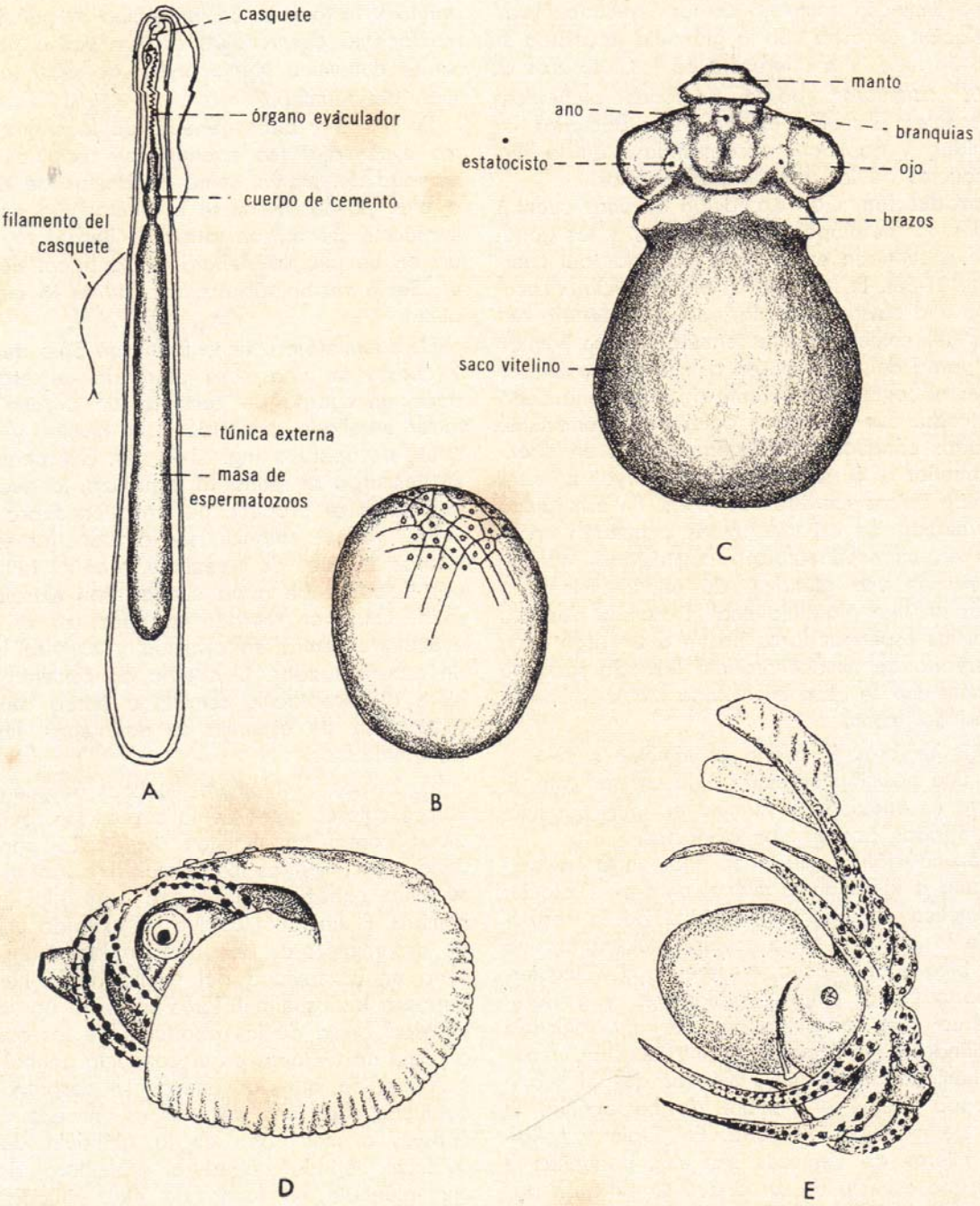


FIG. 11-71. A, Espermatóforo de *Loligo*. B, Segmentación meroblástica discoidal en *Loligo*. (Según Watase, tomado de Dawydoff.) C, Embrión de *Loligo*. (Según Naef, tomado de Dawydoff.) D, *Argonauta argo* en cápsula de huevo. Según Naef, tomado de Kaestner.) E, *Argonauta hians*. (Según Verrill, tomado de Abbott.)

de ejemplares de *Loligo* se unen para copular y desovar al mismo tiempo, pudiendo formarse sobre el fondo una verdadera "pila en comunidad" de tiras de huevos. Poco después del desove sobreviene la muerte.

Sepia deposita sus huevos individualmente, pero los fija por un tallo a algas u otros objetos. *Octopus* forma acúmulos de huevos que parecen racimos de uvas, y los fija en huecos de las rocas.

Los calamares de aguas profundas, estrictamente pelágicos como los egópsidos, depositan sus huevos uno a uno, y éstos quedan flotando, esto es, no se fijan. Los octópodos siguen viviendo para cuidar sus huevos una vez que los depositan, y así vemos que en forma continua retiran residuos y sedimento con los tentáculos de los huevos depositados, y periódicamente lanzan sobre los mismos chorros de agua que proceden del embudo. En los calamares no se observa incubación.

Quizá la adaptación más notable en cuanto a depósito de huevos se observa en un género de octópodos pelágicos, *Argonauta*, conocidos co-

múnmente con el nombre de nautilus de papel (fig. 11-71, *D* y *E*). Los dos brazos dorsales de la hembra se ensanchan notablemente en su extremidad para formar un velo o membrana.

La porción ensanchada de cada brazo secreta la mitad de una bella concha calcárea bivalva en cuyo interior se depositan los huevos. La concha es llevada de un lado a otro, y sirve como cámara de incubación y como refugio para la hembra. La parte posterior de la hembra suele permanecer en la concha; y cuando es hostigada introduce todo su cuerpo en la misma. El macho, mucho más pequeño, no secreta concha y con frecuencia convive en la elaborada por la hembra.

El sistema reproductor de *Nautilus* es parecido al de los dibranquios, aunque los conductos son apareados. Poco se sabe respecto a la fecundación y copulación. El órgano copulatorio del macho consta de cuatro tentáculos, y los huevos son depositados y fijados al substrato uno por uno en el interior de sus cápsulas.

Los huevos de los cefalópodos son más ricos en vitelo que los de otros moluscos; los de *Sepia* y *Eledone* son muy grandes, pudiendo alcanzar hasta 15 mm de diámetro; los de *Loligo* y *Octopus* tienen menos vitelo.

Embriogenia. El desarrollo embrionario es directo en todos los cefalópodos. Como se observa en los huevos telolécitos de aves y reptiles, la segmentación en los cefalópodos es meroblástica, y termina con la formación de un casquete o disco germinal de células en el polo animal (fig. 11-71, *B*), donde se formará el embrión (fig. 11-71, *C*). El borde del disco crece hacia abajo y en torno a la masa de yema y forma un saco vitelino; el vitelo es gradualmente absorbido durante el desarrollo.

Los ojos nacen en forma de invaginaciones ectodérmicas; los brazos se forman poco después, y emigran hacia adelante para situarse alrededor de la boca. El embudo, que representa una parte del pie, se localiza finalmente en el interior de la cavidad del manto, debido a sobrecrecimiento e inclusión por parte de dicha cavidad en desarrollo. Nada sabemos respecto al desarrollo de *Nautilus*.

Importancia taxonómica. Los principales enemigos de los cefalópodos son las ballenas y peces. La misma especie, por ejemplo, caballa, que cuando joven sirve como alimento a los cefalópodos, puede en la vida adulta atacarlos y devorarlos. Los calamares constituyen elemento importante en la dieta de los cachalotes, los cuales presentan a veces cicatrices de ventosas circulares sobre la piel después de luchar con calamares gigantes.

Los calamares utilizados como cebo son capturados con fines comerciales en la Gran Bretaña, pero en Estados Unidos se emplean poco como alimento. Sin embargo, los cefalópodos son manjares preferidos en muchas partes del mundo, incluyendo Europa.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE CEPHALOPODA

Subclase Nautiloidea. Poseen estos animales conchas externas, enrolladas o rectas, y suturas no complejas; en algunas formas se encuentran tentáculos delgados, sin ventosas. Cuentan también estas especies con dos pares de branquias y dos de nefridios. Todos los miembros han desaparecido, excepto *Nautilus*; ha existido la clase desde el periodo cámbrico hasta nuestros días, e incluye los géneros *Endoceras* y *Nautilus*.

Subclase Ammonoidea. Formas fósiles con conchas externas enrolladas, y tabiques y suturas complejos. Existieron desde el periodo silúrico al cretáceo. Incluye *Ceratites*, *Scaphites*, y *Pachydiscus*.

Subclase Coleoidea. Conchas internas o ausentes. Poseen unos cuantos tentáculos provistos de ventosas, un par de branquias y un par de nefridios. Han existido desde el periodo misisipiense hasta los días actuales.

Orden Decapoda. Calamares y pulpos. Poseen dos tentáculos largos y ocho brazos más cortos; cuerpo con aletas laterales.

Suborden Belemnoidea. Especies desaparecidas. Concha interna, dividida en cámaras, pero con rostrum posterior sólido, y prolongación dorsal en forma de escudo. *Belemnites*, *Belemnoteuthis*.

Suborden Sepioidea. Pulpos y sepiolas. Concha con tabiques, o muy reducida, a veces ausente. Cuerpo corto y ancho o en forma de saco. *Sepia*, *Idiosepius*, *Spirula*, *Sepiola*.

Suborden Teuthoidea. Calamares. Concha o placa aplanada en forma de pluma. Cuerpo alargado con tentáculos largos. *Loligo*, *Architeuthis*, *Chiroteuthis*, *Onycoteuthis*, *Cranchia*.

Orden Vampyromorpha. Calamares vampiros. Formas pequeñas, de aguas profundas, parecidas a octópodos con ocho brazos unidos por una membrana, y dos pequeños tentáculos retráctiles. *Vampyroteuthis*.

Orden Octopoda. Octópodos. Poseen ocho brazos y cuerpo globuloso sin aletas. *Octopus*, *Eledone*, *Eledonella*, *Vitreledonella*, *Amphitretus*, *Cirroteuthis*, *Argonauta*.

ORIGEN DE LOS MOLUSCOS

Ya desde antiguo fue reconocida la sorprendente similitud entre la embriogenia de los moluscos y la de los anélidos poliquetos. En ambos tipos de animales se observa segmentación espiral y larvas trocóforas virtualmente idénticas. Estas semejanzas han sido el argumento principal para sostener el

punto de vista de que los anélidos y los moluscos derivan de algún tronco ancestral común.

El descubrimiento de monoplacóforos vivientes contribuyó a reavivar el concepto, no solamente de las relaciones entre moluscos y anélidos, sino también respecto a la naturaleza de los moluscos ancestrales. El carácter más llamativo de *Neopilina* es, sin duda alguna, su plan metamérico de estructura. En *Neopilina* se advierten ocho pares de músculos retractores, cinco pares de branquias, y seis pares de nefridios. Algunos zoólogos (Fretter y Graham, 1962; y Lemche y Wingstrand, 1959), creen que el metamerismo de *Neopilina* es prueba de que los moluscos comprenden un filo fundamentalmente metamérico, y esta creencia ha llevado a su vez a sostener el punto de vista de que los moluscos derivaron por evolución de los anélidos. La larva trocófora se considera como una prueba más en favor del origen de los moluscos a partir de los anélidos.

El problema clave en esta oportunidad es decidir si los monoplacóforos pueden ser considerados auténticamente metaméricos. La verdad es que las pruebas del metamerismo en este caso no son muy convincentes. Primero, si consideramos la naturaleza del metamerismo tal como se definió en el capítulo 3, ¿qué constituye un segmento de monoplacóforo? Las pruebas al respecto ponen de manifiesto que las estructuras duplicadas difieren en número, y no presentan ninguna coincidencia que llame particularmente la atención en cuanto se refiere a su orden de sucesión. Por lo tanto, es difícil precisar qué representaría un segmento tanto funcional como estructuralmente.

Segundo, no todas las estructuras "metaméricas" de *Neopilina* son primitivas. Las branquias son unipectinadas, no bipectinadas, y las laminillas no se parecen a las de otros moluscos.

Tercero, si los moluscos son básicamente metaméricos no es fácil comprender por qué no ha persistido un vestigio anatómico o embriológico de metamerismo en cualquier otro grupo de moluscos además de en los monoplacóforos. Incluso las ocho placas de la concha de los quitones tienen su origen en una sola glándula de la concha en el embrión.

La consideración conjunta de todos estos hechos hace difícil sostener el punto de vista de que los moluscos son un filo metamérico. Es cierto sin duda, que *Neopilina* muestra buen número de caracteres evidentemente primitivos, pero su metamerismo quizá sea una duplicación secundaria de estructuras tal como ha ocurrido independientemente en quitones y en *Nautilus* (Morton, 1963; Vagvolgyi, 1967).

La afinidad entre moluscos y anélidos parece probable incluso sin *Neopilina*, pero es todavía más probable que los dos grupos se desviaron de algún antecesor común antes de la aparición de los caracteres de moluscos o de anélido, especialmente del metamerismo. Es sin duda discutible la naturaleza de semejante antecesor. Beklemishev ha postulado más recientemente (1963) la existencia de un antepasado de tipo trocófora. Una teoría más atractiva sugiere que sea un platelminto el tronco ancestral. La embriogenia de los tres grupos es análoga; todos son ciliados primitivamente, y la locomoción de los moluscos no se halla muy distante de la correspondiente a los platelmintos. Vagvelgyi (1967), quien estudió el metamerismo de los monoplacóforos y el origen de los moluscos, sostiene el punto de vista de que los celomas de moluscos y anélidos evolucionaron independientemente. Sin embargo, cabría argüir que existió un celoma en el tronco ancestral, que más tarde se redujo en la línea de los moluscos. Tales argumentos dependen fundamentalmente de las teorías del origen del celoma, que se estudiarán en el capítulo 21.

BIBLIOGRAFIA

Abbott, R. T.: American Sea Shells. D. Van Nostrand, Princeton. (An excellent semitechnical guide to the marine mollusks of the Atlantic and Pacific coasts of North America. Contains beautiful colored photographs and useful bibliography.), 1954.

Arey, L. B., and Crozier, W. J.: The sensory responses of *Chiton*. J. Exp. Zool., *29*:157, 1919.

Atkins, D.: On the ciliary mechanisms and interrelationship of lamellibranchs. Pts. I, II, and III. Quart. J. Micr. Sci., *314*:181-308; *315*:339-373; *315*:375-421. (A detailed account of the ciliary food tracts of bivalve gills.), 1936.

Baker, F. C.: Fieldbook of Illinois land snails. Nat. Hist. Surv. Div. Illinois, manual 2. (A brief introduction to the common land snails of eastern United States with keys and figures.), 1939.

Beklemishev, V. N.: On the relationship of the Turbellaria to other groups of the animal kingdom. *En* E. C. Dougherty (dir.): The Lower Metazoa. University of California, Berkeley, pp. 234-244, 1963.

Bidder, A. M.: Digestive mechanisms of European squids. Quart. J. Micr. Sci., new series, *91(1)*:1-43, 1950.

Brunn, A. F.: Biology of *Spirula spirula*. Dana Report, Copenhagen, *4(24)*:1-44, 1943.

Carriker, M. R., Scott, D. B. y Martin, Jr., G. N.: Demineralization mechanisms of boring gastropods. *En* R. F. Sognnaes (dir.): Mechanisms of Hard Tissue Destruction. A.A.A.S. Pub. No. *75*:55-89, 1963.

Clench, W. J.: The poison cone shell. Occas. Pap. on Mollusks, Harvard University, Cambridge, *1(7)*:49-80, 1946.

Clench, W.: Mollusca. *En* W. T. Edmondson (dir.): Ward and Whipple's Fresh-water Biology. 2a. ed. John Wiley, New York, pp. 1117-1160. (Key to the common fresh-water mollusks of the United States.), 1959.

Coe, W. R.: Sexual phases in *Crepidula*. J. Exp. Zool., *72(3)*:455-477. (A classic paper on protandry in *Crepidula*.) 1936.

Crofts, D. R.: Muscle morphogenesis in primitive mollusks and its relation to torsion. Proc. Zool. Soc. London, *125*:711-750, 1955.

Denton, E. J. y Gilpin-Brown, J. B.: The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia officinalis*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., *41*:319-342. The effect of light on the buoyancy of the cuttlefish, *ibid.*, pp. 343-350. The distribution of gas and liquid within the cuttlebone, *ibid.*, pp. 365-381, 1961.

Denton, E. J., y Gilpin-Brown, J. B.: On the buoyancy of the pearly nautilus. J. Mar. Biol., Assoc. U. K., *46:723-759*, 1966.

Denton, E. J., Gilpin-Brown, J. B. y Howarth, J. V.: The osmotic mechanism of the cuttlebone. J. Mar. Biol. Assoc., U. K., *41:351-364*, 1961.

Donovan, D. T.: Cephalopod phylogeny and classification. Biol. Rev., *39(3):259-287*, 1964.

Eigenbrodt, H.: Untersuchungen über die funktion der radula einiger schnecken. Z. Morph. Okol. Tiere, *37(4):735-791*, 1941.

Emerson, W. K.: A classification of the scaphopod mollusks. J. Paleontol, *36(3):461-482*, 1962.

Fretter, V.: The structure and function of the alimentary canal of some species of Polyplacophora. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, pt. 1, *59(4):119-164*, 1937.

Fretter, V.: The structure and function of the alimentary canal of some tectibranch mollusks, with a note on excretion. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, pt. 3, *59(22):599-645*, 1939.

Fretter, V.: The genital ducts of *Theodoxus*, *Lamellaria* and *Trivia*, and a discussion of their evolution in prosobranchs. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., *26(3):312-351*, 1946.

Fretter, V. y Graham, A.: British Prosobranch Molluscs. Ray Society, London, 1962.

Garstang, W.: Origin and evolution of larval forms. Report British Assoc., section D, p. 77, 1928.

Graham, A.: The structure and function of the alimentary canal of aeolid mollusks, with a discussion of their nematocysts. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, pt. 2, *59(9):267-305*, 1938.

Graham, A.: The alimentary canal of style-bearing prosobranchs. Proc. Zool. Soc. London, series B, *109(1):75-112*, 1939.

Graham, A.: The molluscan stomach. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, pt. 3, *61(27):737-778*. (A comparative treatment of the molluscan stomach; it deals primarily with gastropods and bivalves.), 1949.

Graham, A.: Molluscan diets. Proc. Malacol. Soc. London, *31:144-159*. (A list of molluscan groups and their diets.), 1955.

Hyman, L. H.: The Invertebrates. Vol. 6, Mollusca. I. Mc Graw-Hill, New York. (This volume, the last of Dr. Hymans' contributions to the Invertebrate Series, covers a part of the phylum Mollusca. In it, four classes are treated: Aplacophora, Polyplacophora, Monoplacophora, and Gastropoda.), 1967.

Jorgensen, C. B.: Biology of Suspension Feeding. Pergamon Press, New York, 1966.

Kline, G.: Notes on the stinging operation of *Comus*. Nautilus, *69(3):76-78*, 1956.

Lebour, M. V.: The eggs and larva of the British prosobranchs. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., *22:105-166*, 1937.

Lemche, H.: Molluscan phylogeny in light of *Neopilina*. Proc. 15th Int. Congr. Zool., London, 1959.

Lemche, H. y Wingstrand, K. G.: The anatomy of *Neopilina galatheae*. Galathea Rep. *3:9-71*, 1959.

MacGinitie, G. E. y Ginitie, N.: Natural History of Marine Animals. McGraw-Hill, New York, pp. 327-401, 1949.

Morton, J. E.: The biology of *Limacina retroversa*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., *33:297-312*, 1954.

Morton, J. E.: The tidal rhythm and action of the digestive system of the lamellibranch *Lasaea rubra*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., *35(3):563-586*, 1956.

Morton, J. E.: The molluscan pattern: evolutionary trends in a modern classification. Proc. Linnean Soc. London, *174:53-72*, 1963.

Morton, J. E.: Molluscs. 4a. ed. Hutchinson University Library, London. (A general account of the mollusks.) 1967.

Nakazima, M.: On the structure and function of the midgut gland of Mollusca, with a general consideration of the feeding habits and systematic relations. Jap. J. Zool., *2(4):469-566*. (A good comparative account of the digestive gland of mollusks.), 1956.

Orton, J. H.: The mode of feeding of *Crepidula*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. *9:444-478*, 1913.

Owen, G.: Observations on the stomach and digestive diverticula of the Lamellibranchia. I. The Anisomyaria and Eulamellibranchia. Quart. J. Micr. Sci., *96:517-537*, 1955.

Owen, G.: Observations on the stomach and digestive diverticula of the Lamellibranchia. II. The Nuculidae. Quart. J. Micr. Sci., *97:541-567*, 1956.

Pennak, R. W.: Fresh-water Invertebrates of the United States. Ronald Press, New York, pp. 667-726. (A general account of the fresh-water gastropods and bivalves with figures and keys to the North American genera.), 1953.

Picken, L. E. R.: The mechanism of urine formation in invertebrates. II. The excretory mechanism in certain Mollusca. J. Exp. Biol., *14:20-34*, 1937.

Pilsbry, H. A.: Land Mollusca of North America. vol. 1, pts. 1 y 2; vol. 2, pts. 1 y 2, Acad. Nat. Sci., Monogr. 3, Philadelphia. (This is the most authoritative work on the North American land snails.), 1939-1946.

Portmann, A., Fischer-Piette, E., Franc, A., Lemche, H., Wingstrand, K. G. y Manigault, P.: Introduction to the Mollusks, the Chitons, the Monoplacophorans, and the Pelecypods. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, vol. 5, Masson et Cie, Paris, pp. 1625-2164, 1960.

Potts, W. T. W.: Excretion in molluscs. Biol. Rev., *42(1):1-41*, 1967.

Raven, C. P.: Morphogenesis: The Analysis of Molluscan Development. Pergamon Press, New York. (A very complete account of molluscan embryogeny with extensive bibliography.), 1958.

Saxena, B. B.: Physiology of excretion in the common Indian apple snail, *Pila globosa*. J. Anim. Morph. and Physiol., *2(2):87-95*, 1955.

Shrock, R. R. y Twenhofel, W. H.: Principles of Invertebrate Paleontology. McGraw-Hill, New York, pp. 350-502. (A good general treatment of the fossil mollusks, particularly the cephalopods.), 1953.

Stasek, C. R.: The ciliation and function of the labial palps of *Acila castrensis* (Protobranchia, Neculidae) and an evalution of the role of the protobranch organs of feeding in the evolution of the Bivalvia. Proc. Zool. Soc. London, *137:511-538*, 1961.

Stasek, C. R.: Feeding and particle-sorting in *Yoldia ensifera* (Bivalvia, Protobranchia), with notes on other nuculanids. Malacologia, *2:349-366*, 1965.

Trueman, E. R.: Bivalve mollusks: fluid dynamics of burrowing. Science, *152:523-525*, 1966.

Turner, R. D.: A Survey and Illustrated Catalogue of the Teredinidae. Museum, of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, 1966.

Vagvolgyi, J.: On the origin of molluscs, the coelom, and coelomic segmentation. Syst. Zool., *16:153-168*, 1967.

Wells, M. J.: Brain and Behavior in Cephalopods. Stanford University Press, Stanford, 1962.

Wells, M. J.: Cephalopod Sense Organs. *En* K. M. Wilbur, y C. M. Yonge (dirs.): Physiology of Mollusca. vol. 2, Academic, New York, pp. 523-545, 1966.

Wilbur, K. M. y Yonge, C. M. (dirs.): Physiology of Mollusca, vol. 1, 1966: vol. 2, Academic Press, New York. (An excellent survey of current-knowledge of molluscan physiology. Earch chapter written by a specialist in the field. Extensive bibliographies.), 1964.

Yonge, C. M.: The crystalline style of the Mollusca. Sci. Progr., *26:643-653*. (A general account of the structure and function of the crystalline style of gastropods and bivalves.), 1952.

Yonge, C. M.: Circulation of water in the mantle cavity of *Dentalium*. Proc. Malacol. Soc. London, *22(6):333-337*, 1937.

Yonge, C. M.: On the mantle cavity and its contained organs in the Loricata. Quart. J. Micr. Sci., 323: 367-390, 1939.

Yonge, C. M.: The protobranchiate Mollusca: a functional interpretation of their structure and evolution. Phil. Trans. Roy. Soc. London, series B, 230:79-147. (An excellent account of the protobranchiate mollusks.), 1941.

Yonge, C. M.: The pallial organs in the aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. Phil. Trans. Roy. Soc. London, series B, 232: 443-518. (A very good treatment of the evolution of the gills and mantle cavity in mollusks.), 1947.

Yonge, C. M.: Mantle fusion in the Lamellibranchia. Staz. Zool. Napoli, 29:151-171, 1957.

Hay algunas revistas científicas dedicadas exclusivamente a Moluscos: Proceedings of the Malacological Society of London, the Journal of Conchology, Nautilus, and Malacologia.

Capítulo 12

INTRODUCCION A LOS ARTROPODOS; TRILOBITES

ARTROPODOS

El filo Arthropoda supera a los restantes grupos de animales, tanto en diversidad de distribución ecológica como en número de especies e individuos. Los artrópodos son los únicos invertebrados que se adaptaron realmente a vivir sobre la tierra, en una escala de prosperidad inusitada; son también los únicos animales, si exceptuamos los vertebrados, que experimentaron modificaciones que les permitieron volar. Como consecuencia de esta invasión de los espacios aéreo y terrestre, se produjo en los artrópodos una radiación adaptativa que los capacitó para ocupar todos los nichos ecológicos imaginables. Se han descrito más de 800 000 especies, que incluyen aproximadamente 80 por 100 de especies de animales de todos conocidas.

Los artrópodos representan la culminación del desarrollo evolutivo en los protostomados. Tuvieron su origen estos animales a partir de un tronco primitivo de poliquetos, o de un antecesor común a ambos; las relaciones entre artrópodos y anélidos se manifiestan claramente en los siguientes aspectos:

1. Los artrópodos, como los anélidos, son metaméricos. El metamerismo es evidente en el desarrollo embrionario de todos los artrópodos, y es un carácter netamente visible de muchos adultos, sobre todo de especies primitivas. En cierto número de individuos de las diversas clases de artrópodos, especialmente arácnidos y crustáceos, resalta la tendencia a la disminución del metamerismo, y en algunas formas, como ácaros y cangrejos, casi ha desaparecido. La pérdida del metamerismo ha ocurrido según tres mecanismos, a saber: pérdida de segmentos; fusión de los mismos y, por último, por diferenciación estructural y funcional de las estructuras segmentarias, como por ejemplo apéndices, con relación a sus equivalentes de otros segmentos. Las estructuras diferentes, cuyo origen segmentario es idéntico, se dice que son homólogas, en serie. Así, la segunda antena del cangrejo es serialmente homóloga de las garras o pinzas de los quelípodos, pues ambas evolucionaron a partir de apéndices segmentarios análogos.

2. Primitivamente, cada segmento de artrópodo es portador de un par de apéndices (fig. 12-1, *A*). Se observa esta misma disposición en los poliquetos, ya que en ellos cada metámera sostiene un par de parapodios. Sin embargo, algunos autores han puesto en duda la homología entre parapodios y apéndices de artrópodos.

3. La organización del sistema nervioso sigue en ambos grupos un plan básico idéntico. Así, vemos, que en uno y otro el cerebro dorsal anterior se continúa con un cordón nervioso ventral con expansiones ganglionares en cada segmento (fig. 12-1, *A*).

4. Los órganos excretorios de algunos artrópodos, por ejemplo, las glándulas verdes de los crustáceos, y las coxales de los arácnidos, son quizá homólogas de los celomoductos de los poliquetos.

5. El desarrollo embrionario de los artrópodos primitivos, tal como se observa en algunos crustáceos, muestra vestigios de segmentación espiral, y el mesodermo en estas formas tiene su origen en la blastómera *4d*.

Si bien se observan en los artrópodos estas características de los anélidos, han experimentado estos animales modificaciones profundas y manifiestas en el curso de su evolución. La más importante de ellas es, sin duda, la aparición de una envoltura corporal única o esqueleto externo, que sirve a los miembros del filo como cubierta o cutícula protectora (fig. 12-2). Esta substancia cuticular es secretada por una sola capa de células epiteliales conocida como hipodermis. El esqueleto cuticular, cuya construcción dista de ser uniforme, consta básicamente de dos capas; la más externa de ellas, delgada, es conocida como epicutícula, y está compuesta de proteínas y lípidos, pero carece de quitina.

Debajo de la epicutícula se encuentra la segunda capa, mucho más gruesa, conocida como procutícula, y cuyo principal constituyente es la

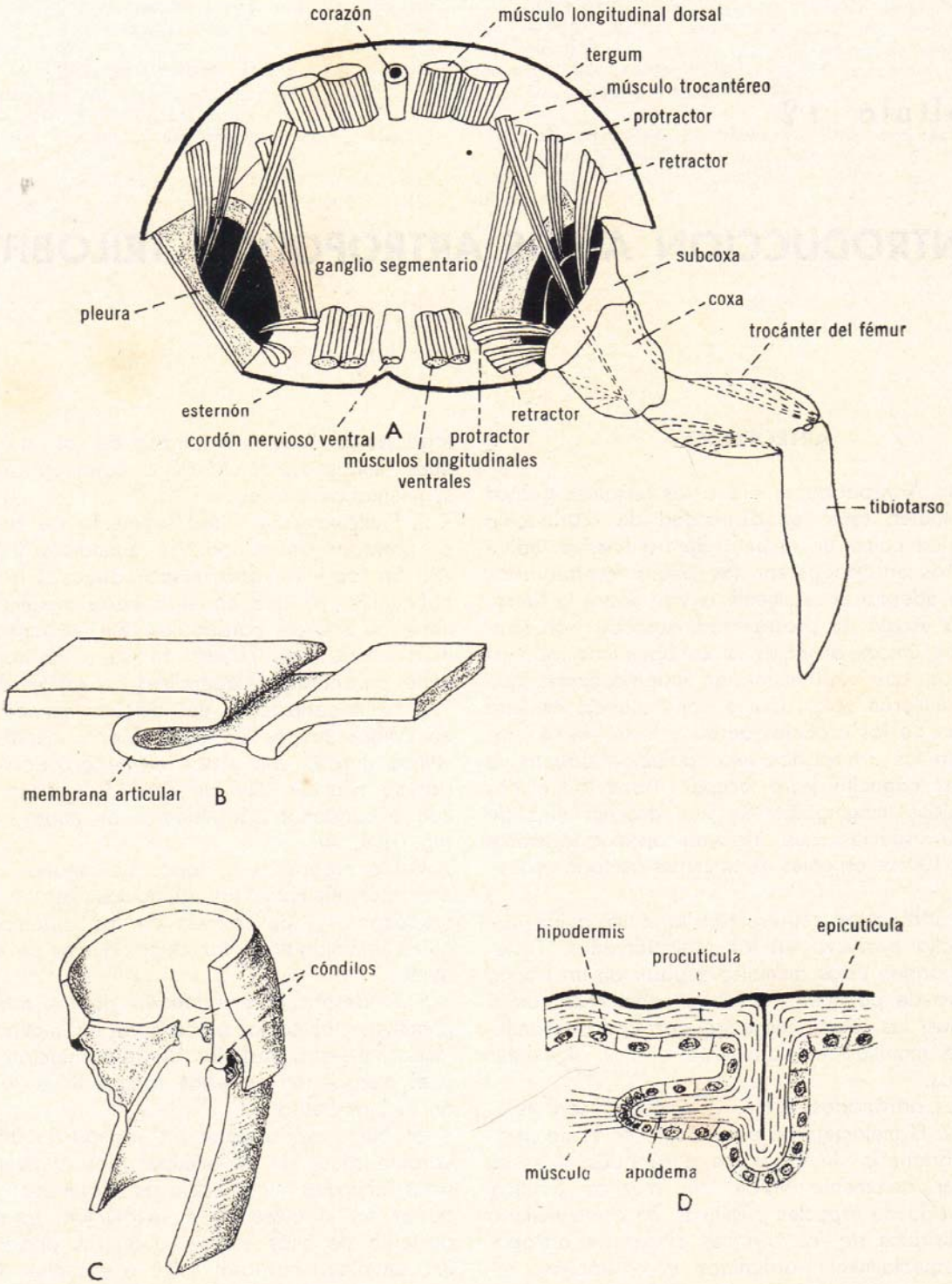


FIG. 12-1. A, Segmento corporal de artrópodo (corte transversal). (Según Weber, tomado de Kaestner.) B, Articulación intersegmentaria. Nótese la membrana articular plegada debajo de la placa segmentaria. (Según Weber, tomado de Vandel.) C, Articulación apendicular, en la que se aprecian los cóndilos. (Según Weber, tomado de Vandel.) D, Apodema. (Según Janet, tomado de Vandel.)

quitina (Richards, 1951). Esta capa está compuesta a su vez de una exocutícula externa, y de una endocutícula interna. Como substancia química, la quitina es un acetato del polisacárido que posee glucosamina como constituyente más importante. En muchos artrópodos la procutícula está también impregnada de sales minerales, sobre todo en los crustáceos en cuya procutícula se producen depósitos de fosfato y carbonato cálcicos. La cutícula es una cubierta relativamente impermeable,

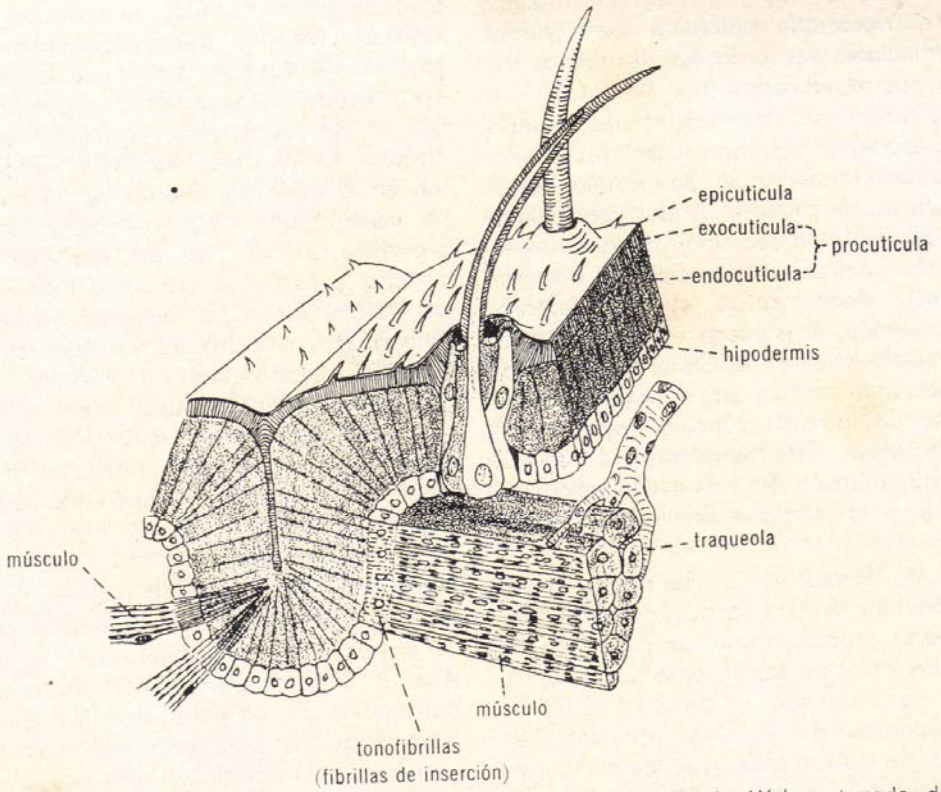


FIG. 12-2. Corte tridimensional del tegumento de un artrópodo (insecto). (Según Weber, tomado de Kaestner.)

salvo en ciertas zonas de menor espesor que permiten el paso de gases y la absorción de agua.

La cutícula de los artrópodos no queda restringida a la superficie exterior del cuerpo. La hipodermis desarrolla desde el periodo embrionario, ectodermo superficial, y todos los plegamientos de esta capa original están revestidos de cutícula; por lo tanto, los derivados del estomodeo, que forman la parte intestinal anterior del aparato digestivo, poseen el mismo revestimiento. Ocurre lo mismo con las estructuras derivadas del proctodeo que forman el intestino posterior. Solamente la zona de unión, el intestino medio, derivado del endodermo no tiene revestimiento cuticular. Estas tres regiones del aparato digestivo son características de todos los artrópodos. Otros órganos derivados del ectodermo y revestidos de cutícula son: los tubos traqueales (respiratorios) de insectos, quilópodos, diplópodos, y algunos arácnidos; los pulmones en libro de los escorpiones y arañas; y algunas partes del sistema reproductor de otros grupos.

El color de los artrópodos suele depender del depósito de pigmento pardo, amarillo, anaranjado y rojo, en el interior de la cutícula. Ahora bien, se observa a veces color púrpura o verde iridiscente que resultan de estriaciones finas de la epicutícula que al producir refracción de la luz dan sensación de color. Con frecuencia la coloración no se origina directamente en la cutícula, sino que es producida por cromatóforos subcuticulares, o por pigmentos sanguíneos y tisulares, visibles a través de una cutícula delgada y transparente.

La presencia de un esqueleto externo de cobertura creó dos problemas, de movimiento y crecimiento, que debían ser resueltos durante la evolución de los artrópodos. Si el animal estuviera firmemente encajado en una cutícula, le sería absolutamente imposible todo movimiento; esta dificultad fue eliminada por división de la cutícula en placas separadas. En un principio, estaban circunscritas a los segmentos, y las placas vecinas estaban conectadas por medio de una membrana articular, región en la cual la cutícula es muy delgada y flexible (fig. 12-1, *B*). Básicamente la cutícula de cada segmento estaba dividida en cuatro placas primarias: un *tergum* dorsal, dos pleuras laterales, y un esternón ventral (fig. 12-1, *A*). Este tipo de organización desapareció en muchos casos, ya por subdivisión, ya por fusión secundaria.

El esqueleto cuticular de los apéndices, como el del cuerpo, ha sido dividido en secciones o segmentos tubulares, unidos entre sí por membranas articulares, creando de este modo una articulación en cada punto de unión. Estas articulaciones hacen posibles los movimientos de los segmentos de los apéndices y de los del cuerpo. En casi todos los artrópodos, la membrana articular entre los segmentos corporales forma un pliegue debajo

del segmento anterior (fig. 12-1, *B*). En algunos artrópodos, el desarrollo adicional de cóndilos y alveolos articulares recuerda las estructuras esqueléticas de los vertebrados (fig. 12-1, *C*).

El segundo problema dependiente de la presencia de un esqueleto externo, el de crecimiento, fue eliminado por la aparición de cambio periódico de la cutícula. El proceso de desprendimiento de la vieja cutícula y de secreción de otra nueva recibe el nombre de muda o ecdisis. Si bien los detalles de esta muda varían en las diferentes clases de artrópodos, el proceso es esencialmente el mismo en todos. Antes de la muda real, la hipodermis secreta una enzima que desgasta o disuelve la base de la vieja cutícula, separándola así de la hipodermis. Este fenómeno es seguido de secreción hipodérmica de una nueva epicutícula, impermeable a las enzimas previamente secretadas.

Después de la formación de la nueva epicutícula, la hipodermis secreta la nueva procutícula; esta capa interna probablemente es protegida de la acción de las enzimas por la epicutícula suprayacente. Una vez formada la nueva cutícula el animal se desprende de su viejo esqueleto; en la mayor parte de los artrópodos se consuma este proceso por rotura longitudinal de la cutícula a lo largo de los bordes dorsal o lateral del cuerpo, abandonando el animal esta estructura ya caduca.

La nueva cutícula es relativamente blanda y flexible, lo que permite que el animal se dilate y aumente de tamaño. Poco después de la muda, se endurece la cutícula y ya no puede registrarse más aumento del volumen corporal hasta la ecdisis siguiente. Entre las mudas existe en todos los artrópodos una etapa particular de crecimiento, cuyo número durante la vida del individuo varía de unas especies a otras, y cuya duración aumenta con la edad del animal. Una desventaja indudable de la muda es la vulnerabilidad del individuo mientras la nueva cutícula permanece blanda y carente de protección. Con frecuencia el animal se oculta hasta que la nueva cutícula endurece.

A medida que se fue restringiendo el movimiento de flexión entre las placas de la cutícula, se produjo un cambio profundo en la naturaleza de la musculatura corporal. En los anélidos la musculatura somática adopta la forma de dos cilindros situados debajo de la epidermis; el cilindro externo está compuesto de fibras circulares, y el interno de fibras longitudinales. Ahora bien, en los artrópodos, los cilindros musculares han desaparecido, y se han formado músculos estriados netamente definidos que se insertan en la superficie interna del sistema esquelético (figs. 12-1, *A*, y 12-2).

Los músculos no se fijan a la hipodermis sino a la procutícula por fibras especiales que se insertan en la superficie interna. La flexión y extensión entre las placas tiene lugar por la contracción de estos músculos, que actúan junto con la cutícula como un sistema de palanca. Esta conjunción de los sistemas muscular y esquelético para lograr la locomoción es prácticamente igual que en los vertebrados; la única diferencia radica en que los músculos en los artrópodos se insertan en la superficie interna de un esqueleto externo, mientras que en los vertebrados lo hacen en la superficie externa de un esqueleto interno. Se obtiene la extensión parcial o total, especialmente de los apéndices, por aumento de la presión sanguínea. Así, mientras los anélidos se mueven por ondulaciones musculares resultantes de la acción antagónica de los cilindros constituidos por músculo, o por la acción de remo o ancla de los parapodios, los artrópodos utilizan como medio principal de locomoción los apéndices articulares, que actúan como remos en las especies acuáticas, y como patas en las terrestres.

Nuestros conocimientos relativos a la locomoción de los artrópodos, especialmente en tierra, se basan fundamentalmente en los amplios estudios de S. M. Manton (1951). En oposición a los parapodios de los poliquetos, los apéndices locomotores de los artrópodos son más largos y delgados, y de localización más ventral. A pesar de este último carácter, el cuerpo situado entre las extremidades suele ceder a su propio peso (fig. 12-3). En el ciclo de movimiento de una pata determinada, la remada o paso eficaz, durante el cual el extremo de la pata está en contacto con el substrato, se halla más cercana al cuerpo, que durante el paso o remada de recuperación, cuando la pata se levanta y se dirige hacia adelante (fig. 12-3). Entre los diversos factores determinantes de la velocidad del movimiento, destaca como primordial la longitud del paso o zancada, el cual aumenta a medida que es mayor la longitud de las patas. En los artrópodos con gran número de patas, como los centípedos, los campos de movimiento de unas patas determinadas se superponen a los de otras (fig. 12-3). Así, la diferencia en la proximidad de las patas al cuerpo durante los pasos eficaz y de recuperación, impide la interferencia mecánica. La superposición del campo tiende a disminuir notablemente en aquellos artrópodos que utilizan tres, cuatro o cinco pares de patas; en efecto, la longitud de la zancada es mayor, disminuyendo los problemas de interferencia mecánica por la discrepancia en la longitud de las patas, y por el empleo relativo del extremo de las mismas.

La marcha de los antrópodos implica un movimiento ondulatorio de las extremidades, durante el cual la pata posterior toma contacto con el substrato inmediatamente antes o un poco después de levantarse la pata anterior. El movimiento de las patas en lados opuestos del cuerpo puede coincidir, pero con más frecuencia se observa alternancia. Esto es, que un miembro de un par

dado efectúa la remada o paso eficaz, mientras su homólogo del lado opuesto lleva a cabo el de recuperación. Este movimiento alternante de las patas tiende a producir ondulación del cuerpo del animal, siendo contrarrestada esta tendencia por aumento de la rigidez corporal, por fusión de los segmentos portadores de las patas que forman el tórax y el cefalotórax de los insectos, algunos crustáceos y arácnidos.

La organización del sistema neuromuscular de los artrópodos es completamente distinta de la observada en los vertebrados. En efecto, en estos últimos, un solo tipo de neurona motora inerva un grupo de fibras musculares esqueléticas, y el grado y naturaleza de la contracción del músculo total depende del número de semejantes unidades motoras implicadas. Los músculos esqueléticos de los artrópodos están inervados típicamente por dos tipos de neuronas motoras: fibras rápidas, que efectúan contracciones aceleradas, y fibras lentas, que efectúan contracciones tónicas. En los crustáceos, cuando menos, el sistema neuromuscular es más complicado por la presencia de fibras inhibidoras.

Cada neurona suele inervar muchas células musculares, y el número total de axones para un músculo dado es relativamente pequeño, si lo comparamos con los que inervan un músculo de vertebrado. Aunque algo simplificada, la naturaleza de la contracción en tal sistema múltiple de inervación depende del tipo de neurona descargada, así como de la interacción de diferentes tipos de neuronas. Por ejemplo, dos músculos extensores diferentes están inervados por la misma fibra motora en el cangrejo de río, pero cada uno de ellos funciona independientemente por poseer fibras inhibidoras separadas.

En forma simultánea con la aparición de unión del músculo a la procutícula se ha producido el desarrollo de lo que a veces llamamos el endos-

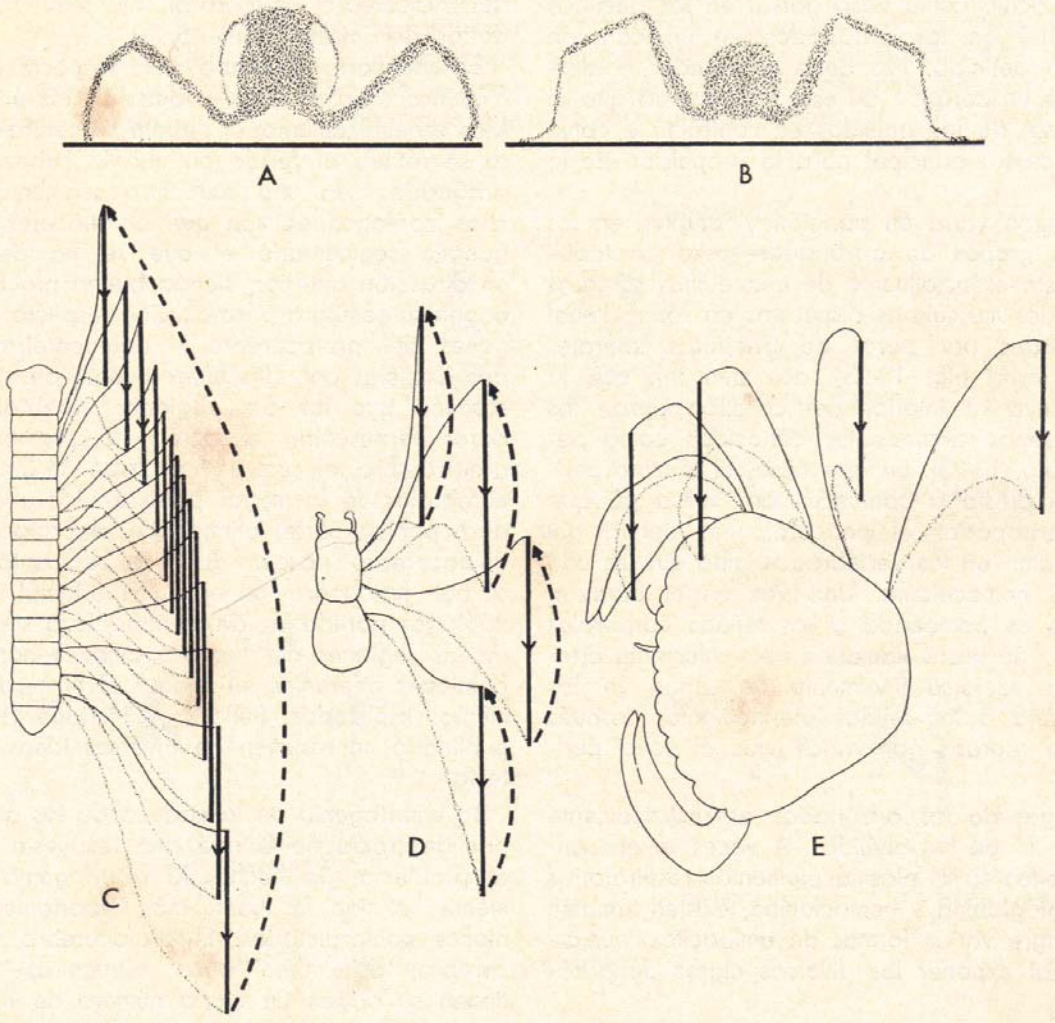


FIG. 12-3. Locomoción en los artrópodos. Posición de los pies de un cangrejo *(A)* y de una araña *(B)*. Movimiento de las patas durante la marcha de diferentes artrópodos. El paso eficaz y la longitud de la zancada se representan por líneas completas gruesas. Cada pata está dibujada por lo tanto dos veces, al comienzo y al final del paso eficaz. El paso o movimiento de recuperación se indica con líneas de rayas *(C* y *D)*, y su posición es sólo aproximada. *E*, Pasos durante la marcha del centípedo. *Scutigera*. *D*, Paso de una araña. *E*, Paso de un cangrejo. (Todo según Manton.)

queleto, que es en esencia un plegamiento de la procutícula, que da origen a proyecciones internas o apodemas, sobre las cuales se insertan los músculos (fig. 12-1, *D*). La naturaleza del sistema endosquelético en los artrópodos varía considerablemente; en algunos casos se produce esclerosis de los tejidos internos, formándose placas libres para inserción muscular dentro del cuerpo.

El celoma metamérico bien desarrollado característico de los anélidos ha experimentado reducción neta en los artrópodos, y está representado por dos estructuras solamente: el espacio o cavidad de las gónadas, gonocele y conductos asociados, y en ciertos artrópodos, los órganos excretorios que son homólogos de los celomoductos de los anélidos. Los otros espacios del cuerpo de los artrópodos no constituyen un verdadero celoma, sino un hemoceloma, esto es, simplemente senos o espacios en el tejido lleno de sangre.

El aparato circulatorio de los artrópodos ha evolucionado desde un sistema cerrado, como el de los anélidos, a un sistema abierto. La estructura que actuó como vaso dorsal en los anélidos se convirtió en los artrópodos en un corazón netamente definido. No debe sorprender el desarrollo de un corazón de este tipo, puesto que el vaso dorsal de los anélidos es contráctil y constituye el centro principal para la propulsión de la sangre.

El corazón varía en posición y longitud en los diferentes grupos de artrópodos, pero en todos ellos consta esencialmente de una o más cámaras con paredes musculares dispuestas en forma lineal y porforadas por pares de aberturas laterales llamadas *ostia* (fig. 13-23), que permiten que la sangre fluya al interior del corazón desde los grandes senos circundantes conocidos como *pericardio* (fig. 13-23). En este caso, el término pericardio se presta a confusión, por virtud de que en los artrópodos el pericardio no deriva del celoma como en los vertebrados, sino que es una parte del hemoceloma. Una vez en el corazón la sangre es bombeada a los tejidos corporales por medio de vasos llamados frecuentemente arterias para vaciarse finalmente en senos en los cuales baña a los tejidos directamente; después la sangre regresa por varias vías al seno pericárdico.

La sangre de los artrópodos es prácticamente igual que la de los anélidos. A veces se encuentran disueltos en el plasma pigmentos respiratorios como hemoglobina y hemocianina; existen también en la sangre varias formas de amibocitos, que se estudian al exponer las diversas clases de artrópodos.

El sistema nervioso de los artrópodos ha alcanzado un alto grado de cefalización. El aumento de tamaño del cerebro guarda relación con órganos de los sentidos bien desarrollados, como por ejemplo, ojos y antenas, y muchos grupos de artrópodos muestran tipos de conducta realmente complejos. El cerebro de los artrópodos consta de tres regiones principales: un protocerebro anterior, uno medio o deutocerebro, y un tritocerebro posterior (fig. 12-4, *B*). Los nervios de los ojos ingresan al protocerebro, el cual contiene de uno a tres pares de centros ópticos (neuropilos). Los centros ópticos y otros neuropilos del protocerebro funcionan en la integración del movimiento y de la fotorrecepción, y son quizá los centros para la iniciación de la conducta compleja.

El deutocerebro recibe los nervios de las antenas (primera antena en los crustáceos) y contiene sus centros de asociación. Los quelicerados (escorpiones, arañas, ácaros) carecen de antenas, observándose en estos artrópodos ausencia correspondiente del deutocerebro (fig. 12-4, *C*).

La tercera región del cerebro, el tritocerebro, da origen a los nervios destinados al *labrum* (labio inferior), aparato digestivo (nervios estomatogástricos), quelíceros de los quelicerados, y segunda antena de los crustáceos. La comisura del tritocerebro es posoral, es decir, localizada detrás del intestino anterior.

Es enconada la controversia respecto al origen evolutivo del cerebro y cabeza de los artrópodos. Más específicamente, el debate se centra en cuanto se refiere al grado en que la cabeza de los artrópodos sea una estructura segmentaria. Muchos zoólogos estiman que el tritocerebro es un ganglio segmentario el que se ha desplazado en dirección anterior, siendo buena prueba de tal origen su comisura posoral. Con respecto a los orígenes del protocerebro y deutocerebro existen dos escuelas con diferentes puntos de vista. Una sostiene que las dos regiones cerebrales anteriores representan el acron no segmentado, o arquicerebro, el cual es homólogo de los ganglios cerebrales de la mayor parte de los anélidos. La otra, por su parte, afirma que el protocerebro y deutocerebro poseen ganglios segmentarios que se han fusionado con el acron original. Entre los zoólogos partidarios de la naturaleza segmentaria de las regiones del cerebro anterior han surgido opiniones diferentes en cuanto al número de segmentos implicados. Bullock y Horridge (1965) han publicado un resumen de diversas ideas sobre el tema.

La embriogenia de la cabeza de los artrópodos por desgracia no brinda una respuesta concreta al problema; de hecho, la embriogenia precisamente ha sido la fuente más importante de opiniones contradictorias. El protocerebro y deutocerebro, así como otras estructuras cefálicas, tienen su origen en cierto número de rudimentos embrionarios separados, que más tarde se fusionan. Estos rudimentos han sido considerados por muchos autores como derivados segmentarios.

El punto de vista de que el protocerebro y deutocerebro no son de naturaleza segmentaria, y de que

el tritocerebro es el ganglio del *primer* segmento del tronco, tropieza con el menor número de opiniones contradictorias cuando se considera la anatomía comparada y la embriogenia del filo en su totalidad. Han sostenido también este punto de vista Bullock y Horridge (1965). La división del arquicerebro original, o acron, en protocerebro y deutocerebro se cree guarda relación con el desarrollo de órganos de los sentidos.

Salvo pocas excepciones los artrópodos son dioicos; por otra parte, muchos utilizan apéndices modificados durante la copulación. La fecundación es siempre interna en las formas terrestres, pero puede ser externa en las especies acuáticas. Los huevos de la mayor parte de los artrópodos son centrolécitos y muy ricos en vitelo; en el huevo centrolécito el núcleo está rodeado por una pequeña isla de citoplasma en medio de una gran masa de vitelo (fig. 12-5, *A*). La presencia de una cantidad tan grande de vitelo y el cambio en su distribución han dado origen a una modificación considerable en el desarrollo de los artrópodos, si se compara con el de los poliquetos típicos. Aunque en unos pocos artrópodos se observan vestigios de segmentación espiral, la mayor parte de ellos presentan un tipo modificado de segmentación asociado con los huevos centrolécitos que recibe el nombre de segmentación superficial (fig. 12-5, *B* a *E*).

Después de la fecundación, el núcleo situado centralmente experimenta divisiones mitóticas, pero sin formación de membranas celulares y sin ningún tipo de segmentación del vitelo. El resultado, después de varias de tales divisiones, es un huevo no segmentado que posee un gran número de núcleos sincitiales en el centro. A medida que la división continúa, los núcleos emigran gradualmente a la periferia, donde se forman membranas celulares que no se extienden al interior del vitelo. Esta etapa del desarrollo representa una estereoblástula. El desarrollo continúa con la formación de un disco germinativo primordial situado a un lado del embrión (fig. 12-5, *F*). De este centro germinativo derivan el endodermo y mesodermo, y finalmente forma el cuerpo del embrión, el cual se enrolla alrededor del huevo (fig. 12-5, *G*).

En muchos artrópodos existe un tipo de segmentación intermedia entre la total y la superficial. Después de unas pocas divisiones del núcleo, el vitelo experimenta segmentación o se fragmenta en pirámides, cada una de las cuales posee uno de los núcleos (fig. 12-5, *H*). En forma gradual las pirámides de vitelo desaparecen y el desarrollo regresa al tipo superficial.

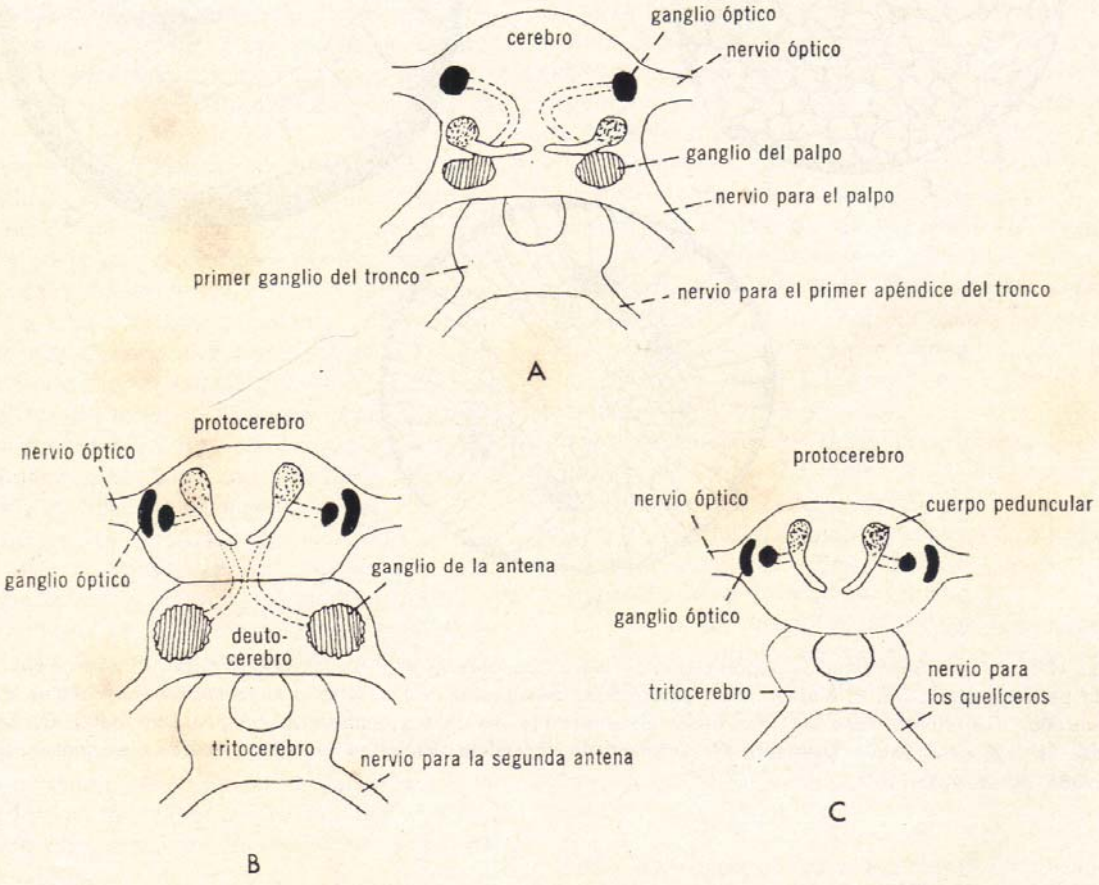


FIG. 12-4. Cerebros de artrópodo y anélido. *A*, Anélido poliqueto. *B*, Artrópodo mandibulado. *C*, Artrópodo quelicerado. (Todo según Hanstrom, tomado de Vandel.)

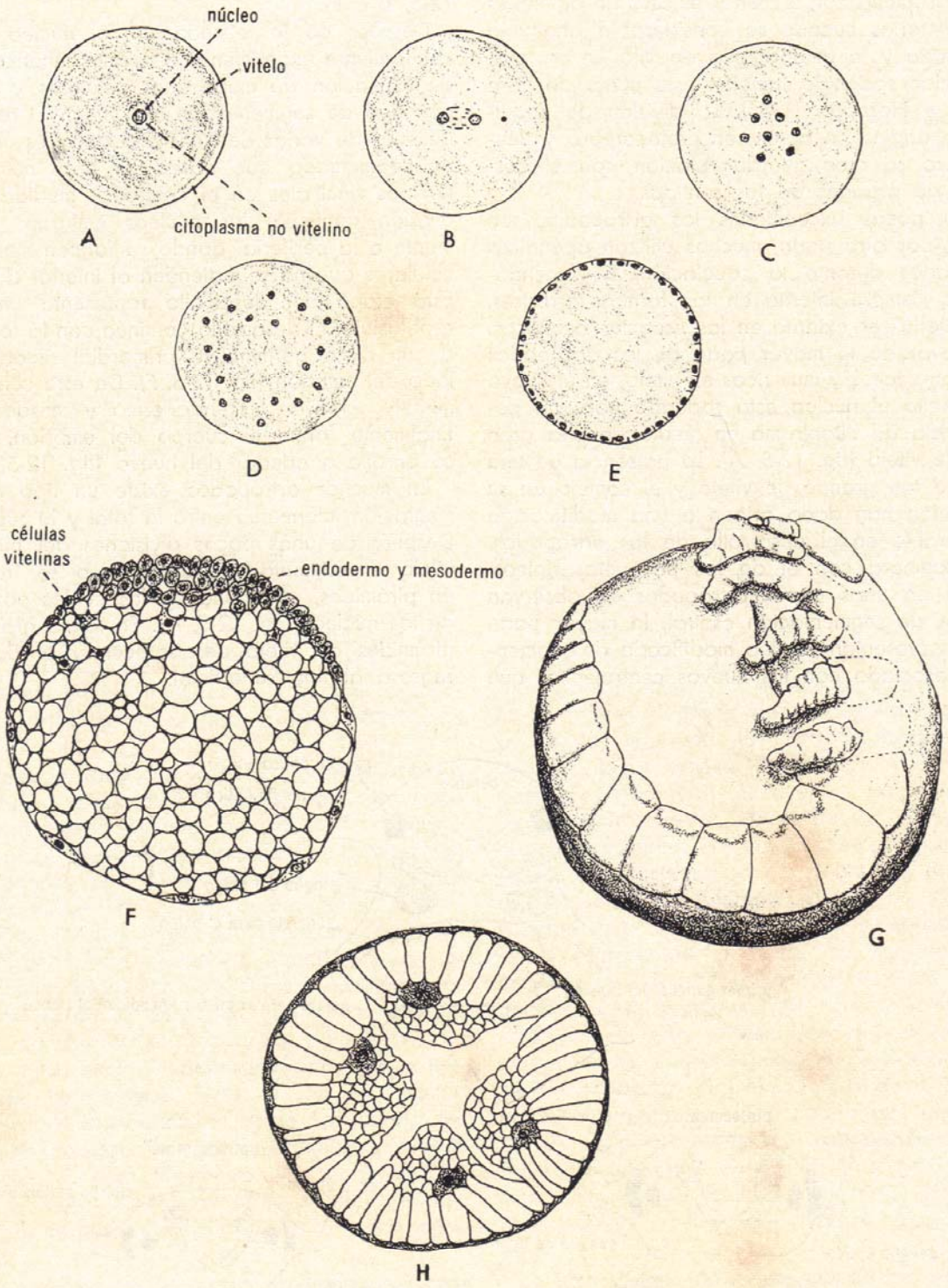


FIG. 12-5. *A* a *E*, Segmentación superficial. *A*, Huevo centrolécito. *B* y *C*, División nuclear. *D*, Migración de núcleos hacia la periferia del huevo. *E*, Blástula. Han desarrollado membranas celulares, separando núcleos adyacentes. *F*, Gástrula de la araña, *Theridion maculatum*, mostrando el desarrollo de centro germinativo. (Según Dawydoff.) *G*, Embrión del arácnido, *Thelyphonus*. (Según Kaestner.) *H*. Segmentación completa inicial en la araña, *Theridion maculatum*. (Según Morin, tomado de Dawydoff.)

SINOPSIS DE LAS CLASES DE ARTROPODOS

Subfilo Trilobitomorpha. Trilobites fósiles.
Subfilo Chelicerata.
- Clase Merostomata. Los límulos vivos y euriptéridos fósiles.
- Clase Arachnida. Es la clase más amplia de los quelicerados; incluye escorpiones o alacranes, segadores, arañas, garrapatas y ácaros.
- Clase Pycnogonida. Arañas de mar.

Subfilo Mandibulata.
- Clase Crustacea. Crustáceos.
- Clase Insecta. Insectos.
- Clase Chilopoda. Centípedos.
- Clase Diplopoda. Milípedos.
- Clase Symphyla. Sínfilos.
- Clase Pauropoda. Paurópodos.

TRILOBITES

El subfilo Trilobitomorpha es el más primitivo de los grupos de artrópodos conocidos, y desde un punto de vista evolutivo representan el comienzo ideal para el estudio de las diversas clases de artrópodos. Los trilobites son un grupo ya desaparecido de artrópodos marinos, que una vez abundaron y estuvieron ampliamente distribuidos en los mares de la era paleozoica. Alcanzaron su máxima distribución y abundancia durante los periodos cámbrico y ordovícico y desaparecieron al final de la era paleozoica. Han sido descritas más de 3 900 especies a partir de muestras de fósiles.

El cuerpo de los trilobites era en general ovalado y aplanado, y mostraba una cutícula dorsal, o exosqueleto, mucho más pesada y gruesa que la superficie ventral, portadora de los apéndices (fig. 12-6). Esta diferencia es la razón en la mayor parte de los casos de que solamente se haya conservado el esqueleto dorsal para constituir el resto fósil. Casi todas las especies de trilobites fluctúan de 3 a 10 cm de longitud, aunque algunas formas del plancton tenían 0.5 mm; ciertas especies alcanzaron longitudes de más de 60 cm y tenían el mismo tamaño que los límulos vivientes.

El cuerpo de los trilobites estaba divido en tres secciones más o menos iguales, una anterior sólida o cabeza; otra región intermedia, tronco o tórax, compuesta de número variable de segmentos separados, y una posterior o pigidio. Cada una de estas divisiones estaba a su vez distribuida en tres regiones por un par de surcos que corrían de la parte anterior a la posterior formando un lóbulo axial medio flanqueado a cada lado por un lóbulo lateral. El nombre Trilobita alude a esta trilobulación transversal de la superficie dorsal del cuerpo.

La sección corporal anterior, la cabeza, estaba compuesta de cuatro segmentos fusionados, además del acron y cubierta por un caparazón en forma de escudo con los bordes laterales posteriores proyectando hacia atrás. La segmentación original de la cabeza solía manifestarse por surcos transversales cortos sobre el caparazón. El escudo cefálico no sólo cubría toda la superficie dorsal, sino que se plegaba hacia abajo por sus bordes de manera que la superficie ventral original quedaba muy restringida y estrecha. El esqueleto pleural estaba reducido a una membrana delgada a la cual estaban adheridos los apéndices. Esta disposición se observaba no sólo en la cabeza, sino también en otras partes del cuerpo. A cada lado de la línea media del caparazón destacaban un par de ojos compuestos cuyo diámetro variaba considerablemente, según las especies.

La boca (fig. 12-7, *B*) estaba localizada en la parte media del lado inferior de la cabeza inmediatamente detrás y debajo de una prominencia en forma de labio llamada labrum (fig. 12-6, *B*). A cada lado del labrum había una larga antena sensorial, homóloga del primer par de antenas de los crustáceos y de la antena de los insectos.

Detrás de la boca se localizaban cuatro pares de apéndices similares idénticos a los del tronco y pigidio. Cada apéndice tenía dos ramas y constaba de una pata o apéndice locomotor interno (telopodito) y de una rama externa portadora de branquias (preepipodito) (fig. 12-7, *A*). Los apéndices articulaban con la membrana pleural por medio de un pequeño segmento precoxal que se proyectaba también sobre el lado externo del preepipodito. Esta última estructura estaba situada entre la prolongación lateral del lóbulo pleural y el apéndice locomotor y constaba de buen número de segmentos, cada uno de los cuales proyectaba (o al menos el segmento terminal) un fleco de filamentos que se extendían en dirección posterior. El filamento o los flecos de un apéndice se superponían a los del inmediato. Estos filamentos probablemente eran branquias, con gases que difundían entre la sangre en el interior del filamento, y el agua exterior.

La superficie inferior de la zona precoxal estaba unida a un gran segmento coxal que a su vez articulaba con la pata o apéndice locomotor (telopodito). Cada apéndice locomotor constaba de siete segmentos, el último de los cuales estaba modificado para formar un gancho.*

El tronco de los trilobites (tórax) constaba de un número variable de segmentos articulares separados; algunas especies tenían la capacidad de enrollarse como una cochinilla de tierra. Como la cabeza, el tórax poseía segmentos con bordes laterales posteriores que con frecuencia se pro-

* Esta descripción de los apéndices de los trilobites se basa en el trabajo de Störmer (1949). El principal cambio en la morfología se describe en la sección dedicada a relaciones filogenéticas de este grupo.

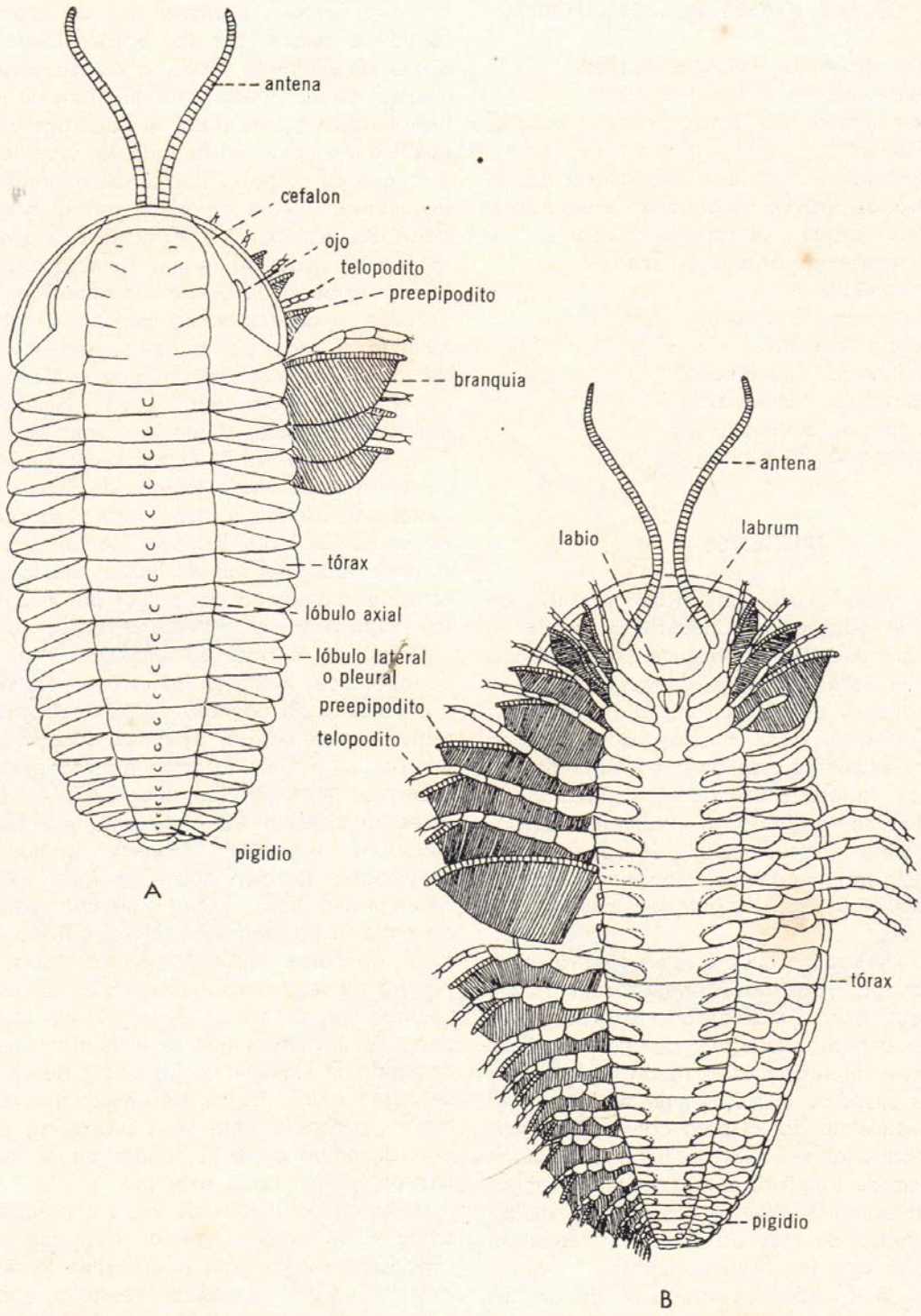


FIG. 12-6. Trilobite del periodo ordovícico, *Triarthrus eatoni*. A, Vista dorsal. B, Vista ventral. (Ambos según Walcott y Raymod, tomado de Störmer.)

longaban y extendían hacia atrás. Los bordes laterales del tronco, tergos o tergitos, estaban plegados ventralmente. Cada segmento dirigía en dirección ventral un par de apéndices análogos a los de la cabeza.

El pigidio estaba dispuesto con arreglo al mismo plan que el tórax, salvo que los segmentos estaban fusionados formando un escudo sólido. Los apéndices del pigidio solían disminuir sucesivamente de volumen a medida que se dirigían hacia la parte posterior del cuerpo.

La mayor parte de los trilobites habitaban en el fondo del mar y se arrastraban sobre la arena y el lodo utilizando sus apéndices locomotores. El cuerpo aplanado y los ojos dorsales representaron adaptaciones para este tipo de existencia.

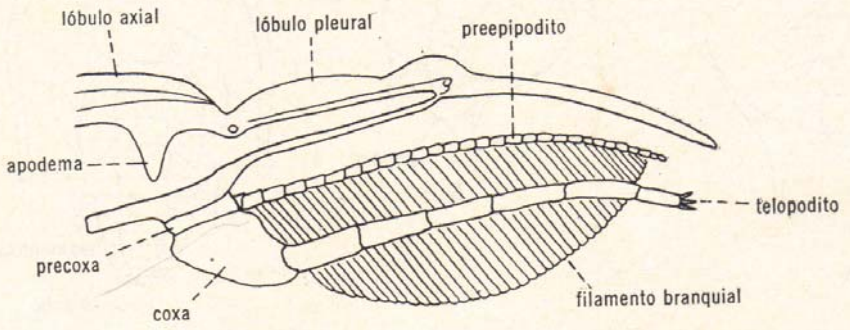
Algunos grupos de trilobites tenían la cabeza en forma de pala o arado adaptados para excavar (fig. 12-8, *A*). Estas formas habitantes de las profundidades fueron probablemente consumidores de productos descompuestos o de lodo y sedimento del cual digerían los materiales orgánicos como hacen muchos anélidos. Además, los filamentos branquiales probablemente tenían capacidad para desplazar productos alimenticios del agua circundante dirigiéndolos en dirección anterior a la boca desde un fleco suprayacente al fleco inmediato.

Algunos zoólogos han considerado que los segmentos coxales de las patas funcionaban como gnatobases, esto es, triturando el alimento. Las dos coxas de cada segmento proyectaban tubérculos o espinas cortas sobre sus caras internas y el movimiento de una coxa contra la opuesta hacía posible la trituración del alimento que pasaba hacia adelante. La objeción principal a esta teoría es que los segmentos coxales o gnatobases de los trilobites estaban demasiado separados para llevar a cabo con eficacia esta función. Además, las espinas y los tubérculos no quedaban restringidos a las coxas, sino que se observaban también en otros segmentos de los apéndices locomotores donde no tenían que ejecutar función masticatoria alguna.

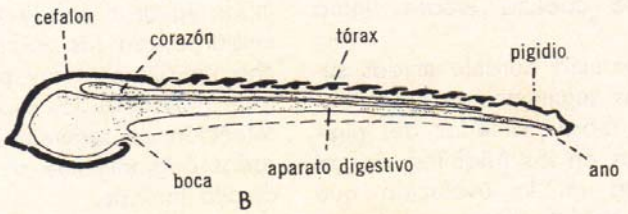
Algunos grupos de trilobites no se limitaban a vivir en las profundidades, sino que llevaban una existencia natatoria (fig. 12-8, *B*). En estas formas el cuerpo era más estrecho, y los ojos estaban situados a los lados de la cabeza. Aunque nada sabemos respecto a sus apéndices, las patas utilizadas para locomoción pueden haber sido planas y adaptadas para nadar. Las especies más pequeñas de trilobites eran planctónicas. En la superficie dorsal se observaban espinas largas radiantes que han sido consideradas como dispositivos de flotación (fig. 12-8, *C*).

El material de fósiles ha brindado no sólo copiosa información respecto a la estructura de los trilobites adultos, sino que ha hecho posible una comprensión o conocimiento completo y notable de las etapas en desarrollo. Para algunas formas, como las especies de *Sao* y *Olenus*, casi la serie larvaria total ha sido determinada a partir de muestras fósiles.

Durante su desarrollo posembrionario, los trilobites pasaron por tres periodos larvarios, cada uno de los cuales constaba de cierto número de etapas peculiares del crecimiento. El trilobite salía del huevo en forma de una larva diminuta llamada protaspis. Esta larva, indudablemente planctónica, medía de 0.5 mm a 1 mm de longitud, y el cuerpo estaba cubierto de un caparazón dorsal único compuesto de acron o parte anterior, y cuatro segmentos posorales (fig. 12-9, *A* y *B*). Después de pasar por varias etapas peculiares de crecimiento, durante las cuales se agregaban segmentos adicionales al caparazón, la larva protaspis pasaba a una nueva etapa de larva llamada me-



A



B

FIG. 12-7. A, Trilobite, en el que se aprecia apéndice del tronco (corte transversal por la parte izquierda). (Modificado según Walcott y Raymond, tomado de Störmer.) B, Trilobite (corte sagital). (Según Moore, Lalicker y Fischer.)

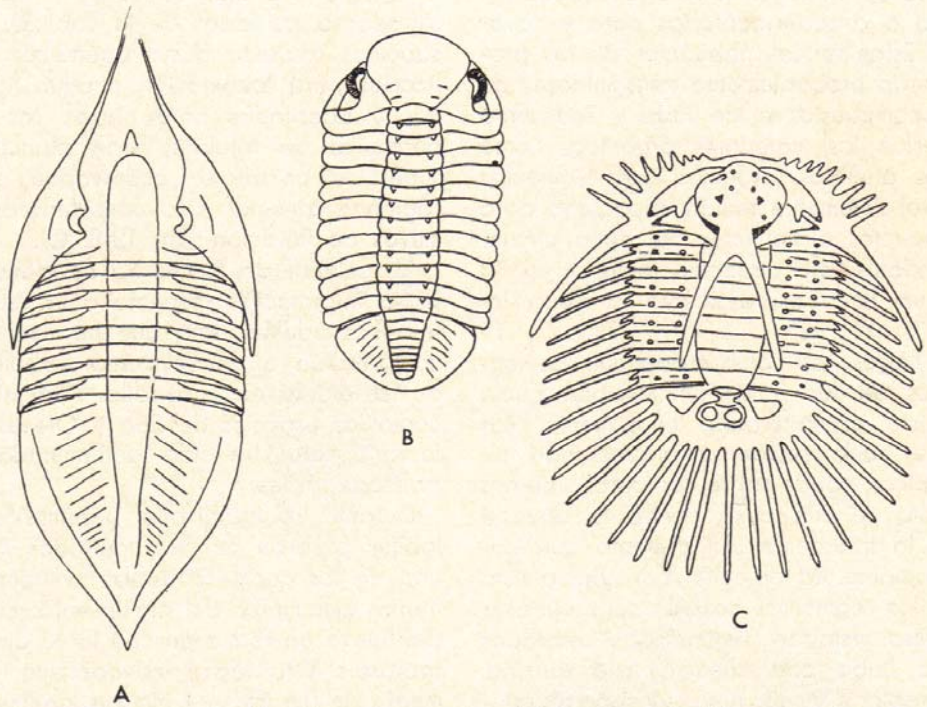


FIG. 12-8. *A*, Trilobite excavador, *Megalaspis acuticauda*, del periodo ordovícico con cabeza en forma de punta de arado. (Según Störmer.) *B*. Trilobite pelágico, *Phacops steenbergi*, del periodo silúrico. (Según Barrande, tomado de Störmer.) *C*, Trilobite planctónico, *Radiaspis radiata*, del periodo devónico. Las largas espinas pudieron ser dispositivos de flotación. (Según Störmer.)

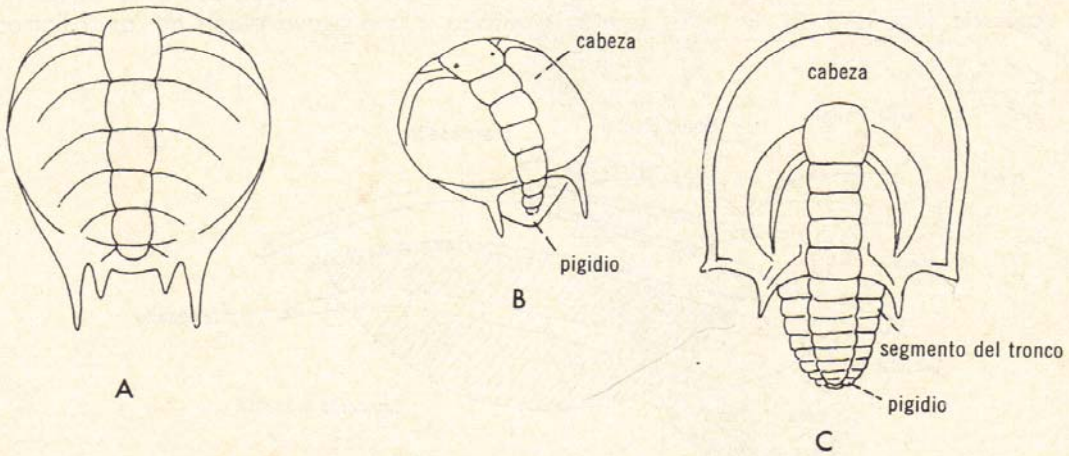


FIG. 12-9. Larvas de trilobite. *A*, Larva protaspis de *Olenus*, con cuatro segmentos. *B*, Larva tardía de protaspis de *Olenus*. Pigidio acabado de formar. *C*, Larva meraspis de *Paedeumias*. (Todo según Moore, Lalicker y Fischer.)

raspis. En esta etapa larvaria el pigidio estaba localizado detrás de la cabeza (véase figura 12-9, *C*).

La región torácica apareció durante mudas sucesivas a medida que los segmentos se iban liberando gradualmente del borde anterior del pigidio. Esto indica, al menos en los trilobites, que el pigidio era más antiguo en la evolución que la región torácica. Este hecho entraña importancia especial en la explicación de las variaciones de tamaño del pigidio del adulto. En casi todas las especies, el pigidio tiene una longitud aproximada igual a la de dos partes del cuerpo. Sin embargo, en las formas primitivas tempranas dicho pigidio era muy pequeño. Indudablemente, el gran pigidio de las especies adultas resultó de una retención de segmentos torácicos que fueron liberados originalmente por el pigidio durante el desarrollo larvario.

La etapa larvaria final se conoce como larva holaspis, la cual, aunque todavía muy pequeña, mostraba la estructura general del adulto. Las

mudas adicionales implicaban simplemente cambios menores y aumento de tamaño.

Las relaciones de los trilobites con los otros grupos de artrópodos se estudiarán en la sección final del capítulo 16.

•

BIBLIOGRAFIA

Bullock, T. H. y Horridge, G. A.: Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates. vol. 2. W. H. Freeman, San Francisco, pp. 801-1719, 1965.

Manton, S. M.: The evolution of arthropodan locomotory mechanisms, pt. 2. General introduction to the locomotory mechanisms of the Arthropoda. J. Linnean Soc. (Zoology), 42:93-117, 1951.

Moore, R. C., Lalicker, C. G. y Fischer, A. G.: Invertebrate Fossils. McGraw-Hill, New York, pp. 475-520. (A good morphological account of the trilobites.), 1952.

Richards, A. G.: The Integument of Arthropods. University of Minnesota, Minneapolis. (A detailed comparative treatment of all aspects of the arthropodan integument.), 1951.

Shrock, R. R. y Twenhofel, W. H.: Principles of Invertebrate Paleontology. McGraw-Hill, New York, pp. 536-641. (A general account of the trilobites; good bibliography.), 1953.

Störmer, L.: Sous-embranchement des Trilobitomorphes. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, vol. 6. Masson et Cie, Paris, pp. 159-216. (An authoritative treatment of the trilobites.), 1949.

Vandel, A.: Généralités sur les Arthropodes. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, vol. 6. Masson et Cie, Paris, pp. 79-158. (An excellent comparative treatment of the anatomy, embryogeny, and evolution of the arthropods. This is the best and most recent general account available.), 1949.

UNIVERSIDAD DEL VALLE

Capítulo 13

QUELICERADOS

Todas las clases incluidas en este capítulo pertenecen al subfilo Chelicerata, una de las líneas evolutivas más importantes del filo Arthropoda. El cuerpo de los quelicerados se divide en cefalotórax (o prosoma) y abdomen (u opistosoma). No poseen estos animales antenas, y los primeros apéndices preorales (originalmente posorales) son estructuras para alimentación llamadas quelíceros. Los primeros apéndices posorales son llamados pedipalpos y fueron modificados para ejecutar diversas funciones en las diferentes clases.

CLASE MEROSTOMATA (MEROSTOMADOS)

Los miembros de la clase Merostomata son quelicerados acuáticos que se caracterizan por la presencia de cinco o seis pares de apéndices abdominales modificados como branquias, y por poseer un telson en forma de espiga en el extremo del cuerpo. Puede dividirse el grupo en dos subclases: Xiphosura (límulos), y la ya desaparecida Eurypterida.

Subclase Xiphosura

Aunque el archivo fósil de la subclase Xiphosura se remonta al periodo ordovícico, solamente quedan como representantes actuales vivos tres géneros y cinco especies. Uno de éstos es el límulo, *Limulus polyphemus*, frecuente en la costa noroeste del Atlántico y en el Golfo de México. Todos los miembros de este grupo se encuentran en las costas de Asia desde Japón a Corea del sur a través de Indonesia y Filipinas.

Los límulos actualmente vivos tienen una longitud de 60 cm, y color pardo obscuro. El caparazón en forma de herradura, convexo hacia arriba y cóncavo hacia abajo, presenta los ángulos laterales posteriores prolongados hacia atrás hasta la mitad aproximadamente de la longitud del abdomen (fig. 13-1). La superficie dorsal es relativamente lisa excepto por la presencia de una cresta media y dos longitudinales laterales. Al lado externo de cada cresta lateral existe un ojo, y entre la cresta media y la lateral destacan un par de surcos longitudinales. Se observa también un par de ojos medianos, uno a cada lado de la cresta media en el extremo anterior.

La superficie dorsal anterior se refleja hacia la ventral, y en el frente forma una gran superficie triangular que se adelgaza al dirigirse atrás hacia la boca (fig. 13-2, *A*). Sobre la cresta formada por este triángulo destacan un órgano frontal y un par de ojos degenerados. Detrás del vértice de esta cresta hay un labrum estrecho o labio superior. Adheridos a cada lado del labrum se observa un par de quelíceros trisegmentados; los dos últimos segmentos forman un par de pinzas. La boca está situada detrás del labrum y es continuada por un esternón corto y estrecho.

Situados posteriormente a los quelíceros sobre la parte inferior del cefalotórax, existen cinco pares de patas o apéndices locomotores (fig. 13-2, *A*). Cada apéndice locomotor consta de una coxa, un prefémur, un fémur, una rótula (fusionada con la tibia), una tibia, y dos segmentos tarsales. Los cuatro primeros pares de patas son similares y sus coxas están perfectamente protegidas con espinas localizadas en el lado medio para formar gnatobases que maceran y movilizan el alimento en dirección anterior. Los dos segmentos tarsales forman pinzas. Las coxas del último par de patas no se modifican para formar gnatobases, pero llevan en el lado medio una prolongación corta en forma de espátula conocida como flabelo, que se utiliza para saneamiento de las branquias. Además, el quinto o último par de apéndices locomotores carece de quelíceros y posee cuatro prolongaciones en forma de hojas adheridas al extremo del primer segmento tarsal. Este último par de apéndices elimina y arrastra el lodo y el sedimento durante la excavación.

El último par de apéndices cefalotorácicos recibe el nombre de quilarias y están situados detrás

del esternón entre el último par de apéndices locomotores. Estos apéndices se cree representan las coxas de un par de apéndices degenerados asociados con el séptimo segmento o pregenital. Cada quilario consta de un solo artículo armado con pelos y espinas, igual que las gnatobases, y probablemente su función sea idéntica.

El abdomen (opistosoma) no está segmentado y se adapta en el interior de la concavidad formada por el borde posterior del cefalotórax y sus prolongaciones laterales (figs. 13-1 y 13-2, *A*). La cresta longitudinal media del cefalotórax, y sus surcos laterales, se extienden en dirección posterior sobre el abdomen. A lo largo de cada surco se advierten seis pequeñas depresiones que indican la localización de las inserciones musculares internas. Seis espinas cortas y móviles limitan el borde posterior del abdomen.

Una cola (telson) larga, triangular y parecida a una espiga, se articula con la parte posterior del abdomen. El telson de los límulos no es en realidad un telson auténtico, ya que no es portador de la abertura anal. Antes al contrario, la cola del límulo representa una serie de tergos o tergites fusionados (placas dorsales) de los segmentos abdominales más anteriores. La cola de estos animales es muy móvil y puede utilizarse como polo cuando el animal surca la arena. El telson se emplea también para enderezar el cuerpo cuando por accidente se dobla. Esta última estructura no se utiliza nunca para defensa, hasta el punto de que estos animales pueden ser atrapados y transportados agarrándose a ella.

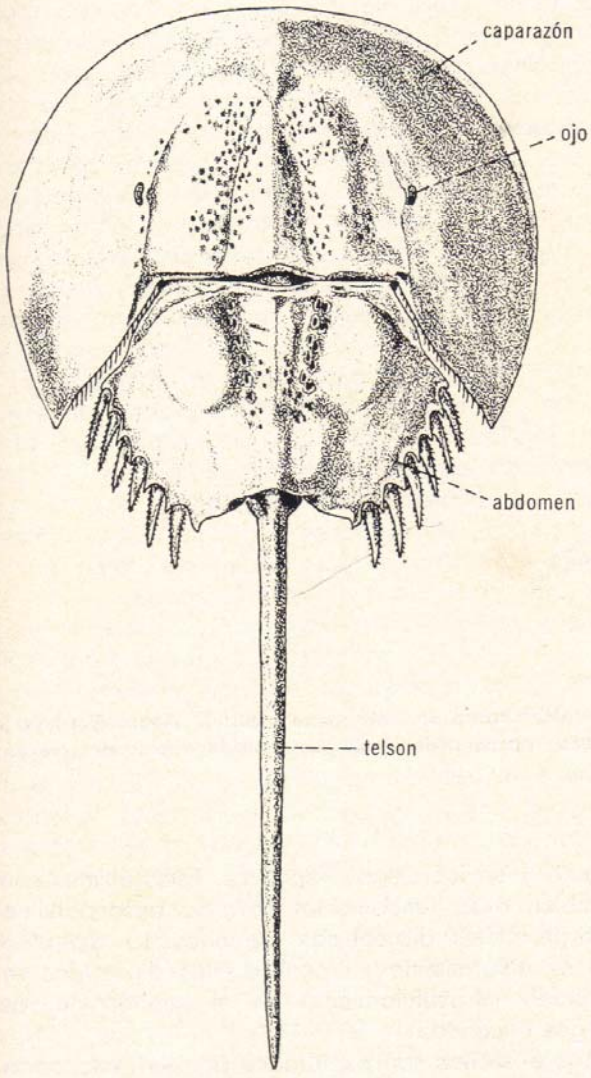


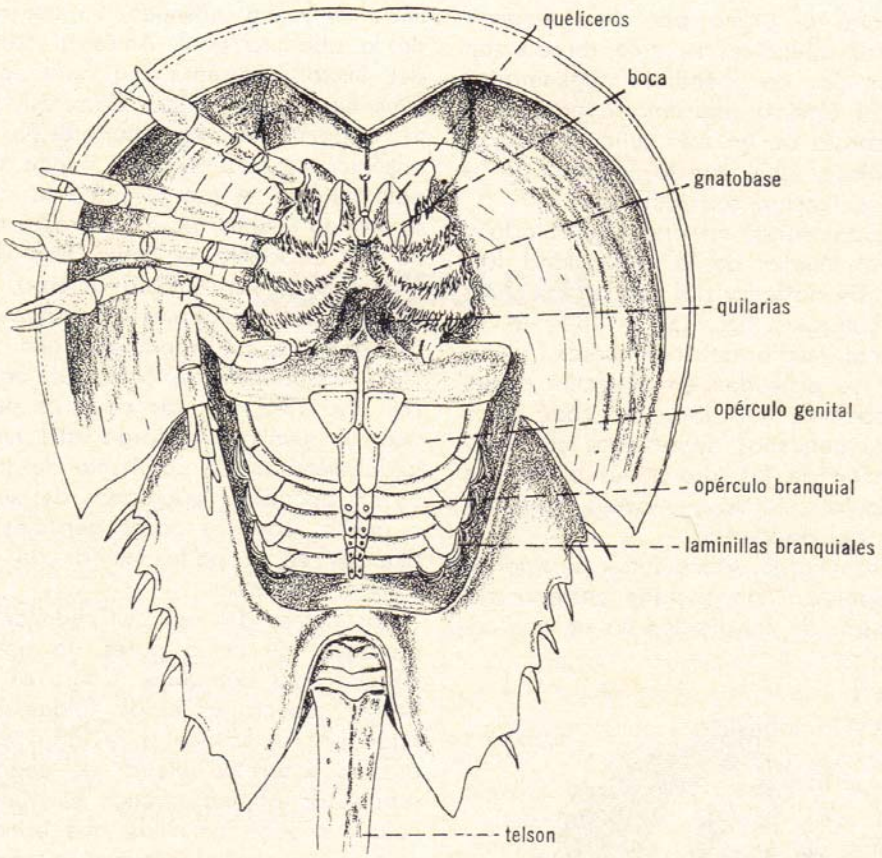
FIG. 13-1. Límulo (vista dorsal). (Según Van der Hoeven, tomado de Fage.)

En el abdomen destacan seis pares de apéndices (fig. 13-2, *A*). Los primeros pares forman el opérculo genital, una larga estructura en forma de falda membranosa resultante de la fusión media de los apéndices apareados del segmento octavo o genital. Los dos poros genitales se encuentran situados en la parte inferior de esta estructura a modo de falda.

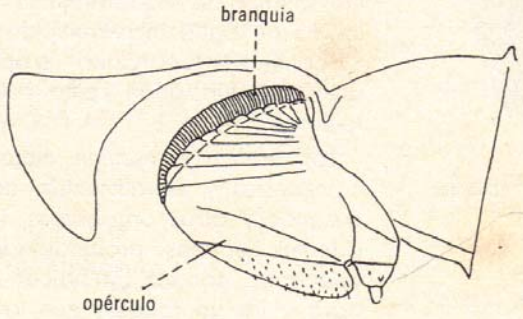
Por detrás del opérculo genital se advierte la presencia de cinco pares de apéndices modificados como branquias. Como el opérculo genital, su aspecto es el de faldas membranosas, y cada par se fusiona a lo largo de la línea media. La superficie inferior de cada una de estas estructuras origina muchos pliegues en forma de hoja, llamados laminillas, que brindan una superficie eficaz para el intercambio gaseoso (fig. 13-2). Cada branquia posee aproximadamente 150 laminillas. Esta disposición de las laminillas en forma de hoja ha hecho que se denomine a estos apéndices con el término de branquias en libro. El movimiento de las branquias conserva una circulación de agua ininterrumpida sobre las laminillas, y además proporciona propulsión adicional al actuar o funcionar como remos durante la natación.

Los límulos consumen materias orgánicas descompuestas y se alimentan además de moluscos, gusanos y otros organismos, incluyendo algas residentes en las profundidades. El alimento es capturado por los apéndices quelados, de donde pasa a las gnatobases que lo maceran, y después continúa su camino en dirección anterior hacia la boca.

La boca, situada inmediatamente detrás de los quelíceros, desemboca en un esófago esclerosado que forma pliegues longitudinales y que se extiende en dirección anterior por una porción dilatada, el buche, y dentro de una cámara de trituración, la molleja (fig. 13-3, *A*). Los pliegues longitudinales de la cutícula en la molleja poseen dentículos, y la estructura en su totalidad está provista de fuertes músculos. Una vez el alimento triturado en la molleja, las partículas grandes no digeribles son expulsadas mediante regurgitación por el esófago, mientras que el material alimenticio utilizable se dirige en dirección posterior a través de una valva a una parte anterior agran-



A



B

FIG. 13-2. *A, Limulus polyphemus*, en el que se aprecian apéndices sobre un lado (vista ventral). (Según Versluys y Demoll, tomado de Kaestner.) *B*, Superficie posterior de un opérculo branquial de *Limulus* en posición debajo del cuerpo. (Störmer, tomado de Fage.)

dada del intestino medio no esclerosada que recibe el nombre de estómago. El resto del intestino medio, que es llamado intestino, se extiende posteriormente al abdomen. En cada lado del estómago se abre uno de los dos pares de conductos procedentes de dos grandes ciegos hepáticos glandulares que se ramifican en el cefalotórax y abdomen. La producción de enzimas y la digestión tienen lugar en la región del intestino medio y en los ciegos hepáticos. Estos últimos son también área fundamental para la absorción de los productos alimenticios digeridos. La digestión no es enteramente extracelular; los dipéptidos se digieren intracelularmente en el interior de los ciegos hepáticos.

Los desechos son expulsados por un recto corto esclerosado hacia el ano, que se encuentra en el lado ventral del abdomen delante del telson.

El sistema circulatorio está bien desarrollado. Se observa un corazón tubular dorsal envuelto en la cavidad pericárdica, y situado a lo largo de la mayor parte de la longitud del intestino (fig. 13-3, *A*). La sangre ingresa al corazón procedente de la cavidad pericárdica circundante atravesando ocho aberturas, cada una de ellas protegida por válvulas en ambos lados, y después es bombeada hacia tres grandes arterias anteriores, y cuatro pares de arterias laterales. Estas últimas, procedentes del corazón, se abren en puntos opuestos al primer par de aberturas, y llevan a un par de arterias colaterales, cada una de ellas localizada en un lado del corazón. Estas arterias principales se ramifican en un sistema arterial bien desarrollado que riega todo el cuerpo. Finalmente, las arterias terminan en senos tisulares, y la sangre se reúne en la región ventral en dos grandes senos longitudinales.

Desde los senos ventrales la sangre fluye hacia cinco branquias en libro situadas a cada lado del cuerpo; en el interior de estas branquias la sangre es oxigenada. El intercambio de gases tiene lugar entre la sangre de las laminillas y el agua circundante. El movimiento de las branquias no sólo hace que el agua circule sobre las laminillas, sino que también bombea la sangre hacia adentro y hacia afuera de estas estructuras. Cuando las branquias se desplazan hacia adelante, las laminillas se llenan de sangre, y cuando se mueven hacia atrás, la sangre es expulsada. Desde las branquias el flujo sanguíneo regresa al pericardio. La sangre posee hemocianina, así como un solo tipo de amibocitos que actúan en el mecanismo de coagulación.

La excreción se produce a través de cuatro pares de glándulas coxales, dos situadas a cada lado de la molleja (fig. 13-3, *B*). Los productos de desecho son eliminados de la sangre circulante por una de cuatro glándulas y reunidos en una cámara común en forma de bolsa; de aquí pasan a una vejiga tubular alargada y enrollada, antes de ser expulsados al exterior por un poro excretorio situado en la base del último par de apéndices locomotores.

En el sistema nervioso se advierte un grado considerable de fusión, y el rasgo realmente típico de estar casi enteramente envuelto en vasos arteriales (fig. 13-3, *A*). El cerebro forma un collar alrededor del esófago, cuya parte anterior integra el protocerebro, mientras que las porciones laterales representan una fusión del tritocerebro y de los ganglios destinados a los siete primeros segmentos restantes. Así, todos los apéndices situados por delante del opérculo son inervados directamente por el cerebro. El collar se circunscribe y une detrás del esófago dando lugar a un cordón nervioso ventral con cinco ganglios y a nervios laterales que se extienden por el abdomen.

Los ojos laterales de los límulos son muy peculiares en bastante número de aspectos. Están compuestos de unidades de ocho a catorce células retinulares agrupadas alrededor del rabdome (fig. 13-3, *C*). Cada unidad posee un cristalino y una córnea y recibe el nombre de omatidio. Sin embargo, en oposición a los omatidios de los ojos compuestos de otros artrópodos, los correspondientes al límulo no tienen una distribución muy densa. Existe pigmento pero no forma una pantalla mudable o movible entre los omatidios, y la córnea y el cristalino son distintos desde el punto de vista estructural. Hay más células retinulares en el omatidio del límulo que en el de otros artrópodos. Todas las células retinulares de un omatidio responden como una sola unidad al influjo de la luz que llega al rabdome, y una sola célula retiniana excéntrica conduce el impulso procedente del omatidio. Las ramas laterales que vienen del axón conductor hacen sinapsis con ramas procedentes de otros omatidios. Cada conexión lateral funciona evidentemente para permitir la supresión de omatidios adyacentes. Se supone que tal supresión aumentaría la percepción del movimiento. Aunque esto puede ser cierto, es preciso comprender que hay muy pocos omatidios en el ojo del límulo como para percibir una imagen.

Los ojos medianos o medios son depresiones invaginadas en forma de copa, el interior de las cuales forma un cristalino que se continúa con una córnea exterior y se halla rodeado de células retinianas. A cada lado del órgano frontal ventral se encuentra un tercer par de ojos, los cuales están degenerados en el adulto pero pueden funcionar durante las etapas larvarias. Se cree que el órgano frontal sea un quimiorreceptor. Los tres pares de ojos y el órgano frontal están inervados por el protocerebro.

Los límulos son dioicos, y el sistema reproductor tiene esencialmente la misma estructura en el macho y en la hembra (fig. 13-3, *D*). La gónada está integrada por una red simétrica de tejido, compuesta de túbulos ováricos diminutos en la hembra y de sacos espermáticos y pequeños conductos en el macho. La gónada subyacente al intestino se extiende desde la mitad posterior del cefalotórax por el abdomen. Los huevos o espermatozoos llegan al exterior siguiendo cortos conductos que se abren sobre la región media y la superficie inferior de la base del opérculo genital.

Durante el apareamiento y puesta de huevos, el macho y la hembra del límulo se reúnen en los litorales, a lo largo de las orillas de esteros, bahías y estrechos. El macho se trepa sobre el caparazón abdominal de la hembra y mantiene su unión con el primer par de apéndices locomotores modificados en forma de gancho. Mientras tanto, la hembra excava un lecho o depresión en la arena y deposita de 200 a 300 grandes huevos, los cua-

DIVISION BIBLIOTECAS

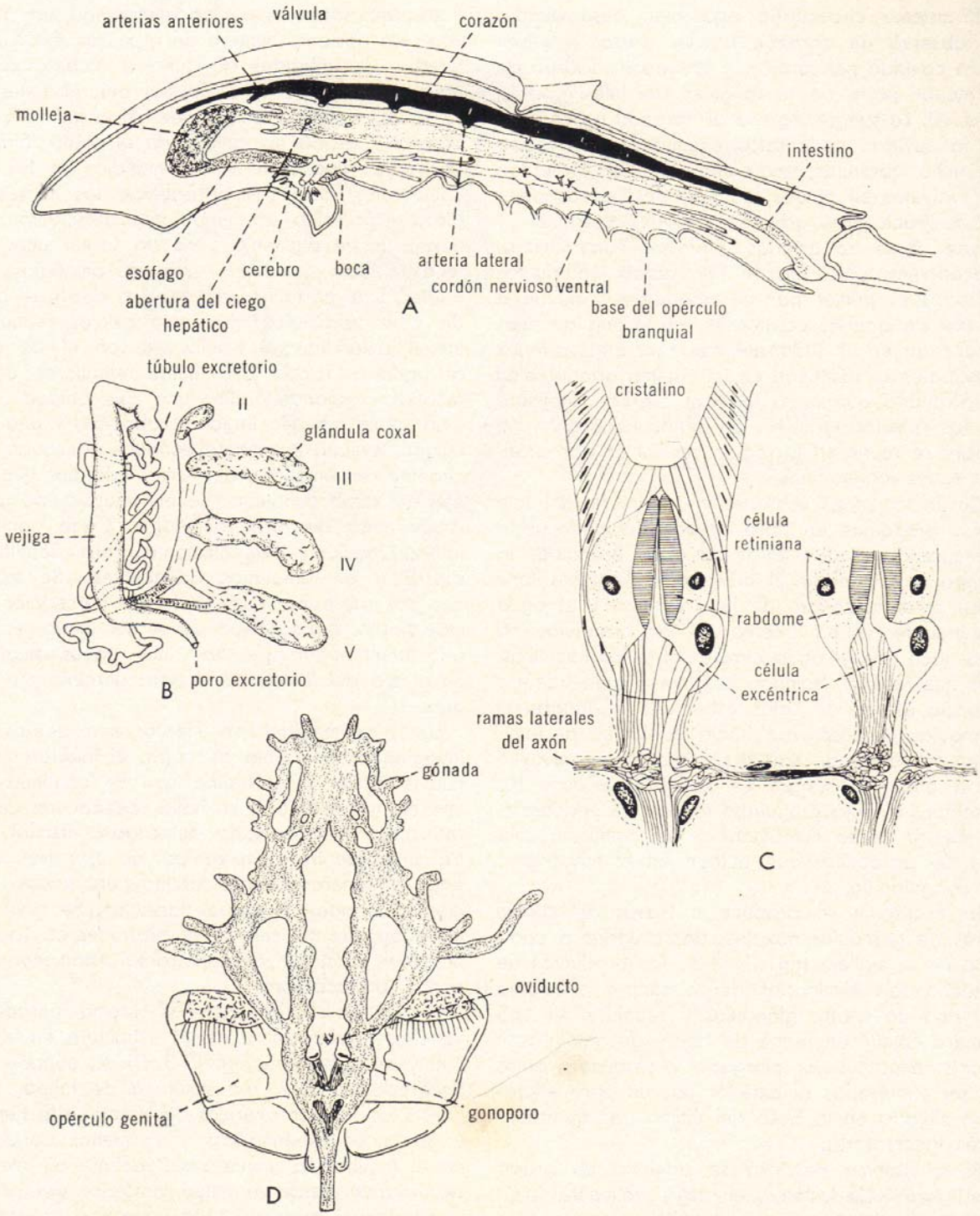


FIG. 13-3. A, Corte sagital de *Limulus*. (Según Patten y Redenbaugh, tomado de Kaestner.) B, Glándula coxales y conductos de *Limulus*. (Según Patten y Hazen, tomado de Fage.) C, Corte longitudinal de dos omatidios del ojo de *Limulus*. (Según MacNichol.) D, Sistema reproductor femenino de *Limulus*. (Según Owen, tomado de Fage.)

les son fecundados por el macho durante la puesta. El par en copulación se separa, y los huevos son cubiertos y abandonados en la arena.

Estos huevos son centrolécitos, de 2 a 3 mm de diámetro, y cubiertos por una envoltura gruesa, o corion. La segmentación es total. Se forma una gástrula sólida que posee dos centros mesodérmicos (germinativos), uno anterior y otro posterior en relación con el futuro embrión. El centro germinativo anterior forma los cuatro primeros segmentos del cefalotórax; el posterior se hace cargo de la formación de los demás segmentos corporales. Los tres primeros segmentos formados por el centro posterior (quinto, sexto y séptimo) se fu-

sionan con los cuatro formados por el centro anterior, creando así el cefalotórax del adulto.

A medida que madura, la larva trilobite, así denominada por su parecido superficial con los trilobites, sale del huevo. Esta larva tiene aproximadamente 1 cm de longitud, y nada con gran actividad y además excava en la arena. El cefalotórax del límulo es muy parecido a la cabeza del trilobite. El telson es muy pequeño y no se prolonga más allá del abdomen. Solamente existen dos de los cinco pares de branquias en libro, pero se hallan presentes todos los apéndices anteriores. A medida que se producen mudas sucesivas, van apareciendo las branquias en libro restantes, el telson aumenta de longitud, y la joven cría adopta la forma adulta. No se alcanza madurez sexual hasta pasados tres años. En las especies japonesas se ha calculado que la madurez sexual requiere el paso sucesivo de 13 etapas peculiares de crecimiento en el macho y de 14 en la hembra.

Subclase Eurypterida (euriptéridos)

El segundo grupo de especies que componen la clase Merostomata está integrado por los artrópodos gigantes, ya desaparecidos, que pertenecieron a la subclase Eurypterida (o Gigantostraca). Los euriptéridos fueron acuáticos y existieron desde el periodo cámbrico al pérmico. Probablemente estos animales alcanzaron mayor tamaño que cualquiera de los artrópodos. Una especie del género *Pterygotus* tenía casi 3 m de longitud.

Los euriptéridos se parecieron mucho a los límulos en su plan corporal general (fig. 13-4). Se observaban en ellos los mismos apéndices prosómicos y un telson, pero el cefalotórax era más pequeño y carecía de prolongaciones laterales posteriores; existían ojos medianos y laterales. Las principales diferencias entre los dos grupos se refieren a que el abdomen de los euriptéridos estaba compuesto de segmentos separados, y constaba de un preabdomen con siete segmentos (mesosoma) portador de apéndices, y un posabdomen (metasoma) formado por cinco segmentos más estrechos carentes de apéndices. El telson estaba adherido al último segmento abdominal.

El tamaño de los apéndices del cefalotórax variaba según los géneros, y constaba de un par de quelíceros generalmente pequeños; cuatro pares de apéndices locomotores; y un par de grandes remos alargados también en calidad de apén-

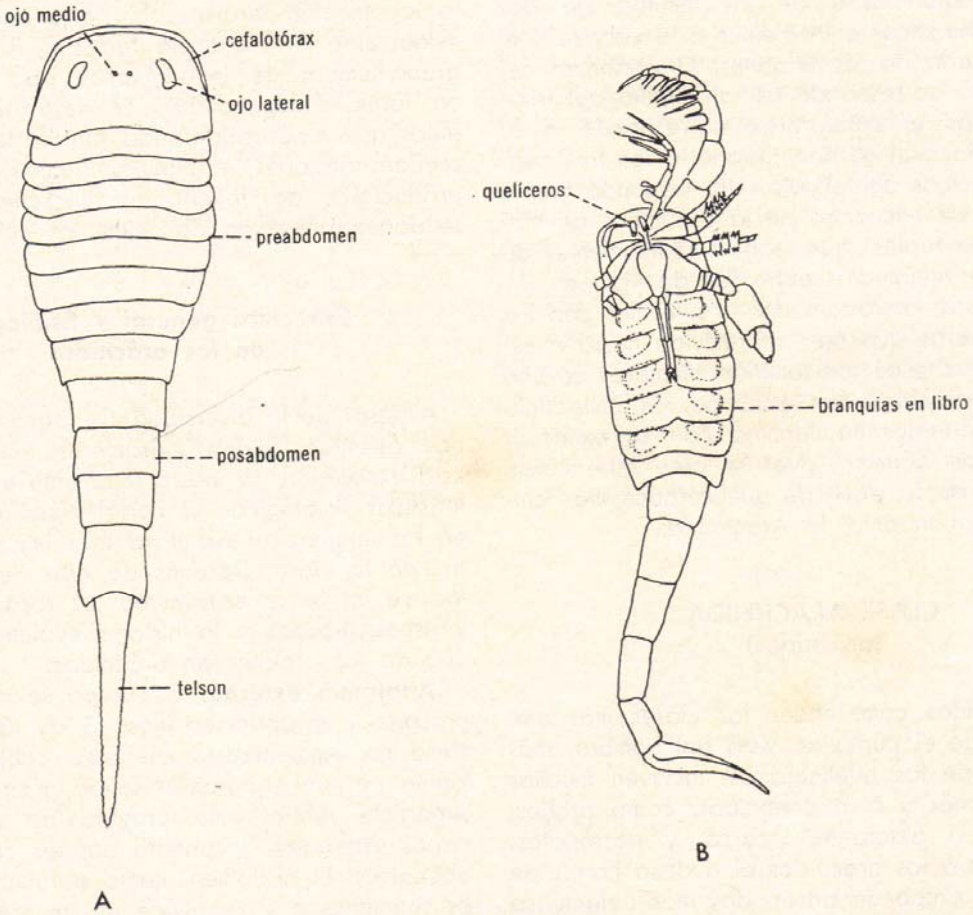


FIG. 13-4. Euriptéridos. A, *Eurypterus remipes* (vista dorsal). (Según Clarke y Ruedermann, tomado de Fage.) B, *Mixopterus kiaeri*, en el que se muestran los apéndices de un lado (vista ventral). (Según Störmer, tomado de Fage.)

dices. El cuarto par de patas locomotoras era con frecuencia alargado y en forma de pala. Casi todos los euriptéridos, juzgando por los apéndices, no solamente podían arrastrarse sobre el fondo, sino que eran nadadores activos. Se les han atribuido a estos animales dos modos de natación, pensando que o bien utilizaron las patas en forma de remo como aletas, o el animal nadaba sobre el dorso, utilizando los apéndices abdominales para propulsión y los dos últimos apéndices alargados como balancines.

Los apéndices abdominales estaban formados por seis pares de branquias, de los cuales el primer par formaba también el opérculo. Sin embargo, todavía no se conoce bien la naturaleza exacta de las branquias.

Las etapas larvarias fósiles indican un desarrollo posembrionario en los euriptéridos análogo al descrito en los límulos.

La localización de los fósiles indica que los euriptéridos, después de un origen marino, invadieron gradualmente aguas salobres y aguas dulces, y probablemente incluso adoptaron existencia terrestre.

Los merostomados muestran una evidente relación con los trilobites, y estos últimos pueden haber sido los antecesores de ellos. Sirven como pruebas de esta afinidad la presencia, durante el desarrollo embrionario de los límulos, de dos centros germinativos equivalentes a la cabeza y el pigidio larvario de los trilobites. El abdomen del límulo adulto corresponde así al pigidio del trilobite, mientras el cefalotórax corresponde a la cabeza, a la cual se han fusionado los tres segmentos torácicos del pigidio. Una segunda fuente de pruebas se encuentra en la estructura de muchas formas fósiles que son evidentemente de transición o intermedias entre los dos grupos.

De todos los merostomados, los límulos son los únicos miembros que han sobrevivido hasta nuestros días; pero ellos son también miembros de una raza desaparecida. Sin embargo, la existencia de los euriptéridos no termina con su extinción en el periodo pérmico, pues se cree que fueron antecesores de la clase de quelicerados más amplia y más abundante, la Arachnida.

CLASE ARACHNIDA (arácnidos)

Los arácnidos comprenden las clases más amplias, y desde el punto de vista del hombre, más importantes de los quelicerados; incluyen muchas formas comunes y bien conocidas, como arañas, escorpiones o alacranes, ácaros, y garrapatas. Corresponde a los arácnidos el dudoso honor de ser quizá el grupo de artrópodos más defectuoso y criticado en cuanto a la concepción de los legos se refiere, fama desde luego injustificada.

Si exceptuamos los pocos grupos que han adoptado existencia acuática secundaria, los arácnidos son quelicerados terrestres. Sin embargo, su ambiente original era sin duda acuático, ya que sus antecesores más probables fueron los euriptéridos fósiles. Como ya se ha hecho notar, los euriptéridos, originalmente marinos, invadieron el agua dulce; los fósiles que se conservaron indican que algunos se convirtieron en anfibios o terrestres. Estos últimos pueden haber sido el tronco ancestral de los arácnidos desde el cual derivaron los grupos actuales.

Los arácnidos constituyen el grupo más viejo. Los fósiles que representan a todos los órdenes datan del periodo carbonífero, y los alacranes fósiles se han encontrado en el periodo silúrico, Así, la evolución original de los euriptéridos debe ser anterior a estos periodos, y los arácnidos pueden muy bien haber sido los primeros artrópodos terrestres.

Como todas las conquistas evolutivas de la tierra, esta emigración de un ambiente acuático a uno terrestre requirió ciertos cambios fisiológicos y morfológicos fundamentales. Así, las branquias en libro fueron modificadas al utilizar aire para respirar, dando lugar al desarrollo de los pulmones en libro y de las tráqueas de los arácnidos. Además, los apéndices se adaptaron mejor para la locomoción terrestre. Por otra parte, una vez establecida la existencia terrestre, se produjeron gran número de innovaciones por evolución y en forma independiente. El desarrollo de glándulas que elaboraban seda por parte de arañas, seudoescorpiones, y algunos ácaros, y de otras productoras de veneno en alacranes, arañas y seudoalacranes son dos ejemplos solamente.

Estructura general y fisiología de los arácnidos

A pesar de la diversidad de formas, los arácnidos ostentan muchos caracteres en común. En esta exposición, se insiste solamente en las características fisiológicas y morfológicas generales, y en las tendencias evolutivas más importantes dentro de la clase. Después de esta descripción se incluye un breve estudio de los rasgos distintivos y especializados y la historia evolutiva de cada uno de los órdenes de arácnidos.

Anatomía externa. El cuerpo se divide en un prosoma y un abdomen (figs. 13-9 y 13-10). El prosoma no segmentado suele estar cubierto dorsalmente por un caparazón sólido, mientras que la superficie ventral está provista de una o más capas esternales o cubierta por las coxas de los apéndices. El abdomen, como estructura primitiva, es segmentado y se divide en un preabdomen y un posabdomen. En la mayor parte de los arácnidos estas dos subdivisiones carecen ya de vi-

gencia (figura 13-13), y ha desaparecido la tendencia a la segmentación por virtud de la fusión producida. En los ácaros, se ha perdido la segmentación primaria, y el abdomen se ha fusionado con el prosoma para formar una región corporal única (fig. 13-36).

Los apéndices comunes a todos los arácnidos tienen su origen en el prosoma y constan de un par de quelíceros, un par de pedipalpos y cuatro pares de patas (fig. 13-13). Los quelíceros y pedipalpos presentan modificaciones diversas, y el número de artículos o artejos que componen las patas no es constante en las distintas clases.

Nutrición. La mayor parte de los arácnidos son carnívoros, y la digestión se produce parcialmente fuera del cuerpo. Las presas, generalmente pequeños artrópodos, son capturadas y muertas por los pedipalpos y quelíceros. Mientras la presa es sostenida por los quelíceros, son vertidas sobre sus tejidos desgarrados enzimas secretadas por el intestino medio. La digestión progresa rápidamente dando origen a un caldo parcialmente digerido. Este líquido llega así a la cavidad prebucal, localizada como su nombre indica delante de la boca. El techo de esta cámara está formado por la pared anterior del prosoma y recibe el nombre de labrum, una pieza esternal anterior frecuentemente forma el suelo, y los lados suelen estar formados por las coxas de los pedipalpos.

El líquido alimenticio pasa por la boca y llega a una faringe y esófago esclerosados del intestino anterior (figs. 13-24 y 13-37, *A*). La faringe tubular es el órgano principal de bombeo, y dirige el líquido alimenticio hacia el intestino anterior; sus paredes están compuestas de tiras cuticulares longitudinales unidas por membranas. El diámetro del tubo puede aumentar o disminuir por acción de músculos de inserción externa, efectuando así una acción aspiradora. En algunos arácnidos el esófago está agrandado y forma una bomba adicional.

El esófago lleva el alimento al intestino medio o mesenteron, el cual consta de un tubo central con divertículos laterales (fig. 13-24). Los divertículos están situados en el prosoma y el abdomen, y se llenan con el líquido parcialmente digerido bombeado al intestino anterior. La pared del intestino medio está compuesta de células secretorias y de absorción. Las primeras producen las enzimas destinadas a la digestión externa y otras secreciones que completan la digestión después que el alimento llega al mesenteron.

Una vez terminada la digestión, los productos alimenticios llegan a las células que van a absorberlos. Como no todo el alimento absorbido es inmediatamente necesario para el metabolismo, gran parte de él es almacenado en las células intersticiales que rodean los divertículos. El mesenteron se extiende a la parte posterior del abdomen, donde se une al ano por un intestino corto esclerosado, que forma el llamado intestino posterior.

Muchos arácnidos pueden sobrevivir durante *lapsos prolongados sin alimentarse. Se han registrado periodos de inanición de más de dos* años en algunas especies de arañas, y de más de un año en ciertos alacranes.

Excreción. La guanina es el producto excretorio más importante de los arácnidos. Los órganos de excreción son las glándulas coxales y los túbulos de Malpighi. Algunos grupos poseen ambos; ciertos grupos, uno u otro. Las glándulas coxales son denominadas así por abrirse sobre la parte posterior de las coxas de los apéndices. La glándula coxal está asimismo localizada al lado del prosoma, y es una bolsa esférica de pared delgada sumergida en sangre (fig. 13-5). Los productos excrementicios son absorbidos de la sangre por las células de la glándula, y pasan a la luz; un largo túbulo contorneado une la gándula con el poro excretorio. Los arácnidos no tienen nunca más de cuatro pares de glándulas coxales, y el poro excretorio, o poros excretorios, están situados en diferentes coxas en los distintos órdenes. Esta variación se originó porque las glándulas derivan de los sacos celómicos, los cuales en el embrión están localizados a base de un par por segmento. Los diferentes pares de sacos celómicos son conservados como glándulas coxales en los adultos por diferentes órdenes.

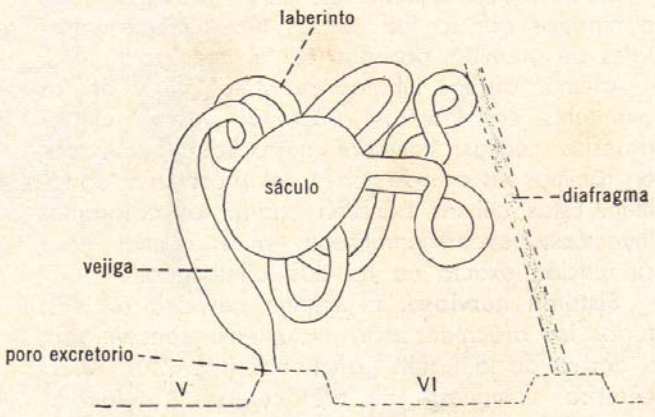


FIG. 13-5. Glándula coxal de un alacrán. (Según Millot y Vachon.)

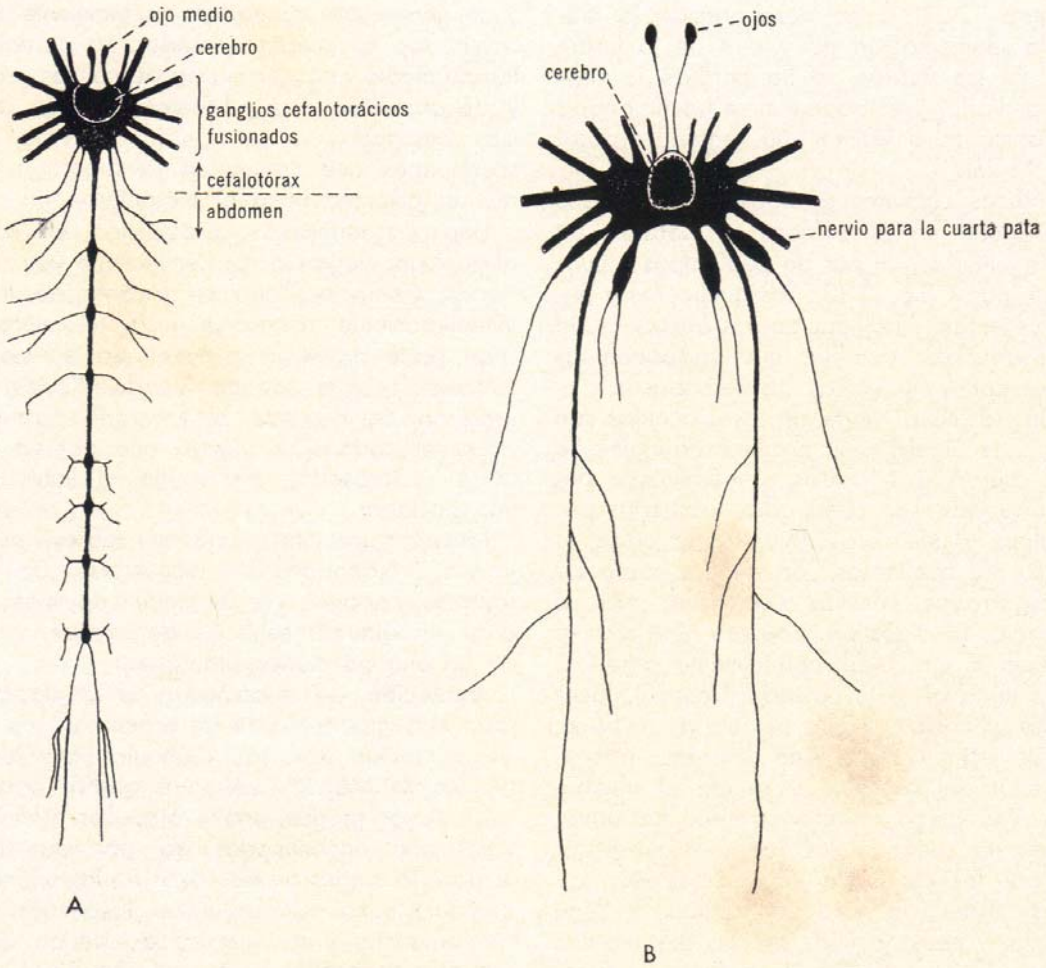


FIG. 13-6. A, Sistema nervioso de un alacrán, en el que se advierten ganglios abdominales bien definidos. B, Sistema nervioso de un opiliónido, en el cual han emigrado hacia adelante y se han fusionado todos los ganglios ventrales. (Ambas según Millot.)

Los túbulos de Malphighi, el segundo tipo de órgano excretorio de los arácnidos, consisten en uno o dos pares de tubos delgados que tienen su origen o se derivan de la parte posterior del mesenteron en su unión con el intestino (fig. 13-23). Los túbulos toman dirección anterior, y se ramifican entre los divertículos abdominales del intestino posterior. Las paredes sincitiales delgadas del túbulo absorben los productos de desecho de las células de los divertículos. Estos productos son eliminados por la luz de los túbulos como cristales de guanina, pasando así al intestino.

Además de los túbulos de Malphighi y de las glandulas coxales, los arácnidos poseen ciertas grandes células, llamadas nefrocitos, localizadas en racimos en ciertas partes del prosoma y abdomen. Estas células parecen captar los colorantes inyectados experimentalmente en el animal, pero su función exacta no ha sido dilucidada.

Sistema nervioso. El sistema nervioso de casi todos los arácnidos está sumamente concentrado, y deriva de la fusión ganglionar (fig. 13-6, *A*). El cerebro, compuesto de protocerebro y tritocerebro, es una masa ganglionar anterior situada encima del esófago. El protocerebro posee los centros ópticos y los nervios ópticos; el tritocerebro contiene los nervios destinados a los quelíceros. El resto del sistema nervioso central es subyacente al esófago. En muchos órdenes, la mayor parte de los ganglios originalmente localizados en el tórax y abdomen han emigrado hacia la parte anterior y se han fusionado con el ganglio subesofágico, o ganglio del segmento pedipalpo (fig. 13-6, *B*). Algunos de los ganglios abdominales han desaparecido en el curso de la emigración y fusión, y en algunos grupos un solo ganglio abdominal libre puede residir en el prosoma. Así, el sistema nervioso de los arácnidos parece un collar o anillo en torno al esófago. La mitad ventral posterior de este collar da origen a cada lado a nervios destinados a los apéndices, y a un haz nervioso posterior único que se extiende hacia atrás en el abdomen.

Cada ganglio fusionado, en su estado primitivo, proporciona dos pares de nervios con destino a su segmento original. Un par ventral inerva

los apéndices, los pulmones en libro, y los músculos ventrales; y un par dorsal más pequeño inerva los órganos internos. Sin embargo, esta disposición en ocasiones se modifica.

En casi todos los arácnidos es frecuente observar tres tipos de órganos de los sentidos: pelos táctiles, ojos y órganos sensoriales en hendidura. Los primeros pueden ser pelos movibles, o cerdas finas de longitudes variables (fig. 13-8, C). La base está dilatada para formar una pequeña bola que se adapta dentro de un alveolo en el tegumento y que contiene una prolongación procedente de una célula nerviosa sensorial de la hipodermis. Estos órganos sensoriales denominados pelos táctiles están diseminados sobre la superficie corporal, pero son especialmente frecuentes en los apéndices. Se cree que en muchos arácnidos sean los pelos táctiles los órganos de los sentidos más importantes. Son estos órganos muy sensibles y es muy probable que un tipo de pelo sensorial delicado y largo, conocido como tricobotrio, pueda identificar las vibraciones transmitidas por el aire.

Los ojos de todos los arácnidos son análogos (fig. 13-7). Están siempre compuestos de una combinación de córnea y cristalino, que se continúa con la cutícula pero mucho más gruesa. Debajo del cristalino existe una capa de células hipodérmicas que recibe el nombre de cuerpo vítreo. La capa retiniana, que posee las células fotorreceptoras, se encuentra detrás del cuerpo vítreo y, por último, la retina está cubierta por atrás por una membrana posrretiniana.

Los fotorreceptores están orientados ya hacia la fuente de luz (en un ojo directo) o hacia la membrana posrretiniana (en un ojo indirecto). En los ojos indirectos, la membrana posrretiniana puede funcionar como receptor, llamado tapetum, que refleja la luz hacia los receptores. Algunos arácnidos poseen sólo ojos directos o solamente indirectos; la mayor parte, como las arañas, tienen ambos.

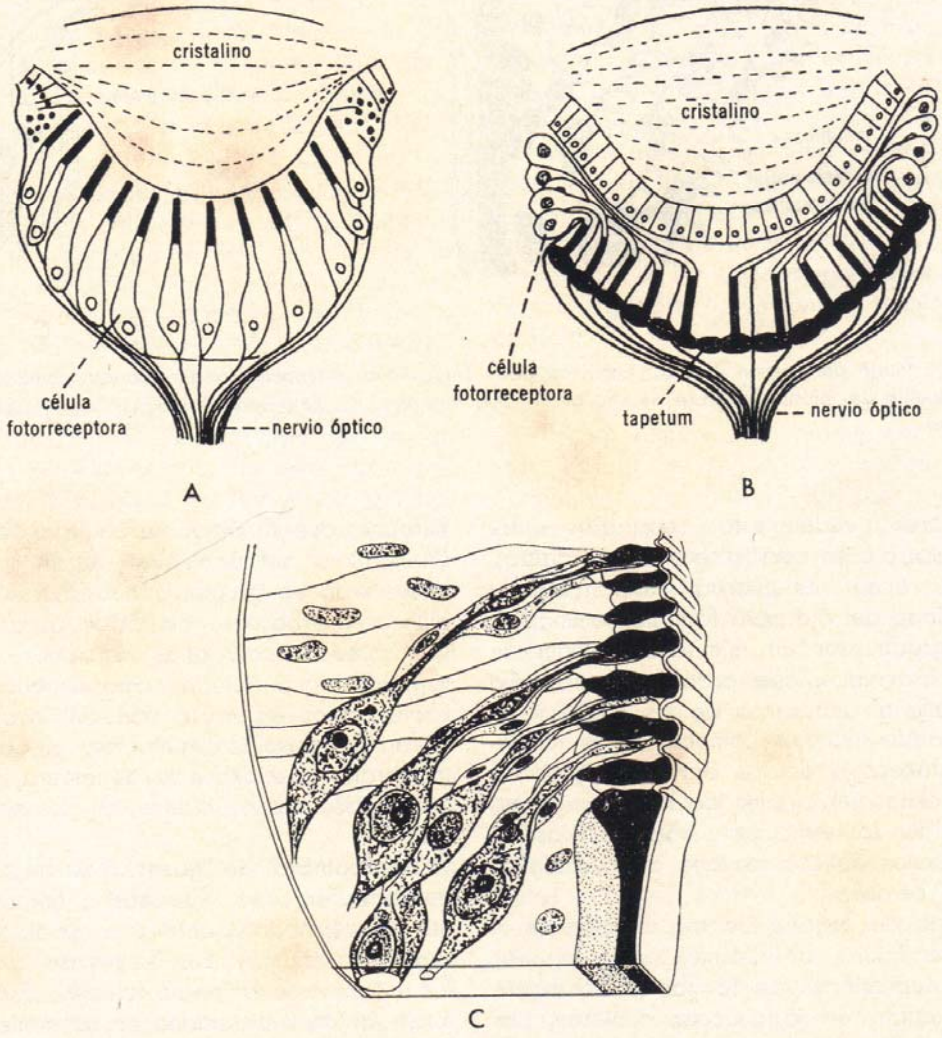


FIG. 13-7. A, Ojo directo (lateral) de un alacrán. B, Ojo indirecto (lateral) de una araña. (Ambas según Verluys y Demoll, tomado de Millot.) C, Corte de parte de un órgano liriforme de una araña. El extremo distal de la neurona sensorial aparece adherido a la membrana cuticular incurvada de la hendidura. (Modificado según Kaston y otros.)

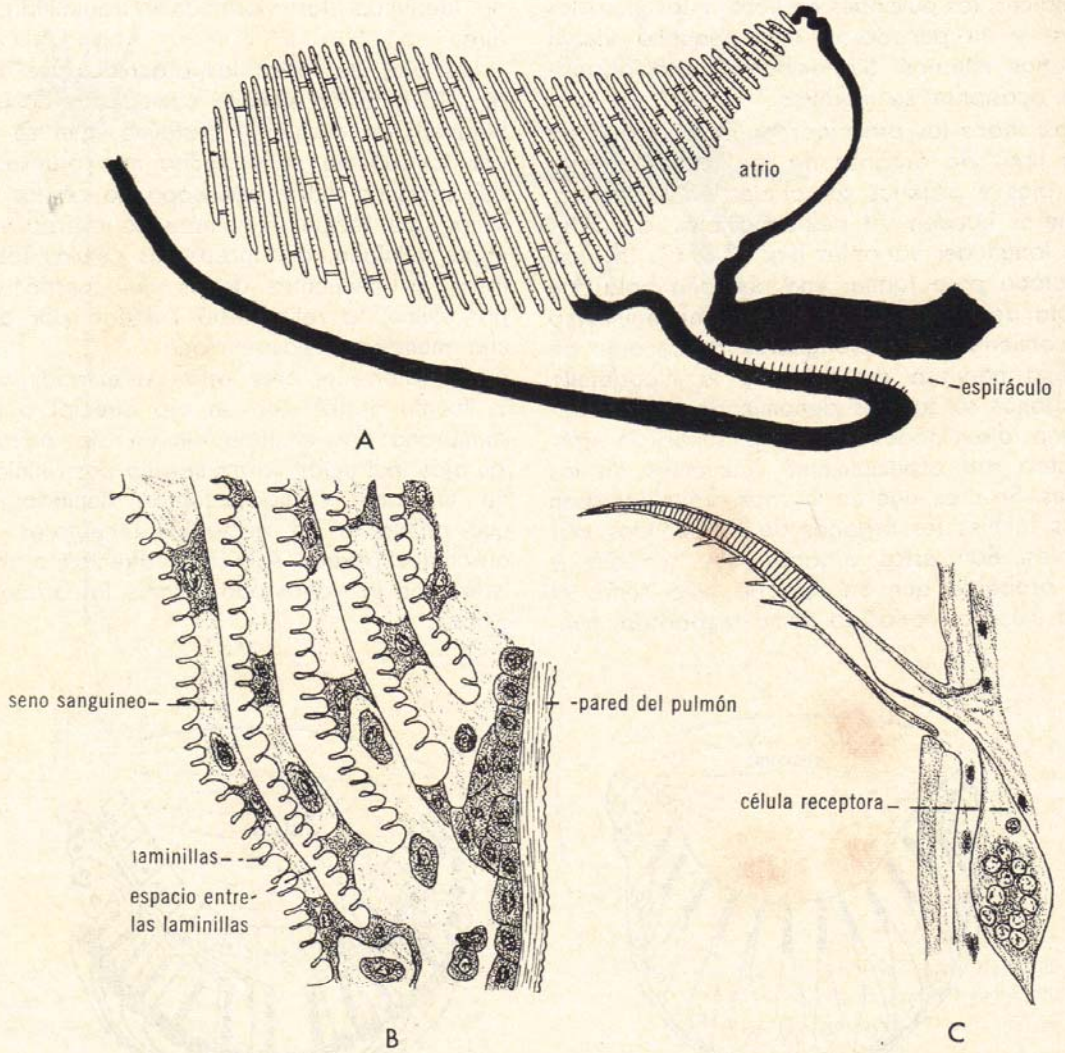


FIG. 13-8. A, Corte del pulmón en libro del uropígido, *Thelyphonus caudatus*. (Según Börner, tomado de Millot.) B, Corte de la laminilla del pulmón en libro de una araña. (Según Millot.) C, Pelo sensorial de un ácaro. (Según Gossel, tomado de Millot.)

Los receptores pueden estar separados entre sí por pigmento, o bien estar dispuestos en grupos. El número de receptores guarda relación directa con la capacidad del ojo para formar una imagen, fenómeno logrado por un número relativamente reducido de arácnidos. Este problema se estudia con más detalle al ocuparnos de las arañas.

A diferencia de los ojos compuestos de los insectos y crustáceos y de los ojos de los vertebrados, las células sensoriales de los ojos de los arácnidos reciben los estímulos y transmiten los impulsos. Los nervios ópticos se unen a los ganglios ópticos en el cerebro.

El último tipo de órgano de los sentidos es el órgano en hendidura, o liriforme; estos órganos consisten en depresiones en forma de hendidura repletas de líquido en la cutícula, cubiertas por una membrana muy fina, que se comba hacia adentro (fig. 13-7, C). La superficie inferior de la membrana está en contacto con una prolongación filiforme, que se proyecta hacia arriba a partir de una célula sensorial. Los órganos liriformes se encuentran en grupos o aislados sobre los apéndices y cuerpos de casi todos los arácnidos. Aunque pueden tener otras funciones, sabemos con seguridad que actúan como órganos cinestéticos. Los cambios en la tensión del exosqueleto producen un desplazamiento del plegamiento de la membrana que cubre la hendidura y estimula las prolongaciones adheridas de la neurona sensorial.

Intercambio de gases. Los arácnidos poseen pulmones en libro, tráqueas o ambos. Los pulmones son probablemente una modificación de las branquias en libro, resultantes de la migración de los arácnidos a un medio terrestre. Estas dos estructuras son muy parecidas en su composición, pero en contraste con las branquias en libro los pulmones de los arácnidos son internos. Los pulmones en libro existen en pares y están situados en

el lado ventral del abdomen. Un arácnido puede poseer hasta cuatro pares, ocupando cada par un segmento separado del abdomen.

Cada pulmón en libro consta de una depresión o alveolo esclerosado que representa una invaginación de la pared abdominal ventral (fig. 13-8, *A*). La pared en uno de los lados de la depresión está plegada en forma de hoja como laminilla. Las laminillas se mantienen separadas por barras que permiten que el aire circule libremente. La difusión de gases tiene lugar entre la sangre circulante en el interior de la laminilla y el aire de los espacios interlamelares (fig. 13-8, *B*). El lado no plegado de la depresión o alveolo forma una cámara de aire (atrio) que se continúa con los espacios interlamelares, y que se abre al exterior por una abertura en forma de hendidura (espiráculo). La ventilación tiene lugar por la contracción de un músculo insertado en el lado dorsal de la cámara de aire; esta contracción dilata la cámara y produce un movimiento del aire hacia adentro; la relajación invierte el proceso.

El sistema traqueal de los arácnidos es análogo al de los insectos, pero ha evolucionado independientemente. De hecho, dicho sistema en algunos casos deriva de los pulmones en libro. Esto quizá sea cierto en las arañas y se estudia con más detalle en la sección destinada al estudio de las mismas.

Los ricinúlidos, seudoalacranes y algunas arañas poseen tráqueas en criba. En el sistema traqueal de este tipo, el espiráculo se abre en un atrio o cámara tubular desde la cual parte un gran haz de tráqueas. Los ácaros, segadores, solifúgidos, y casi todas las arañas poseen tubos traqueales, en los cuales las tráqueas no se originan en un haz, sino que son simples tubos ramificados o no ramificados. Los espiráculos pueden abrirse en un atrio inicial o directamente en el tubo traqueal. Ya sea el sistema traqueal de tipo criba o tubo, las tráqueas revestidas de quitina terminan en última instancia en pequeños túbulos repletos de líquido que proporcionan oxígeno directamente a los tejidos. Como era lógico esperar, en aquellos arácnidos que obtienen oxígeno exclusivamente por tráqueas, el sistema circulatorio toma poca parte en el transporte de oxígeno y tiene un tamaño reducido. Por otra parte, la sangre de algunos arácnidos como ciertas especies de alacranes y arañas, posee el pigmento respiratorio hemocianina.

Circulación. El corazón de los arácnidos, como ocurre en muchos artrópodos, es un tubo dorsal en el interior de una cámara pericárdica. En los arácnidos el corazón está casi siempre situado en la mitad anterior del abdomen. En su estado primitivo, es segmentado, correspondiendo al metamerismo del abdomen, y se encuentra dilatado entre cada segmento a causa de la inserción de ligamentos suspensorios (fig. 13-24). Situadas una a cada lado se observan un par de hendiduras, o aberturas, que permiten el ingreso de la sangre al corazón desde la cámara pericárdica. El mayor número de segmentos cardiacos, en total siete, se encuentra en los alacranes. Sin embargo, se observa en las diversas clases todo grado de reducciones en el número de segmentos cardiacos. El número de segmentos en algunas formas queda reducido a siete, e incluso a un solo segmento y en algunos ácaros no existe ninguno.

Desde el punto de vista histológico, la pared del corazón está compuesta de una capa epitelial externa, rodeada de dos capas musculares y de un revestimiento interno de endotelio. De los músculos depende la contracción del corazón, mientras que el empuje ejercido por la suspensión ligamentosa produce dilatación. Durante la diástole, la sangre fluye por las aberturas de la cámara pericárdica hasta llenar el corazón. Al producirse la contracción las válvulas que protegen las aberturas se cierran para impedir flujo retrógrado, y la sangre es impulsada fuera del corazón por vasos diversos, una aorta grande anterior destinada al prosoma, una pequeña aorta posterior que lleva la sangre a la mitad posterior del abdomen, y desde cada segmento cardiaco un par de pequeñas arterias abdominales. Estas últimas vacían, finalmente, la sangre en los espacios tisulares, y en un gran seno ventral que baña los pulmones en libro. Uno o más pares de canales o conductos venosos llevan la sangre desde el seno ventral o los pulmones en libro en dirección retrógrada a la cámara pericárdica. La sangre de los arácnidos es un líquido incoloro que posee amibocitos.

Reproducción. Los arácnidos son siempre dioicos, y salvo en ácaros y garrapatas el orificio genital en ambos sexos suele encontrarse en el lado ventral del segundo segmento abdominal, u octavo corporal (fig. 13-10). Las gónadas residen en el abdomen, y pueden ser únicas o en pares. Los conductos del sistema reproductor se estudian al ocuparnos de cada uno de los órdenes.

La transmisión indirecta de los espermatozoos es característica de casi todos los arácnidos e indudablemente representa una adaptación que acompaña a su existencia terrestre. La producción de un espermatóforo es frecuente y a menudo produce una conducta compleja de "cortejo" que se considera ritual y que precede a la copulación. Los sexos, especialmente el femenino, de los diferentes grupos reaccionan a ciertos estímulos químicos, táctiles o visuales. Semejantes estímulos en un grupo agresivo y rapaz como el de los arácnidos, despiertan las necesarias respuestas de receptividad y postura que exige la transmisión indirecta de los espermatozoos. Así, los tipos o modalidades precopulatorias de conducta probablemente evolucionaron en conjunción con la transmisión indirecta de un espermatóforo, el cual

a su vez estaba asociado con la adopción de una existencia terrestre. El empleo de un espermatóforo puede haber tenido importancia fundamental en la historia de la clase, pero no se encuentra espermatóforo en todos los áracnidos. Sin embargo, su ausencia, en algunos al menos, como las arañas, es indudablemente secundaria.

Resumen de las tendencias evolutivas en los arácnidos

La tendencia evolutiva más importante entre los arácnidos ha sido sin duda la reducción del metamerismo como consecuencia de la fusión, pérdida de los segmentos, y migración de las estructuras lejos de los segmentos que originalmente ocuparon. Esta tendencia ha producido modificaciones profundas en las estructuras tanto externas como internas. Las más visibles de estas modificaciones son: pérdida progresiva de la segmentación externa abdominal y fusión del abdomen con el prosoma para formar una región corporal única; migración hacia adelante y fusión de los ganglios abdominales y del prosoma con el cerebro; disminución del número de segmentos cardiacos; y disminución del número de pulmones en libro o aberturas traqueales.

A primera vista, los diez órdenes de arácnidos que se describen a continuación parecen formar un conjunto heterogéneo. Sin embargo, muchas de las diferencias más llamativas entre estos grupos dependen de grados diferentes en la pérdida del metamerismo. Sirven de ejemplo como extremos en dicha pérdida los alacranes en primer lugar, en los cuales la reducción del metamerismo progresó ligeramente, y en segundo lugar los ácaros y garrapatas, en los cuales se produjeron todas las modificaciones que acabamos de describir. Los otros órdenes muestran diversas etapas de modificación entre los dos extremos.

La clase Arachnida incluye entonces diez órdenes con representantes que viven actualmente:

Orden Scorpiones. Alacranes.
Orden Pseudoscorpiones. Falsos alacranes.
Orden Solifugae. La araña del sol, o alacranes serpenteantes.
Orden Palpigradi. Palpígrados.
Orden Uropygi. Alacranes en látigo.
Orden Amblypygi. Amblipígidos.
Orden Araneae. Arañas.
Orden Ricinulei. Ricinúlidos.
Orden Opiliones. Típulo y falangio.
Orden Acarina. Acaros y garrapatas.

Orden Scorpiones

Los alacranes o escorpiones son los artrópodos terrestres más antiguamente conocidos, y quizá hayan sido los primeros miembros de este filo en conquistar la tierra. Su registro fósil data del periodo silúrico. La especie *Palaeophonus nuncius*, del silúrico, el alacrán más antiguo de los conocidos, carece de pinzas tarsales, y se cree por este motivo que haya sido acuático. Si bien abundantes hoy, los alacranes han quedado restringidos en gran medida a zonas tropicales y subtropicales. En América del Norte se encuentran en zonas tan septentrionales como Virginia en el este, y la Columbia británica en el oeste, pero no son frecuentes en latitudes extremas; abundan mucho más en los estados del Golfo y en el suroeste.

Los alacranes suelen ser de hábitos reservados, y de vida nocturna, ocultándose durante el día bajo troncos y piedras y en galerías labradas en el terreno, aunque hay también especies asociadas con la vegetación. Se encuentran con frecuencia cerca de las viviendas, y la costumbre que existe en los trópicos de inspeccionar los zapatos en la mañana representa una precaución muy oportuna. Se cree por el vulgo que los alacranes habitan regiones desérticas, pero aunque sí existen muchas especies de este tipo, no se hallan en modo alguno restringidos a zonas áridas. Muchas especies necesitan ambiente húmedo, y viven en bosques tropicales de lluvias frecuentes, y en hábitats similares de la selva.

Son los alacranes arácnidos grandes, de los que la mayor parte fluctúan de 2 a 7 cm de longitud. La especie más pequeña corresponde a *Microbuthus pusillus*, de los países del suroeste de Asia, que solamente tiene 13 mm de longitud. Se sabe, por otra parte, que el alacrán carbonífero tenía una longitud mayor de 30 cm.

Anatomía externa. El cuerpo del alacrán consta de un prosoma cubierto por un solo caparazón, y de un abdomen largo, que termina en un aparato punzante (figs. 13-9 y 13-10). El prosoma es relativamente corto y tiene cuatro lados, el borde anterior es más estrecho que el posterior. En la parte media del caparazón dorsal existe un par de grandes ojos medios, situado cada uno sobre un pequeño tubérculo. Además, destaca la presencia de dos a cinco pares de pequeños ojos laterales a lo largo del borde lateral anterior del caparazón. Las coxas de las patas ocupan la mayor parte de la superficie ventral, y los esternitos originales están representados solamente por una placa mediana diminuta.

Los quelíceros son pequeños, triarticulados, y quelados, proyectándose en dirección anterior desde el frente del caparazón (fig. 13-9). Los pedipalpos son los apéndices más grandes y además característicos de los alacranes. Se componen de seis artejos, los dos últimos muy agrandados para formar un par de pinzas destinadas a capturar las presas. Solamente los seudoalacranes tienen pedipalpos agrandados similares en forma de pinzas. Las patas constan de ocho artículos o artejos, una

coxa alargada (particularmente en los pares de patas segundo, tercero y cuarto), un trocánter, un prefémur, un fémur, una tibia, un basitarso, un tarso, y un postarso. Este último es pequeño, apenas visible, y sostiene dos pares de pinzas.

El abdomen del alacrán se cree es muy primitivo; está compuesto de un preabdomen de siete segmentos y un posabdomen que incluye cinco segmentos estrechos; estas dos regiones se hallan netamente diferenciadas. Los opérculos genitales se hallan localizados sobre el lado ventral del primer segmento abdominal (el cual es el octavo segmento corporal, el séptimo segmento corporal, o el primer segmento abdominal, de la mayor parte de los arácnidos, y que se perdió en los alacranes). Los opérculos constan de pequeñas placas, contiguas a lo largo de la línea media del lado ventral, y cubren la abertura genital. Estas placas en realidad son apéndices modificados.

Por detrás de las placas genitales y adherido al segundo segmento abdominal destaca un par de apéndices sensoriales conocidos como pectenes, peculiares de los alacranes. Cada pecten está integrado por tres hileras de placas quitinosas que forman un eje alargado que se proyecta a cada lado desde el punto de inserción cerca de la línea media ventral. Suspendido del cuerpo del pecten hay una serie de prolongaciones parecidas a dientes que prestan al apéndice en su totalidad el aspecto de un peine.

En cada uno de los segmentos abdominales del segundo al quinto, se observa sobre el lado ventral un par de hendiduras transversales (espiráculos), que se abren en los pulmones en libro.

Los segmentos del posabdomen, llamados a veces cola, no llevan apéndices. Los tergos o tergitos, pleuritas y esternitos de estos segmentos están completamente fusionados de manera que cada segmento parece un anillo completo. El último es portador de la abertura anal sobre el lado ventral posterior y también sostiene el aparato punzante característico de los alacranes.

Aparato punzante y veneno. El aguijón o saeta está adherido a la parte posterior del último segmento y consta de una base bulbosa y una saeta curva aguda que inyecta el veneno (fig. 13-10). El veneno es elaborado por un par de glándulas ovales, cada una envuelta por una capa de fibras musculares lisas dentro de la base del aparato. Por una contracción enérgica de la envoltura muscular, el veneno líquido es expulsado de la luz de las glándulas a un conducto común esclerosado que lo conduce al exterior por una saeta punzante terminal. El alacrán eleva el posabdomen sobre el cuerpo así que se curva hacia adelante, utilizando un movimiento de puñal al efectuar la punción.

El veneno de casi todos los alacranes, si bien suficientemente tóxico para matar muchos invertebrados, no es perjudicial para el hombre. Cuando más, la picadura es equivalente a la de un avispón o avispa. Los alacranes de la región suboriental de Estados Unidos y de la costa del Golfo se incluirían en esta categoría, así como muchas de las formas existentes en el medio oeste y en el oeste.

Sin embargo, existen ciertas especies que poseen un veneno sumamente tóxico que puede matar al hombre. Las más notorias entre las mismas son *Androctonus* de Africa del norte, y varias especies de *Centruroides* de México, Arizona y Nuevo México.

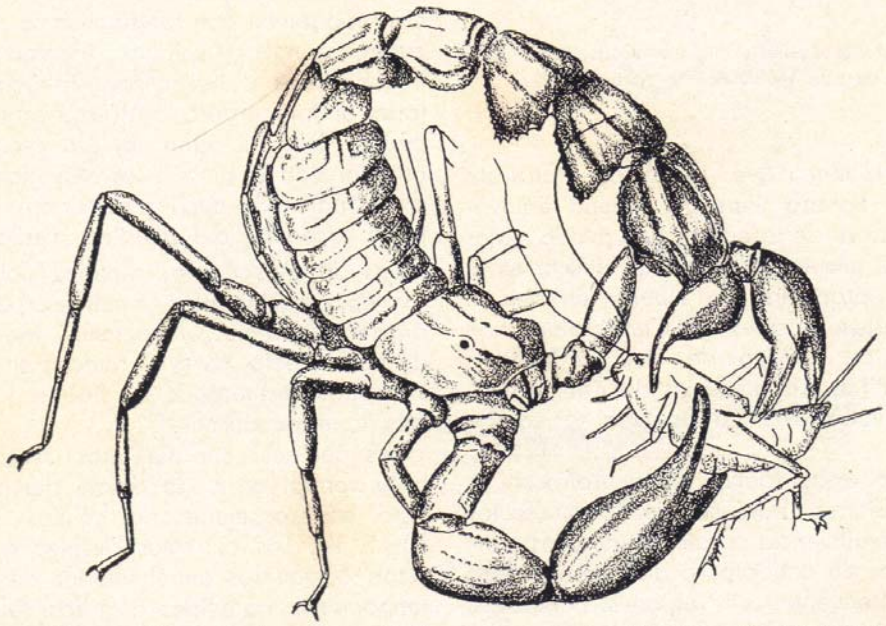


FIG. 13-9. Alacrán de Africa del Norte, *Androctonus australis*, capturando un saltamontes. (Según Vachon, tomado de Kaestner.)

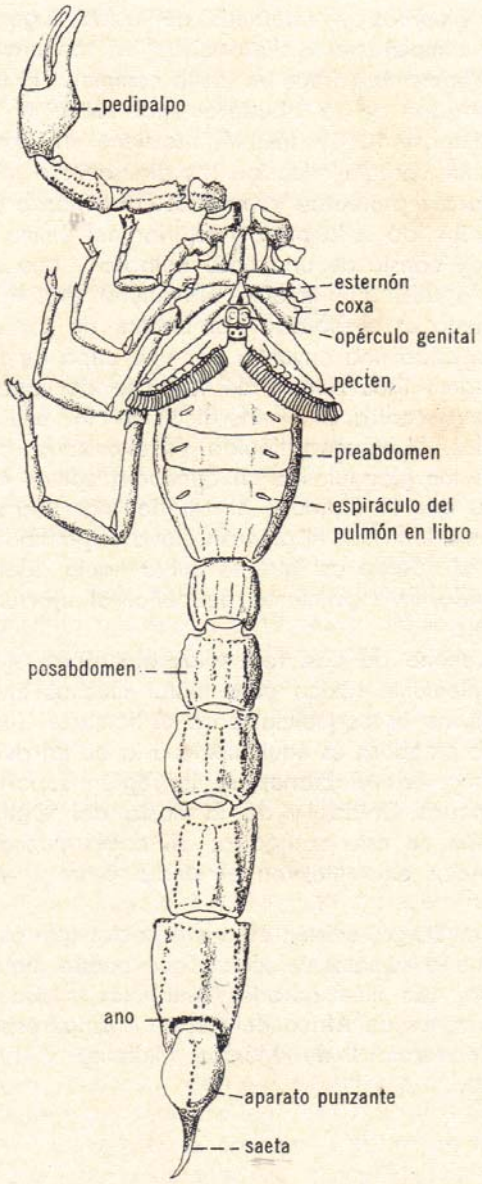


FIG. 13-10. *Androctonus australis* (vista ventral). (Según Lankester, tomado de Millot y Vachon.)

Vachon (1949) afirma que *Androctonus australis* del desierto de Sahara tiene un veneno equivalente en toxicidad al de la cobra, que puede matar a un perro en 7 minutos. Cuando la víctima es el hombre, puede producirse la muerte en seis a siete horas. Ciertas especies de *Centruroides* han sido causantes en México de muchas muertes, sobre todo en niños. Las especies de este género de Arizona y Nuevo México parecen ser menos peligrosas.

El veneno de estas formas es neurotóxico, y produce convulsiones, parálisis de los músculos respiratorios o insuficiencia cardiaca en casos mortales. Disponemos de antídotos o antivenenos para estas especies frecuentes en regiones populosas, que si se administran a tiempo son absolutamente eficaces.

Anatomía interna y fisiología. Los alacranes son absolutamente carnívoros y se alimentan de invertebrados, sobre todo insectos. La presa es capturada y sostenida por las grandes pinzas de los pedipalpos mientras es muerta o paralizada por el aguijón (fig. 13-9). A continuación es transferida a los quelíceros, los cuales la maceran lentamente, y comienzan la digestión. La cámara preoral está limitada en la parte superior por los quelíceros, a los lados por las coxas de los pedipalpos, y en el fondo o parte inferior por las prolongaciones maxilares del primer par de patas locomotoras. El intestino queda restringido al último segmento abdominal.

El corazón del alacrán posee siete segmentos y se extiende a lo largo del preabdomen; nueve pares de arterias ventrolaterales riegan el preabdomen, y nueve pares de conductos venosos llevan la sangre desde los pulmones en libro a la cavidad pericárdica.

El intercambio de gases tiene lugar exclusivamente por los pulmones en libro. La excreción se efectúa por acción de dos pares de túbulos de Malpighi y un solo par de glándulas coxales, que se abren sobre las coxas del tercer par de apéndices locomotores.

Se ha observado que algunas especies de alacranes elevan sus cuerpos sobre el terreno como si usaran zancos, conducta que permite la circulación del aire por debajo del animal, y que tiende a impedir la desecación y elevaciones excesivas de la temperatura corporal.

El sistema nervioso del alacrán, a diferencia del de otros arácnidos, conserva un cordón nervioso netamente definido con siete ganglios no fusionados (fig. 13-6, *A*). Los tres primeros ganglios inervan los tres últimos segmentos preabdominales, pero están localizados más hacia adelante en el preabdomen que los segmentos que inervan. Los cuatro ganglios restantes inervan segmentos del posabdomen y del telson. Estrechamente conectado al tritocerebro hay un centro nervioso simpático, del cual parte un solo nervio en dirección anterior con destino a los músculos de la faringe, y dos pares de nervios posteriores que inervan la parte prosomal del intestino medio.

Los órganos de los sentidos del alacrán constan de ojos laterales y medios, pelos sensoriales, órganos liriformes, y pectenes; todos los ojos son de tipo directo, pero es dudoso si puede formarse imagen, considerando el hábito y estructura del ojo de estos animales.

Los pectenes son sin duda sensoriales, pues el lado ventral de cada diente del peine está provisto generosamente de células sensoriales (fig. 13-11, *A*). Los extremos distales de estas células están contenidos en el interior de pequeñas prolongaciones parecidas a grifos. Durante el movimiento del alacrán, los pectenes son sostenidos desde los lados del cuerpo en posición horizontal

de manera que los dientes toquen el terreno. Se han atribuido diversas funciones a estos órganos. Se supone que descubren las vibraciones del terreno, y su extirpación inhibe la conducta de cortejo o galanteo. Se ha informado también que estos órganos son sensibles a la superficie del terreno y a los cambios de humedad. Aunque los pectenes pueden contener más de un tipo de receptores, su función todavía necesita clasificarse.

Reproducción y evolución natural. Los alacranes muestran escaso dimorfismo sexual, y las pocas excepciones a esta regla varían de un grupo a otro. El carácter más útil para distinguir los sexos en estos animales es el gancho existente sobre las placas operculares del macho.

El sistema reproductor de la hembra está situado entre los divertículos del intestino medio, en el preabdomen (fig. 13-11, *C*). Los túbulos ováricos

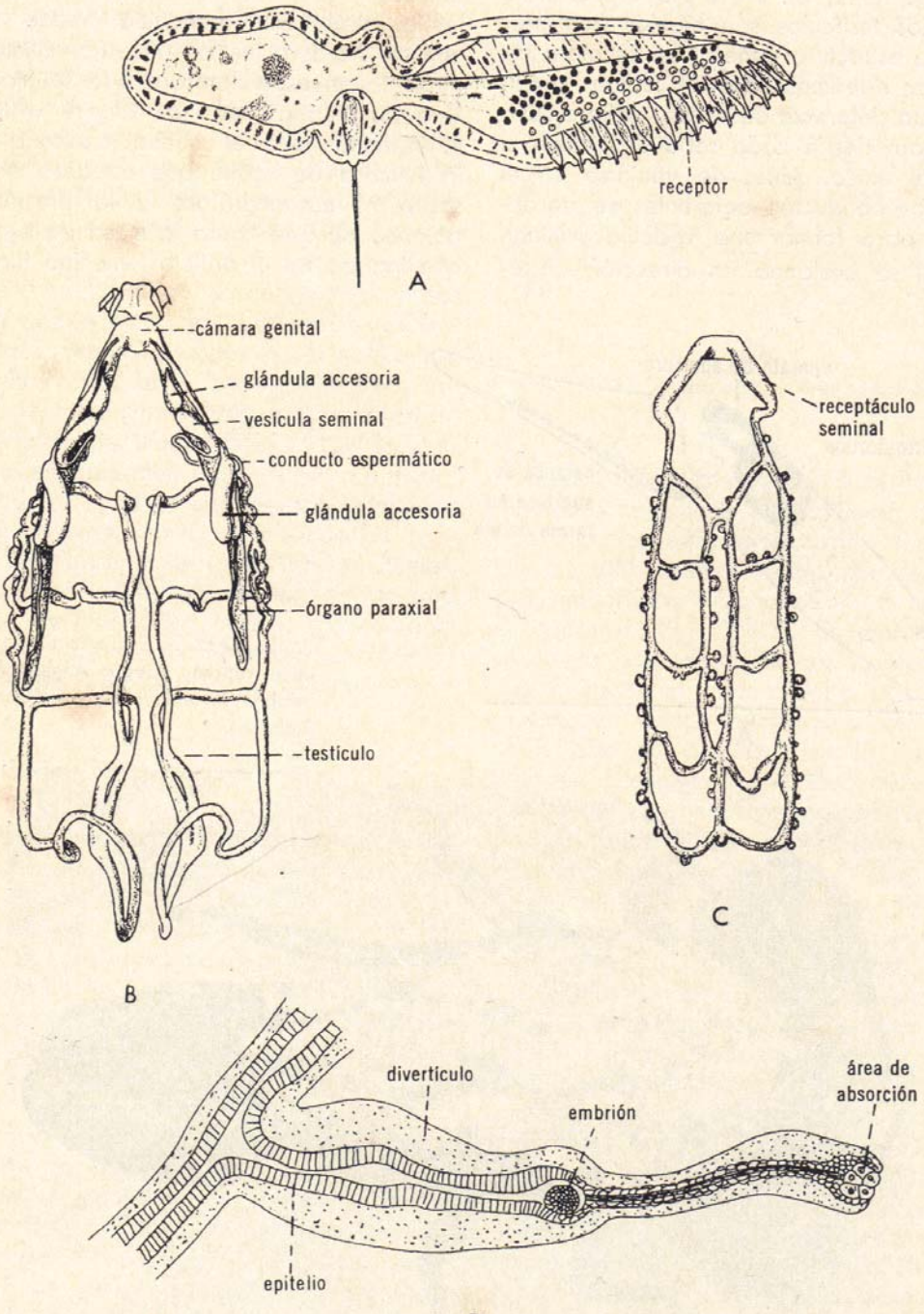
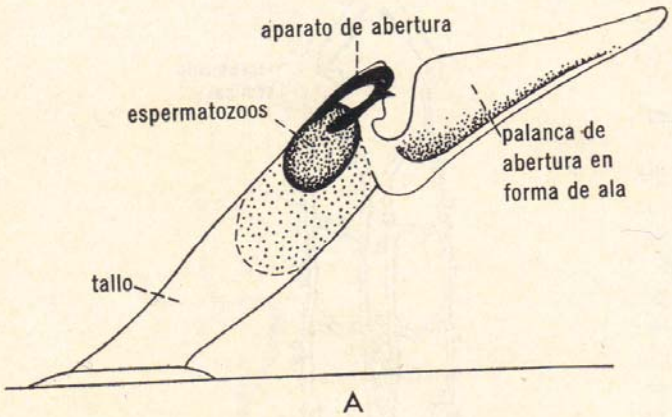


FIG. 13-11. A, Corte transversal del pecten de un alacrán. (Según Schröder, tomado de Millot y Vachon.) *B*, Sistema reproductor masculino del alacrán, *Buthus* (vista dorsal). (Según Millot y Vachon.) *C*, Sistema reproductor femenino del alacrán, *Parabuthus* (vista dorsal). (Según Pavlovsky, tomado de Millot y Vachon.) *D*, Divertículo ovárico del alacrán tropical asiático, *Hormurus australasiae*, especie vivípara. (Según Pflugfelder, tomado de Dawydoff.)

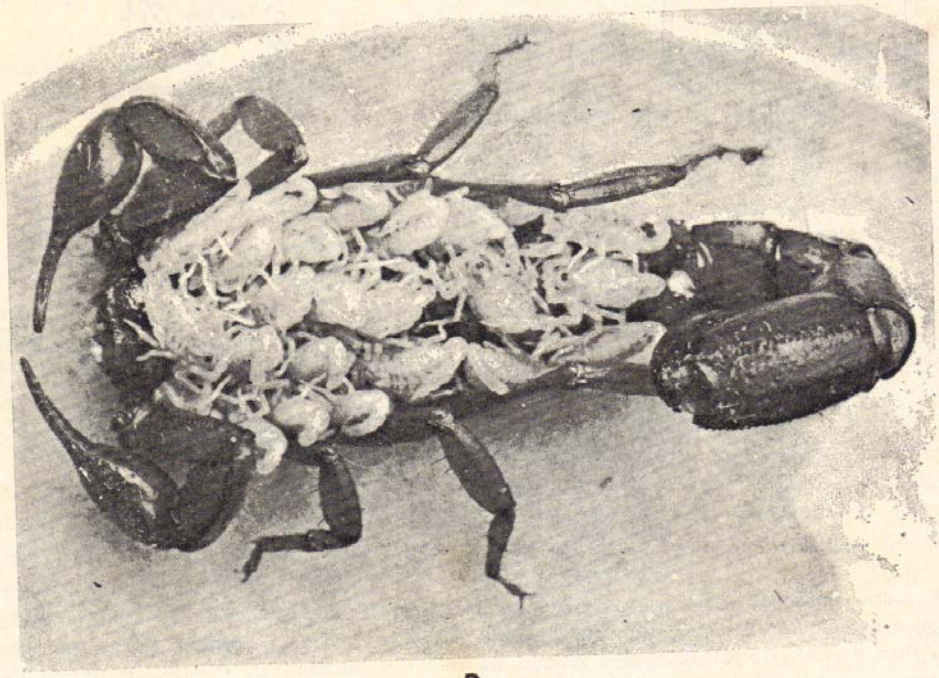
están dispuestos en forma de escalera de mano, y cuentan con un corto oviducto para cada serie de túbulos. Antes de vaciarse en un atrio genital único, cada oviducto se dilata para formar un pequeño receptáculo seminal. El atrio genital se abre al exterior entre los opérculos genitales. En algunas formas, el atrio se proyecta en dirección posterior a una bolsa media, que se utiliza quizá para recibir el espermatóforo.

El sistema reproductor masculino ocupa una posición equivalente en el cuerpo a la descrita para el femenino (fig. 13-11, *B*). En la mayor parte de los alacranes los testículos son túbulos que presentan la misma estructura general en escalera de mano a que nos referimos para los túbulos ováricos. Un conducto deferente de escaso calibre lleva los espermatozoos desde cada serie de túbulos a un atrio genital único. Antes de vaciarse en el atrio genital, los conductos deferentes se agrandan o dilatan para formar una vesícula seminal. El atrio genital se prolonga en dirección posterior a cada lado para formar dos grandes divertículos, a los cuales se adhieren varias glándulas accesorias, y en los que se abren los conductos deferentes. Un divertículo y una glándula accesoria forman en conjunto lo que se denomina órgano paraaxial.

Antes del apareamiento, el alacrán lleva a cabo maniobras de galanteo o cortejo. El macho y la hembra se enfrentan mutuamente, dirigen el abdomen hacia arriba y se mueven en círculos. Entonces, el macho toma a la hembra con sus pedipalpos, y juntos se desplazan hacia adelante y hacia atrás. Esta conducta puede prolongarse durante horas o incluso días. Por último, el macho deposita un espermatóforo que se fija al terreno. Una palanca a modo de ala se extiende desde el espermatóforo; el macho maniobra entonces a la hembra de forma que su área genital caiga sobre el espermatóforo y la presión sobre la palanca de éste libera la masa de espermatozoos que ingresa en el orificio femenino (fig. 13-12, *A*).



A



B

FIG. 13-12. A, Esquema de un espermatóforo en el alacrán. (Según Angermann.) B, Alacrán hembra llevando sus crías. (Cortesía de H. L. Stahnke.)

El desarrollo de los alacranes es sumamente interesante en virtud de que el orden en su totalidad puede ser ovovivíparo o auténticamente vivíparo. Las especies ovovivíparas poseen grandes huevos telolécitos que muestran segmentación meroblástica; el desarrollo tiene lugar en la luz de los túbulos ováricos. Los huevos de las especies vivíparas poseen poco vitelo y muestran segmentación total e igual. Este tipo de desarrollo se observa en la especie tropical asiática *Hormurus australasiae*. Sus huevos se desarrollan en el interior de los divertículos del ovario; cada divertículo a su vez da origen a un apéndice tubular distalmente, que posee un grupo de células de absorción en su extremo (fig. 13-11, *D*). Estas células descansan sobre los ciegos digestivos maternos, a partir de los cuales son absorbidas las substancias nutritivas. Este material nutritivo pasa por el túbulo a la base del embrión. Esta disposición recuerda en forma notable el cordón umbilical de los mamíferos.

El desarrollo se prolonga durante varios meses o incluso un año o más, con producción de seis a noventa crías, según las especies. Al nacimiento las crías tienen sólo unos pocos milímetros de longitud, e inmediatamente se trepan, y se arrastran sobre el dorso de la madre (fig. 13-12). La cría permanece en esta posición hasta la primera muda, que tiene lugar al cabo de una semana aproximadamente. Los jóvenes alacranes abandonan gradualmente a la madre, y se hacen independientes. Alcanzan la edad adulta en término de un año más o menos. Schultz (1927) informó que durante este periodo se producen siete mudas en *Heterometrus longimanus*, una especie de Filipinas.

Orden Pseudoscorpiones

Los seudoalacranes son arácnidos diminutos que rara vez alcanzan más de 8 mm de longitud. Viven en la tierra vegetal, en el suelo, debajo de cortezas y piedras, en el musgo y tipos similares de vegetación, y en los nidos de algunos mamíferos. Unas cuantas especies habitan en cuevas, y algunas pertenecientes a diversos géneros son residentes habituales en algas y objetos diversos arrastrados por la corriente a la zona intermedia entre mareas. Puede encontrarse en las casas una especie cosmopolita a la cual se ha dado el nombre de *Chelifer cancroides*.

En virtud de su pequeño tamaño y de la índole de sus hábitat, estos animales se ven rara vez aunque sean bastante frecuentes. Si se hacen pasar unos puñados de tierra vegetal por un embudo o tamiz de Berlese, generalmente se identifican varios ejemplares de esta especie. Se encuentran seudoalacranes en todas las partes del mundo, habiendo sido descritas más de un millar de especies.

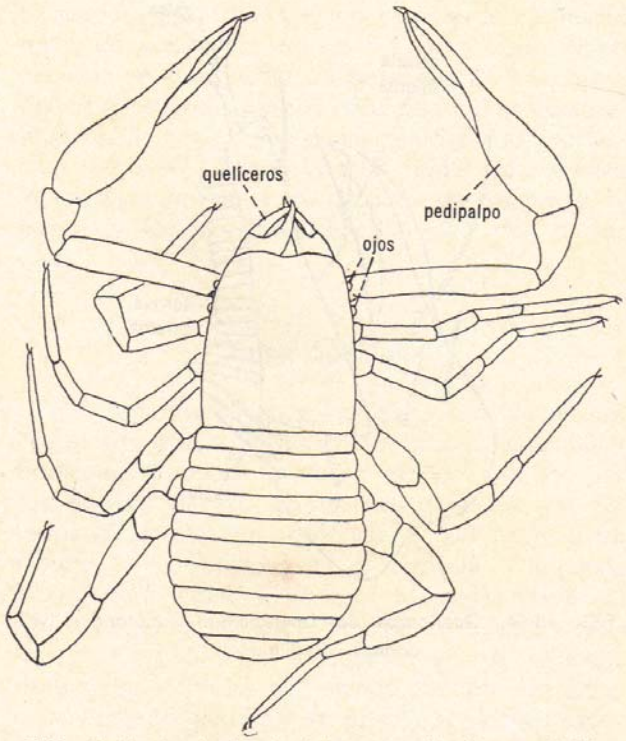


FIG. 13-13. Seudoalacrán (vista dorsal). (Según Hoff.)

Recuerdan estos animales superficialmente a los alacranes auténticos, pero difieren de ellos en varios aspectos importantes, además del tamaño. El cuerpo está compuesto de dieciocho segmentos, seis prosómicos fusionados, y doce que forman el abdomen (fig. 13-13). El abdomen posee un segmento pregenital del que carecen los alacranes. El prosoma está cubierto por un caparazón rectangular único; se observan uno o dos ojos a cada lado del cuerpo, y en la parte anterior, si bien en ocasiones no existen ojos. La superficie ventral del prosoma está ocupada en su totalidad por las coxas de los apéndices locomotores y por los pedipalpos.

Los apéndices correspondientes a los miembros de este orden están mucho más modificados que los observados en los alacranes. Los quelíceros constan de dos artículos o artejos que forman un par de pinzas y llevan varias estructuras accesorias (fig. 13-14). En el interior del dedo movible de los quelíceros existen varios conductos que desde un par de glándulas productoras de seda situadas en el prosoma conducen a un grupo de poros localizado en el extremo del lado superior del dedo. Con frecuencia los conductos no desembocan en la superficie sino en el extremo de una prolongación parecida a cuerno conocida en conjunto con el término de galea. El dedo movible y el dedo fijo están provistos de una estructura en forma de peine a lo largo de sus bordes internos. Estas estructuras reciben el nombre de serrulas externa e interna respectivamente. En la cara interna de cada quelícero, en la base del dedo fijo, hay un

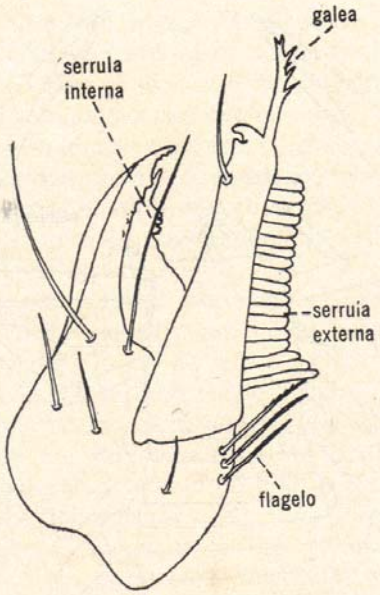


FIG. 13-14. Quelíceros de *Lamprochernes oblongus* (vista dorsal). (Según Hoff.)

grupo de pelos rígidos, cortos y fuertes llamados flagelos. La función de estas estructuras se estudia más adelante.

Los pedipalpos de los seudoalacranes son similares a los de los alacranes. Sin embargo, estos pedipalpos se caracterizan por poseer una glándula productora de veneno en uno o en ambos dedos o en la mano. De esta glándula parte un conducto que viene a desembocar en el extremo de un diente situado en la punta del dedo.

Detrás de los pedipalpos destacan cuatro pares de apéndices locomotores, provistos cada uno de un órgano adhesivo situado entre las dos pinzas terminales. Estos animales tienen movimientos lentos y dirigen sus pedipalpos hacia adelante cuando caminan, pero si son hostigados los llevan hacia atrás sobre el caparazón, y quedan inmóviles.

El abdomen es relativamente amplio, y forma una articulación con el prosoma, siendo redondeado su borde posterior. No existen en este abdomen apéndices de ningún género, aunque el opérculo genital en el segundo segmento, y los dos pares de espiráculos en los segmentos tercero y cuarto, probablemente deriven de apéndices abdominales.

Los seudoalacranes se alimentan de pequeños artrópodos como por ejemplo colémbolos y ácaros. La presa es atrapada, y paralizada o muerta por el veneno procedente de las glándulas de los pedipalpos, el cual pasa a los quelíceros, y éstos al mismo tiempo desgarran y abren el exosqueleto. Esta acción capacita al animal para insertar el extremo anterior de su cabeza (labrum) en los tejidos de la presa. La digestión tiene lugar en la forma típica en los arácnidos. Los pelos del frente de la cámara prebucal apartan o separan las partículas sólidas; cuando se acumula una gran masa de dichas partículas, se retiran los quelíceros, y los pelos flagelares toman esta masa de residuos y la expulsan de la cámara prebucal. Este proceso se repite siempre que en la parte delantera o frente de la cámara prebucal se acumulen muchos residuos y la obstruyan. Finalmente, todos los tejidos internos de la presa son disueltos, y así termina la comida.

Después de alimentarse, las piezas bucales son sometidas a limpieza por las serrulas interna y externa en forma de peine situadas en los dedos de los quelíceros (fig. 13-14).

El intercambio de gases en los seudoalacranes tiene lugar por medio de un sistema de tráqueas que se abren por dos pares de espiráculos sobre el lado ventral de los segmentos tercero y cuarto del abdomen. Las glándulas coxales que desembocan en las coxas del tercer par de pedículos locomotores sirven para la excreción. Los órganos de los sentidos constan de ojos indirectos, pelos táctiles y tricobotrios, y órganos liriformes.

Existe poca diferenciación secundaria entre los sexos. El ovario y testículo no están apareados y las estructuras accesorias son complejas en ambos sexos. El proceso de la transmisión de espermatozoos en los seudoalacranes es sumamente interesante. El grado de complejidad brinda una buena idea de las posibles etapas evolutivas de la transferencia indirecta de espermatozoos por los espermatóforos (Weygoldt, 1966). En algunas especies el macho deposita un espermatóforo provisto de tallo sobre el substrato en ausencia de la hembra. Si una hembra encuentra el espermatóforo es atraída hacia él quimiotácticamente. Toma entonces posesión de la masa terminal de espermatozoos, y éstos pasan al orificio femenino. Con toda probabilidad éste es el método más primitivo de transferencia de espermatozoos en los seudoalacranes. El curso de la evolución subsiguiente ha aumentado con toda seguridad las probabilidades de que la hembra obtenga el espermatóforo.

Hay algunas otras especies en las cuales el macho deja como rastro filamentos de seda después de depositar el espermatóforo, y cuando la hembra llega a los mismos es guiada hacia él.

En las modalidades más diferenciadas el macho mismo dirige a la hembra al espermatóforo. Para ello la agarra con sus quelíceros y después de un breve cortejo acompañado de danza, lleva a la hembra sobre el espermatóforo hasta que la hace adoptar una posición apropiada para la transferencia. Finalmente, en el tipo más especializado, el macho dirige a la hembra sobre el espermatóforo sin tocarla; para ello son evaginados dos órganos largos en forma de tubo desde la región sexual del abdomen del macho. La hembra es atraída, y los dos sexos danzan pero sin tocarse. El macho entonces fija un espermatóforo en el substrato y se aleja, la hembra lo sigue y entonces él toma contacto con ella a nivel de los

fémures de sus pedipalpos. Cuando la hembra se encuentra en posición adecuada, el macho la ayuda a incorporarse con el espermatóforo empujando con sus patas anteriores (fig. 13-15, *A-C*).

Los huevos aparecen después de la transmisión de los espermatozoos (un mes en *Chelifer cancroides*). Antes de la puesta, la hembra utiliza pequeños trozos de hojas secas y otros residuos para construir un nido que reviste con seda emitida de las galeas de los quelíceros. Primero es fijada seda líquida, y después son expulsados filamentos a medida que los quelíceros se mueven a otra posición.

Una vez puestos los huevos, permanecen en un saco membranoso que se fija a la abertura genital sobre el lado ventral del cuerpo. El desarrollo tiene lugar en el interior del saco (fig. 13-15, *D*). En la última etapa del desarrollo, se proporciona al embrión material nutritivo secretado por los ovarios de la madre; la cría experimenta una muda antes de madurar, y otra durante la maduración, y sale del saco de incubación durante la tercera etapa peculiar de crecimiento. Según las especies, pueden criarse dos o más de cincuenta individuos. El seudoalacrán joven muda dos veces de nuevo antes de convertirse en adulto. Entre cada etapa peculiar de crecimiento, se producen mudas dentro del nido de seda que ha sido construido como el nido de la hembra en el momento de la producción del huevo. Según Vachon (1948), se consuma la maduración un año después de formarse el huevo, y los individuos pueden vivir dos o tres años.

Orden Solifugae

Los solifúgidos, o solpúgidos, constituyen un interesante grupo de arácnidos tropicales y semitropicales llamados a veces arañas del sol por sus hábitos diurnos en muchas especies. En Estados Unidos se ha identificado una especie en Florida, y 59 especies en el suroeste, y algunas tan al norte como Colorado. La mayor parte de los solifúgidos prefieren un medio árido, y por este motivo son más frecuentes en las regiones desérticas y cálidas del mundo. Se ocultan estos animales bajo piedras y en grietas, y algunas espe-

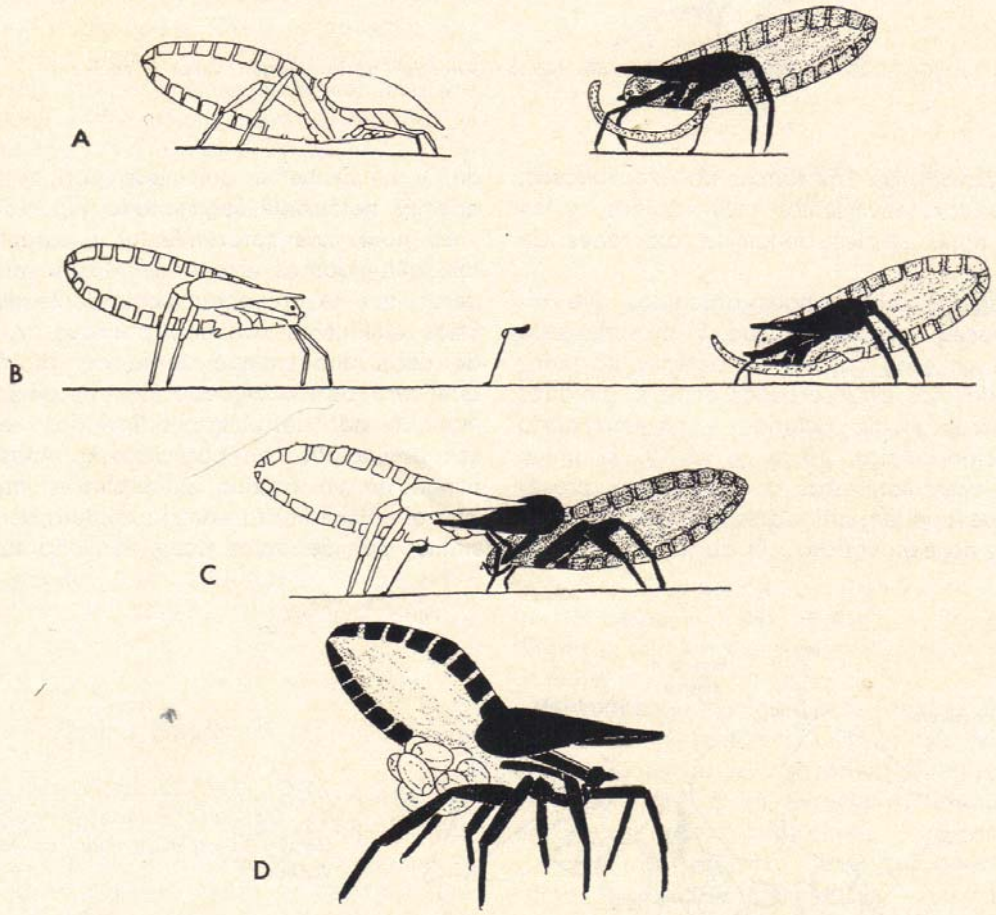


FIG. 13-15. *A* a *C*, Maniobras de cortejo y transmisión de espermatozoos en *Chelifer cancroides* (el macho en negro). *A*, Macho, produciendo espermatóforo. *B*, Espermatóforo, adherido al substrato. *C*, Macho presionando a la hembra hacia abajo sobre el espermatóforo. *D*, Hembra de *Chelifer cancroides*, portadora de los embriones. (Todo según Vachon.)



FIG. 13-16. Solifúgido de Africa del Norte, *Galeodes arabs*. (Según Millot y Vachon.)

cies son excavadoras. Las formas no excavadoras, pueden ejecutar movimientos muy rápidos, y en Africa del norte se les denomina alacranes de viento.

Los solifúgidos son grandes arácnidos que alcanzan a veces 7 cm de longitud. El prosoma está dividido en un gran caparazón anterior portador de un par de ojos muy cercanos entre sí, situados sobre el borde medio anterior, y en una corta sección posterior (figs. 13-16 y 13-17). El único rasgo que presentan estas dos divisiones prosómicas es que pueden articularse una con otra en las especies no excavadoras. El abdomen es grande, y ampliamente articulado con el prosoma, y además netamente segmentado (fig. 13-16).

La nota más sorprendente y característica de los solifúgidos es el enorme tamaño de sus quelíceros, que se proyectan por delante del prosoma. Estos quelíceros son muy pesados, y la longitud de cada uno excede de la del prosoma. Cada quelícero está compuesto de dos piezas que forman un par de pinzas articuladas verticalmente. Los pedipalpos son parecidos a patas, pero terminan en un órgano adherente y especializado que el animal utiliza para la captura de la presa. El primer par de patas tiene pequeño tamaño y se

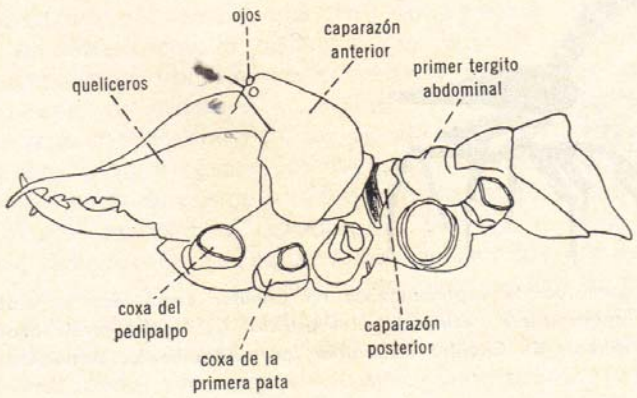


FIG. 13-17. Cefalotórax del solifúgido, *Galeodes graecus* (vista lateral). (Según Kaestner, tomado de Millot y Vachon.)

emplean como órganos táctiles; las patas restantes se utilizan para locomoción.

Los solifúgidos poseen apetito voraz y comen todo tipo de animales pequeños, incluyendo vertebrados. Los pedipalpos capturan la presa y la pasan a los quelíceros, encargados de matarla y desgarrar sus tejidos. Para el intercambio de gases el animal utiliza un sistema traqueal altamente desarrollado que se abre al exterior por tres pares de espiráculos ventrales parecidos a hendiduras. Un par está colocado sobre el prosoma inmediatamente detrás de las coxas del segundo par de patas; un segundo par se encuentra entre los segmentos abdominales tercero y cuarto; y el tercer par entre los segmentos abdominales cuarto y quinto. Se observa a veces un espiráculo adicional único y mediano detrás del quinto esternito. Se produce la excreción en estos animales valiéndose de un par de glándulas coxales situadas en la parte anterior del prosoma, y además por un par de túbulos de Malpighi.

Si exceptuamos un flagelo peculiar fijado a cada quelícero masculino, los solifúgidos poseen poco dimorfismo sexual. En algunos de ellos el cortejo o galanteo consiste en un breve periodo de frotaciones suaves a modo de caricias y de palpación por parte del macho, que sumen a la hembra en un corto estado cataléptico. Después de estas maniobras el macho voltea a la hembra y abre su orificio genital con los quelíceros. A continuación emite un glóbulo de semen sobre el terreno, lo toma con sus quelíceros, y lo deposita en el orificio genital de la hembra. El acto en su totalidad dura unos pocos minutos, alejándose el macho una vez terminado. En los solifúgidos de Norteamérica la transmisión de espermatozoos es directa, aunque se observa en ellos una conducta precopulatoria ya que el macho inserta los quelíceros en el orificio femenino antes y después de transferir los espermatozoos (Muma, 1966).

La hembra construye una galería y un nido en el terreno donde deposita de 50 a 200 huevos, con los que permanece durante el periodo de maduración. Una vez lograda ésta, la hembra y las crías salen de su madriguera y permanecen juntas durante algún tiempo, en cuyo transcurso la madre procura capturar presas para alimentar a toda la familia.

Orden Palpigradi

Los palpígrados forman un pequeño orden de arácnidos diminutos, cuya longitud no excede de 3 mm (fig. 13-18). Viven debajo de piedras y en el suelo o en cuevas. Desde su descubrimiento en Sicilia en 1885, se han descrito 20 especies en regiones tropicales y cálidas; tres de ellas viven en Texas y California. No se conoce bien todavía la biología de este grupo.

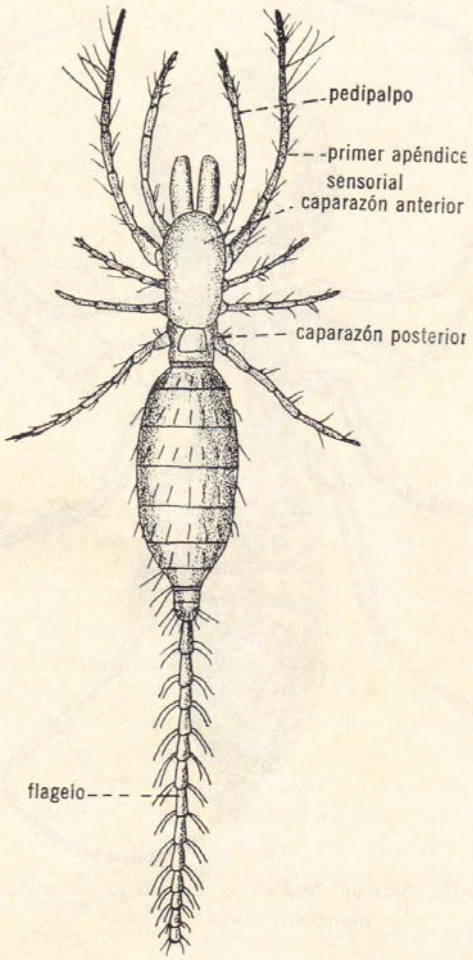


FIG. 13-18. *Koenenia*, palpígrado. (Según Kraepelin y Hansen, tomado de Millot.)

El tegumento es muy delgado y pálido; como en los solifúgidos, el caparazón de los palpígrados se divide en dos placas principales entre el tercero y cuarto pares de extremidades. Además, se observa una tercera placa muy pequeña a cada lado del prosoma en la misma región. Los quelíceros, bien desarrollados, se prolongan por delante del prosoma. Los pedipalpos están indiferenciados y los utiliza el animal como un par de patas locomotoras. Sin embargo, el primer par de extremidades posee función sensorial y se conserva a distancia del terreno durante la locomoción. Estos animales carecen de ojos.

El abdomen, ampliamente unido al prosoma, consta de 11 segmentos. En el terminal de estos segmentos se observa la abertura anal, y además un flagelo muy móvil estrecho y largo que posee 15 artejos aproximadamente.

El aparato digestivo es típico, pero se desconocen los hábitos alimenticios; en el interior del prosoma existe un par de glándulas coxales. Se han descrito en algunos palpígrados tres pares de pulmones en libro, y en otras especies se ha comprobado la carencia de órganos para intercambio

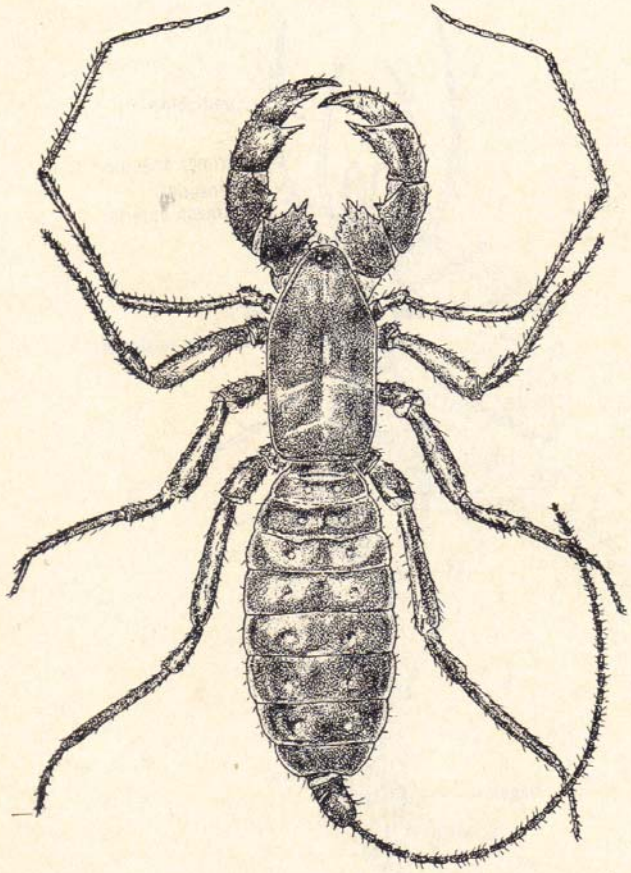


FIG. 13-19. Alacrán americano en látigo, *Mastigoproctus giganteus*. (Según Millot.)

de gases. No se ha observado la conducta sexual de estos animales, cuyos huevos son grandes y la puesta de unos pocos cada vez.

Orden Uropygi

Los uropígidos, conocidos como escorpiones o alacranes látigo, son otro pequeño orden de arácnidos que consta de unas 100 especies aproximadamente. Se encuentran en regiones tropicales y semitropicales en diferentes partes del mundo; una especie, *Mastigoproctus giganteus*, vive en el sur de Estados Unidos de costa a costa.

Todos estos animales tienen hábitos nocturnos ocultándose durante el día debajo de piedras, rocas y otros residuos. Algunas especies son desérticas, pero la mayor parte tienen una preferencia decidida por los medios húmedos.

El tamaño de estos animales fluctúa desde formas muy pequeñas, de aproximadamente 2 mm, hasta las grandes especies, como por ejemplo la norteamericana *Mastigoproctus giganteus*, que alcanza 65 mm de longitud (fig. 13-19). El prosoma está cubierto por un caparazón dorsal, ya único, o dividido de una manera parecida al de los solifúgidos y palpígrados. El caparazón dividido queda restringido a las formas más pequeñas, las cuales se incluyen a veces en un orden separado, Schizomida. La parte anterior del caparazón ostenta con frecuencia un par de ojos muy próximos entre sí. La superficie ventral del prosoma está ampliamente cubierta por las coxas de los apéndices.

Los quelíceros de los uropígidos son de tamaño moderado y poseen dos segmentos. La porción distal de cada quelícero está dispuesta en forma de gancho o diente que se pliega contra la gran pieza basal. Los pedipalpos son fuertes, pesados, y relativamente cortos; los dos últimos artejos de los pedipalpos con frecuencia están modificados para formar unas pinzas utilizadas para asir las presas. El primer par de patas es muy largo, y los artejos distales a menudo están segmentados secundariamente. El primer par de patas no se utiliza en la locomoción, sino que desempeña una función táctil sensorial; los tres últimos pares de patas no están modificados. Salvo cuando se les excita, los alacranes látigo se mueven lentamente utilizando sólo los tres últimos pares de patas; los pedipalpos y primer par táctil de extremidades se sitúan delante del animal a medida que se desplaza hacia adelante, con las patas táctiles con frecuencia tocando el suelo.

El abdomen está compuesto de 12 segmentos visibles, ocho de los cuales son relativamente anchos. El primer segmento une el abdomen al prosoma, y los tres últimos son estrechos. El duodécimo, o último, es portador del ano y de un flagelo de longitud variable parecido al de los palpígrados. En las grandes especies cuyo caparazón no está dividido, el flagelo es muy largo y compuesto de muchos artejos. En las pequeñas especies de caparazón dividido, el flagelo es corto y compuesto de no más de cuatro artejos.

La mitad posterior del abdomen posee un par de grandes glándulas anales, que se abren a cada lado del ano. Cuando se le hostiga, el animal eleva el extremo del abdomen y expulsa una corriente de líquido secretado por estas glándulas. La secreción contiene ácido fórmico o acético y se utiliza para defensa; el olor repelente de este líquido ha hecho que se designe a estos animales con el nombre de avinagrados.

Durante la alimentación, la presa es capturada y desgarrada primero por los pedipalpos, y después pasa a los quelíceros, que completan la maceración de los tejidos. En el lado ventral del segundo y tercer segmentos abdominales, existen dos pares de pulmones en libro; se observa también un par de glándulas coxales en el prosoma inmediatamente detrás del primer par de patas modificado; existen también algunos túbulos de Malpighi.

La transferencia de espermatozoos es indirecta e implica el depósito de un espermatóforo. Algunas especies ejecutan una curiosa danza de cortejo, parecida a la descrita en los alacranes (fig. 13-20).

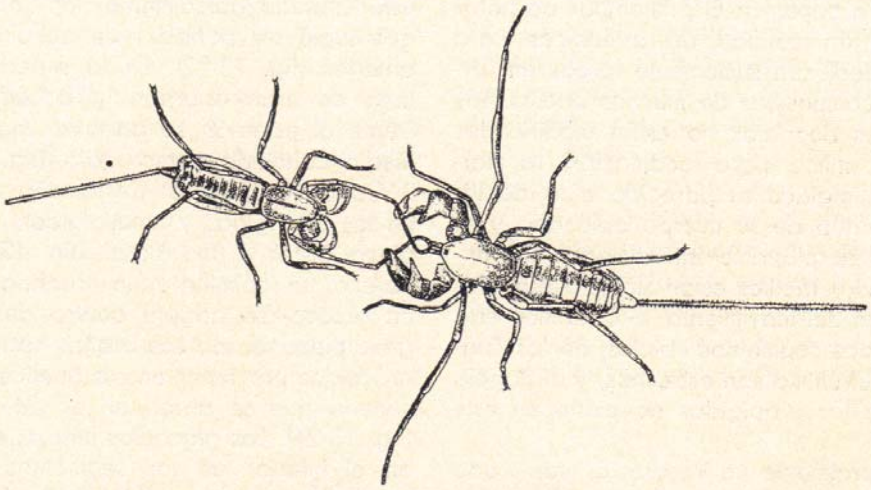


FIG. 13-20. Maniobras de cortejo en el uropígido, *Thelyphonus sepiaris*. El macho (a la derecha) sostiene las extremidades anteniformes de la hembra. (Según Gravely, tomado de Millot.)

Durante esta danza, la hembra es sostenida por sus patas sensoriales modificadas largas, las cuales cruza el macho delante de sus quelíceros.

Una vez llegado el tiempo de la puesta de huevos, la hembra se aísla en una especie de refugio o retirada y deja de siete a 35 grandes huevos. Permanece en dicho refugio con los huevos adheridos a su cuerpo hasta que éstos maduran y experimentan varias mudas. La hembra muere poco después de dispersarse las crías. Algunas formas necesitan tres años para madurar sexualmente.

Orden Amblypygi

Los amblipígidos constituyen un grupo tropical y semitropical de unas 60 especies, que antes se agrupaban desde el punto de vista taxonómico con los uropígidos. Este orden está representado en Estados Unidos por varias formas residentes en el sur y suroeste del país; los amblipígidos, como los uropígidos, tienen hábitos nocturnos y ocultos, escondiéndose durante el día debajo de palos, piedras, hojas y objetos parecidos. Además, varias especies habitan en cuevas. En general, los miembros de este grupo prefieren ambiente húmedo.

El tamaño de los amblipígidos fluctúa entre 4 a 45 mm y tienen el cuerpo algo aplanado (fig. 13-21). El prosoma está cubierto por un caparazón no dividido, que sostiene un par de ojos medianos anteriores y dos grupos de tres ojos laterales. Los quelíceros no son muy grandes y se parecen a los de los uropígidos; los pedipalpos son fuertes

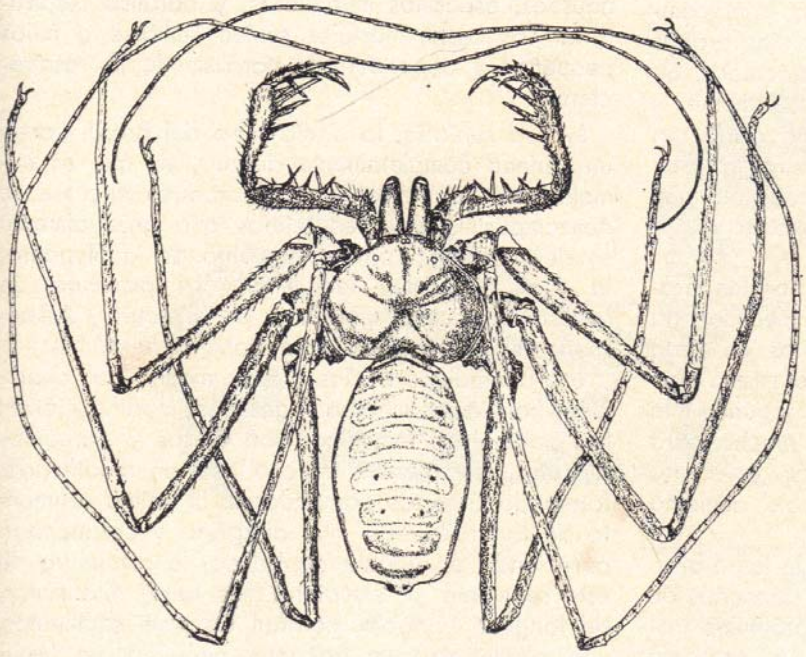


FIG. 13-21. El amblipígido africano, *Charinus milloti*. (Según Millot.)

y empleados para capturar. El primer par de patas está modificado en calidad de apéndices para tacto y sensibilidad; son sumamente largos en forma de látigo y compuestos de muchos artejos. Los tres últimos pares de patas no están modificados y los emplea el animal para locomoción. La marcha de los amblipígidos es parecida a la de los cangrejos, por virtud de su cuerpo aplanado y su capacidad para desplazarse lateralmente. Las extremidades largas y táctiles están siempre dirigidas hacia la dirección del movimiento; el abdomen está compuesto de doce segmentos visibles, de los cuales el primero y el último son estrechos, y el flagelo característico de los uropígidos no existe en este orden.

La presa, generalmente un insecto, es capturada y muerta por los pedipalpos de donde pasa a los quelíceros, en cuyo punto son aspirados los jugos hacia el interior del sistema digestivo en forma parecida a la de los arácnidos; se observan dos pares de pulmones en libro en el lado ventral de los segmentos segundo y tercero del abdomen. los órganos excretorios constan de glándulas coxales y túbulos de Malpighi; las primeras se abren al exterior como en los uropígidos.

Nada se sabe en cuanto se refiere a las maniobras de cortejo o galanteo en este grupo; ponen estos animales de seis a 60 grandes huevos, y cuando llega el momento de la puesta, las glándulas reproductoras secretan una membrana parecida a un pergamino que sostiene y fija los huevos en la parte inferior del abdomen de la hembra. La madre lleva los huevos de esta manera hasta la maduración y primera muda de las crías.

Orden Araneae

Salvo quizá para el grupo Acarina, que comprende o incluye ácaros y garrapatas, las arañas constituyen el orden más amplio de arácnidos. Se han descrito 26 000 especies, aproximadamente, y quizá este número represente sólo una parte del real. Las poblaciones de arañas son muy grandes. Bristowe (1938) calculó que en 40 áreas de pradera en Gran Bretaña pueden encontrarse más o menos 2 265 000 arañas.

Dos adaptaciones experimentadas por las arañas hacen de ellas un grupo muy peculiar; la primera es la producción de filamentos de seda y la gran variedad de usos que a la misma dan diferentes familias de arañas; y la segunda, la modificación de los pedipalpos en el macho para formar un órgano copulador. Además, en cierto número de familias, se observa notable aumento de la agudeza visual.

Anatomía y fisiología. El tamaño de las arañas fluctúa desde especies muy pequeñas, de menos de 0.5 mm de longitud, a las grandes tarántulas tropicales cuyo cuerpo alcanza 9 cm. El prosoma está cubierto dorsalmente por un solo caparazón, que suele ser portador de ocho ojos en la parte anterior (fig. 13-22). En la superficie ventral destaca un gran esternón, y adherida directamente frente al esternón se observa una pequeña placa media conocida como labio (fig. 13-23).

Cada quelícero es de tamaño moderado, como en los uropígidos y amblipígidos, y consta de una pieza distal y una basal (fig. 13-23). La primera parece un colmillo, que, cuando el animal está en reposo, se adapta dentro de un surco de la gran pieza basal. Las arañas son únicas entre los arácnidos por tener en sus quelíceros glándulas de veneno que se abren en el extremo del colmillo (fig. 13-24). Las glándulas mismas están localizadas en el interior de los segmentos basales de los quelíceros y suelen dirigirse hacia atrás sobre la cabeza. Cabe apreciar la existencia de un conducto que desde la glándula de veneno se dirige al exterior a través de los colmillos. Cuando el animal pica, los colmillos se elevan, salen del surco en el cual residen, y penetran con fuerza en la presa, al mismo tiempo que se contrae una cubierta muscular en torno a la glándula de veneno, lo que provoca la salida del líquido de la misma por la punta de los colmillos y su entrada en el cuerpo de la presa.

El veneno de la mayor parte de las arañas no es tóxico para el hombre; sin embargo, en algunas especies la picadura es venenosa. Entre estas últimas destaca la araña negra *(Latrodectus)*, que se encuentra en la mayor parte de las regiones templadas del mundo, incluyendo Estados Unidos y sur de Canadá (fig. 13-30, *A*). El veneno es neurotóxico, y aunque la picadura puede pasar inadvertida, los síntomas son graves y muy molestos, e incluyen dolor en abdomen y extremidades, hipertensión de líquido cefalorraquídeo, náuseas, espasmos musculares, y parálisis respiratoria. Los casos mortales suelen limitarse a niños pequeños y dependen de parálisis de la respiración.

Lycosa raptoria, la araña lobo del Brasil, posee un veneno completamente distinto, ya que es hemolítico y no neurotóxico, y produce necrosis, o descomposición de los tejidos que gradualmente se desintegran a partir del punto de la picadura, la cual cura muy lentamente. La picadura de *Loxosceles reclusa*, particular de Missouri y Arkansas, también produce una mancha necrótica.

Los pedipalpos de las arañas macho por evolución han experimentado grandes modificaciones. Los pedipalpos femeninos son cortos y parecidos a patas, pero en el macho se han modificado, formando órganos copuladores. El último segmento de la araña está muy alargado y ensanchado pareciendo un guante de boxeo; la estructura de este segmento se estudiará más tarde. Las patas, de longitud variable, constan de siete segmentos: una coxa basal, un trocánter pequeño, un fémur

largo, una rótula corta, una tibia larga y metatarso, y un tarso distal; el tarso termina en dos o tres pinzas.

El abdomen alargado y globuloso no está segmentado salvo en unos pocos grupos de arañas primitivas, y se halla unido al prosoma por una porción corta y estrecha llamada pedicelo (fig. 13-22, *B*). En la parte anterior, el lado ventral del cuerpo ostenta una depresión transversal que recibe el nombre de surco epigástrico (fig. 13-25, *A*). Las aberturas reproductoras se hallan localizadas en la mitad de este surco, y los espiráculos de los pulmones en libro a cada lado de él.

En el abdomen de las arañas destaca un grupo de apéndices modificados conocidos como espinneretas (fig. 13-23). Se trata de órganos espinosos que se encuentran en la superficie ventral inmediatamente por delante del ano terminal. En las arañas primitivas, se observan en la parte más anterior del abdomen ocho de estas estructuras; pero la mayor parte de las arañas poseen solamente seis, incluyendo un par modificado o atrófico, localizados en la parte posterior del abdomen. Cada espinereta es una estructura corta, cónica, en forma de grifo, incluida en las aberturas de las glándulas de seda (fig. 13-24). Las

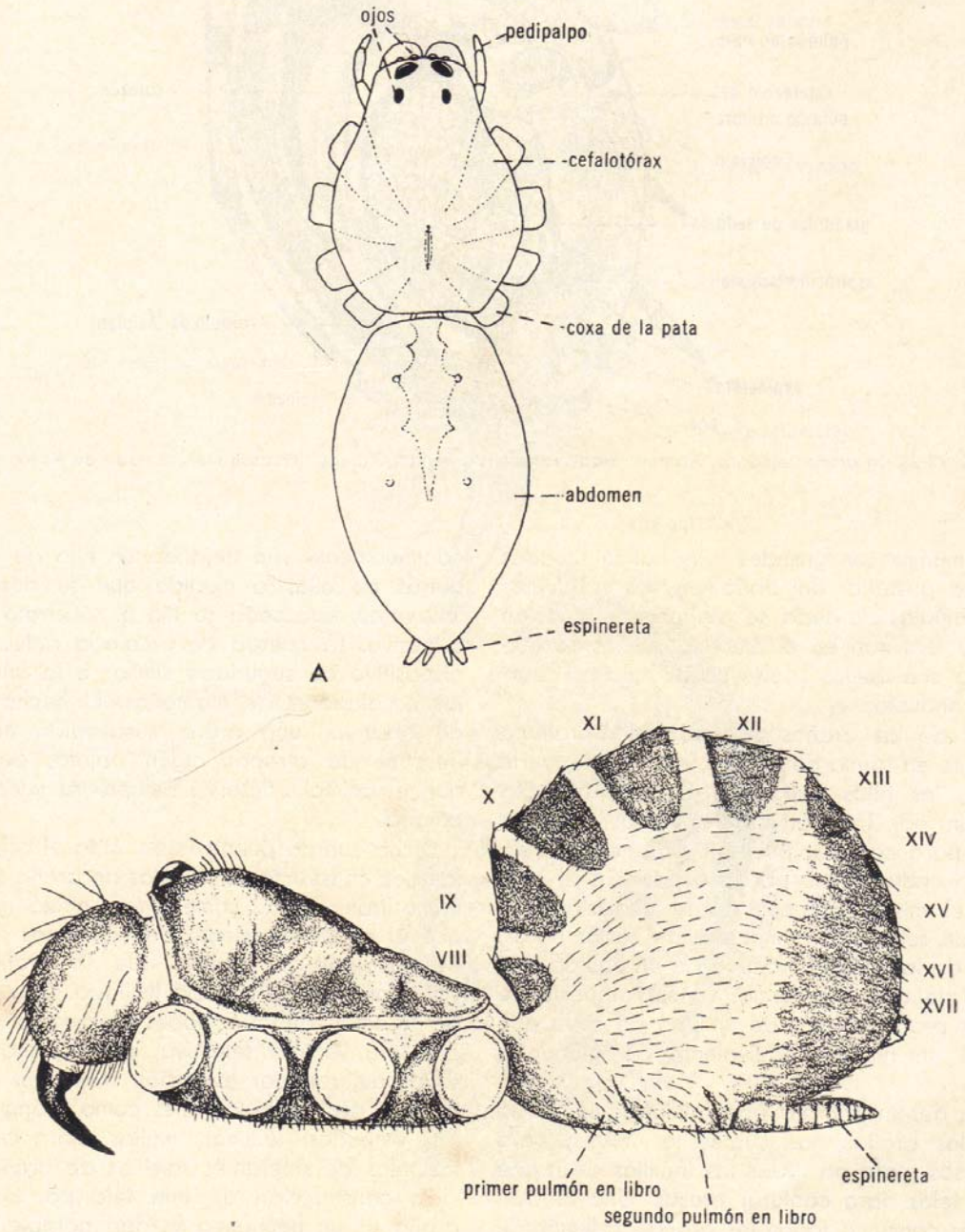


FIG. 13-22. *A*, Araña (vista dorsal). *B*, La araña migalomorfa asiática primitiva, *Liphistius malayanus*, después de extirparle las patas (vista lateral). (Ambas según Millot.)

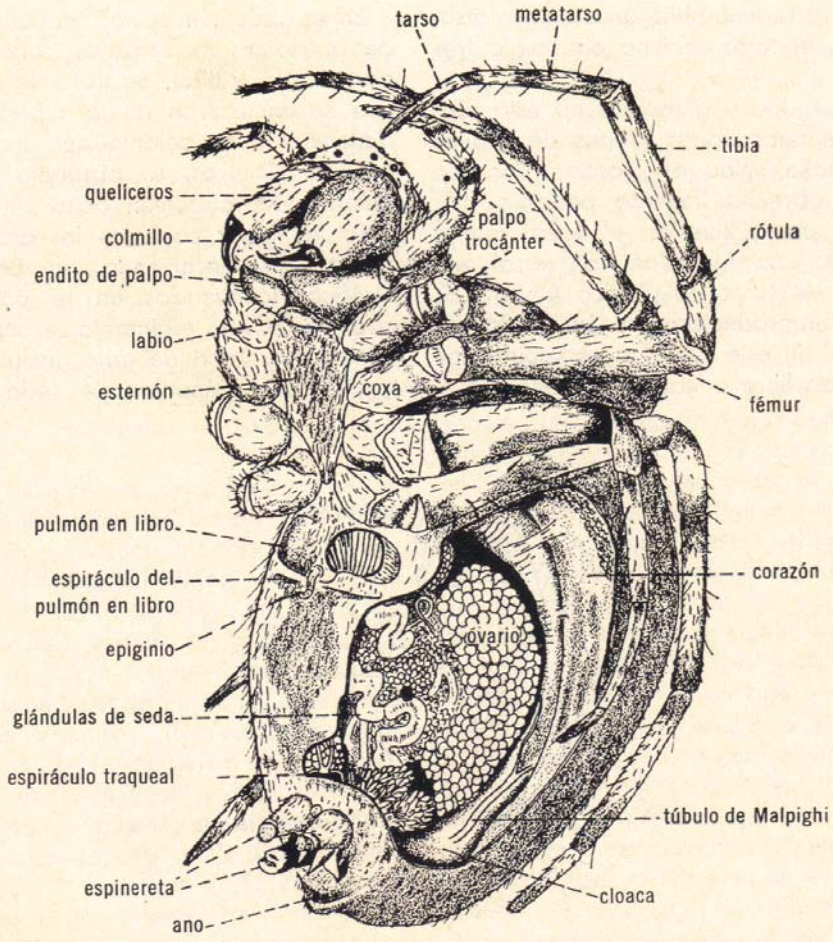


FIG. 13-23. La araña tejedora, *Araneus diadematus* (vista ventral). (Según Pfurtscheller, tomado de Kaestner.)

glándulas mismas son grandes y se hallan situadas en la mitad posterior del abdomen; los conductos de las glándulas de seda se dirigen en dirección posterior y terminan en el extremo de las espineretas, cada una de las cuales posee muchas aberturas de conductos.

La seda de las arañas es una escleroproteína que se emite en forma de líquido, sumamente fuerte y elástica; las telas que tejen algunas especies se emplean por los nativos de ciertas regiones tropicales para capturar peces, y para otros fines. La seda se endurece no por la exposición al aire, sino por el mismo proceso de su expulsión. Un filamento de seda está compuesto de varias fibras, cada una de las cuales procede de un líquido que se aporta de cada conducto. La mayor parte de las arañas producen más de un tipo de seda que deriva de un número equivalente de glándulas de seda.

La seda desempeña un papel importante en la vida de las arañas, las cuales la utilizan para diversos usos, pero no todas las familias de araña producen telas para capturar presas. Una función de la seda común a todas las arañas, además de su uso como cubierta para los huevos, es la de utilizarla como cuerda de escalada. Las arañas continuamente van dejando un hilo de seda seca detrás de ellas a medida que se desplazan. A intervalos, esta seda se fija al substrato con seda adhesiva. La cuerda de escalada actúa como un dispositivo de seguridad similar a la utilizada por los escaladores de montañas. El hecho frecuente de observar una araña suspendida en el aire, después de atrapar algún objeto, depende de que el animal conserva siempre su cuerda de escalada.

Dicha cuerda puede haber sido el origen de las familias constructoras de telas de araña que actúan como trampas. La primera tela quizá no fue más que el entrecruzamiento de filamentos de cuerdas de escalada a medida que la araña se movía dentro de un espacio limitado. El atrapamiento de insectos debería haber dotado a estas telas con una ventaja selectiva, y del prototipo inicial se produjeron por evolución diferentes formas altamente desarrolladas tales como triángulos, círculos, embudos, láminas, mallas, características de las telas de diferentes familias de arañas.

La construcción de una tela por parte de la araña es un hecho en verdad notable. La elaboración de la tela depende de factores fisiológicos y morfológicos, como por ejemplo, peso, longitud

de las extremidades, aporte de seda, apetito, y de tipos de conducta instintiva que implican integración de información sensorial y de actividad locomotora.

Debemos a los farmacólogos por lo tanto, muchos conocimientos respecto a la elaboración de telas por parte de las arañas. Estos observadores han comprobado que las alteraciones en la conducta de estos animales durante la elaboración de sus telas representa un medio excelente de diferenciación de los efectos de diversas drogas.

Muchas familias de arañas han adoptado una vida de locomoción normal y no elaboran telas trampas, aunque utilizan la seda con otros fines.

Las arañas, como la mayor parte de otros arácnidos, son carnívoras, y se alimentan sobre todo de insectos, aunque las grandes especies pueden capturar pequeños vertebrados. La presa es atrapada en una tela, como en el caso de los miembros de las familias tejedoras de dichas telas, o es capturada por miembros de grupos de cazadores muy activos. La víctima es apresada con los

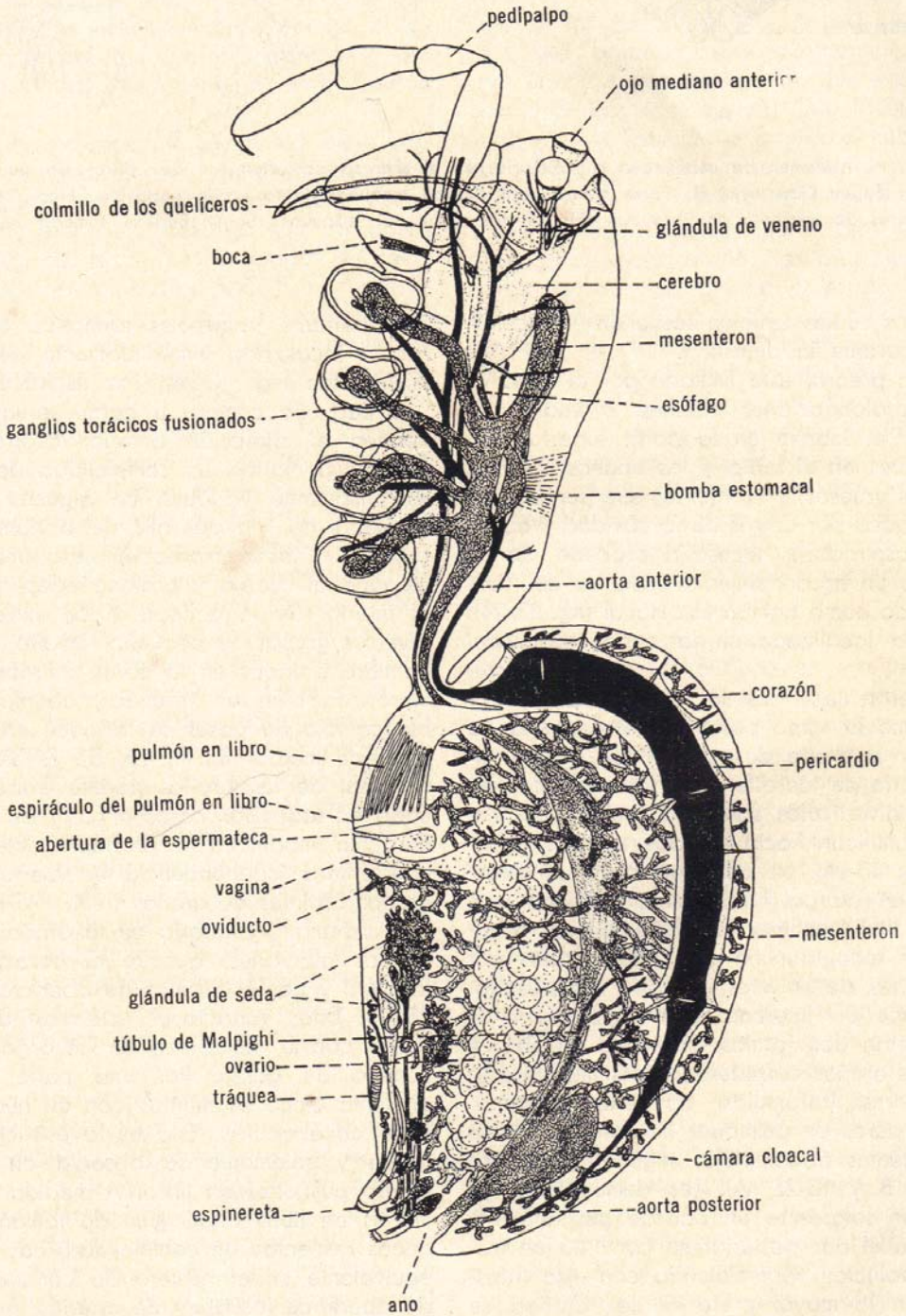


FIG. 13-24. Anatomía interna de una araña de doble pulmón. (Según Comstock.)

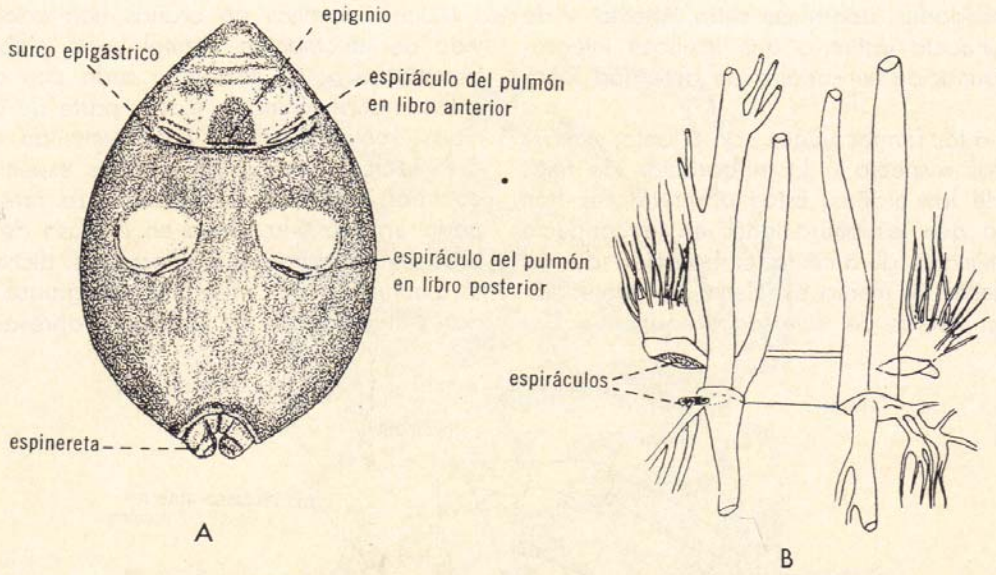


FIG. 13-25. A, Abdomen de una araña migalomorfa, en el que se advierten los dos pares de pulmones en libro (vista ventral). (Según Comstock.) B, Parte central del sistema traqueal de la araña caponida, *Nops coccineus*, en la cual ambos pares de pulmones en libro han sido reemplazados por tráqueas. (Según Bertkau, tomado de Kaestner.)

quelíceros, los cuales también sostienen y maceran los tejidos durante la digestión.

La cámara preoral está limitada por el labio al fondo, las prolongaciones coxales, o enditos, a los lados, y el labrum en la parte superior. Los pelos existentes en el labio y los enditos separan las partículas gruesas, y el líquido, que permanece, entra en la boca por detrás de la cavidad preoral. La fuerza aspiradora necesaria procede de la faringe y de un agrandamiento posterior del esófago conocido como bomba estomacal (fig. 13-24), que se halla localizada en la parte media del prosoma.

El mesenteron llena casi la totalidad del abdomen, así como la mitad posterior del prosoma. La conformación y grado de complejidad de los divertículos varía en las diferentes familias, pero en algunas los divertículos son sumamente amplios e incluso se ramifican hacia la cabeza y las extremidades (fig. 13-24). La parte posterior del intestino medio se alarga hacia atrás del abdomen para formar una cámara cloacal. Los productos de desecho son recogidos en ella y expulsados por el ano a través de un intestino corto esclerosado.

Los órganos de intercambio de gases en las arañas adoptan dos formas, pulmones en libro y tráqueas. Las arañas consideradas primitivas, como las migalomorfas (tarántulas), no tienen tráqueas, pero sí dos pares de pulmones en libro derivados de los segmentos abdominales segundo y tercero (figs. 13-22, *B* y 13-25, *A*). Los demás tipos de arañas tienen solamente un par de pulmones en libro, ya que el par posterior se convirtió en tráquea por evolución. Coincidiendo con esta transformación en la mayor parte de las arañas, se ha producido una migración posterior y fusión de las aberturas traqueales formando un solo espiráculo localizado inmediatamente delante de las espineretas (fig. 13-24). Los espiráculos llevan a una pequeña cámara a partir de la cual se extienden en dirección anterior cuatro tubos traqueales primarios. La complejidad de estos tubos es sumamente variable. En algunos grupos, son simples y no van más allá del abdomen; en otros, rebasan a los pulmones en libro proporcionando oxígeno al cuerpo y prolongándose incluso hasta el interior de la cabeza y las extremidades. En diversos grupos de pequeño tamaño, los pulmones en libro situados en la parte anterior se transformaron también en tráqueas, de manera que el intercambio de gases se produce en su totalidad por este medio (fig. 13-25, *B*). Si bien el sistema traqueal de las arañas parece haberse desarrollado en todos los casos a partir de pulmones en libro, la modificación probablemente evolucionó con entera independencia en cierto número de grupos distintos de arañas (Levi, 1967).

El sistema circulatorio de la araña es similar al de los alacranes, aunque el corazón varía en longitud y por el número de aberturas (ostia) (fig. 13-24). Estas variaciones están sin duda relacionadas con la naturaleza de los órganos de intercambio de gases. Por una parte, el corazón presenta cinco segmentos con un número equivalente de aberturas. Esta es la estructura más primitiva y solamente se observa en formas con cuatro pulmones en libro. A medida que los pulmones en libro disminuyen de tamaño y las tráqueas aumentan en complejidad, hay una pérdida equivalente en el número de cámaras cardiacas, de aberturas (ostia), y de arterias, hasta llegar a las arañas exclusivamente traqueadas, la mayor

parte de las cuales son pequeñas, y el número de aberturas está reducido a dos pares.

Otra peculiaridad del aparato circulatorio de las arañas es que la aorta anterior es mucho mayor que la posterior; así, la parte anterior del abdomen y el cefalotórax reciben mayor riego con sangre oxigenada. Las tráqueas, cuando existen, compensan esta anomalía ya que casi siempre proporcionan sangre a la parte posterior del abdomen.

La presión sanguínea en la araña en reposo es igual a la del hombre y puede duplicarse en estado de actividad o cuando el animal está listo para la muda. Esta presión también hace que las extremidades se extiendan en oposición a los músculos flexores. Se cree que la presencia de una válvula en la aorta anterior conserva la presión alta.

Las glándulas coxales no están tan bien desarrolladas en las arañas como en otros arácnidos. Los grupos considerados como primitivos poseen dos pares de glándulas coxales que se abren sobre las coxas del primero y tercer par de patas locomotoras. Dichas glándulas están muy desarrolladas en estas formas; en todas las demás solamente perduran el par anterior de glándulas, y después experimentan diversas etapas de regresión.

Si bien las glándulas coxales en muchas arañas se han reducido notablemente, desde los puntos de vista funcional y excretorio, es probable que hayan evolucionado a partir de ellas las glándulas de seda y quizá también las de veneno.

Son sin duda más importantes funcionalmente como órganos excretorios los dos tubos de Malpighi, que están unidos a la cámara cloacal en la parte posterior del abdomen (fig. 13-24). Cada túbulo se extiende en dirección anterior para ramificarse sobre los divertículos abdominales. Los desechos a base de guanina son eliminados no sólo por las células de los tubos de Malpighi, sino también por la pared cloacal. Algunas células, localizadas debajo del tegumento y sobre la superficie de los divertículos intestinales, producen también cristales de guanina. Estos productos de desecho pasan finalmente a la luz de los divertículos donde son disueltos y llevados en dirección posterior para ser eliminados por la bolsa cloacal. El color blanco de algunas arañas puede depender de la guanina almacenada en la pared corporal.

El sistema nervioso de estos animales es parecido al de otros arácnidos. Se han descrito varios ganglios independientes relacionados con el sistema digestivo. El primero de ellos es un ganglio del estomodeo situado sobre el esófago e inmediatamente detrás del cerebro; da lugar a un nervio medio único, destinado a los músculos de la faringe y del labrum. El segundo centro visceral consta de un par de ganglios, situados a cada lado de la bomba estomacal. A partir de estos ganglios se extiende un par de nervios que se dirigen hacia adelante al cerebro, y otro par que lleva dirección posterior, y se une a un tercer par de ganglios localizados más posteriormente en el prosoma. Los centros segundo y tercero inervan la bomba estomacal, y los divertículos del prosoma y abdominales del intestino.

Los ojos de algunas arañas sobrepasan a los de otros arácnidos en grado de desarrollo. Generalmente existen ocho, dispuestos en dos hileras de cuatro cada una a lo largo del borde anterior del caparazón (fig. 13-23). Con frecuencia, la disposición de los ojos es característica de ciertas familias; en las arañas lobo y en las saltadoras, los ojos están situados sobre la superficie de la mitad anterior del caparazón, con lo que existe un amplio campo de percepción visual (fig. 13-26, *B* y *C*). En unas cuantas familias de arañas el número de ojos ha quedado reducido a seis, cuatro o incluso dos, y en algunas no existen órganos visuales.

De las dos filas de cuatro ojos generalmente observadas en las arañas, los ojos medianos anteriores son de tipo directo, y todos los restantes son indirectos. Como los ojos indirectos están provistos de tapetum, el cual refleja los rayos luminosos, los ojos medios anteriores parecen obscuros o pardos, mientras que los restantes tienen color blanco perlado. En algunas familias, especialmente arañas lobo, el tapetum ha experimentado tal grado de desarrollo que estos animales pueden ser localizados y capturados fácilmente en la noche mediante el empleo de una linterna o reflector intermitente para observar la reflexión de los ojos.

En muchas arañas los ojos no pueden formar imagen debido al número insuficiente de receptores. Dicho número es mucho mayor en las especies de locomoción normal (cazadoras) que en las constructoras de telas, de vida sedentaria; en las primeras, los ojos son importantes para descubrir el movimiento y localizar objetos. Sin embargo, las arañas saltadoras son las únicas especies de marcha normal capaces de percibir una imagen neta. En esta familia, el número de receptores es muy grande, especialmente en los ojos medianos anteriores, en los cuales los extremos afilados de las células retinianas son muy estrechos y compactos. Todas las arañas son muy cortas de vista, debido a la falta de cualquier tipo de mecanismo de acomodación. Este obstáculo ha sido vencido en las arañas saltadoras en muchos casos por aumento en la profundidad de los ojos medianos anteriores que adquirieron así el aspecto de estructuras tubulares (fig. 13-26, *A*). Algunos miembros de esta familia, como las especies del género *Phidippus*, pueden percibir un objeto a más de 30 cm de distancia.

Igual que algunos insectos y crustáceos, ciertas arañas (como *Agelena*, tejedora de telas en em-

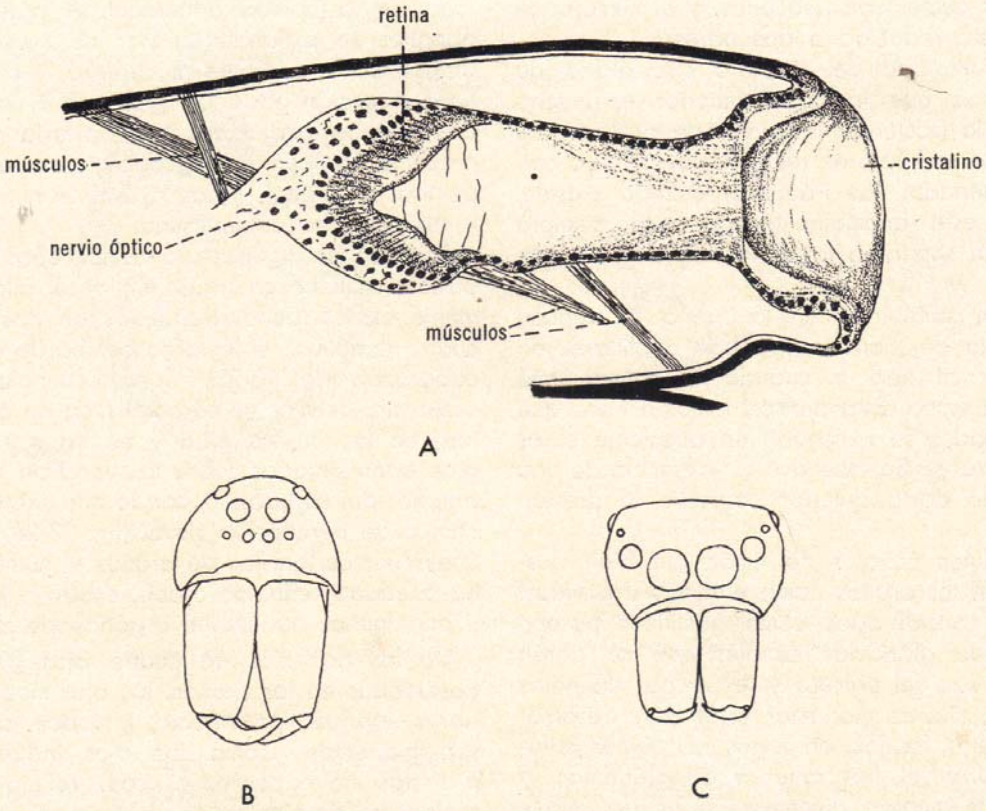


FIG. 13-26. A, Ojo anterior medio de la araña saltadora, *Salticus scenicus* (corte sagital). (Según Scheuring, tomado de Kaestner.) B, Cabeza y quelíceros de la araña lobo, *Lycosa aspersa*, mostrando una modalidad de ojo (vista anterior). C, Cabeza y quelíceros de la araña saltadora, *Icius elegans*, en la que se advierten otros tipos de organización de los ojos (vista anterior). (B y C según Kaston.)

budo, y la araña lobo *Arctosa*) utilizan la luz del sol y la polarizada de la atmósfera para orientarse en el medio en que viven. *Arctosa*, especie ampliamente estudiada, utiliza el ángulo del sol además de la luz atmosférica polarizada, y posee un reloj interno, que corrige el cambio del ángulo durante el curso del día.

Después de los ojos, son los pelos sensoriales los segundos en importancia para brindar a las arañas información ambiental, y en las especies sedentarias tienen indudablemente importancia máxima como órganos de los sentidos. Estos órganos, aislados o en grupos, en forma de hendidura están situados sobre toda la superficie del cuerpo y muy desarrollados en las arañas. Estudios efectuados en especies tejedoras de telas han permitido comprobar que los órganos liriformes en la unión entre tarso y metatarso (los dos últimos segmentos de las patas) capacitan a la araña para discriminar frecuencias de vibración transmitidas por los hilos de seda de la tela. Pueden reconocerse las crías en etapas muy tempranas del desarrollo en especies caracterizadas por la permanencia de las mismas en la tela parenteral después de maduración. La araña puede también discernir el tamaño de la presa atrapada o incluso el tipo de insecto, cuando dicho insecto es una especie que produce vibraciones en forma de zumbido. Las arañas mismas pueden originar señales vibratorias. El macho a veces pellizca los hilos

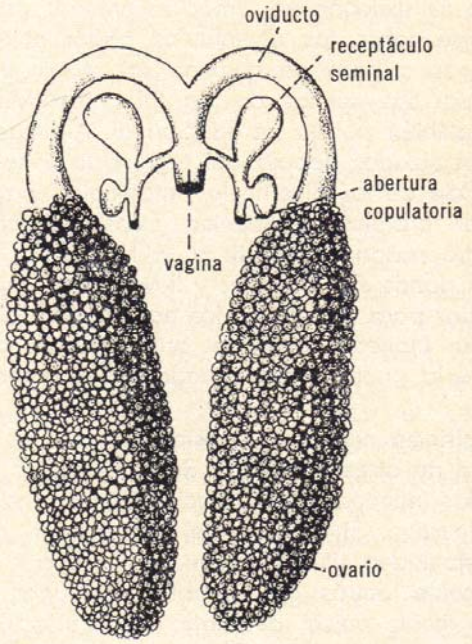


FIG. 13-27. Aparato reproductor de una araña hembra. (Según Millot.)

de la tela de la hembra, o la madre puede producir señales vibratorias, que son identificadas por las crías.

Poseen también estos animales quimiorreceptores en su intestino anterior, ya que ciertos insectos provistos de aguijón o punzantes son rechazados como alimento después de capturados y muertos. Se confirma este hecho cuando se administran a las arañas presas "condimentadas" experimentalmente con quinina u otras substancias (Millot, 1949).

Los quimiorreceptores para el gusto están localizados en el interior de una corta banda a cada lado de la región central de la faringe.

Reproducción y evolución natural. Los ovarios de la hembra constan de dos sacos paralelos alargados situados en la parte ventral del abdomen (figs. 13-23, 13-24 y 13-27). El epitelio germinal da origen a los oocitos, los cuales durante el proceso de desarrollo y agrandamiento hacen prominencia hacia afuera a partir de la luz del ovario. Durante la formación del huevo, esto da lugar a que el ovario tenga el aspecto de un racimo de uvas. En la hembra grávida, los ovarios pueden ocupar dos terceras partes o más del abdomen. Las células epiteliales no implicadas en la formación del huevo secretan una substancia adhesiva utilizada para aglutinar los huevos en el capullo. A la madurez, los huevos se rompen en la luz del ovario y pasan a un oviducto curvo que parte de cada ovario. Cada oviducto se dirige hacia adelante, después hacia abajo, y hacia la línea media, y converge para formar un tubo mediano (fig. 13-27). Este tubo se extiende ventralmente y hacia atrás para unirse con una corta vagina quitinosa, la cual desemboca en la parte media del pliegue epigástrico.

Asociado con la vagina y el útero, existen dos o más receptáculos y glándulas seminales (fig. 13-27). En la mayor parte de las arañas, existen aberturas separadas hacia el exterior conectadas internamente a la vagina. Estas aberturas externas están destinadas a la recepción del órgano copulatorio del macho durante el apareamiento, y localizadas inmediatamente delante del surco epigástrico sobre una placa especial esclerosada llamada epiginio. La fecundación coincide con la puesta de huevos, algún tiempo después del apareamiento. El semen es almacenado en los receptáculos seminales, o espermatecas, hasta el momento de la puesta.

El sistema reproductor del macho es relativamente sencillo. Los testículos constan de dos grandes tubos situados ventralmente a cada lado del abdomen. Cuando los espermatozoos abandonan los testículos, se dirigen hacia adelante por dos conductos espermáticos enrollados, que se extienden hacia abajo y se abren al exterior por un poro genital único en la parte media del surco epigástrico.

Los órganos copulatorios del macho no se conectan a las aberturas del conducto espermático, sino que están situados en los extremos de los pedipalpos. El segmento tarsal de estos apéndices ha experimentado modificación para formar una estructura destinada exclusivamente a la transmisión de espermatozoos. En términos generales, cada palpo consta de un reservorio en forma de bulbo a partir del cual se extiende un conducto eyaculador (fig. 13-28, *B* y *C*), que conduce a una proyección a modo de pene llamada émbolo. En reposo, el bulbo y el émbolo se adaptan en el interior de una cavidad, el alveolo, a un lado del segmento tarsal.

Durante el apareamiento (fig. 13-29, *A*), dicho segmento tarsal se llena de sangre, haciendo que el bulbo y el émbolo se extiendan y proyecten fuera del alveolo (fig. 13-28, *D*). El émbolo es entonces insertado en una de las aberturas reproductoras de la hembra que llegan a los receptáculos seminales.

En algunos grupos de arañas que se consideran primitivas, los órganos de los palpos se han conservado simples y constan solamente de las partes básicas previamente descritas (fig. 13-28, *B*). En casi todas las familias, sin embargo, los palpos han experimentado complicación mucho mayor por la adición de buen número de partes accesorias, tales como conductores, apófisis bulbares, y otras diversas prolongaciones (fig. 13-28, *D*). Estas estructuras, en combinación con el epiginio de la hembra de aspecto esclerosado, pueden ayudar en la orientación del palpo y en la inserción del émbolo en las aberturas femeninas.

La estructura del palpo y el epiginio permanece relativamente constante en cada especie, pero difiere de una a otra. Como consecuencia, estos órganos constituyen características estructurales primarias utilizadas por los araneólogos para clasificar e identificar las especies. Los sistemas reproductores del macho y de la hembra y los órganos de los palpos del primero no se forman por completo hasta después de la última muda. El macho carga o llena los pedipalpos con espermatozoos de la siguiente manera: primero teje una tela espermática diminuta, o produce por lo menos un filamento de seda, sobre el cual eyacula un glóbulo de semen (fig. 13-28, *A*). A continuación, los palpos son sumergidos en el glóbulo hasta que todo el semen queda incluido en sus reservorios. Con los palpos repletos, la araña macho busca a la hembra con la cual se aparea.

En muchas especies de arañas se han producido por evolución conductas sumamente complejas. Los estímulos químicos pueden ser importantes en el desencadenamiento de las respuestas del macho. Por ejemplo, sabemos que una substancia del cuerpo de la hembra inicia las maniobras de cortejo en algunas arañas lobo. Confirma la existencia de tal substancia el hecho de que el macho

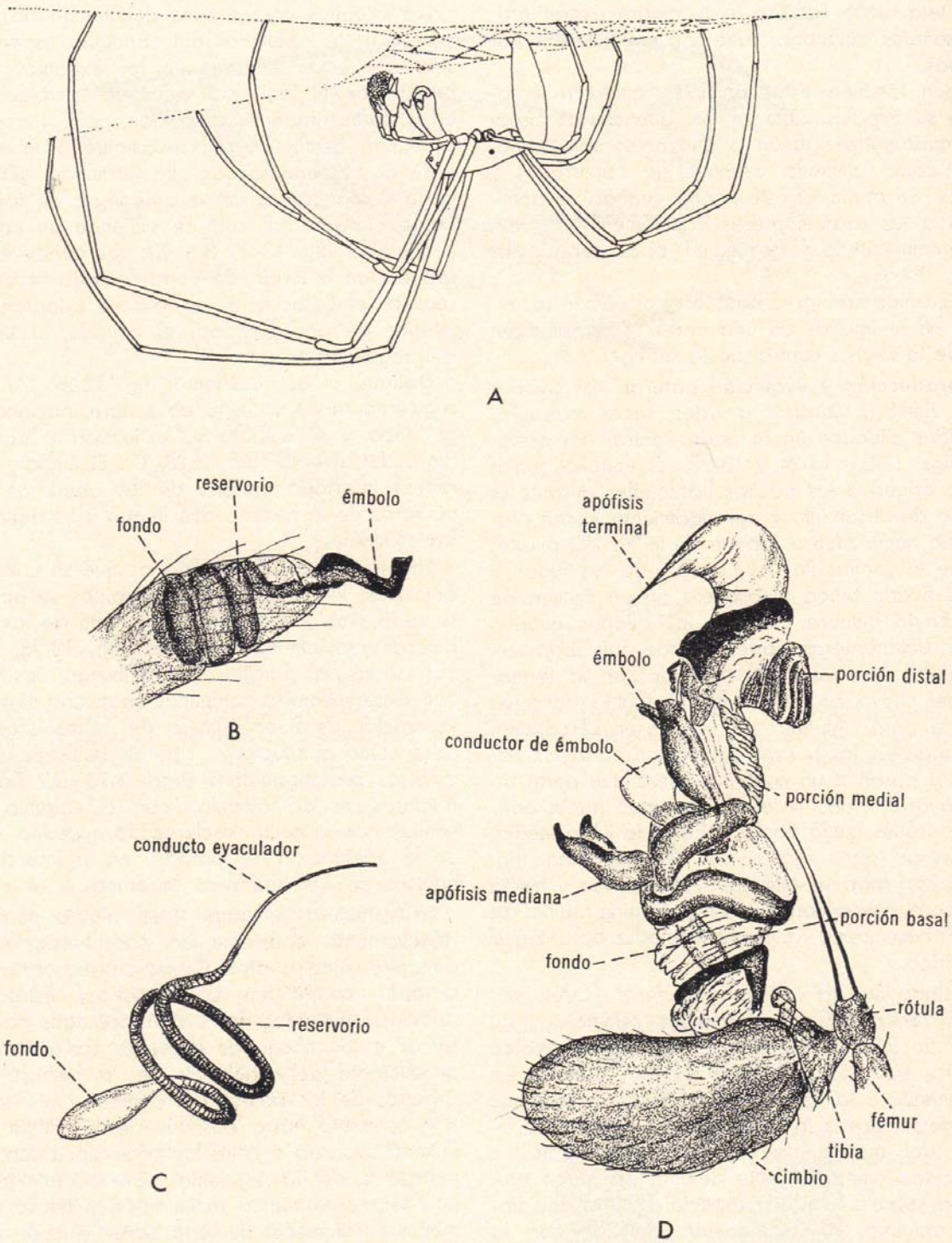


FIG. 13-28. *A*, Araña tetragnata macho en una membrana espermática, llenando los palpos a partir de glóbulos de semen. (Según Gerhardt, tomado de Millot.) *B*, Palpo simple de *Filistata hibernalis*. *C*, Receptáculo seminal, porción del palpo masculino que contiene semen. *D*, Palpo complejo de la araña tejedora, *Aranea frondosa*, en estado de dilatación. (*B* a *D*, según Comstock.)

corteje la pata seccionada de una hembra, o los desechos evaporados del cuerpo de la misma.

Las hembras responden a gran variedad de estímulos producidos por el macho. En las especies sedentarias que tejen telas, el macho a menudo toca o puntea los hilos de la tela, produciendo vibraciones que son descubiertas y reconocidas por la hembra. A veces el macho es tan pequeño que trepa sobre el cuerpo de la hembra sin que ésta lo advierta (por ejemplo, en *Mastophora bisaccata*, la hembra tiene una longitud media de 12 mm y el macho de 1.85 mm.

Las formas de marcha normal o cazadoras muestran una conducta de cortejo que podemos calificar de única. La aproximación o enfoque puede ser directo, el macho salta sobre la hembra, palpa su cuerpo con los pedipalpos y patas, y produce en la misma un estado cataléptico. En familias con sentido de la vista bien desarrollado, las maniobras de cortejo adoptan forma de danza y de posturas diversas ejecutadas por el macho frente a la hembra (fig. 13-28, *B*). Estas maniobras implican diversos movimientos y la ondulación de apéndices, que a menudo ostentan colores brillantes. Para más detalles respecto a este tema remitimos al lector a la obra *American Spiders*, de Gertsch (1949).

Algún tiempo después de la copulación, las hembras ponen sus huevos en número que puede alcanzar hasta 3 000, en una o varias tandas, según las especies. Inmediatamente antes de depositar los huevos, la hembra teje una pequeña lámina y los huevos son fecundados con los espermatozoos depositados a medida que llegan a la lámina de seda. A continuación es tejida una segunda lámina sobre la masa de huevos. Las dos láminas quedan selladas en sus bordes, y generalmente reciben una cubierta adicional de seda, de manera que adoptan una forma esférica a la que se da el nombre de capullo (fig. 13-30, *A*). El capullo queda adherido a la tela (en las familias que tejen ésta), oculto en el refugio de la araña, o se adhiere a las espineretas, y es llevado de un lado a otro por la madre (como en las arañas lobo y en algunas otras). En muchas especies de arañas la hembra muere una vez terminado su capullo; en otras puede sobrevivir junto con las crías durante algún tiempo después de la maduración de éstas.

Las crías maduran en el interior del capullo y permanecen en el mismo hasta que experimentan la primera muda. En términos generales, salen del capullo a últimos de verano y otoño, o en la primavera siguiente. En las crías de muchas especies, así como en los adultos y algunas formas pequeñas, se observa un fenómeno conocido como aerostación, que ayuda a la dispersión de las especies. Al abandonar el capullo, la pequeña araña se trepa a lo alto de las ramas o yerbas más cercanas; libera un hilo de seda, y tan pronto

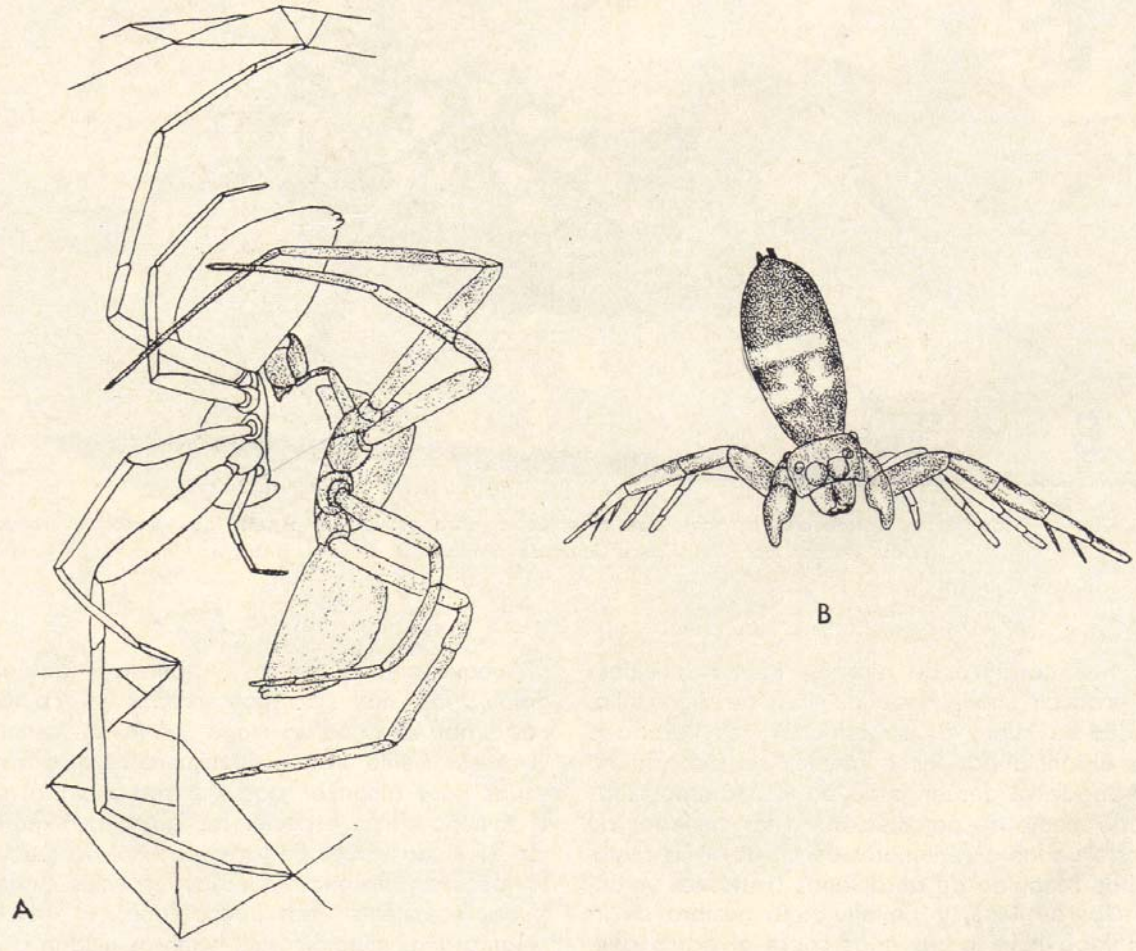


FIG. 13-29. A, Posición de apareamiento de *Chiracanthium* (macho sombreado). (Según Gerhardt, tomado de Kaston.) B, Postura de cortejo de la araña saltadora macho, *Gertschia noxiosa*. (Según Kaston.)

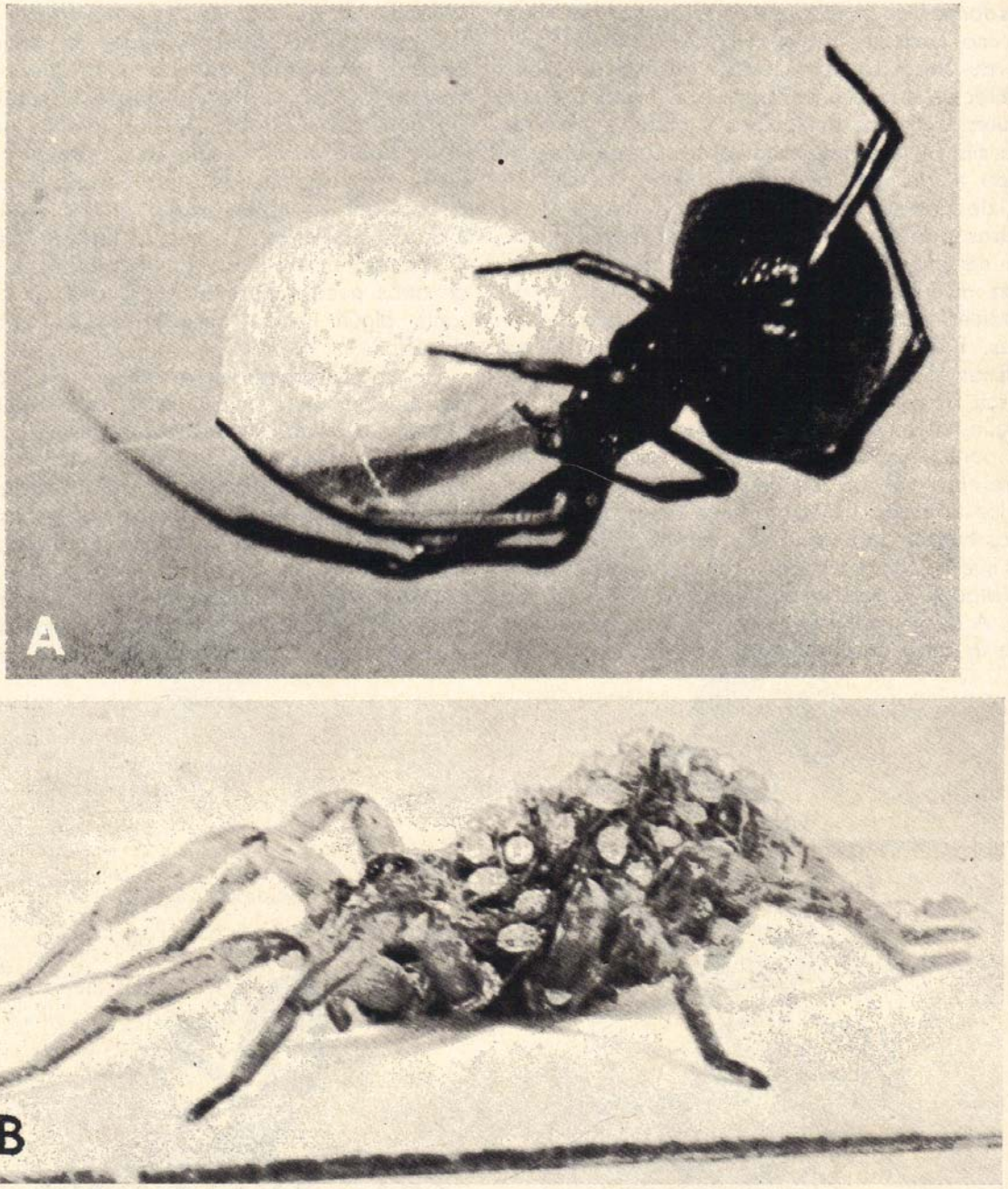


FIG. 13-30. *A*, Viuda negra, *Latrodectus mactans*, con receptáculo para huevos. *B*, Araña lobo hembra llevando las crías. (Ambas por Van Riper, Colorado Museum of Natural History.)

como hay corriente de aire de fuerza suficiente para producir una especie de tirón de dicho hilo, la araña se libera de su asidero y es llevada a cierta distancia por las corrientes de aire. Se ha comprobado el descenso de arañas transportadas por este medio de aerostación en las cubiertas de barcos situados a centenares de millas de la costa, y se han recogido de aeroplanos o aviones volando a más de 1 200 m de altura. La hembra de la araña lobo lleva a sus crías sobre el dorso después de la maduración (figura 13-30, *B*). Las crías se dispersan gradualmente por cierto tiempo.

Aunque algunas de las "tarántulas" (arañas migalomorfas) han sido conservadas en cautividad hasta por 25 años, la mayor parte de las arañas viven solamente un año. El número de mudas necesarias para alcanzar madurez sexual varía, según el tamaño de la especie. Las grandes, experimentan 15 mudas antes de la etapa final de crecimiento peculiar, mientras que las especies pequeñas mudan solamente unas pocas veces.

Las arañas migalomorfas hembras mudan a intervalos periódicos después de que han logrado alcanzar la madurez.

RESUMEN SISTEMATIZADO DEL ORDEN ARANEAE

Suborden Orthognatha (migalomorfas). Este suborden incluye las "tarántulas" y arañas escotillón o trampa (fig. 13-31). Existen numerosos representantes en Norteamérica; son más bien grandes, poseen dos pares de pulmones en libro, dos pares de glándulas coxales, y el colmillo de los quelíceros se articula en el mismo plano que el eje longitudinal del cuerpo.

Suborden Labidognatha (araneomorfas). Es éste el suborden más nutrido e incluye la mayor parte de las arañas. Con pocas excepciones, solamente existe un par de pulmones en libro, y en todos los casos el plano de articulación de los quelíceros forma ángulos rectos con el eje longitudinal del cuerpo.

Las araneomorfas pueden dividirse en dos grupos ecológicos, tejedoras de tela y formas de locomoción normal. Las primeras incluyen familias más o menos sedentarias que atrapan a sus presas en telas de seda. Asociada con sus actividades de elaborar dichas telas destaca la conservación de tres pinzas tarsales; la pinza media o mediana pequeña se utiliza para enganchar los hilos de seda de la tela, facilitando así el desplazamiento sobre la misma. A continuación se describen algunas de las familias más numerosas y frecuentes de este grupo.

Familia Pholcidae. Formada por especies pequeñas con frecuencia de patas largas, parecidas a falángidos que presentan este último carácter. Los miembros de esta familia tejen pequeñas telas de hilos enmarañados que forman refugios protectores. Varias especies suelen vivir en casas y, con otras variedades también elaboradoras de tela, son las productoras de las llamadas telarañas.

Familia Theridiidae. Forman estas especies una gran familia de tejedoras de tela conocidas como arañas con pie de peine por la presencia de una serie de espinas dentelladas en el cuarto tarso. Estas espinas peinan o cardan una banda de seda

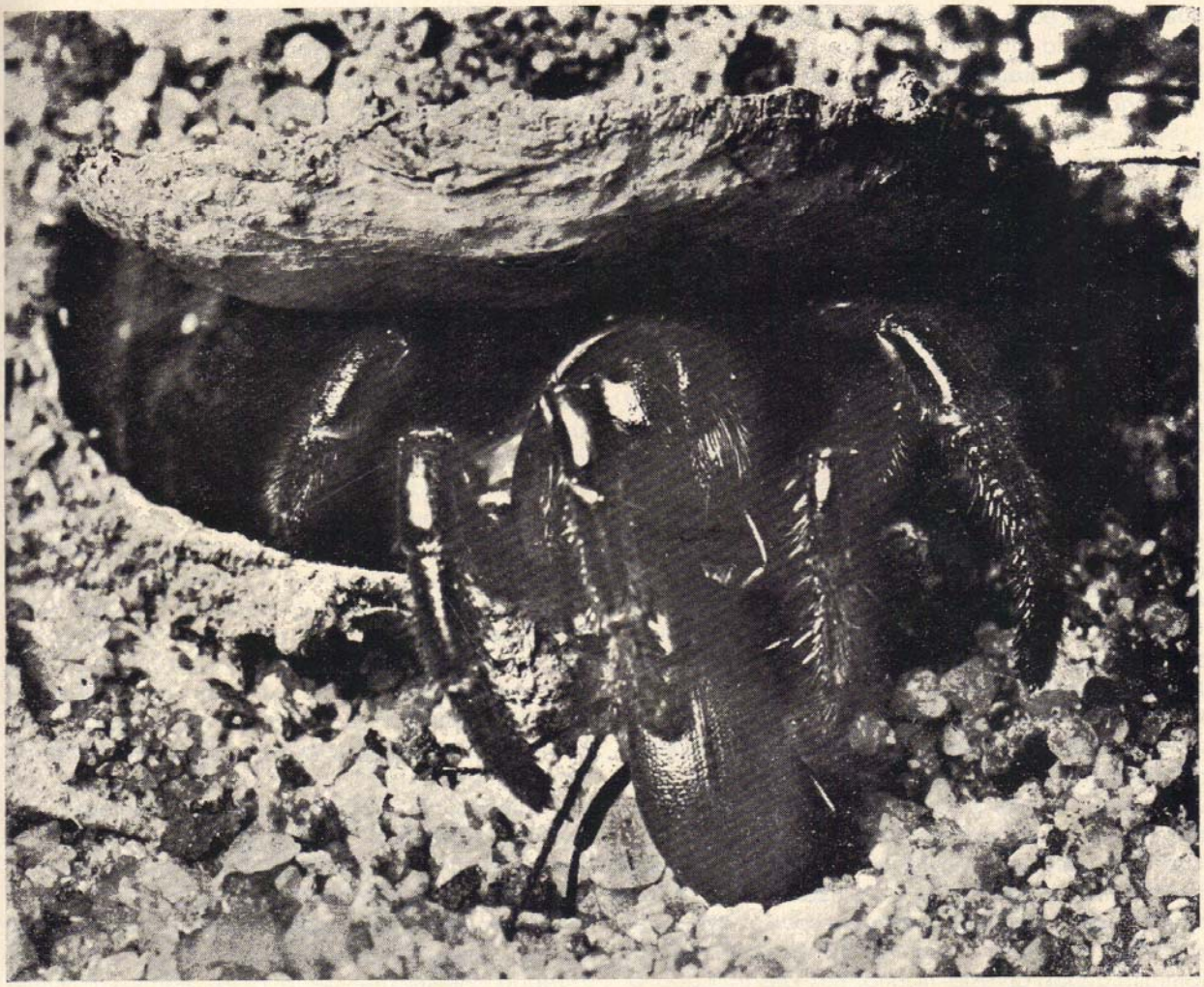


FIG. 13-31. Araña trampa o escotillón capturando un escarabajo. (Por W. Van Riper, Colorado Museum of Natural History.)

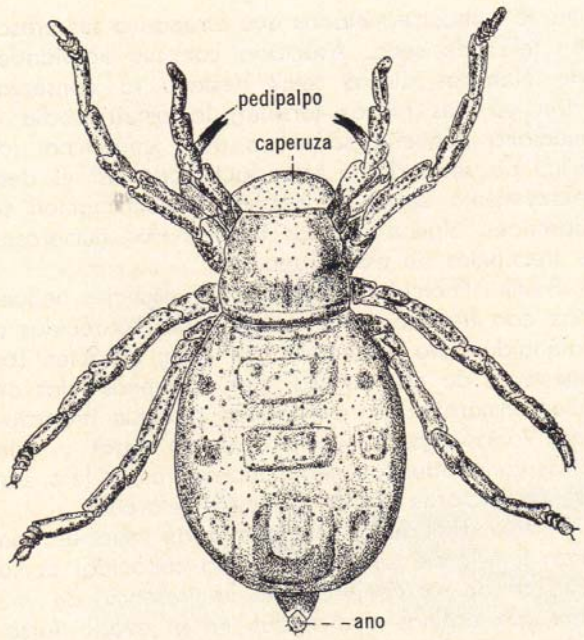


FIG. 13-32. *Ricinoides*, un ricinúlido. (Según Millot.)

que utilizan para amarrar la presa. Pertenecen a esta familia la viuda negra, *Latrodectus*, y una de las arañas caseras más comunes, *Achaearanea tepidariorum*.

Familia Araneidae. Arañas que tejen en un círculo. Los miembros de esta familia elaboran telas circulares. Muchas especies tienen gran tamaño y colores brillantes, como la araña negra y amarilla de los huertos y jardines conocida como *Argiope aurantia*.

Familia Linyphiidae. Arañas de telas en lámina. Las telas tejidas por estos animales son láminas o cuencos horizontales de seda. Las especies grandes forman sus telas en la vegetación; el mayor número de especies diminutas incluidas en esta familia viven en el mantillo y en hojas caídas.

Familia Agelenidae. Arañas productoras de telas en forma de embudo. Este grupo de arañas son más afines y guardan relación más estrecha con ciertos grupos de arañas cazadoras. La tela forma un embudo, cuyo extremo estrecho actúa como refugio para la araña. Elaboran estos animales la tela sobre vegetación densa o en grietas de palos o rocas, siendo fácilmente visibles especialmente sobre el pasto cubierto de rocío.

Las familias de locomoción normal o cazadoras no utilizan la seda para capturar presas, y por ello nunca tejen tela. La presa es capturada directamente saltando o abalanzándose sobre ella. Como consecuencia, en gran número de estas familias ha desaparecido la pinza tercera o media del tarso que utilizan otras especies para trepar por las telas. Como cabía esperar, en las formas cazadoras está mucho más desarrollado el sentido de la vista que en las tejedoras de telas de vida sedentaria. Las siguientes familias presentan las características más distintivas y se encuentran con suma frecuencia.

Familia Lycosidae. Arañas lobo. Poseen estos animales movimientos rápidos, son peludas y de color pardo y negro. Son más activas durante la noche, y miembros frecuentes de la fauna terrestre.

Familia Pisauridae. Arañas pescadoras. Esta familia se parece algo a las arañas lobo por su aspecto, pero sus patas son más largas. Son frecuentes en las orillas de lagos, charcas y arroyos.

Familia Thomisidae. Arañas cangrejo. Esta familia y la siguiente suelen cazar sobre la vegetación. Deben su nombre de arañas cangrejo a sus movimientos, parecidos a los de este animal y a la posición de sus patas.

Familia Salticidae. Arañas saltadoras. Las especies de esta familia poseen un cuerpo fuerte y capaz de saltar cortas distancias. Ostentan a menudo colores brillantes y poseen el mejor aparato de la visión de todas las arañas. Muchas especies viven en regiones templadas y tropicales del mundo.

Orden Ricinulei

Los ricinúlidos forman un pequeño orden de arácnidos del que han sido descritas 14 especies. Se encuentran en Africa *(Ricinoides)* y en América *(Cryptocellus)* desde Brasil a Texas. Se han obtenido de la tierra vegetal y cuevas, y parece ser que necesitan ambiente húmedo.

Poseen estos animales cuerpo fuerte, y miden de 5 a 10 mm de longitud (fig. 13-32). La cutícula es muy gruesa y a menudo con dibujos esculpidos. El prosoma está cubierto de un solo caparazón por arriba, y por las coxas de los apéndices en la parte inferior. Adherido al borde anterior del caparazón se observa una estructura en forma de capuchón o caperuza, que puede levantarse y bajarse. Cuando se baja, esta caperuza cubre la boca y los quelíceros. Estos últimos poseen dos segmentos en forma de pinzas. Los pedipalpos son más cortos que las patas y terminan también en pequeñas pinzas, pero no son tan grandes como los descritos en los alacranes y seudoalacranes. Las patas no están modificadas salvo en el macho, y los movimientos son lentos y perezosos. El tercer par de extremidades en el macho ha experimentado modificación para convertirse en órganos copuladores.

El abdomen está estrechado por delante, formando un pedicelo unido al prosoma, y por detrás forma un tubérculo corto portador del ano en su extremo. Los nueve segmentos que componen el abdomen están fusionados y sumamente esclerosados.

Nada sabemos respecto a los hábitos alimenticios de los ricinúlidos, si bien su aparato digestivo

es casi idéntico al de otros arácnidos. Sin embargo, los divertículos del intestino medio están orientados paralelamente al aparato central; los órganos excretorios consisten en túbulos de Malpighi y un par de glándulas coxales. Estas últimas se abren entre las coxas del primero y segundo apéndices locomotores. El aparato circulatorio está degenerado, y los órganos de los sentidos se limitan a pelos o vellosidades táctiles.

El intercambio de gases tiene lugar por las tráqueas, pero las aberturas apareadas no son abdominales, como en la mayor parte de otros arácnidos, sino que se encuentran localizadas a cada lado en el ángulo posterior y lateral del prosoma. También, las cámaras auriculares dan lugar no a unos cuantos troncos, que más tarde se ramifican, sino a centenares de túbulos esclerosados diminutos que riegan directamente los diversos órganos del prosoma.

El tercer apéndice locomotor del macho se ha modificado para formar un órgano copulador. Tres segmentos de esta extremidad se dirigen hacia afuera en forma de gancho sobre un lado, y son portadores de una prolongación que se utiliza para transferir el espermatóforo.

Se sabe relativamente poco respecto a la puesta de huevos y al desarrollo temprano. Sin embargo, se ha descrito una "larva" de seis patas, parecida a la de los ácaros y garrapatas.

Orden Opiliones

El orden Opiliones, o falángidos, incluye arácnidos bien conocidos de extremidades largas que reciben el nombre de falangios o segadores (fig. 13-33). Estos animales viven en climas templados y tropicales y todos ellos prefieren hábitat húmedos. Abundan en los bosques, sobre troncos de árboles y hojas caídas, en mantillo y en cuevas. Muchas especies son nocturnas, mientras otras despliegan actividad diurna.

La longitud promedio del cuerpo es de 5 a 10 mm, sin incluir las patas, pero algunas de las formas gigantes tropicales tienen 20 mm, y la longitud de sus extremidades llega hasta 160 mm. En oposición con éstas existen formas muy pequeñas parecidas a ácaros que nunca sobrepasan 1 mm de longitud.

El prosoma de los falángidos se halla ampliamente unido al abdomen sin constricción entre las dos divisiones (fig. 13-34, *A*). Como consecuencia, el cuerpo es de forma elíptica. En el centro del caparazón prosómico simple se aprecia un tubérculo de forma y tamaño variables, que ostenta un ojo a cada lado. En algunos grupos, como aquellos del género *Caddo*, el tubérculo se prolonga casi por toda la anchura del caparazón, de manera que los ojos aparecen entre los lados del caparazón y no en la línea media.

A lo largo de los bordes anteriores y laterales de dicho caparazón destaca la presencia de las aberturas de un par de glándulas del olfato (fig. 13-34, *A*). Se ha dicho que las secreciones de estas glándulas tienen un olor acre parecido al de ácido nítrico, avellanas rancias o cáscaras de nuez.

Los quelíceros son pequeños, delgados y triarticulados, y los dos últimos segmentos forman un par de pinzas. Los pedipalpos suelen parecerse a patas, y son similares a los observados en arañas, aunque en algunos grupos el tarso posee un gancho largo en forma de pinza que se pliega hacia atrás para constituir una pinza auténtica. Cada coxa es portadora de una prolongación (endito), que se prolonga hacia la parte anterior (fig. 13-34, *B*).

Las patas en la mayor parte de los falángidos son sumamente largas y delgadas y sobrepasan en muchas veces la longitud del cuerpo (fig. 13-33). El tarso está siempre multisegmentado con muchos artejos, y como consecuencia es muy flexible. La marcha normal de los falángidos es lenta y cauta, pero cuando se les hostiga, estos animales pueden correr con gran rapidez. Cada coxa del primero y segundo pares de patas, como las de los pedipalpos, es portadora de una prolongación anterior, o endito.

El abdomen es netamente segmentado, y aunque compuesto de nueve o diez somitas, solamente siete son visibles. Los esternitos de los dos primeros segmentos abdominales se fusionan para formar una placa que recibe el nombre de opérculo, la cual ha emigrado hacia adelante y se encuentra entre los dos últimos pares de coxas (fig. 13-34, *B*). En el opérculo destaca la presencia de las aberturas genitales.

En oposición a otros arácnidos, los segadores son prácticamente omnívoros. Las especies de Norteamérica y europeas se alimentan de pequeños invertebrados, de materia animal muerta y de trozos de frutas y vegetales.

La presa o el alimento es tomado por los pedipalpos, de donde pasa a los quelíceros, los cuales lo sostienen y trituran. Los enditos coxales de los apéndices se utilizan entonces para pasar el alimento a la boca. La aspiración corre a cargo de la faringe y, a diferencia de lo que ocurre en otros arácnidos, el alimento ingerido no se limita a material líquido, sino que incluye pequeñas partículas. Así, pues, una gran parte de la digestión tiene lugar en el intestino medio. Estos arácnidos no toleran periodos prolongados de privación de agua y alimento como muchas arañas.

La excreción se produce por un par de glándulas coxales, que se abren a cada lado entre las coxas tercera y cuarta; la respiración se efectúa por tráqueas, probablemente no homólogas de las de otros arácnidos. Los espiráculos están situados a cada lado del segundo esternito, y en el segador activo de patas largas existen espi-

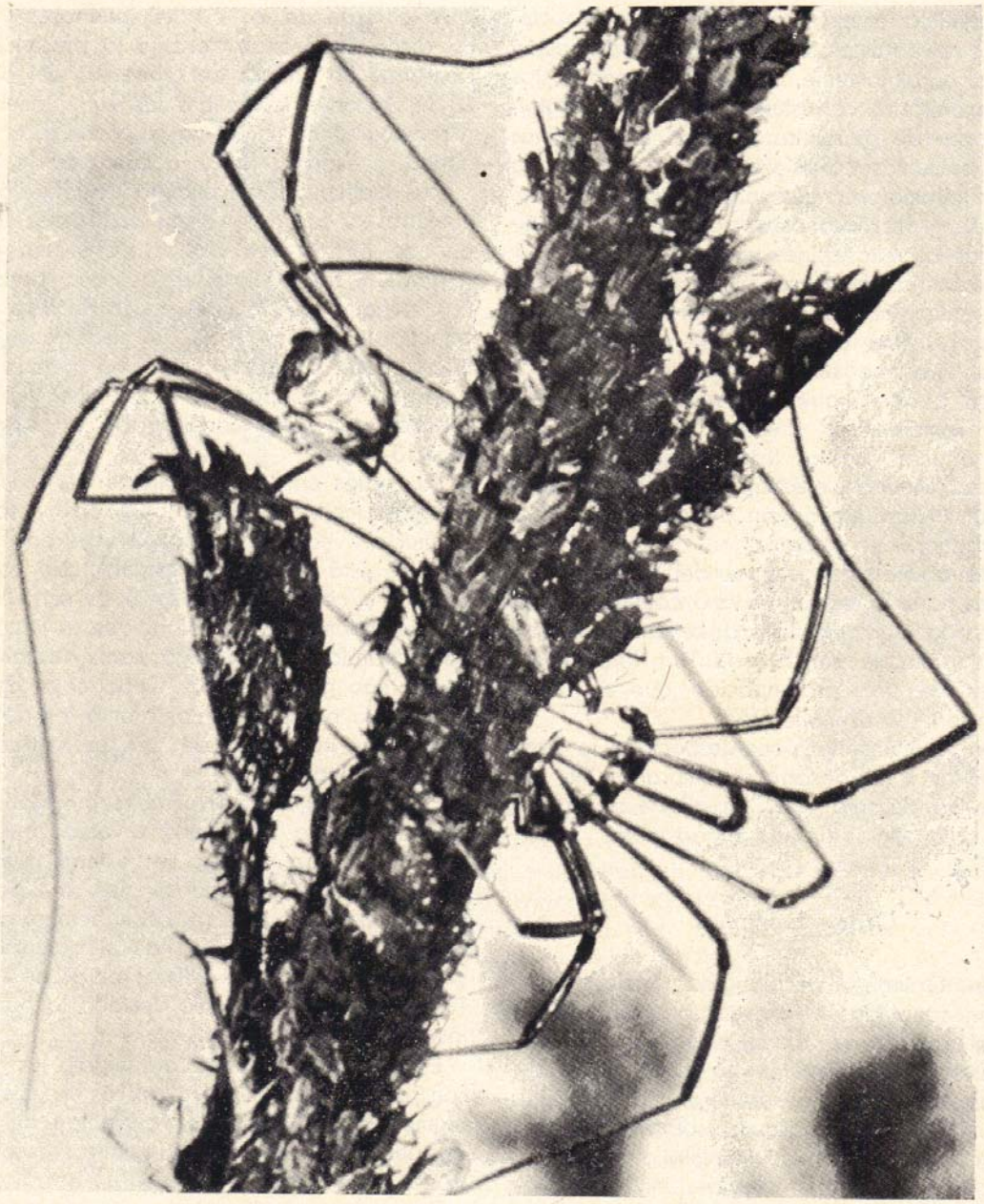


FIG. 13-33. Dos segadores (opiliónidos) en un brote de rosal infestado por un afídido. (Por E. W. Teale.)

ráculos secundarios a nivel de las tibias. Los órganos de los sentidos constan de dos ojos directos, pelos táctiles, y órganos liriformes, situados sobre el prosoma y los apéndices.

El sistema reproductor de la hembra incluye un ovipositor u oviscapto, estructura que no existe en otros arácnidos salvo en algunos ácaros (fig. 13-35). En los falángidos, el ovipositor es un órgano tubular que se encuentra en la parte ventral media del abdomen. Sus paredes poseen anillos esclerosados unidos por membranas extensibles. La estructura en su totalidad se halla en el interior de una vaina, y en el momento de la puesta de huevos este órgano se proyecta a cierta distancia fuera del orificio genital.

El apareamiento no es precedido en estos animales de maniobra alguna de cortejo, aunque los machos luchan con otros por la posesión de la hembra. El macho se enfrenta a la hembra y proyecta un pene tubular, que generalmente pasa entre los quelíceros de la hembra antes de penetrar en el orificio femenino. Bishop (1949) afirma que el apareamiento es frecuente y al azar entre los individuos de este grupo.

Poco después del apareamiento, la hembra busca un lugar húmedo para depositar sus huevos; extiende el largo ovipositor, y cuando encuentra un lugar adecuado, como tierra vegetal, mantillo, musgo o maderas podridas, el ovipositor penetra en el substrato y deposita los huevos (fig. 13-35).

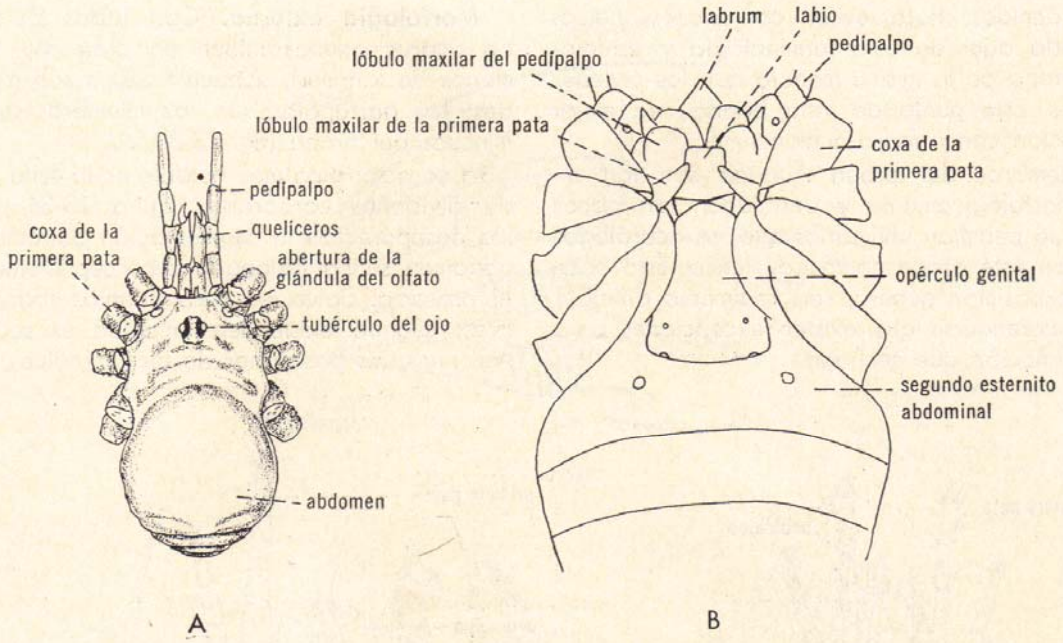


FIG. 13-34. A, El opiliónido, *Leiobunum flavum*, con las bases de las extremidades solamente (vista dorsal). La segmentación del abdomen de esta especie no es tan manifiesta como en otros opiliónidos. (Según Bishop.) B, Superficie ventral de *Phalangium*. (Según Hansen y Sörensen, tomado de Berland.)

El número de huevos en cada puesta es de varios centenares, y durante la vida de la hembra se depositan varias tandas. En las regiones templadas la vida del animal se prolonga durante un año aproximadamente. El individuo puede invernar en el interior de un huevo, o como inmaduro, lo cual depende del momento de la maduración. Se ha informado de partenogénesis en cierto número de especies.

Orden Acarina

El orden Acarina, que incluye ácaros y garrapatas, es sin duda el más importante entre los arácnidos desde el punto de vista de la economía humana. Muchas especies son parásitas del hombre, de sus animales domésticos, y de sus cosechas, mientras otras destruyen los alimentos y otros productos. Los ácaros figuran como uno de los grupos más ubicuos del reino animal. Se encuentra fauna acarina incluso en regiones polares, desiertos, y manantiales de aguas minerales. Las especies terrestres son muy abundantes, sobre todo en el musgo, hojas caídas, mantillo, suelo, maderas podridas, y residuos de todas clases. El número de individuos es enorme, sobrepasando seguramente al resto de los órdenes de arácnidos. Una pequeña muestra de tierra vegetal recogida del suelo de un bosque contiene a menudo centenares de individuos que pertenecen a muchas especies. A pesar de su abundancia, no se conoce todavía bien la taxonomía y biología de los ácaros si las comparamos con otros órdenes de arácnidos importantes.

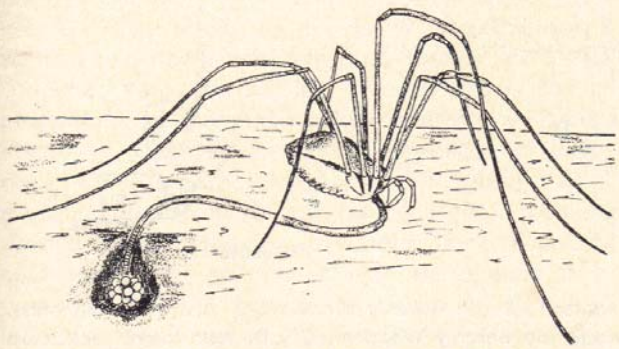


FIG. 13-35. Hembra de opiliónido, *Leiobunum rotundum*, depositando huevos en el terreno. (Según Henkin, tomado de Kaestner.)

Dada la importancia económica de los ácaros, muchos zoólogos han dirigido totalmente su atención a este grupo de arácnidos; como consecuencia, se ha creado un campo especial, la acarología, para el estudio de estos animales.

Gran parte de la acarología es del dominio de la parasitología, pero los ácaros no deben considerarse un grupo enteramente parasitario. Muchas especies viven libremente, y otras son parásitas solamente durante un breve periodo de su ciclo vital.

Por desgracia, los acarólogos han ideado una nomenclatura especial, que en gran parte se ha apropiado de la entomología, que tiende a aislar el orden más que a reflejar sus relaciones con

otros arácnidos. Para evitar confusiones, hemos prescindido aquí de esta terminología y estudiamos el grupo de la misma manera que los órdenes anteriores. Este punto de vista brinda una mejor comparación con otros arácnidos.

Los miembros del orden Acarina son tan diversos morfológicamente y despliegan tan pocos rasgos que permitan unificarlos que los acarólogos consideran este orden como polifilético. Esto hace que la exposición general sea realmente difícil, y debe comprenderse que existen excepciones para cada afirmación que se haga.

Morfología externa. Casi todas las especies de ácaros adultos miden en promedio 1 mm o menos de longitud, aunque muchos son más grandes. Las garrapatas son los miembros más voluminosos del orden (fig. 13-38, *A*).

• La característica más notable es la falta evidente de divisiones corporales (figura 13-36, *A* y *B*). Ha desaparecido la segmentación abdominal, y el abdomen se ha fusionado imperceptiblemente con el prosoma. Salvo en unas cuantas formas primitivas, cuando existe segmentación es secundaria. Así, pues, las posiciones de los apéndices, los ojos

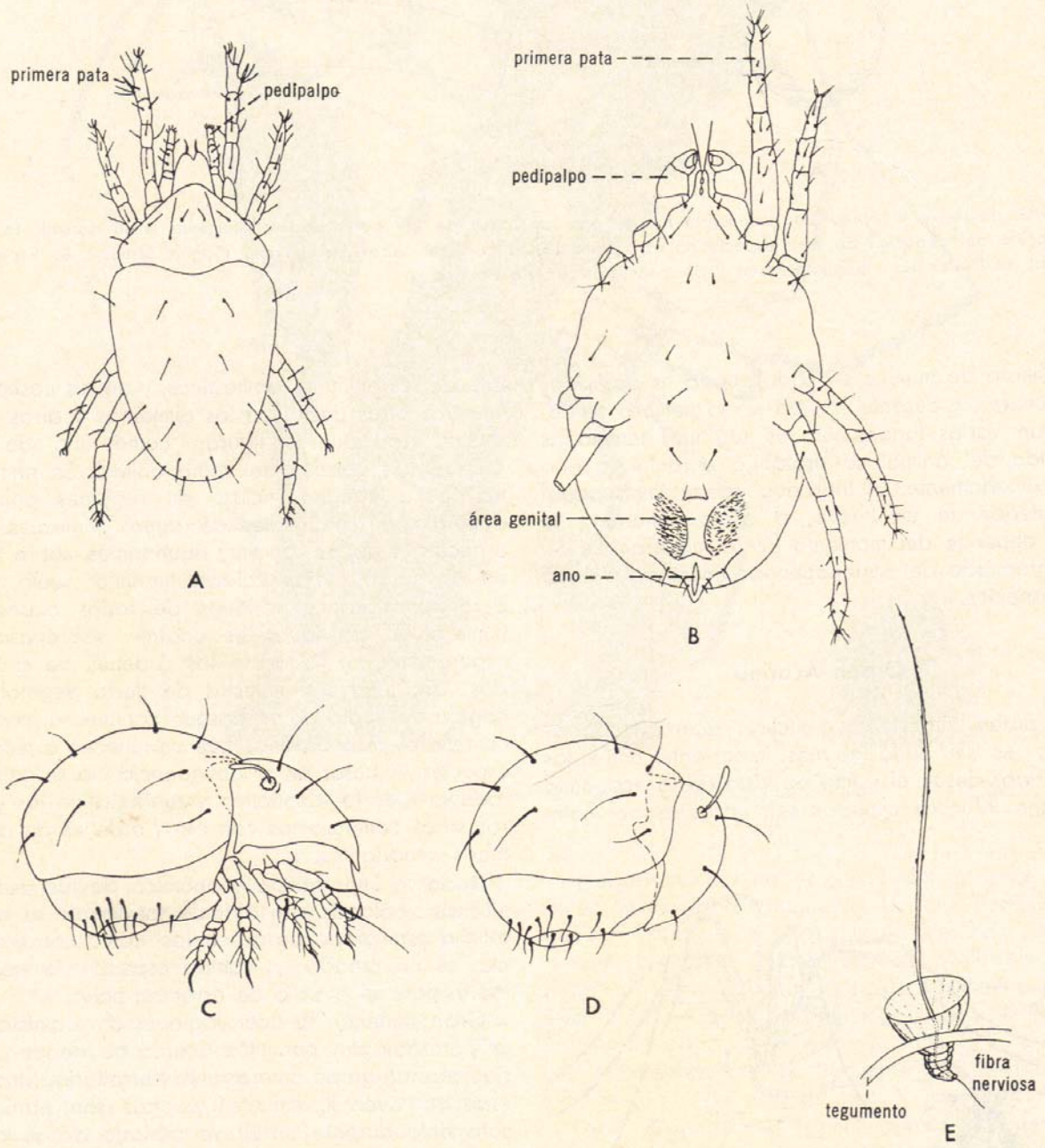


FIG. 13-36. A, El ácaro trombidiforme, *Tydeus starri* (vista dorsal). (Según Baker y Wharton.) *B*, Acaro trombidiforme, *Schizotetranychus schizopus* (vista ventral). (Según Vitzthum, tomado de Baker y Wharton.) *C* y *D*, Vista lateral del ácaro oribátido, *Mesoplophora* (*C*) antes y (*D*) después de "enrollar" su cuerpo. La estructura en forma de antena sobre el cefalotórax es el órgano seudostigmático. (Según Schaller.) *E*, Organo seudostigmático del ácaro oribátido, *Belba*. (Según Beck.)

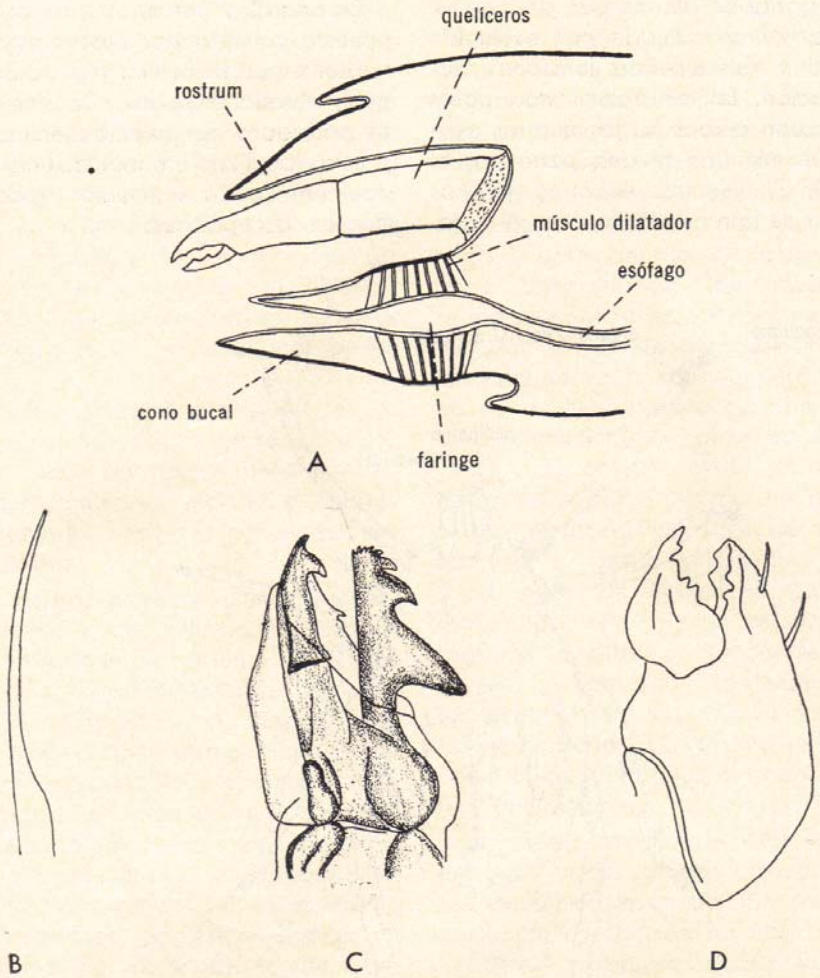


FIG. 13-37. *A*, Cabeza de un ácaro (corte sagital). (Según Snodgrass.) *B*, Quelíceros en forma de estilete de *Dermanyssus gallinae*. (Según André.) *C*, Quelíceros en forma de gancho de la garrapata, *Ixodes reduvius*. (Según Neumann, tomado de André.) *D*, Quelíceros quelados de *Belba verticillipes*. (Según Nicolet, tomado de André.)

y el orificio genital son los únicos puntos de referencia que permiten diferenciar las regiones originales del cuerpo. En muchas formas, coincidiendo con esta fusión, el cuerpo en su totalidad se ha cubierto de un solo caparazón o escudo esclerosado.

Otro carácter general del grupo es el cambio producido en la región cefálica portadora de las partes bucales, región que recibe el nombre de capítulo (fig. 13-37, *A*). La pared corporal dorsal se proyecta hacia adelante para formar un rostrum o techo. Ventralmente, las grandes coxas de los pedipalpos se extienden hacia adelante y forman el piso y lados de la cámara prebucal. El techo de la cámara está formado por un labrum. Estas prolongaciones, en las que se alberga la cámara prebucal, se unen para formar un cono bucal, el cual se adapta en una especie de alveolo a la parte anterior del cuerpo del ácaro, el cual está techado por el rostrum. Los quelíceros se fijan a la parte de atrás de la pared del alveolo encima del cono bucal, mientras que los pedipalpos se adhieren a ambos lados del cono. La fijación del cono bucal en el interior del alveolo anterior es de tal naturaleza que en unas cuantas especies es posible la tensión y retracción del cono.

La estructura de los quelíceros y pedipalpos es variable, y depende de su función. Suelen estar compuestos de dos o tres segmentos y pueden terminar en pinzas, o bien la pieza distal puede plegarse hacia atrás sobre la base para formar un apéndice con capacidad para agarrar y triturar (fig. 13-37, *D*). En algunas especies de ácaros los quelíceros se han convertido en estructuras en forma de aguja que pueden perforar (fig. 13-37, *B*), y en las garrapatas los dedos de la pinza están provistos de grandes dientes que actúan como anclas al fijarse en el tegumento del huésped (fig. 13-37, *C*). Los pedipalpos, a veces poco modificados y parecidos a patas, aparecen otras veces fuertes y quelados como un par adicional de quelíceros, mientras en algunas formas parasitarias quedan como vestigios residuales.

En muchas formas los cuatro pares de patas de seis segmentos están compuestos de una coxa, un trocánter, un fémur, una rodilla, una tibia y un

tarso, este último portador de un par de pinzas. Estos apéndices se han modificado por evolución en algunos grupos y desempeñan funciones distintas a la locomoción. En los ácaros nadadores estos apéndices poseen cerdas largas que los ayudan a la propulsión mientras se desplazan por el agua (figura 13-38, *C*), mientras en otros géneros las patas posteriores se han adaptado para el salto.

En ácaros y garrapatas, el lado ventral del cuerpo está cubierto por placas cuya forma y número varían según la familia (fig. 13-36, *B*). La placa genital, situada entre los dos últimos pares de patas, es portadora del orificio genital.

Esta localización indica una emigración hacia adelante de los segmentos abdominales, como vimos en los opiliones.

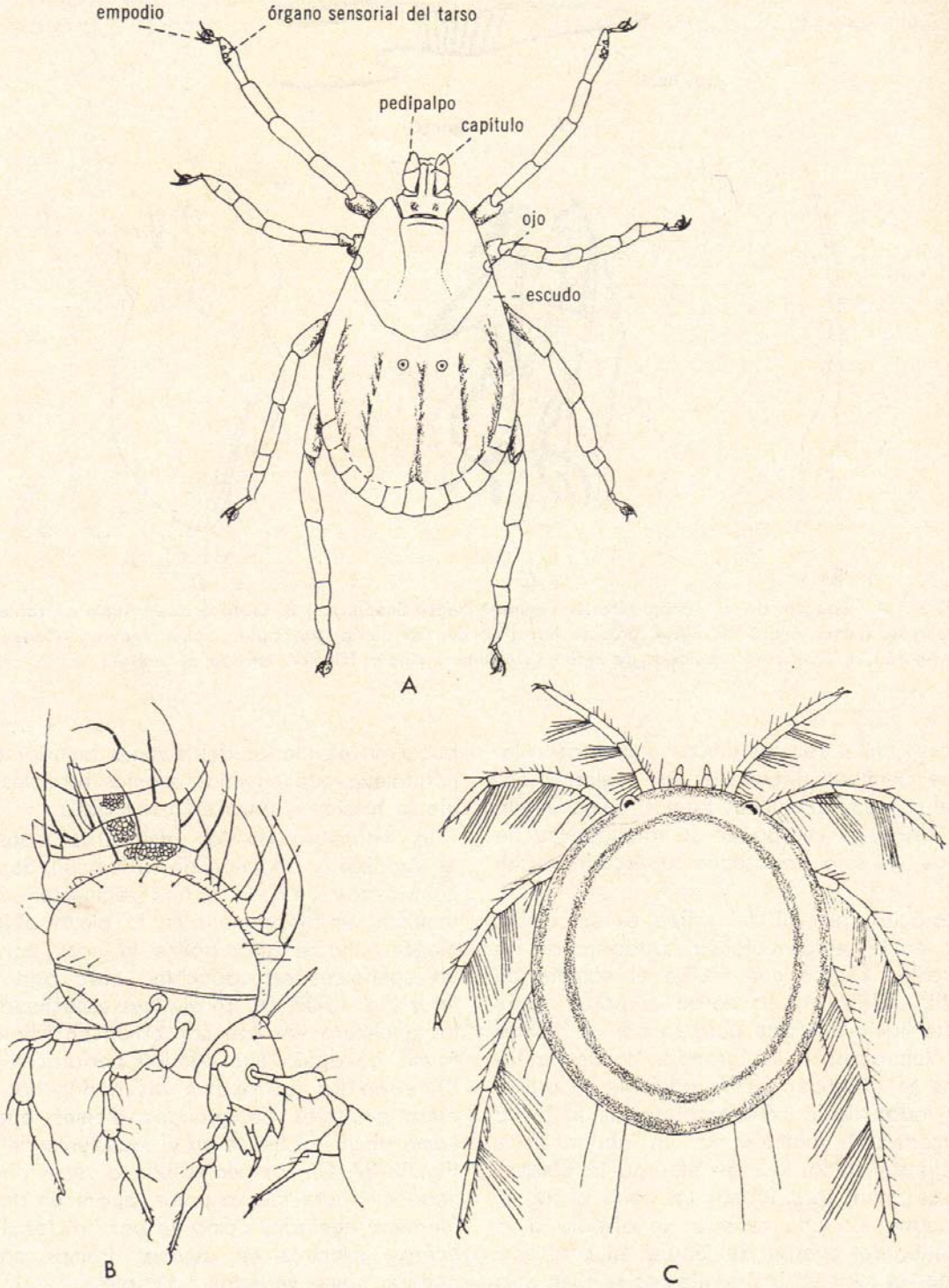


FIG. 13-38. A, Garrapata, *Dermacentor variabilis*. (Según Snodgrass.) B, Acaro oribátido, *Belba jacoti*, llevando cinco mudas cutáneas ninfales. (Según Wilson, tomado de Baker y Wharton.) C, Acaro del agua, *Mideopsis orbicularis*. Según Soar y Williamson, tomado de Pennak.)

Los pelos y espinas que cubren el cuerpo del ácaro se llaman cerdas; como en otros arácnidos, muchas de estas cerdas son sensibles. Pueden adoptar todas las formas imaginables desde pelos simples de aspecto velloso, pasando por forma en maza, hasta el tipo aplanado. La naturaleza y posición de las cerdas en los ácaros posee gran importancia como característica diagnóstica en la clasificación e identificación de las especies. La disposición simétrica de las cerdas de diversas formas, y los dibujos esculpidos en su cutícula, hacen de muchos ácaros los animales más bellos y espectaculares.

Los ácaros compiten con las arañas en la variedad de coloración; la mayor parte de ellos presentan diversos tonos de pardo, pero pueden desplegar una amplia gama de matices o colores como negro, anaranjado, verde, o combinaciones de todos estos colores.

Dos grupos de ácaros merecen mención especial. Los integrantes del primero, llamados Oribatei (ácaros escarabajo), forman un conjunto de ácaros terrestres de vida libre realmente notable; abundan especialmente en el mantillo y el musgo. Estos pequeños ácaros suelen tener forma globulosa y la superficie dorsal cubierta por un escudo convexo muy esclerosado, de manera que con frecuencia parecen escarabajos diminutos. Los dibujos esculpidos en la cutícula y la conservación simétrica de las mudas cutáneas en la superficie dorsal brindan a muchos de estos ácaros un aspecto muy llamativo (fig. 13-38, *B*). Algunos oribátidos pueden arrollarse sobre sí mismos como el armadillo. El cefalotórax se flexiona hacia abajo y hacia atrás de manera que las patas y la cabeza quedan incluidas en una concavidad de la superficie ventral del abdomen. Una placa situada en la superficie dorsal del cefalotórax cubre la retirada de la cabeza y las patas (fig. 13-36, *C* y *D*).

Un grupo de miembros del orden Acarina, Hydracarina (ácaros del agua), ha retornado a una existencia acuática y se encuentra tanto en aguas dulces como saladas (fig. 13-38, *C*). Las formas marinas viven casi siempre en aguas superficiales; no nadan, pero se arrastran en el medio en que viven, sobre algas, briozoarios, hidroides y esponjas. Sin embargo, la mayor parte de ácaros del agua no son marinos, sino que viven en aguas dulces. Con frecuencia ostentan color rojo brillante, y muchos son activos nadadores con largos pelos sobre sus patas. Las etapas larvarias pueden ser parásitas en las branquias de almejas dulceacuícolas o insectos acuáticos.

Anatomía interna y fisiología. Muchos ácaros de vida libre son predatores o rapaces, alimentándose de otros ácaros, de pequeños insectos o de huevos de éstos. Casi todos los ácaros de agua dulce y algunas especies marinas son rapaces. Otros ácaros marinos consumen materias orgánicas descompuestas o se alimentan de algas, y muchos ácaros terrestres siguen el mismo tipo de alimentación. Los ácaros oribátidos que viven en el suelo se alimentan de plantas descompuestas y de productos animales. Los ácaros herbívoros, que consumen jugos de plantas, pueden considerarse parásitos de las mismas.

La mayor parte de ácaros de vida libre tienen un aparato digestivo típico. La cavidad prebucal, boca, y parte anterior de la faringe se encuentran en el cono bucal. Con pocas excepciones, la faringe es el principal órgano de bombeo; en un gran grupo de ácaros, los trombidiformes, el intestino posterior ha degenerado transformándose en un órgano excretorio; pero los diferentes hábitos alimenticios de otros de estos animales permiten suponer que existe considerable variación en la fisiología digestiva del grupo.

Los órganos excretorios de los ácaros constan de uno a cuatro pares de glándulas coxales, o de un par de túbulos de Malpighi, o de ambas estructuras. En los ácaros trombidiformes, estos órganos excretorios típicos de los arácnidos no existen, y han sido substituidos por órganos de excreción especiales modificados a partir del intestino posterior. El intestino medio de los ácaros, como el de las arañas, ha tomado a su cargo una función excretoria.

El sistema circulatorio está reducido, y excepto en unos pocos grupos consta solamente de una red de senos; la circulación resulta probablemente de la contracción de los músculos corporales.

Aunque en algunos ácaros los órganos de intercambio de gases han desaparecido completamente, la mayoría de ellos tienen tráqueas. Los espiráculos varían en número de uno a cuatro pares, situados en la mitad anterior del cuerpo.

El sistema nervioso es parecido al de los otros arácnidos. Las cerdas sensoriales actúan probablemente de la misma manera que las vellosidades sensoriales de otros arácnidos, y son quizá los órganos de los sentidos más importantes. En algunos ácaros el primer par de patas está perfectamente provisto de cerdas; estas patas han perdido su función locomotora y se han convertido en órganos enteramente sensoriales. Los ácaros oribátidos poseen una forma peculiar de cerdas sensoriales que constituyen el llamado órgano seudoestigmático. La cerda misma, cuya forma varía, tiene su origen en una cúpula o en una depresión. En el cefalotórax se observa la presencia de dos de tales órganos seudoestigmáticos (fig. 13-36, *C* y *E*). Se cree que estas cerdas descubren o identifican los movimientos del aire, a los cuales reacciona el ácaro negativamente desplazándose hacia abajo e introduciéndose en la tierra vegetal. Estos órganos quizá representen una adaptación contra la desecación.

Aunque muchos ácaros son ciegos, algunos trombidiformes y otros grupos poseen ojos. Puede haber uno o dos pares, o en los oribátidos un solo

ojo medio. Algunos ácaros del agua tienen cinco; sólo rara vez están los ojos bien desarrollados. Es frecuente en los ácaros la presencia de hendiduras y depresiones inervadas, quizá homólogas a los órganos de los sentidos en hendidura de otros arácnidos, aunque no haya sido bien dilucidada su función exacta.

Reproducción y desarrollo. El aparato reproductor del macho consta de un par de testículos lobulados, a veces muy voluminosos, situados en la región media del cuerpo. A partir de cada testículo se advierte la presencia de un conducto deferente provisto con frecuencia de glándulas accesorias. Estas pueden unirse ventralmente para formar un pene quitinoso que se proyecta a través del orificio genital.

En la hembra suele haber un solo ovario de tamaño y forma variables, unido al orificio genital por un oviducto. Existe también un receptáculo seminal y glándulas accesorias.

No se conoce todavía bien la conducta durante el apareamiento. Los espermatozoos son transmitidos directamente en casi todos los ácaros. Por ejemplo, en un grupo de ácaros mesostigmátidos, el macho coloca su abdomen debajo de la parte posterior de la hembra hasta que puede introducir el pene en el orificio femenino (André, 1949). Sin embargo, es sabido que en muchas especies se produce transmisión indirecta de los espermatozoos. Puede producirse un espermatóforo, el cual es transferido al orificio femenino por los quelíceros del macho, o en algunos ácaros del agua por el tercer par de patas. La transferencia de espermatozoos en ciertos oribátidos es muy parecida a la descrita en algunos tipos de seudoalacranes. El macho produce una cúpula con tallo que contiene una gota rica en espermatozoos. Estos espermatozoos son depositados sobre el substrato en gran número en ausencia de hembras. Cuando una hembra encuentra un glóbulo de espermatozoo, es inmediatamente atraída hacia él por quimiotaxia, y con su orificio genital abierto toma los espermatozoos desde la copa con tallo en que se encuentra. El número de huevos depositados varía en las diferentes formas; generalmente se ponen estos huevos en el suelo y en el mantillo. El oribátido *Belba* fija sus grandes huevos a los cuerpos de otros individuos, los cuales los llevan hasta maduración (fig. 13-39). Algunas especies son ovovivíparas, y los ácaros oribátidos poseen un ovipositor.

Después de un periodo de incubación de dos a seis semanas, en el huevo se produce una "larva" ya madura de seis patas. La nueva cría difiere del adulto en que carece del cuarto par de patas y en algunos otros caracteres. Dicho par es adquirido después de una muda, y la "larva" cambia entonces a protoninfa. Mudas sucesivas transforman la protoninfa en deutoninfa, tritoninfa y por último en adulto. Durante estas etapas, van surgiendo en forma gradual estructuras adultas. Con gran frecuencia se observan modificaciones a este ciclo vital típico.

Parasitismo. Casi todos los ácaros de vida parasitaria son ectoparásitos de animales, vertebrados e invertebrados, pero existen otras formas de parasitismo. Algunos ácaros se han convertido en parásitos internos por invasión de las vías respiratorias de sus huéspedes. Hay especies que se encuentran en las vías aéreas de vertebrados y en el interior de sistemas traqueales de artrópodos. No se han salvado las plantas del parasitismo por los ácaros y muchos parásitos de vegetales; como por ejemplo, los ácaros araña y los ácaros eriófidos tienen considerable importancia económica.

Algunos ácaros solamente son parásitos durante una parte de su ciclo vital, ya en etapa adulta o larvaria. Las conocidas chinches rojas *(Trombicula)* son ácaros que sólo actúan como parásitos durante las etapas juveniles. La larva de seis patas sale del huevo que ha sido depositado en el suelo. Esta larva puede atacar a casi todos los vertebrados terrestres. Durante el ataque es perforada la piel del huésped y el ácaro joven se alimenta en el tejido dérmico, que es desintegrado por la acción externa de enzimas proteolíticas. Una sesión alimenticia dura 10 días, o más, y entonces la larva se desprende. Después de una etapa semidurmiente, la larva experimenta una muda y se convierte en ninfa de vida libre; una muda posterior transforma la ninfa en adulto. Tanto la ninfa como la forma adulta son predatores, alimentándose sobre todo de huevos de insectos. Aunque las chinches rojas pueden producir dermatitis graves, su mayor importancia médica depende de que pueden actuar como vectores de gérmenes patógenos, como por ejemplo del tifus asiático de los matorrales. El intenso prurito resultante de su picadura es producido por las secreciones bucales del ácaro, y no como se cree comúnmente por



FIG. 13-39. Ejemplar del ácaro oribátido, *Belba*, llevando los huevos fijados por otro individuo. (Cortesía de F. Schaller.)

la simple presencia del mismo. El rascado elimina rápidamente al ácaro, pero la irritación persiste durante varios días. No da resultado como medio curativo la aplicación de pulidor de uñas para "matar" el ácaro.

Muchos acarinos actúan como parásitos durante todo su ciclo vital, pero se fijan al huésped solamente durante los periodos de alimentación. Los ácaros del género Dermanyssid de las aves y mamíferos (el rojo del pollo y otros ácaros de la gallina) y la garrapata ilustran este tipo de ciclo vital. La garrapata penetra en la piel del huésped por medio de unas partes bucales muy especializadas en forma de gancho, y toma su sangre. El cuerpo no está muy esclerosado y es, por lo tanto, muy susceptible de gran expansión cuando queda repleto de sangre; este hecho es sobre todo cierto en las hembras. Con pocas excepciones, la garrapata se desprende del huésped después de cada alimentación y experimenta una muda. Muchas especies pueden vivir durante largos periodos hasta más de un año entre cada alimentación. La copulación ocurre mientras el adulto se alimenta, y después de ella la hembra se desprende, cae al terreno y deposita una masa de huevos a partir de la cual madura una "prole" de larvas de seis patas.

Las garrapatas atacan a todos los grupos de vertebrados terrestres. En el hombre son transmisoras de la fiebre manchada de las Montañas Rocosas, tularemia, y otras enfermedades infecciosas.

Por último, hay ácaros parásitos cuyo ciclo vital transcurre en su totalidad en el interior del huésped. Cabe incluir en este grupo a los ácaros de las plumas de las aves, los productores de una infección parecida a la sarna en los mamíferos, y los sarcoptes, causantes de la sarna y el mange. La especie que ataca al hombre *(Sarcoptes scabiei)* produce la sarna o comezón de los siete años, labrando túneles en la epidermis. La hembra tiene menos de 0.50 mm y el macho menos de 0.25 mm de longitud; la irritación es producida por las secreciones del ácaro. La hembra deposita los huevos en los túneles durante un periodo de dos meses y después muere. Son depositados unos 25 huevos cada dos o tres días. Los huevos maduran en varios días y las larvas siguen la misma existencia que el adulto; la infección puede así no tener fin. El ácaro es transmitido a otro huésped por contacto con zonas infectadas de la piel.

RESUMEN SISTEMATIZADO DEL ORDEN ACARINA

Suborden Onychopalpida. Se trata de ácaros primitivos con pinzas típicas sobre los pedipalpos y más de un par de espiráculos laterales. Comprende este suborden dos grupos, los ácaros notostigmátidos y los holotiroideos. Los primeros, de brillantes colores, se parecen a los segadores. Tienen su abdomen segmentado y quelíceros quelados. Los holotiroideos están representados por un solo género de grandes ácaros del Indopacífico.

Suborden Mesostigmata. Gran grupo de ácaros con un par de espiráculos traqueales situados junto a las coxas del tercer par de patas. El cuerpo está cubierto de placas pardas, cuyo número y posición pueden variar; son especies parásitas de vida libre. Los miembros pertenecientes al grupo Dermanyssidae son parásitos de aves y mamíferos de gran importancia desde el punto de vista económico.

Suborden Ixodides. Especies grandes de ácaros parásitos conocidos como garrapatas. Presentan en su boca dientes curvos modificados para perforar, y destaca además la presencia de un espiráculo traqueal detrás del tercero o cuarto par de coxas. *Argas, Dermacentor, Ixodes, Boophilus.*

Suborden Trombidiformes. Acaros con un solo par de espiráculos situados en la parte anterior cerca de las porciones bucales; los quelíceros están adaptados para perforar. Este gran suborden posee muchos parásitos de plantas incluyendo los ácaros arañas (Tetranychidae) y parásitos de vertebrados e invertebrados. Entre los primeros destacan las bien conocidas chinches rojas (Trombiculidae). Hay especies de vida libre, muchas de las cuales son rapaces; los ácaros marinos y de agua dulce son también del grupo Trombidiformes.

Suborden Sarcoptiformes. Sistema traqueal ausente o, cuando existe, sin espiráculos típicos abiertos al exterior. Las partes de la boca adaptadas para masticar. Los oribátidos de vida libre, o ácaros escarabajo, representan el grupo más amplio que incluye los sarcoptiformes. Las especies parásitas abarcan los *Sarcoptes* y los ácaros de las plumas de las aves.

CLASE PYCNOGONIDA O PANTOPODA

Los picnogónidos o pantópodos forman un pequeño grupo de animales marinos conocidos como arañas de mar, cuyo nombre deriva del aspecto de arácnido de estos animales cuando se arrastran lentamente sobre sus patas largas.

Los picnogónidos son casi todos animales pequeños con un cuerpo cuya longitud fluctúa de 1 a 10 mm, aunque existen especies de aguas profundas, como *Colossendeis colossea*, que tienen más de 5 cm de longitud corporal y una envergadura en sus extremidades de 60 cm aproximadamente.

El cuerpo suele ser largo y estrecho, y compuesto de un número neto de segmentos (fig. 13-40). La cabeza es portadora en su extremo anterior

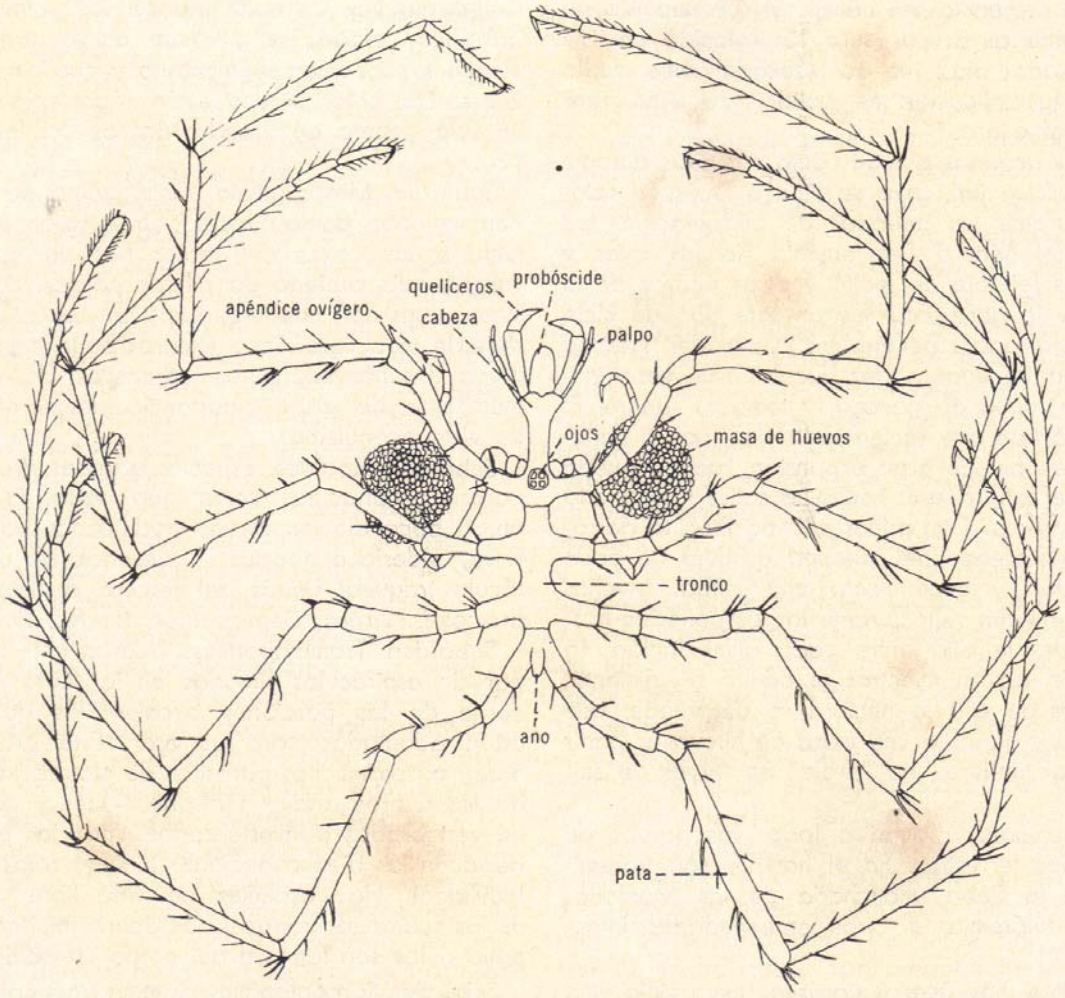


FIG. 13-40. *Nymphon rubrum*, araña de mar. (Según Sars, tomado de Fage.)

de una probóscide cilíndrica que se dirige hacia adelante o, en algunas especies, se encurva en dirección ventral. La parte posterior de la cabeza está estrechada para formar un cuello corto que ostenta sobre su superficie dorsal cuatro ojos situados sobre un tubérculo central. Detrás de la cabeza sigue un tronco compuesto de cuatro a seis segmentos cilíndricos, el primero de los cuales se fusiona con la cabeza, pero los restantes se articulan entre sí. El carácter más notable del tronco es la presencia de un par de grandes prolongaciones que se dirigen lateralmente de cada segmento. Una extremidad se articula con el extremo de cada prolongación, la cual a menudo excede la longitud del segmento mismo.

Los apéndices de estos animales constan de un par de quelíceros, un par de palpos, un par de extremidades ovígeras, y cuatro a seis pares de patas locomotoras. Los quelíceros se fijan a ambos lados de la base de la probóscide; son relativamente cortos y formados de uno a tres segmentos, el último de los cuales es un dedo movible. En algunos géneros, como *Pycnogonum*, no existen quelíceros. La reducción en los quelíceros coincide con un desarrollo mayor compensador de la probóscide. Los palpos parecidos a patas poseen de ocho a diez segmentos o más, y son muy ricos en pelos sensoriales. Sin embargo, algunas especies carecen de ellos. Las patas ovígeras, peculiares de los picnogónidos, pueden utilizarse para saneamiento, y en el macho para transportar huevos. En algunas especies, las extremidades ovígeras están menos desarrolladas o no existen en la hembra.

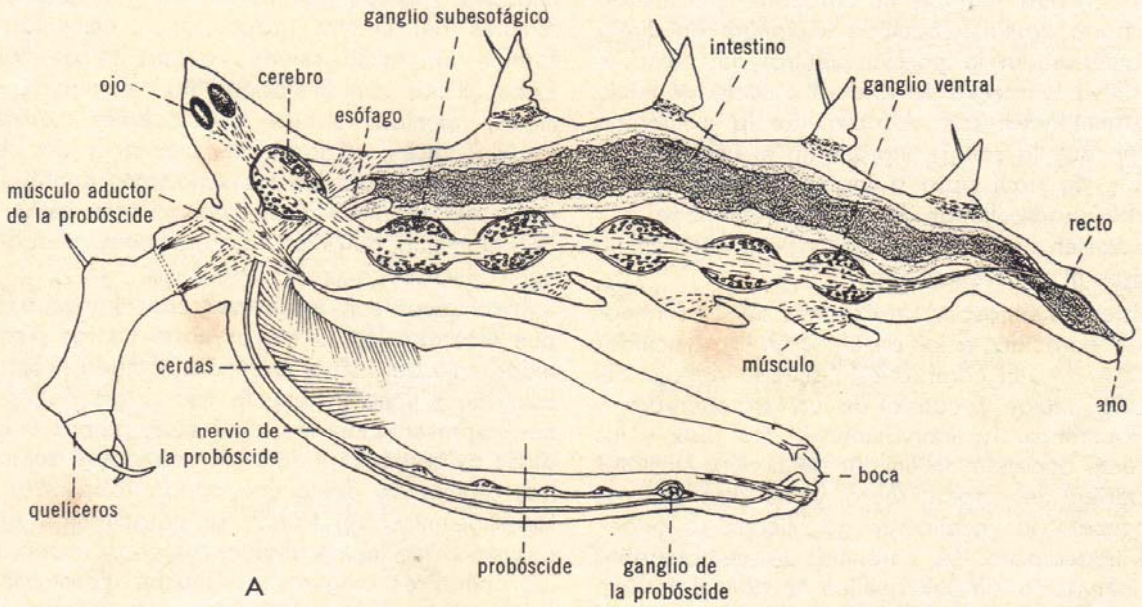
Las patas locomotoras están fijas a las prolongaciones laterales de los segmentos del tronco. Puede haber cuatro, cinco o seis pares, según el número de dichos segmentos; cada extremidad posee ocho segmentos y termina en una pinza. Las patas son muy largas en los picnogónidos con cuerpos delgados, pero son más cortas en las especies más compactas. No existen apéndices abdominales.

Casi todos los picnogónidos residen en las profundidades, y se arrastran lentamente sobre hidroides y briozoarios; algunos pueden nadar, va-

liéndose de movimientos verticales de aleteo de sus extremidades y se han recogido muestras de los mismos en el plancton.

Los picnogónidos son carnívoros y se alimentan de hidroides, corales blandos, anémonas, briozoarios, y esponjas. Los quelíceros atrapan pólipos que pasan a la boca desde el extremo de la probóscide. La boca posee tres dientes en forma de labio que no solamente regulan el tamaño de la abertura, sino que actúan también como órganos de raspado. Desde la boca parte una faringe tubular que se extiende a través de la probóscide (fig. 13-41, *A*). La pared de la faringe está compuesta de tres placas esclerosadas que se articulan entre sí, dando origen a una luz triangular. Por medio de músculos exteriores que se insertan en las placas faríngeas, puede aumentar o disminuir la luz, produciendo así fuerza de aspiración. La faringe no solamente actúa como bomba, sino que también macera el alimento por medio de cerdas que se proyectan en el interior de la luz a partir de las placas. La faringe lleva los productos alimenticios a un corto esófago situado en el cuello; este órgano se abre por medio de una válvula en el intestino.

El intestino constituye el intestino medio del aparato digestivo y es muy amplio. Un largo ciego lateral se extiende en el interior de cada apéndice



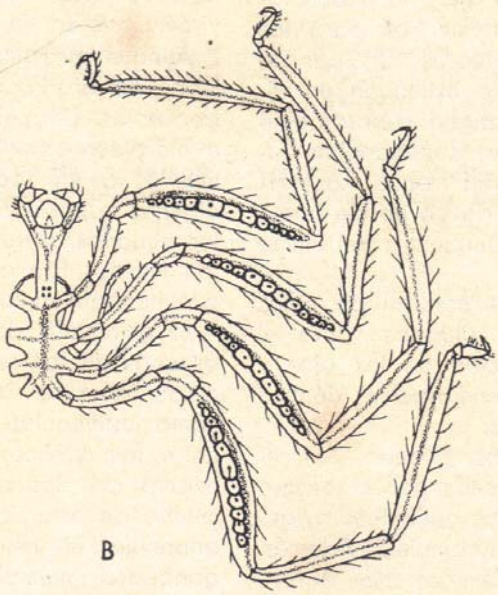


FIG. 13-41. A, El picnogónido, *Ascorhynchus castelli* (corte sagital). (Según Dohrn, tomado de Fage.) B, Hembra de *Pallene brevirostris*, con los huevos en los fémures. (Según Sars, tomado de Fage.)

y en las extremidades casi en toda su longitud. La digestión es intracelular en las paredes del intestino y en los ciegos; después de la digestión, las células implicadas parecen desprenderse y circular en la luz del intestino. Dondequiera que dichas células digestivas desprendidas quedan en reposo, se inicia la absorción de los materiales alimenticios por las células vecinas. De existir tal proceso, se trata realmente de un medio bien tortuoso de absorción.

Los productos de desecho no digeribles pasan a un recto corto y de allí al ano situado en el extremo del abdomen.

El sistema circulatorio está compuesto de un corazón y un hemoceloma. Este último está dividido por una membrana horizontal en una porción superior y otra inferior; el corazón está situado en la parte dorsal y bombea la sangre en dirección anterior. En la porción ventral del hemoceloma, fluye la sangre en dirección posterior hacia las extremidades. Las aberturas de la membrana permiten que la sangre ingrese en el hemoceloma dorsal y de aquí pase a las aberturas para, en flujo retrógrado, llegar de nuevo al corazón.

No existen órganos especiales para intercambio de gases ni para excreción.

El sistema nervioso y los órganos de los sentidos son muy parecidos a los descritos en los arácnidos (fig. 13-41, *A*). El cerebro está situado debajo del tubérculo ocular y consta de un protocerebro y un tritocerebro. La inervación de los ojos y los quelíceros depende de un par de nervios oculares que parten del protocerebro y de otro par de nervios para los quelíceros que tienen su origen en el tritocerebro. La carencia de deutocerebro y la inervación de los quelíceros por el tritocerebro indica muy claramente la relación de los picnogónidos con los quelicerados.

El cerebro conecta con un ganglio subesofágico, a partir del cual nacen nervios para los palpos y las extremidades ovígeras. Un par de cordones nerviosos ventrales se extienden en dirección posterior desde el ganglio subesofágico apreciándose sobre los mismos dos ganglios fusionados por cada segmento del tronco. La inervación del abdomen depende de un nervio terminal o de un par de nervios procedentes del último par de ganglios.

Los órganos de los sentidos constan de pelos sensoriales y de cuatro ojos situados sobre el tubérculo dorsal. La organización de los ojos y de los pelos sensoriales es esencialmente idéntica a la descrita en los arácnidos.

Los picnogónidos son dioicos. Pueden diferenciarse las hembras de los machos por el escaso desarrollo en las primeras de los apéndices ovígeros o, en su caso, por ausencia completa. Además, las hembras grávidas tienen fémures muy agrandados. La gónada, testículo u ovario, es única, en forma de **U**, y localizada en el tronco encima del intestino. La abertura de la **U** está dirigida hacia adelante, y desde cada brazo lateral salen ramas que se dirigen a las extremidades. En machos y hembras, las aberturas reproductoras están localizadas sobre el lado ventral de las coxas de diferentes pares de apéndices. Los apéndices específicos y el número de ellos que poseen gonoporos varía en las diferentes especies, y no es obligado el mismo número en ambos sexos. Los huevos al llegar a la madurez emigran a los fémures de las extremidades que contienen gonoporos (fig. 13-41, *B*).

En casi todos los picnogónidos en los cuales se ha observado la puesta de huevos, el macho fecunda a los mismos a medida que son emitidos por la hembra, y después los acumula en sus extremidades ovígeras (fig. 13-40). Las glándulas de los fémures del macho proporcionan cemento para formar una masa esférica adherente de huevos. Estos últimos son incubados por el macho, y las masas retenidas en las articulaciones medias de los apéndices ovígeros. La presencia de cerdas en el lado interno de los segmentos contribuye a conservar los huevos. El macho no se limita a un apareamiento durante una estación y puede producir diversos acúmulos ovígeros.

Los huevos son incubados por el macho hasta que maduran. En la mayor parte de los picnogónidos, sale del huevo una larva llamada protoninfa. Esta larva tiene solamente tres pares de apéndices, representando los quelíceros, palpos y apéndices ovígeros, y cada apéndice posee solamente tres segmentos. Existe una corta probóscide, pero los segmentos del tronco se caracterizan por su ausencia. Las larvas unas veces permanecen sobre los apéndices ovígeros del macho, pero con más frecuencia se convierten en ectoparásitos o endoparásitos de hidroides y corales. En ambos casos la larva experimenta finalmente metamorfosis convirtiéndose en un picnogónido joven.

Aunque prácticamente desconocidas para los legos, las arañas de mar son en realidad animales frecuentes. Un cuidadoso examen de briozoarios e hidroides obtenidos por raspado de pilotes de muelles o en rocas permitirá siempre identificar algunas especies. Viven estos animales en todos los océanos, desde el Artico al Antártico, y existen muchas formas del litoral, así como especies que habitan en las grandes profundidades.

La estructura del cerebro, la naturaleza de los órganos de los sentidos, y la presencia de quelíceros, han sido consideradas por muchos zoólogos como justificación para situar a los picnogónidos entre los quelicerados. Sin embargo, la relación exacta con los arácnidos y merostomados dista mucho de estar clara, pues los picnogónidos son anormales en muchos aspectos. La presencia de gonoporos múltiples, de apéndices ovígeros, el tronco segmentado, y los pares adicionales de patas locomotoras en muchas especies, carecen

de equivalentes en otras clases de quelicerados. Hedgpeth cree que las peculiaridades de los picnogónidos son suficientemente llamativas para que no se justifique incluirlos en el grupo de quelicerados. Tiegs y Manton (1958) opinan también que los picnogónidos se hallan a cierta distancia en cuanto a relación se refiere con los otros quelicerados, o incluso que pueden representar una descendencia aberrante de algún grupo de artrópodos ancestrales. Sharov (1966) va todavía más lejos al sugerir que los picnogónidos son los artrópodos vivientes más primitivos, pero no es probable que este punto de vista reciba amplia aceptación. Aunque las afinidades evolutivas de los picnogónidos son inciertas, parece haber poca duda en cuanto a que ellos representan un grupo muy anormal de artrópodos.

BIBLIOGRAFIA

Baker, E. W. y Wharton, G. W.: An Introduction to Acarology. Macmillan, New York. (An essential introductory work on the taxonomy of ticks and mites. Includes keys to the acarine families, figures, and extensive taxonomic references.), 1952.

Bishop, S. C.: The Phalangida of New York. Proc. Rochester Acad. Sci., *9(3)*:159-235. (A taxonomic study of New York harvestment. Keys, figures, and bibliography of taxonomic papers included.), 1949.

Buck, J. B. y Keister, M. L.: Arthropoda: *Argiope aurantia*. *En* F. A. Brown (dir.): Selected Invertebrate Types. John Wiley, New York, pp. 382-394. (Directions for a detailed study and dissection of the common garden spider.), 1950.

Cloudsley-Thompson, J. L.: Spiders, Scorpions, Centipedes, and Mites. Pergamon Press, New York, pp. 70-228. (A discussion of the natural history and ecology of arachnids.), 1958.

Fage, L.: Classe des Merostomaces. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, vol. 6, Masson et Cie, Paris, pp. 219-262. (An excellent general treatment of the eurypterids and horseshoe crabs. Includes an extensive bibliography.), 1949.

Fage, L.: Classe des Pycnogonides. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, vol. 6, Masson et Cie, Paris, pp. 906-941. (A good general account of the pycnogonids with an extensive bibliography.), 1949.

Gertsch, W. J.: American Spiders. Van Nostrand, New York. (An excellent semitechnical volume on the natural history of spiders by the curator of arachnids at the American Museum of Natural History.), 1949.

Hedgpeth, J. W.: The Pycnogonida of the Western North Atlantic and the Carribean. Proc. U. S. Nat. Mus., *97*:157-342, 1948.

Hoff, C. C.: The pseudoscorpions of Illinois. Bull. Illinois Nat. Hist. Surv., vol. 24, art. 4. (A good starting point for students interested in the taxonomy of pseudoscorpions. Keys, figures, and bibliography of taxonomic papers included.), 1949.

Kaston, B. J.: Spiders of Connecticut. State Geol. Nat. Hist. Surv. Bull., *70*:874. (This work is essential for any American student interested in the taxonomy of spiders. Keys for most families and genera are provided; almost every species is illustrated. Includes extensive bibliography of taxonomic papers. The major part of the Connecticut spider fauna is found throughout eastern United States.) 1948.

Levi, H. W.: Adaptations of respiratory systems of spiders. Evolution, *21(3)*:571-583, 1967.

Lockhead, J. H.: Arthropoda: *Xiphosura polyphemus*. En F. A. Brown (dir.): Selected Invertebrate Types. John Wiley, New York, pp. 360-381. (Directions for a detailed laboratory study and dissection of the Atlantic horseshoe crab.), 1950.

Millot, J., Dawydoff, C., Vachon, M., Berland, L., André, M. y Waterlot, G.: Classe des Aranchnides. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, vol. 6, Masson et Cie, Paris, pp. 263-905. (An authoritative treatment of the arachnids. Begins with introductory chapters on the comparative anatomy, physiology and embryogeny of the class, followed by separate chapters on the arachnid orders each written by a specialist on the group. Figures and bibliography are excellent.) 1949.

Muma, M. H.: Mating behavior in the solpugid genus *Eremobates*. Anim. Behav., *14*:346-350, 1966.

Newell, I. M.: Acari. *En* W. T. Edmondson (dir.): Ward and Whipple's Freshwater Biology. 2a. ed., John Wiley, New York, pp. 1080-1116. (Keys and figures to the common water mites of the United States.), 1959.

Pennak, R. W.: Fresh-water Invertebrates of the United States. Ronald Press, New York, pp. 470-487. (A valuable introductory work on the taxonomy of freshwater Hydracarina. Key, figures, and bibliography are included, as well as an introductory section on the biology of the group.), 1953.

Savory, T.: Arachnida. Academic Press, N. Y. (A general treatment of the biology of arachnids.) 1964.

Sharov, A. G.: Basic Arthropodan Stock. Pergamon Press, New York, 1966.

Snodgrass, R. E.: The feeding organs of Arachnida, including mites and ticks. Smithsonian Misc. Collect., *110(10)*:1-93. (A detailed review of the anatomy of the mouth parts of principal arachnid orders.) 1948.

Tiegs, O. W. y Manton, S. M.: The evolution of the Arthropoda. Biol. Rev., *33*:255-337, 1958.

Weygoldt, P.: Vergleichenden untersuchungen zur fortpflanzsbiologie der pseudoscorpione. Z. Morph. Okol. Tiere, *56*:39-92, 1966.

Capítulo 14

CRUSTACEOS

Con los crustáceos regresamos a la primera de las clases mandibuladas de artrópodos. En oposición a los grupos de quelicerados, los miembros de las clases mandibuladas poseen antenas, mandíbulas y maxilas como apéndices cefálicos, y sus ojos son típicamente compuestos.

Las 26 000 especies de crustáceos incluyen algunos de los artrópodos más conocidos como cangrejos, camarones, langostas, cangrejos de río y piojos de la madera. Además, hay miríadas de crustáceos diminutos que viven en mares, lagos y lagunas del mundo entero y ocupan una posición básica en las cadenas alimenticias acuáticas.

La clase Crustacea es la única importante entre los artrópodos, primariamente acuática. Casi todos los crustáceos son marinos, pero hay también muchas especies dulceacuícolas. Además, existen grupos terrestres y semiterrestres, pero en general, los crustáceos terrestres no han experimentado jamás ninguna evolución adaptativa importante para vivir sobre la tierra.

Es conveniente dividir a los crustáceos en dos grupos, los entomostráceos y los malacostráceos. Los primeros incluyen las especies más pequeñas, como por ejemplo el camarón duende, las pulgas de agua, copépodos y percebes. Entre los malacostráceos figuran los más grandes y conocidos como cangrejos, camarones y langostas. El grupo Malacostraca es una subclase real de crustáceos, pero Entomostraca posee tres grupos principales naturales, a saber: Cephalocarida, Branchiopoda y Branchiura-Cirripedia-Copepoda, y carece de significación taxonómica formal.

Anatomía externa. La cabeza es más o menos uniforme en toda la clase y es portadora de cinco pares de apéndices (fig. 14-29, *A*). En la parte anterior se observa un primer par de antenas, o anténulas, que se han considerado generalmente homólogas de las antenas de otras clases mandibuladas. Están inervadas por el deutocerebro y probablemente no son apéndices segmentarios auténticos. A las primeras antenas siguen las segundas, que suelen denominarse simplemente antenas; están inervadas por el tritocerebro; estas segundas antenas son de origen posoral y quizá representen los apéndices del segmento corporal más anterior, que ha quedado incorporado a la cabeza. Como tales, las antenas deben ser homólogas a los quelíceros de los arácnidos. Este segmento carece de apéndices en todos los demás mandibulados, y así la presencia de dos pares de antenas constituye un rasgo distintivo de los crustáceos.

Flanqueando, y a menudo cubriendo la boca ventral, cabe apreciar el tercer par de apéndices, las mandíbulas (fig. 14-29, *A*). Son generalmente cortas y fuertes con superficies opuestas trituranteS y oclusales. Detrás de las mandíbulas se aprecian dos pares de apéndices alimenticios accesorios, primera y segunda maxilas. Delante de ellas y detrás de la boca existen los labios superior e inferior de desarrollo variable, o el labrum y el labio, respectivamente. El primero procede o deriva de la pared corporal, y el labio se desarrolla a partir de la porción del intestino anterior que forma el borde posterior y ventral de la boca.

El tronco es mucho menos uniforme que la cabeza. Primitivamente, está compuesto de una serie de segmentos bien definidos y similares y de un telson terminal portador del ano. Sin embargo, solamente se aproximan a este tipo de organización el camarón duende y los miembros del grupo Cephalocarida (fig. 14-7). En casi todos los crustáceos, los segmentos del tronco se caracterizan por diversos grados de especialización regional, de reducción o restricción en número, de fusión y de otras modificaciones (fig. 14-29, *A*). En términos generales existen tórax y abdomen, pero el número de segmentos que poseen varían de una manera característica de un grupo a otro.

En muchos crustáceos comunes, el tórax, o segmentos anteriores del tronco, está cubierto por un caparazón dorsal (fig. 14-29, *A*). El caparazón se origina en un pliegue posterior del segmento maxilar y puede fusionarse con un número variable de tergitos localizados detrás de él. Los bordes

laterales del caparazón suelen colgar a los lados del cuerpo por lo menos en cierta extensión, y en casos extremos el caparazón puede envolver completamente todo el cuerpo como las valvas de una almeja (fig. 14-15).

Los apéndices de los crustáceos son típicamente birrámeos (fig. 14-1). Existe un protopodito basal compuesto de dos piezas, un coxopodito (coxa) y un basopodito (base). Al basopodito se halla unida una rama interna (el endopodito), y otra rama externa (el exopodito), cada uno de los cuales puede componerse de una o muchas piezas. Se registran innumerables variaciones a este plan básico. A veces un apéndice pierde una de las ramas y adopta secundariamente disposición unirrámea. A menudo, en diferentes partes del apéndice surgen prolongaciones que han recibido nombres especiales. Los términos encontrados con más frecuencia son *epipodito*, *exito* y *endito*, para referirse a prolongaciones que derivan respectivamente del coxopodito, exopodito y endopodito.

En principio, los apéndices son numerosos y similares y juntos ejecutan buen número de funciones distintas. Pero como en otros artrópodos, la tendencia evolutiva se ha manifestado en los crustáceos en el sentido de reducir el número de apéndices y en especializarlos para funciones determinadas. Así, en una familia de cangrejos nadadores, mientras un par de apéndices se modificó para nadar, otros lo hicieron para reptar, asir, transferir espermatozoos, incubar huevos y manipular el alimento.

Tegumento. La cutícula de los más grandes crustáceos, en contraste con la mayor parte de los otros artrópodos, suele estar calcificada; la epicutícula y procutícula poseen depósitos de sales de calcio. La procutícula consta de tres capas, la externa delgada, pigmentada, con aspecto vacuolado, está calcificada. Debajo de la capa pigmentada existe una capa calcificada que comprende la mayor parte de la procutícula. Esta no es vacuolada, ni posee el pigmento típico de la capa superior. La capa más interna de la procutícula es delgada y no está calcificada.

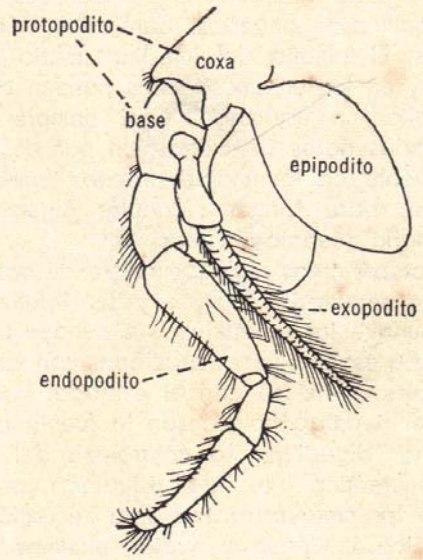


FIG. 14-1. Quinta extremidad o periópodo derecho, del sincárido, *Anaspides tasmaniae*, en la que se aprecia la estructura básica de un apéndice de crustáceo. (Según Waterman y Chace.)

Asociadas con el tegumento, pero localizadas debajo de la hipodermis, existen glándulas tegumentarias y cromatóforos. Las glándulas están compuestas de un racimo de células secretorias, y de un largo conducto que penetra en el exosqueleto y que desemboca por encima de la superficie de la epicutícula. La función de las glándulas tegumentarias no ha sido todavía dilucidada. Los cromatóforos son característicos de los malacostráceos, y se estudian más adelante en este mismo capítulo.

Locomoción. Los crustáceos ancestrales fueron probablemente animales nadadores del plancton, y muchas formas modernas han conservado este modo primitivo de existencia. La propulsión para nadar suele depender del movimiento impulsivo o de remo de ciertos apéndices que generalmente están provistos de cerdas natatorias provistas de flecos que aumentan la resistencia sobre la superficie del agua.

La mayor parte de los crustáceos viven en las profundidades de su medio líquido, y aunque algunos han conservado cierta capacidad natatoria, buen número de apéndices se han hecho más pesados y fuertes adaptándose para arrastrarse y excavar.

Nutrición. Los crustáceos utilizan una gama muy amplia de dietas y mecanismos de alimentación. Por lo menos algunos representantes de casi todos los órdenes son alimentadores de filtro, e ingieren plancton y detritos. La alimentación de filtro en los artrópodos implica la presencia de cerdas en lugar de cilios. Algunas cerdas finas situadas en ciertos apéndices funcionan como filtros para recolección de partículas alimenticias (fig. 14-2). La corriente de agua necesaria es producida por el latido o movimiento de los apéndices filtrantes o, con más frecuencia, por apéndices especiales modificados para este fin. Las partículas reunidas son extraídas de las cerdas de filtro por cerdas en forma de peine o cepillo y transportadas a las partes bucales por otros apéndices o a veces mediante un surco alimenticio ventral.

Generalmente no existe, o en caso de haberla es insignificante, la selección cualitativa de partículas alimenticias; antes al contrario, el tamaño de la red filtrante determina la naturaleza del material que es atrapado (fig. 14-2). En términos generales, cada cerda filtrante está provista de hileras laterales de cerdas más pequeñas y la superposición de las más cercanas puede crear una malla muy fina. En crustáceos menos volumi-

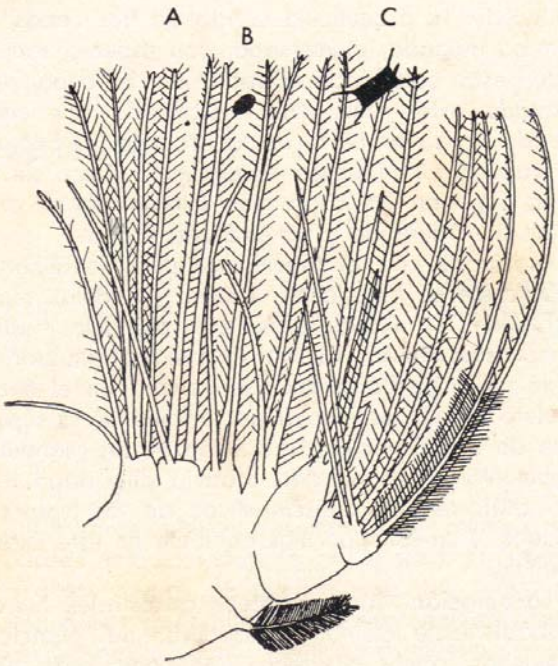


FIG. 14-2. Cerdas filtrantes en la maxila izquierda del copépodo, *Calanus*. Se han dibujado a escala tres diatomeas, que representan especies de diferentes tamaños, para indicar la capacidad filtrante de las cerdas. La diatomea *B* tiene 25 micras aproximadamente de longitud. Las diatomeas son: A, *Nannochloris oculata*; B, *Syracosphaera elongata*, y C, *Chaetoceros decipiens*. (Según Dennell, tomado de Marshall y Orr.)

nosos, estas cerdas pequeñas pueden estar tan próximas como 4 micras, permitiendo la acumulación de diatomeas muy pequeñas y de otros productos del fitoplancton. Algunas especies filtrantes se han cultivado solamente sobre una dieta de bacterias. Los estudios de Marshall y Orr (1955) en el copépodo marino *Calanus finmarchicus*, dan una idea de la cantidad de alimento atrapado e ingerido por estos crustáceos alimentadores de filtro. Utilizando cultivos de diatomeas radiactivas, estos zoólogos informaron que este pequeño crustáceo, que no tiene más de 5 mm de longitud, puede filtrar e ingerir de 11 000 a 373 000 diatomeas cada 24 horas, según el tamaño de éstas. El detrito es utilizado primariamente por crustáceos bénticos, y algunas formas agitan o revuelven realmente el sedimento del fondo para aumentar la concentración de partículas para filtrar.

La alimentación de filtro sin duda alguna evolucionó con entera independencia cierto número de veces en el grupo Crustacea, y virtualmente todos los pares de apéndices, incluso las antenas y mandíbulas, pueden haber sido modificadas en un grupo u otro para este tipo de alimentación. Con toda probabilidad la alimentación de filtro surgió primero en conexión con la natación y está por lo tanto primitivamente ligada con el tronco, los mismos miembros habiendo creado la natación y las corrientes para alimentación. Es manifiesta en casi todos los grupos la tendencia del desplazamiento del aparato de filtración hacia adelante, cerca de la boca, y a utilizar solamente los apéndices de la parte anterior del tronco o apéndices cefálicos.

Otros crustáceos consumen materias orgánicas descompuestas, o son herbívoros o carnívoros. Ya la parte anterior del tronco o los apéndices torácicos se han adaptado para atrapar o recoger alimento, y las maxilas y mandíbulas funcionan para sostenerlo, morderlo y macerarlo. La alimentación de tipo rapaz está más desarrollada en los grandes crustáceos, y con frecuencia algunos apéndices han experimentado modificación para atrapar o aplastar la presa.

Muchas especies de crustáceos utilizan más de un método de alimentación. Por ejemplo, algunos consumidores de materia orgánica descompuesta suplementan su dieta con alimentación de filtro o también se alimentan de plantas y animales vivos; algunos alimentadores de filtro ocasionalmente capturan y consumen animales pequeños.

Existen varios grupos de crustáceos parásitos. Los ectoparásitos suelen tener mandíbulas, maxilas y a veces apéndices vecinos que se modifican para perforar o lacerar el tegumento del huésped. La sangre o el líquido tisular es entonces aspirada de la herida que provocaron. Los endoparásitos generalmente absorben materiales alimenticios directamente por la superficie corporal, y en estas formas los apéndices generalmente han desaparecido.

La boca es ventral y en muchos alimentadores de filtro dirigida posteriormente. El aparato digestivo es casi siempre recto (fig. 14-10, *A*). El intestino anterior puede ser un simple esófago tubular, pero comúnmente está agrandado y funciona como estómago triturante, cuyas paredes poseen crestas quitinosas opuestas, dentículos y osículos calcáreos. El tamaño del intestino medio es muy variable y en los entomostráceos pueden dilatarse para formar un estómago. Casi siempre existen uno o varios pares de ciegos; un par de ciegos, especialmente en los malacostráceos, suele estar modificado para formar glándulas digestivas de gran tamaño (hepatopáncreas).

El hepatopáncreas está compuesto de conductos y túbulos secretorios ciegos y es relativamente sólido. Aunque las glándulas que pueden producir una amilasa están a veces asociadas con los apéndices orales o incluso con el esófago, las secreciones del hepatopáncreas son la fuente primaria de enzimas digestivas. La naturaleza del líquido hepatopancreático ha sido estudiada principalmente en los malacostráceos. Esta secreción contiene proteasa, lipasa y varias enzimas degradantes de los carbohidratos que actúan en medio ligeramente ácido. En los cangrejos de río, *Astacus*, se han encontrado incluso sales biliares. Se ha discutido la presencia de celulasa en algunas

especies; puede observarse esta enzima en unos cuantos crustáceos habitantes de la madera, aunque también la digestión de la celulosa puede depender de bacterias simbióticas. En realidad pueden observarse ambos casos.

La acción del líquido digestivo tiene lugar en el intestino medio y en el estómago triturante del intestino anterior cuando existe esta estructura. La absorción queda limitada a las paredes del intestino medio y a los túbulos del hepatopáncreas, los cuales poseen también células para almacenamiento de calcio, de grasa y de glucógeno.

Un intestino compuesto en parte o en su totalidad por el intestino posterior, comprende la porción posterior del aparato digestivo.

Circulación de la sangre. El aparato circulatorio es parecido al de los quelicerados, aunque algunos grupos de entomostráceos carecen de corazón, de arterias, o de ambos. La forma del corazón varía desde un tubo largo a una vesícula esférica (fig. 14-3). Suele estar localizado en la parte dorsal del tórax, pero cuando es tubular, puede extenderse a lo largo de todo el tronco.

El número de aberturas (u ostia) es mayor en el corazón tubular más primitivo; cuando el corazón es una pequeña vesícula, las aberturas pueden quedar reducidas a un solo par. Las arterias son elásticas, pero generalmente carecen de fibras musculares. Salvo en aquellos grupos que no tienen sistema arterial, el corazón da origen siempre a una aorta media anterior. Además, puede haber una arteria abdominal posterior mediana, arterias laterales, y una arteria ventral, que parten todas del corazón.

En algunos crustáceos pequeños, el sistema arterial queda limitado a una arteria anterior diminuta y no ramificada; en otras formas las arterias principales son grandes y se ramifican ampliamente para regar diversas áreas del cuerpo. Puede haber incluso ramas en las redes capilares, especialmente en torno al cordón nervioso y al cerebro. Sea cual sea el desarrollo del sistema arterial, los vasos terminales vacían casi siempre en espacios tisulares (lagunas) y de aquí pasan a senos intercomunicantes. Los senos están unidos por membranas que derivan del tejido conectivo adyacente. La sangre de retorno que fluye al pericardio y al corazón lo hace generalmente siguiendo conductos sinusales definidos, que en muchas formas voluminosas pueden adoptar el carácter de vasos.

En los senos existen con frecuencia particiones membranosas que definen más netamente las vías circulatorias y facilitan el flujo sanguíneo. Por ejemplo, en los apéndices suele haber un tabique longitudinal que divide el seno apendicular en dos conductos. Un conducto que recibe el flujo arterial, y otro que drena hacia el pericardio.

No es raro observar la presencia de corazones accesorios, o bombas sanguíneas, que aumentan la presión y que suelen consistir en un agrandamiento arterial local sobre el cual se insertan los músculos. Semejante corazón accesorio, llamado corazón frontal, se encuentra en casi todos los malacostráceos y representa un agrandamiento de

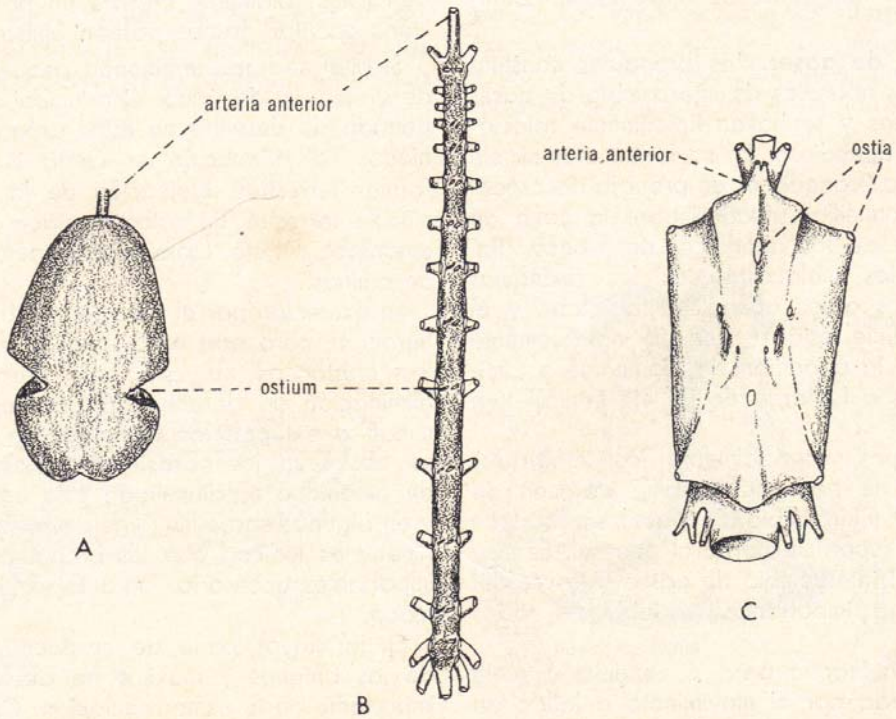


FIG. 14-3. Corazones de crustáceos. Todos vista dorsal. A, Copépodo, *Calanus finmarchicus*. (Según Lowe, tomado de Maynard.) Estomatípodo, *Squilla mantis*. (Según Alexandrowicz, tomado de Maynard.) C, Cangrejo de río, *Astacus*. (Según Baumann, tomado de Maynard.)

la arteria media anterior situada delante del estómago triturante. En los crustáceos pequeños, el latido de los apéndices y el movimiento de los órganos internos, como la peristalsis intestinal, desempeñan un papel importante en el incremento del flujo sanguíneo. Dicho flujo es también regulado por válvulas que, además de las correspondientes a las aberturas (ostia) aferentes, se hallan también en la unión del corazón y las arterias; en ocasiones, existen asimismo válvulas arteriales, y los crustáceos que carecen de corazón tienen a menudo válvulas en los conductos sinusales.

La sangre posee amibocitos pequeños y hialinos y otros granulosos más grandes, pero las muchas variaciones e intergradaciones quizá indiquen que estas diferencias son únicamente fases de un solo tipo. El número de células fluctúa de 1 000 a más de 50 000 por centímetro cúbico de plasma, según las especies, la edad del individuo, el estado de nutrición, la proximidad a la ecdisis y otros factores fisiológicos.

Además de la fagocitosis, las células sanguíneas están también implicadas en la coagulación. En ciertas condiciones de irritación, tales como amputación, algunos amibocitos llamados células explosivas, se desintegran y liberan una substancia que convierte el fibrinógeno del plasma en fibrina. De esta manera surgen islotes de plasma coagulado que se unen a otros islotes y en los cuales son atrapadas las células sanguíneas formando así un coágulo. Puede ser que existan otros mecanismos de coagulación que no impliquen la presencia de células explosivas, pero realmente dichos mecanismos no han sido definitivamente confirmados.

Intercambio de gases. Las branquias constituyen los órganos normales de intercambio de gases en los crustáceos y se hallan típicamente relacionadas con los apéndices. En su forma más simple y primitiva, cada branquia es un proceso de aspecto de placa (laminilla) situado sobre la coxa de la mayor parte de los apéndices del tronco (fig. 14-8, *B*). En los malacostráceos las branquias quedan limitadas a los apéndices torácicos, y el área de superficie está a menudo notablemente aumentada por la aparición de filamentos o laminillas dispuestos a lo largo de un eje central (fig. 14-48, *A* y *D*).

Muchos grupos, especialmente los integrados por individuos de pequeño tamaño, carecen de branquias, y el intercambio de gases se produce en ellos por la superficie corporal general. Es muy probable que el intercambio de gases a través del tegumento posea importancia variable en todos los crustáceos.

La corriente del agua para la ventilación suele ser proporcionada por el movimiento o latido de los apéndices, los cuales pueden ser portadores de branquias o tratarse de estructuras modificadas para producir corrientes ventilatorias. En el interior del medio circulatorio, el oxígeno es transportado ya en solución simple o ligado a la hemoglobina o hemocianina. Sólo poseen hemoglobina los entomostráceos, mientras que es privativa de los malacostráceos la hemocianina, pero ambos pigmentos tienen distribución esporádica. Los pigmentos respiratorios se disuelven en el plasma, pero la hemoglobina puede encontrarse también en los tejidos muscular y nervioso e incluso en los huevos de algunas especies.

En la exposición final relativa a grupos que contienen especies terrestres se estudian las modificaciones del intercambio de gases en anfibios y en dichas especies terrestres.

Excreción y osmorregulación. Los órganos excretorios de los crustáceos son parecidos en origen y estructura a las glándulas coxales de los quelicerados. Estos órganos están apareados y se componen de un saco terminal y un túbulo excretorio (fig. 14-4, *A*). El saco terminal deriva de un compartimiento celómico anterior, y el conducto puede representar un celomoducto persistente. En los crustáceos adultos, los órganos excretorios están situados en las antenas o en los segmentos del segundo maxilar, y por lo tanto reciben el nombre de glándulas de las antenas o maxilares. Los poros excretorios de las glándulas de las antenas se abren en la superficie inferior de las bases de las segundas antenas, y los correspondientes a las glándulas maxilares desembocan sobre las bases de las segundas maxilas o cerca de ellas. En las larvas de crustáceos suelen observarse glándulas de las antenas y maxilares, pero en términos generales solamente persiste un par en el adulto. Unos cuantos grupos poseen ambos tipos.

Si bien se han identificado pequeñas cantidades de urea y ácido úrico, el principal producto nitrogenado de desecho en estos animales es el amoniaco. Tal afirmación es cierta incluso para las formas terrestres, indicación de la adaptación limitada terrestre de estos crustáceos. Además del amoniaco, existe también considerable excreción de aminas.

La excreción por el saco terminal tiene lugar por filtración, pero este órgano en la mayor parte de los crustáceos no está muy desarrollado para eliminación de desechos. Si, por ejemplo, se eliminan o extirpan las glándulas de las antenas o se obstruyen los poros excretorios, la excreción de amoniaco es dificultada sólo en forma parcial y en algunos casos muy ligeramente. Pruebas experimentales indican que las branquias son órganos importantes accesorios para la excreción de amoniaco.

En la mayor parte de crustáceos, los órganos de las antenas y maxilas no desempeñan papel importante en la osmorregulación. Casi todos estos animales, e incluso muchas especies dulceacuícolas, producen orina isosmótica con la sangre. En estas formas, las únicas regulaciones iónicas efectuadas

por los órganos excretorios son sin duda la conservación de potasio y calcio y la eliminación de excesos de sulfatos y magnesio. Esto no es cierto, sin embargo, del cangrejo de río, en el cual las glándulas de las antenas elaboran orina hipotónica. Para la mayor parte de crustáceos, las branquias son los órganos principales de conservación del equilibrio salino. En las formas de agua dulce y salobre, las branquias absorben sales en forma activa. La resorción de agua por parte de las glándulas de las antenas y la producción de orina hiperosmótica con la sangre constituye una adaptación de muchos crustáceos terrestres y semiterrestres. Los crustáceos terrestres pueden estar sujetos a considerables tensiones osmóticas como consecuencia de la desecación, exposición al agua dulce (lluvia y aguas subterráneas), o exposición a agua salada.

Los crustáceos, como casi todos los artrópodos, poseen nefrocitos, células capaces de recoger y acumular partículas de desecho. Estos nefrocitos se localizan casi siempre en los ejes de las branquias y en las bases de las patas.

Sistema nervioso. Como en la mayor parte de los artrópodos, el sistema nervioso de los crustáceos suele mostrar tendencia a la concentración y fusión de los ganglios. En la etapa más primitiva, el cordón ventral presenta configuración en escalera de mano (fig. 14-12). En muchos grupos de crustáceos se han producido diversos grados de fusión mediana y longitudinal con entera independencia. En el cangrejo de río, por ejemplo, ha tenido lugar fusión media con producción de un solo cordón, y no de ganglios visiblemente apareados. En la mayor parte de cangrejos, todos los ganglios ventrales se han fusionado con los ganglios subesofágicos para formar una sola masa.

Casi siempre de cada par de ganglios parten tres pares de nervios laterales. Los pares posteriores de estos nervios suelen estar compuestos de fibras motoras y están destinados a los músculos flexores de la pared corporal. Los pares anterior y medio de los nervios laterales son voluminosos y mixtos. El primer par inerva los apéndices, y el segundo las otras partes del segmento.

Del cerebro se originan cuatro pares de nervios importantes, un par para las anténulas, otro para las antenas, otro para los ojos compuestos, y otro por fin formado de cordones conectivos circumesofágicos para el cordón ventral. Puede haber además un par de nervios dorsales para el tegumento cefálico y un nervio para el ojo medio de la larva nauplio.

Como en los anélidos, se encuentran también en muchos crustáceos fibras gigantes en el sistema nervioso central. Estas fibras se hallan especialmente bien desarrolladas en ciertas formas como camarones y cangrejos, los cuales pueden dirigirse rápidamente hacia atrás por flexión brusca de la cola. Los decápodos, en los cuales estas fibras han sido cuidadosamente estudiadas, suelen poseer un par de fibras gigantes dorsomedianas que tienen su origen en los cuerpos celulares del cerebro, y un par de fibras gigantes dorsolaterales.

Estas últimas fibras gigantes están compuestas de una serie de neuronas. El cuerpo celular de cada célula nerviosa está localizado en un ganglio ventral, desde el cual parte un axón dorsalmente y hacia adelante hasta el ganglio inmediato. Aquí el axón termina tomando contacto con el axón procedente del ganglio de aquél segmento. Los impulsos para las fibras gigantes medianas nacen en el cerebro, pero los destinados a las fibras laterales pueden tener su origen en cualquier ganglio, y la transmisión entre los miem-

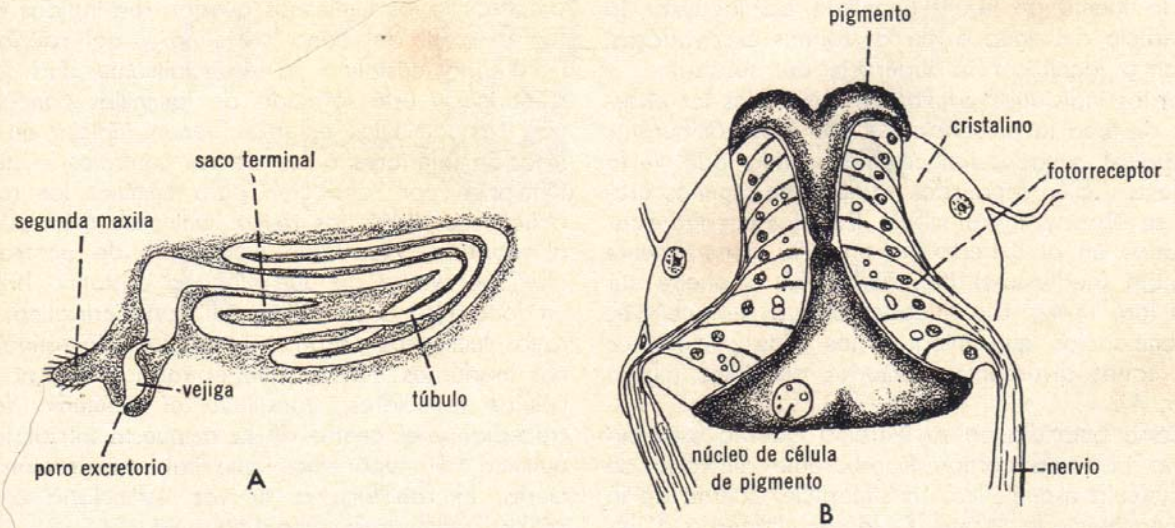


FIG. 14-4. A, Glándula maxilar de un camarón renacuajo, *Apus*. (Según Bernard, tomado de Parker y Haswell.) B, Corte de un ojo nauplio del ostrácodo, *Eucypris crassa*. (Según Nowikow, tomado de Kaestner.)

bros de esta serie puede ocurrir en cualquier dirección. Es suficiente un solo impulso a lo largo de las fibras laterales o medianas para desencadenar el reflejo de escape completo.

La falta de espacio no permite exponer el buen número de estudios efectuados sobre los reflejos de los crustáceos (ver Wiersma, 1961). Sin embargo, es interesante destacar que algunos de los reflejos más complicados como los de alimentación y copulación se producen incluso después de extirpar el cerebro. Parece ser que este último órgano ejerce un control de inhibición y regulación sobre estas funciones, y que en consecuencia es más bien un centro de iniciación, y en este aspecto recuerda al cerebro de los anélidos.

Organos de los sentidos. Los órganos de los sentidos de los crustáceos incluyen ojos, estatocistos, propioceptores, receptores táctiles generales y quimiorreceptores. Los ojos son de dos tipos, medianos y compuestos; el ojo mediano constituye rasgo característico de la larva nauplio de los crustáceos y por lo tanto suele calificarse a esta estructura como ojo nauplio (fig. 14-6); puede degenerar o persistir en el adulto. Este ojo mediano está compuesto de tres o a veces cuatro ocelos pigmentarios en forma de copa de tipo inverso (fig. 14-4, *B*). Estas copas están situadas directamente sobre el protocerebro, o forman una masa compacta, aunque a veces están separadas.

Cada ocelo está compuesto de unas cuantas células fotorreceptoras, y casi todos ellos carecen de cristalino. Existe un nervio mediano que se extiende desde el ojo al protocerebro. Todavía no se conocen claramente la función y fisiología de este ojo mediano, el cual probablemente es un órgano de orientación, por lo menos en las larvas planctónicas y en algunos grupos como los copépodos, los cuales pueden carecer de ojos. En calidad de órgano de la visión, este ojo puede capacitar al animal para determinar la dirección de la fuente de luz y permitirle así localizar la superficie del agua o, en las formas excavadoras, situar o identificar la superficie del substrato.

En los individuos adultos de casi todas las especies destaca la presencia de dos ojos compuestos (laterales), situados típicamente a cada lado de la cabeza y bien separados, aunque en algunos grupos se observa fusión media. Los ojos pueden estar situados en el extremo de un tallo generalmente movible (pedúnculo) (fig. 14-65, *B*), o puede ser sésil (fig. 14-42). Las unidades básicas estructurales y funcionales que integran los ojos compuestos son conos divergentes llamados omatidios (figura 14-5, *A*).

Cada omatidio en su extremo externo está cubierto por una córnea transparente derivada de la cutícula esquelética. La superficie externa de la córnea, llamada faceta, suele ser cuadrada o hexagonal. La córnea es secretada por células epidérmicas modificadas llamadas corneógenas. Detrás de los elementos corneales, el omatidio posee un elemento largo cilíndrico, o terminado en punta llamado cono cristalino, que funciona como un segundo cristalino.

El cono cristalino es producido casi siempre por cuatro células y con frecuencia posee estructura cuadripartita. El extremo basal del cono está formado por el elemento receptor (retínula). El centro de la retínula está ocupado por un cilindro transparente (rabdome), alrededor del cual se hallan dispuestas células alargadas fotorreceptoras o retinulares. Hay en forma típica siete células retinulares similares y una disimilar; esta última es más corta y tiene posición excéntrica en relación al rabdome y roseta de otras células retinulares.

En estas células retinulares cabe observar la presencia de gránulos de pigmento blanco o pardo, que constituyen el llamado pigmento retiniano proximal. Distalmente, el omatidio está rodeado por cierto número de células pigmentarias especiales, que forman el pigmento retiniano distal. Estos pigmentos, proximal y distal, o ambos, pueden emigrar central o distalmente, según la intensidad de la luz (fig. 14-5, *B*).

Los axones de las células retinulares parten del omatidio en forma de haz y se extienden a un ganglio óptico situado debajo del ojo o en el extremo distal del tallo ocular; en este punto los axones se unen a neuronas de segundo orden. En los entomostráceos existen dos ganglios ópticos, y en los malacostráceos cuatro, aunque el ganglio basal en estos últimos es en realidad una prolongación del cerebro. También poseen los malacostráceos dos quiasmas ópticos.

En luz brillante, el ojo compuesto produce una aposición de imágenes (fig. 14-5, *B*). La luz ingresa al omatidio en ángulo recto o perpendicularmente a la faceta. Los pigmentos retinianos proximal y distal se extienden y actúan como pantalla para impedir el paso de la luz de un omatidio a otro, y así los rayos luminosos quedan restringidos a la región axial del cono cristalino y del rabdome.

El cono cristalino es esencialmente una lente cilíndrica y está formado de laminillas concéntricas. Las laminillas externas tienen índices de refracción inferiores a los de las centrales, y quizá funcionen por refracción para eliminar los rayos oblicuos y dirigir los rayos luminosos más axiales al rabdome. No existe mecanismo de acomodación, por virtud de que el cono cristalino brinda un foco fijo. A su salida del cono cristalino, los rayos luminosos pasan a la retínula. Investigaciones modernas indican que el rabdome, y no las células retinulares, constituye el elemento fotorreceptor y el centro de la respuesta inicial fotoquímica. Si suponemos que tal aseveración es cierta, el rabdome a su vez estimularía a las células retinulares como una unidad.

La retínula de cada omatidio recibe y transmite una mancha invertida de luz, la cual se superpone

en cierto grado a la mancha de luz recibida por los omatidios vecinos. La imagen total formada por el ojo compuesto depende del número de omatidios implicados y de las intensidades diversas de las manchas de luz que ellos reciben. La imagen es así análoga a la producida en una pantalla de televisión, sobre la cual la "película" es esencialmente una parrilla o enrejado compuesto de trazos de luz de intensidades diferentes. La imagen en aposición formada por un ojo compuesto se llama imagen en mosaico, ya que la imagen total depende de la unión de pequeñas porciones como un mosaico. Por desgracia, el término *imagen en mosaico* implica una suerte de

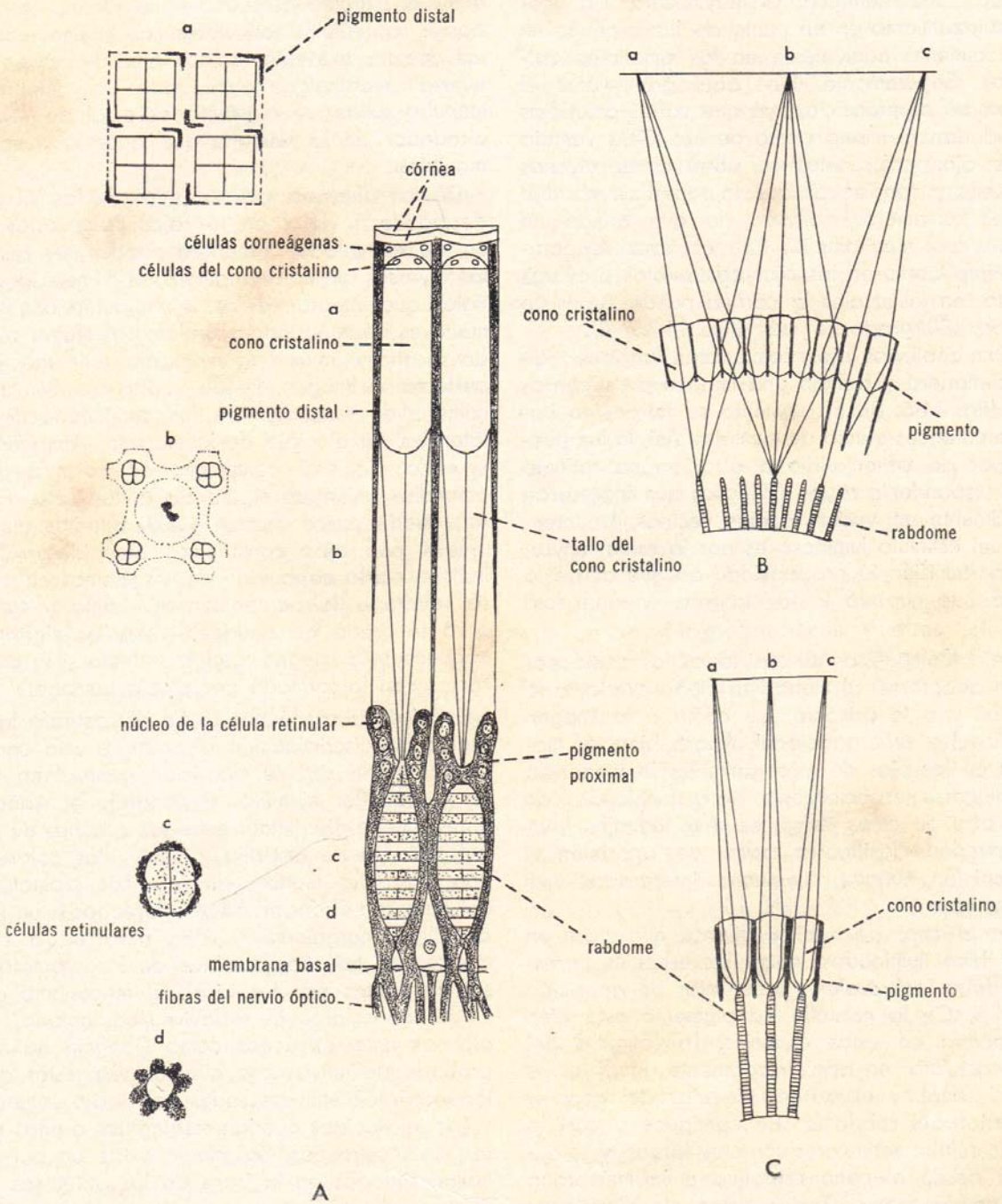


FIG. 14-5. A, Dos omatidios del ojo compuesto del cangrejo de río, *Astacus* (vista longitudinal). Cortes transversales para mostrar los niveles indicados. (Según Bernhards, tomado de Waterman.) B, Ojo compuesto especialmente adaptado para formar una imagen de superposición. Los rayos luminosos procedentes de los puntos *a* y *b* son recibidos como una imagen de superposición. El pigmento se retrae y los rayos luminosos, inicialmente recibidos con un número de omatidios, se concentran en uno solo. El punto de luz *c* es recibido como imagen de aposición. El pigmento se extiende, impidiendo que los rayos luminosos crucen de un omatodio a otro. C, Ojo compuesto adaptado especialmente para formar imagen de aposición. (B y C, según Kühn, tomado de Prosser y otros).

imagen especial o diferente. En realidad, el ojo humano recibe y transmite estímulos luminosos de una manera esencialmente idéntica, ya que un solo punto de luz estimula una unidad funcional de siete conos aproximadamente; la única diferencia es que el mosaico en el ojo humano es de grano más fino (compuesto de manchas más pequeñas y en mayor número).

Una supuesta ventaja del ojo compuesto es su facilidad para identificar el movimiento. Un ligero desplazamiento en un punto de luz produce un desplazamiento equivalente en los omatidios estimulados. Seguramente tiene aquí gran valor el carácter de superposición, ya que varios omatidios responderían al mismo punto de luz. Otra ventaja de los ojos compuestos se observa en muchos crustáceos y consiste en que la superficie corneal total es sumamente convexa, lo que brinda un campo visual muy amplio. Este carácter es particularmente cierto en los ojos compuestos provistos de tallo, en los cuales la córnea puede cubrir un arco de 180 grados o más (fig. 14-65, *B*).

En luz débil, los ojos compuestos funcionan de distinta manera y forman una imagen de superposición (fig. 14-5, *B*). El pigmento se retrae, no habiendo entonces efecto de pantalla. Así, la luz puede pasar de un omatidio a otro, y una retínula puede responder a rayos luminosos que ingresaron originalmente en varias facetas vecinas. La intensidad del estímulo luminoso es por lo tanto mayor, y mayor también la probabilidad de que active la retínula que cuando la luz ingresa en una sola faceta.

Los ojos compuestos de casi todos los crustáceos pueden adaptarse, al menos en cierto grado, a la luz débil y a la brillante, así como a la imagen aposicional o superposicional. Ahora bien, es manifiesta en los ojos de estos animales la tendencia a modificarse especialmente para funcionar con una u otra de estas imágenes. Así, los ojos laterales pueden clasificarse como de oposición o superposición, aunque hay muchas intergradaciones entre ambos.

Los crustáceos de hábitos diurnos que viven en hábitat bien iluminados, como las especies terrestres y del litoral, suelen poseer ojos de aposición (fig. 14-5, *C*); la pantalla de pigmento está bien desarrollada en estas especies. La longitud del cono cristalino es aproximadamente igual a su longitud focal, y el extremo inferior del cono y el superior del rabdome son contiguos o casi lo son. Las células retinulares son muy largas, y se extienden desde el cono cristalino a la membrana basal de la retina. Todas estas modificaciones tienden a confinar la luz que entra en un solo omatidio, y a encauzarla hacia abajo por el eje del omatidio hasta el rabdome.

Los ojos de superposición se encuentran en crustáceos nocturnos habitantes de aguas profundas. Este tipo de ojo está modificado especialmente para corregir y concentrar sobre un omatidio la luz que originalmente choca en una gran placa de facetas (fig. 14-5, *B*). Suele observarse en estos animales pantalla de pigmento, si bien en algunas especies residentes en cuevas y batipelágicas, está disminuida o ausente, y quizá también en todos los anfípodos hipéridos. La longitud del cono cristalino tiende a duplicarse con relación a la longitud focal, y se observa un espacio considerable entre el extremo del cono del cristalino y el rabdome. Las células retinulares son mucho más cortas que las existentes en los ojos de aposición, y quedan restringidas a la base del omatidio. A menudo existe un pigmento especial de reflexión alrededor de la retínula, que además puede ser movible.

De los diversos factores que afectan el grado de agudeza visual en los ojos compuestos (esto es, de qué modo o manera pueden ser resueltas las diversas partes del campo), el número de omatidios que integran el ojo en relación con su tamaño es de importancia evidente. A mayor número de omatidios, más fino el grano retiniano y más perfecta la imagen. Puede variar enormemente el número de omatidios en los crustáceos de ojos laterales. En el piojo de la madera, *Armadillidium*, un solo ojo está compuesto de no más de 25 omatidios, mientras el ojo de la langosta, *Homarus*, puede poseer hasta 14 000. Estudios en crustáceos con ojos compuestos bien desarrollados indican cierta capacidad de los mismos en cuanto se refiere a la percepción de forma y tamaño, pero el grado de agudeza visual es ciertamente pequeño y la imagen total imperfecta si la comparamos con la formada por el ojo humano.

En algunos crustáceos se ha demostrado la presencia de discriminación al color, y esta característica puede ser de aparición general en todas las clases. Por ejemplo, el cangrejo ermitaño *Pagurus*, puede discriminar entre las conchas de caracol pintadas de amarillo y azul y las coloreadas con diferentes matices de gris. Los cromatóforos del camarón *Crangon* están adaptados a un fondo amarillo, anaranjado o rojo, pero no a ciertos matices de gris (los cambios de los cromatóforos son mediados por los ojos). El mecanismo de la visión de colores es todavía desconocido, y en algunos entomostráceos como *Daphnia* no se ha probado definitivamente que las respuestas al color sean realmente mediadas por el ojo compuesto.

Los estatocistos quedan restringidos a unos cuantos malacostráceos. Solamente existe un par, y se hallan situados en la base de las anténulas o en la base del abdomen, urópodos o telson. Cada estatocisto se origina en una invaginación ectodérmica, y generalmente conserva una abertura al exterior. El estatolito puede ser secretado, pero con más frecuencia está compuesto de una masa de arena aglutinada. Es bien conocida la fisiología de los crustáceos en los decápodos (cama-

rones, cangrejos de río, langostas y cangrejos de mar) y se estudia con estos grupos.

En los malacostráceos, especialmente decápodos, se observan estructuras propioceptivas especiales llamadas órganos musculorreceptores. Cada uno de estos órganos consta de una célula muscular modificada en forma especial, dos de las cuales se hallan en la musculatura dorsal de cada segmento abdominal y de los dos últimos segmentos torácicos, por lo menos en la langosta *Homarus*. La célula muscular muestra una inervación sensorial doble y compleja, que es estimulada por la distensión de las prolongaciones dendríticas en el interior de dicha célula. Estas prolongaciones pueden ser distendidas por la contracción y extensión alternadas del órgano musculorreceptor mismo o también por la acción de las células musculares vecinas.

También se han observado propioceptores en los apéndices. Si bien estos órganos receptores sensoriales sólo se han identificado hasta ahora en los decápodos, se espera encontrar receptores similares en otros crustáceos. Se encuentra también un tipo de receptor sensorial, llamado receptor elástico, en las articulaciones de las patas locomotoras, y consta de una tira o banda especialmente inervada de tejido conectivo que se extiende a través de la articulación. Sobre el lado basal de la articulación, esta tira se halla unida al tendón del músculo flexor y por el lado distal a la pared del segmento. Las neuronas sensoriales son estimuladas por la distensión y el movimiento de la tira de tejido conectivo.

Se observa en los decápodos otro tipo de receptores sensoriales, llamados órganos miocordotonales, situados en el extremo basal del tercer segmento de cada pata locomotora; por su estructura se atribuye a estos órganos función propioceptiva. Se trata de membranas delgadas que poseen cuerpos celulares de un grupo de neuronas sensoriales bipolares. Las prolongaciones dendríticas se hallan fijadas en la pared ventral del segmento a modo de anclas.

Las restantes estructuras sensoriales están representadas por receptores aislados situados sobre la superficie corporal. Los más importantes de ellos son los pelos sensoriales (táctiles), que son esencialmente idénticos a los observados en otros artrópodos. Cada pelo consta de un cuerpo quitinoso hueco provisto con frecuencia de pequeñas cerdas laterales. Dicho cuerpo está ensanchado en la base y se articula con la superficie esquelética. La presencia de un canal en el tegumento facilita el ingreso en la base del pelo de la prolongación de una neurona bipolar. El pelo debe ser movido y no tocado para que se estimule el receptor.

Si bien los pelos táctiles pueden aparecer en cualquier parte de la superficie corporal, se observan de preferencia en los apéndices. Entre otras funciones, los pelos táctiles quizá intervengan en forma importante en la orientación del animal con respecto al substrato. Si se extirpan los estatocistos de la langosta espinosa *Panulirus*, el animal recupera pronto la orientación postural una vez que las patas establecen contacto con el substrato. Los pelos táctiles largos y delicados que se observan en muchos crustáceos seguramente funcionan en la identificación de corrientes de agua. Tales pelos están presentes en las primeras antenas del cangrejo *Carcinus*, que puede identificar el movimiento de los objetos en el agua, incluso cuando está ciego. Los pelos táctiles se encuentran también en la primera y segunda antenas de muchos crustáceos rapaces que viven en tubos y que proyectan estos apéndices desde la entrada del tubo o excavación para descubrir el paso de la presa.

La quimiorrecepción es función de una serie de estructuras sensoriales situadas en los apéndices, sobre todo en los dos pares de antenas, y en los apéndices alimenticios. Algunos de estos órganos quimiorreceptores se observan en casi todos los crustáceos; se trata de pelos sensoriales delicados y largos casi siempre dispuestos en hileras. Las prolongaciones dendríticas de un grupo de neuronas sensoriales bipolares se extienden por toda la longitud del pelo. En los crustáceos terrestres, estos órganos quimiorreceptores tienen forma de placas diminutas y no de pelos.

Cabe también considerar como quimiorreceptores los poros y canales en embudo que se observan en los decápodos. Unas y otras estructuras son canales situados en la cutícula que poseen las prolongaciones dendríticas de neuronas sensoriales.

Si bien se ha podido demostrar la quimiorrecepción en muchos crustáceos, la comprobación de la existencia de los receptores que acabamos de mencionar es indirecta. El piojo de la madera, *Oniscus*, prefiere congregarse sobre un papel de filtro humedecido con agua destilada que en otro mojado con solución de azúcar diluida, pero la capacidad para discriminar desaparece cuando el animal pierde los extremos de las antenas que poseen pelos sensoriales. El isópodo marino anfibio, *Ligia*, puede diferenciar el agua dulce de la salada, ya con las antenas o con los extremos de las patas, según las especies. Se ha comprobado en forma reiterada la respuesta al contacto del estímulo alimenticio con las partes bucales en los decápodos ciegos.

Se ha demostrado también experimentalmente la termorrecepción en cierto número de crustáceos, si bien todavía no ha sido dilucidado el mecanismo de la misma. Se ha comprobado asimismo sensibilidad a la presión del agua en el anfípodo *Synchelidium*, y también existen pruebas de lo mismo en algunas larvas de cangrejo y en otros crustáceos planctónicos.

Reproducción y desarrollo. Casi todos los percebes y algunos miembros diseminados de otros grupos son los únicos crustáceos hermafroditas. Las gónadas de estos animales son típicamente órganos alargados en pares, situados en la porción dorsal del tórax o abdomen, o en ambos (fig. 14-10, *A*). Los oviductos y conductos espermáticos suelen ser túbulos simples apareados que se abren en la base de un par de apéndices del tronco o en un esternito. Sin embargo, los segmentos que ostentan los gonoporos varían de un grupo a otro.

La copulación constituye regla general en los crustáceos, para lo cual dispone el macho de una serie de apéndices modificados destinados a fijar firmemente a la hembra. En muchos de ellos, los espermatozoos carecen de flagelo y son inmóviles, y en algunos, dichos espermatozoos son transmitidos como espermatóforos. En la hembra existe a veces un receptáculo seminal que puede estar situado en la base del oviducto, pero que con frecuencia representa una invaginación ectodérmica separada en forma de bolsa del segmento genital o de un segmento vecino. En unos cuantos grupos, el conducto espermático se abre en el extremo de un pene, o puede ocurrir también que algunos apéndices se modifiquen para la transmisión de espermatozoos.

Casi todos los crustáceos incuban sus huevos durante periodos de duración variable. Dichos huevos pueden quedar fijados a ciertos apéndices, pueden quedar contenidos dentro de una cámara de incubación situada en diversas partes del cuerpo, o pueden ser retenidos en el interior de un saco formado cuando los huevos son expulsados.

Si bien los huevos son típicamente centrolécitos y segmentan en forma superficial, no es rara la segmentación holoblástica. A menudo solamente las divisiones de segmentación iniciales son completas, como en algunos arácnidos, pero hay considerable número de especies, entomostráceos y malacostráceos entre ellos, que forman una blástula hueca. En algunos percebes y camarones se ha observado segmentación espiral.

Una larva planctónica de nado libre es característica de la mayor parte de crustáceos marinos, de algunos entomostráceos dulceacuícolas, y de unos pocos malacostráceos. El tipo básico y más temprano de larva crustácea es la conocida como nauplio (fig. 14-6). Solamente existen tres pares de apéndices, las primeras antenas unirrámeas, las segundas birrámeas, y las mandíbulas. En los entomostráceos, las segundas antenas y las mandíbulas son portadoras de enditos gnatales y de cerdas natatorias. No es evidente la segmentación del tronco, pudiendo observarse, sin embargo, la presencia en la parte anterior de la cabeza de un ojo medio único o nauplio.

En el curso de mudas sucesivas, el animal va adquiriendo gradualmente los segmentos del tronco y apéndices adicionales, cuyo desarrollo progresa de adelante atrás. Una vez aparecidos los ocho primeros pares de apéndices del tronco, y cuando todos los segmentos abdominales se han liberado del caparazón, la larva de los malacostráceos superiores recibe el nombre de zoea (fig. 14-69, *A*). En oposición a la larva nauplio, los apéndices más posteriores brindan propulsión para la natación. Como la etapa correspondiente de desarrollo en otros crustáceos no está tan claramente definida desde las etapas más tempranas, no se aplica generalmente el término zoea. Al adquirir un complemento pleno de apéndices funcionales, la cría del crustáceo se denomina poslarva.

El aspecto general de la poslarva puede ser muy parecido al del adulto, aunque a veces se observen diferencias notables en algunas facetas. Por ejemplo, la poslarva de los cangrejos tiene un cefalotórax parecido al del adulto, pero el abdomen es todavía grande y amplio (fig. 14-69, *B*). Después de varias mudas adicionales, se alcanzan todos los caracteres del adulto salvo el tamaño y la madurez sexual.

La modalidad de desarrollo básico de las larvas nauplio, zoea (o su equivalente), y poslarva se modifica muy frecuentemente. La larva nauplio de malacostráceo no se alimenta, y en muchos grupos se observa tendencia a la supresión de algunas o de todas las etapas larvarias. En casi todos los decápodos, por ejemplo, la etapa nauplio transcurre en el huevo, y la larva zoea constituye en esencia una etapa de incubación. Puede ocurrir que se supriman las larvas nauplio y zoea y que la cría incube como poslarva. En algunos crustáceos como el cangrejo de río se suprime el desarrollo de toda etapa larvaria.

Cuando el desarrollo es directo o cuando existe una serie gradual de etapas larvarias sin cambios radicales de una a la otra, se dice que el desarrollo es anamórfico. Cuando la cría madura como poslarva, el desarrollo es epimórfico. Ahora bien, en la mayor parte de crustáceos el desarrollo tiende a ser metamórfico. La metamorfosis es espe-

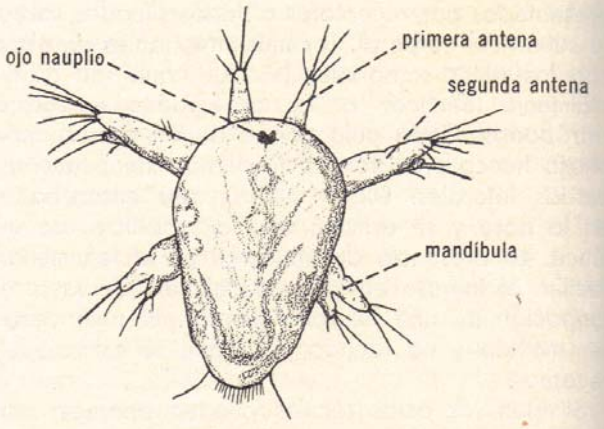


FIG. 14-6. Primera larva nauplio de *Cyclops fuscus*, copépodo. (Según Green.)

cialmente notable en los percebes sésiles y en muchos parásitos. La larva del percebe, después de una existencia de natación libre, se fija y experimenta cambios estructurales radicales hasta que adopta estructura adulta.

Algunas etapas poslarvarias de diversos grupos suelen ser bien definidas, habiendo recibido diferentes nombres, como por ejemplo, megalopa de los cangrejos, y acantosoma de los camarones sergéstidos. Sin embargo, la larva zoea, cuando netamente definida, puede recibir una designación especial, como mysis de las langostas. Las etapas intermedias han sido designadas con diferentes nombres; por ejemplo, las etapas peculiares nauplio de crecimiento, más tardías, reciben el nombre de metanauplio, y la prezoea del mismo tipo se conoce como protozoea.

Muda y crecimiento. En casi todos los crustáceos, incluyendo percebes y la langosta *Homarus*, las mudas y el crecimiento continúan durante toda la vida del individuo, aunque dichas mudas se vayan espaciando cada vez más. En algunos de estos animales, cesan las mudas y el crecimiento al alcanzar madurez sexual, cierto tamaño, o después de buen número de etapas peculiares de crecimiento.

Con toda seguridad que el proceso de muda se ha investigado con más detalle en los crustáceos, sobre todo decápodos, que en cualquier otro artrópodo. En un tiempo se creyó que todos los procesos fisiológicos involucrados en la muda cesaban durante la mayor parte del periodo entre una y otra (esto es, el tiempo transcurrido entre dos periodos de descamación real, o ecdisis). Sabemos hoy que la muda es un proceso virtualmente continuo en la vida del crustáceo y que el 90 por 100 o más del periodo entre las mudas puede estar dedicado a procesos preparatorios y conclusivos que guardan relación con la muda precedente y la futura. Este hecho es sobre todo cierto en especies que mudan todos los años. En aquellas cuya muda es estacional, como algunas variedades de cangrejo de río, entre ellas *Cambarus*, y del cangrejo de mar *Uca*, existe un periodo interpuesto de reposo durante la intermuda.

Ahora bien, incluso durante el periodo de reposo, se acumulan reservas alimenticias para la muda inmediata.

La fase preparatoria, o proecdisis, se caracteriza por acumulación ininterrumpida de reservas alimenticias y por elevación de los valores de calcio en sangre, fenómenos probablemente relacionados con la actividad del hepatopáncreas. En algunos crustáceos, como por ejemplo cangrejos de río y cangrejos terrestres, el epitelio gástrico secreta concreciones calcáreas, llamadas gastrolitos, que funcionan como centros de almacenamiento de calcio. Más tarde, se produce resorción del calcio a partir de diversas partes del viejo esqueleto. La resorción se origina a lo largo de líneas en que la degradación o desdoblamiento ocurre más tarde o en que el viejo esqueleto debe ser sometido a tensión o roto para permitir la extracción de una gran parte terminal de un apéndice, como por ejemplo una pinza. Después de la separación de la antigua cutícula de la epidermis y de la secreción de epicutícula nueva, el animal se prepara para el proceso real de ecdisis, y generalmente busca alguna retirada o refugio donde permanecer escondido. El cuerpo se dilata o hincha a consecuencia de la ingestión de agua por las branquias y sale por completo del antiguo esqueleto, el cual suele ser ingerido para ganar sales de calcio.

Durante la fase final o conclusiva de ecdisis (posecdisis), es secretada la endocutícula, teniendo entonces lugar la calcificación y endurecimiento del esqueleto. El animal permanece en su refugio y no se alimenta durante la primera parte de esta fase, que es la más larga del ciclo de muda y que puede llenar una parte considerable del periodo de intermuda.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE CRUSTACEA

La clasificación de las categorías o jerarquías más elevadas de la clase Crustacea es todavía inestable. El sistema adoptado en las siguientes páginas se ha tomado de Waterman y Chace (1960). A continuación se incluye una sinopsis. La cifra después de cada nombre se refiere al número aproximado de especies descritas que cada grupo contiene.

Clase Crustacea (26 000 +)
- Subclase Cephalocarida (4)
- Subclase Branchiopoda (800)
  - Orden Anostraca (175)
  - Orden Notostraca (15)
  - Orden Diplostraca (605)
    - Suborden Conchostraca (180)
    - Suborden Cladocera (425)
- Subclase Ostracoda (2 000)
  - Orden Myodocopa (300)
  - Orden Cladocopa (30)
  - Orden Podocopa (1 600)
  - Orden Platycopa (30)
- Subclase Mystacocarida (3)
- Subclase Copepoda (4 500)
  - Orden Calanoida (1 200)
  - Orden Harpacticoida (1 200)
  - Orden Cyclopoida (1 000)
  - Orden Notodelphyoida (300)
  - Orden Monstrilloida (35)
  - Orden Caligoida (400)
  - Orden Lernaeopodoida (300)
- Subclase Branchiura (75)
- Subclase Cirripedia (893)

Orden Thoracica (650)
Suborden Lepadomorpha (350)
Suborden Verrucomorpha (55)
Suborden Balanomorpha (240)
Orden Acrothoracica (25)
Orden Ascothoracica (27)
Orden Rhizocephala (200)
Subclase Malacostraca (18 000)
Serie Leptostraca (7)
Orden Phyllocarida (desaparecido)
Orden Nebaliacea (7)
Serie Eumalocostraca (17 986)
Superorden Syncarida (29)
Orden Anaspidacea (4)
Orden Bathynellacea (25)
Superorden Hoplocarida (180)
Orden Stomatopoda (180)
Superorden Peracarida (9 000)
Orden Thermosbaenacea (6)
Orden Spelaeogriphacea (1)
Orden Mysidacea (450)
Suborden Lophogastrida (30)
Suborden Mysida (420)
Orden Cumacea (650)
Orden Tanaidacea (250)
Orden Isopoda (4 000)
Suborden Gnathiidea (75)
Suborden Anthuridea (100)
Suborden Flabellifera (1 400)
Suborden Valvifera (600)
Suborden Asellota (500)
Suborden Phreatoicidea (50)
Suborden Epicaridea (350)
Suborden Oniscoidea (900)
Orden Amphipoda (3 600)
Suborden Gammaridea (3 000)
Suborden Hyperiida (300)
Suborden Caprellidea (250)
Suborden Ingolfiellidea (4)
Superorden Eucarida (8 600)
Orden Euphausiacea (90)
Orden Decapoda (8 510)
Suborden Natantia (1 930)
Sección Penaeidea (318)
Sección Caridea (1 590)
Sección Stenopodidea (22)
Suborden Reptantia (6 391)
Sección Macrura (693)
Superfamilia Eryonidea (39)
Superfamilia Scyllaridea (84)
Superfamilia Nephropsidea (313)
Superfamilia Thalassinidea (257)
Sección Anomura (1 270)
Superfamilia Galatheidea (572)
Superfamilia Paguridea (642)
Superfamilia Hippidea (56)
Sección Brachyura (4 428)
Subsección Gymnopleura (30)
Subsección Dromiacea (200)
Subsección Oxystomata (480)
Subsección Brachygnatha (3 718)
Superfamilia Brachyrhyncha (2 842)
Superfamilia Oxyrhyncha (876)

SUBCLASE CEPHALOCARIDA

Cephalocarida constituye el grupo de crustáceos descubiertos más recientemente y quizá los más primitivos de los existentes. Sólo cuatro especies, que pertenecen a tres géneros, comprenden la subclase, que se describió por primera vez en 1955 a partir de muestras recogidas en la arena y el lodo del fondo del largo estrecho de la Sonda. En la actualidad, los registros de cefalocáridos incluyen también hallazgos en las Antillas y en las costas de California y de Japón.

Son los cefalocáridos crustáceos diminutos parecidos a camarones que miden poco menos de 3 mm de longitud (fig. 14-7). A la cabeza en forma de herradura sigue un tronco alargado de 19 segmentos, de los cuales solamente nueve llevan apéndices. Los dos pares de antenas son cortas, y no existen ojos, probablemente como consecuencia de la existencia intersticial de estos animales. Los apéndices del tronco encierran bastante interés desde diversos aspectos. No solamente se parecen todos ellos entre sí, sino que no existen notables diferencias entre los mismos y el segundo par de maxilas. Por otra parte, la sección basal de cada apéndice es portadora de una pieza externa aplanada (seudoepipodito) que brinda al miembro una estructura trirrámea en lugar de la birrámea normal (fig. 14-7, *B*).

No han sido todavía bien dilucidados la anatomía interna, la fisiología y los hábitos de los cefalocáridos; son alimentadores indirectos de depósito. La acción de arrastre de las segundas antenas y de los apéndices del tronco deposita material en suspensión. Este residuo suspendido es aspirado hacia un espacio medio entre las extremidades y dirigido hacia adelante a la boca por espinas existentes en un surco alimenticio ventral medio. A diferencia de la mayor parte de los crustáceos de vida libre, estos son hermafroditas; las aberturas genitales del macho y la hembra se hallan situadas en el sexto y noveno segmentos *poscefálicos*, respectivamente. En *Hutchinsoniella macracantha* se desarrolla solamente un huevo en el interior de un ovisaco, y la etapa de maduración es de tipo metanauplio.

SUBCLASE BRANCHIOPODA

Los branquiópodos forman un pequeño grupo de crustáceos, en gran parte dulceacuícolas. Si bien componen esta subclase grupos de gran diversidad estructural, se caracterizan todos ellos por po-

seer apéndices del tronco de estructura foliácea y aplanada (fig. 14-8, *B*). El exopodito y el endopodito constan cada uno de ellos de un lóbulo aplanado, portador de cerdas tensas a lo largo del borde. La coxa está provista de un epipodito también aplanado que actúa como branquia; de aquí el nombre branquiópodos, "pies de branquias". Además de intercambiar gases, los apéndices del tronco suelen estar adaptados para filtrar el alimento, y además para locomoción. Las primeras antenas son pequeñas, unirrámeas, y con frecuencia no segmentadas. Las segundas maxilas están reducidas, y a veces incluso ausentes. El telson sostiene un par de procesos terminales de gran tamaño llamados cercópodos.

La clase Branchiopoda está compuesta de cuatro grupos. El orden Anostraca, llamado de los camarones duende, se caracteriza por la presencia de un tronco alargado de 20 o más segmentos, de los cuales, los 11 a 19 más anteriores llevan apéndices (fig. 14-8, *A*). No existe en estos animales caparazón (de aquí el nombre Anostraca, "sin caparazón") y los ojos compuestos están provistos de tallo.

En el orden Notostraca, o camarón renacuajo, la cabeza y la mitad anterior del tronco están cubiertos por un gran caparazón a modo de escudo (fig. 14-8, *C*). La mitad anterior del tronco lleva de 35 a 70 pares de apéndices; como hay solamente 25 a 44 "segmentos", algunos de los cuales son portadores hasta de 10 o más pares de apéndices, la segmentación externa original ha sido substituida probablemente por otra anular secundaria. Solamente quedan vestigios de las segundas antenas. Los ojos compuestos se han convertido en sésiles y se hallan localizados muy juntos detrás del escudo dorsal.

El orden Diplostraca posee dos subórdenes de branquiópodos en los que se observa compresión lateral, y cuyo cuerpo está, al menos parcialmente, envuelto en un caparazón bivalvo. En el suborden Conchostraca, llamado de los camarones almeja, la totalidad del cuerpo está parcial o totalmente encerrado en un caparazón, y externamente el animal se parece en forma notable a una almeja pequeña (fig. 14-9). En la parte dorsal el caparazón está más bien plegado que haciendo estructura de gozne, y las dos valvas se aproximan por

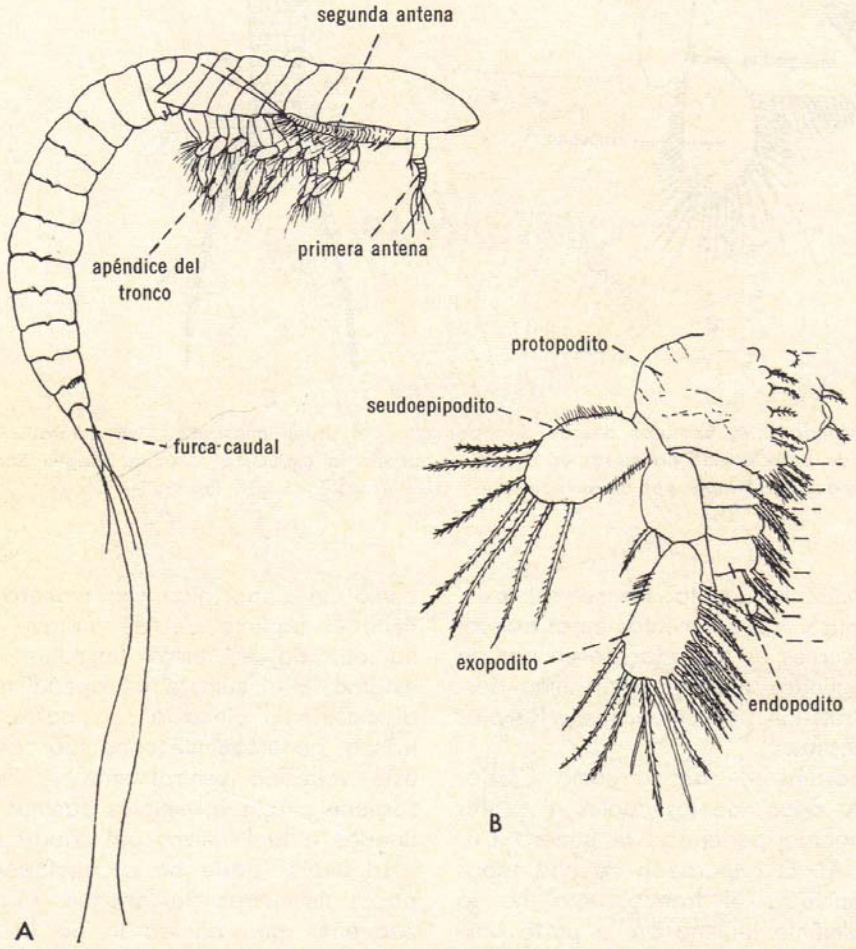


FIG. 14-7. *A*, El cefalocárido, *Hutchinsoniella macracantha*. (Según Waterman y Chace.) *B*, Apéndice del tronco de un cefalocardio. (Según Sanders.)

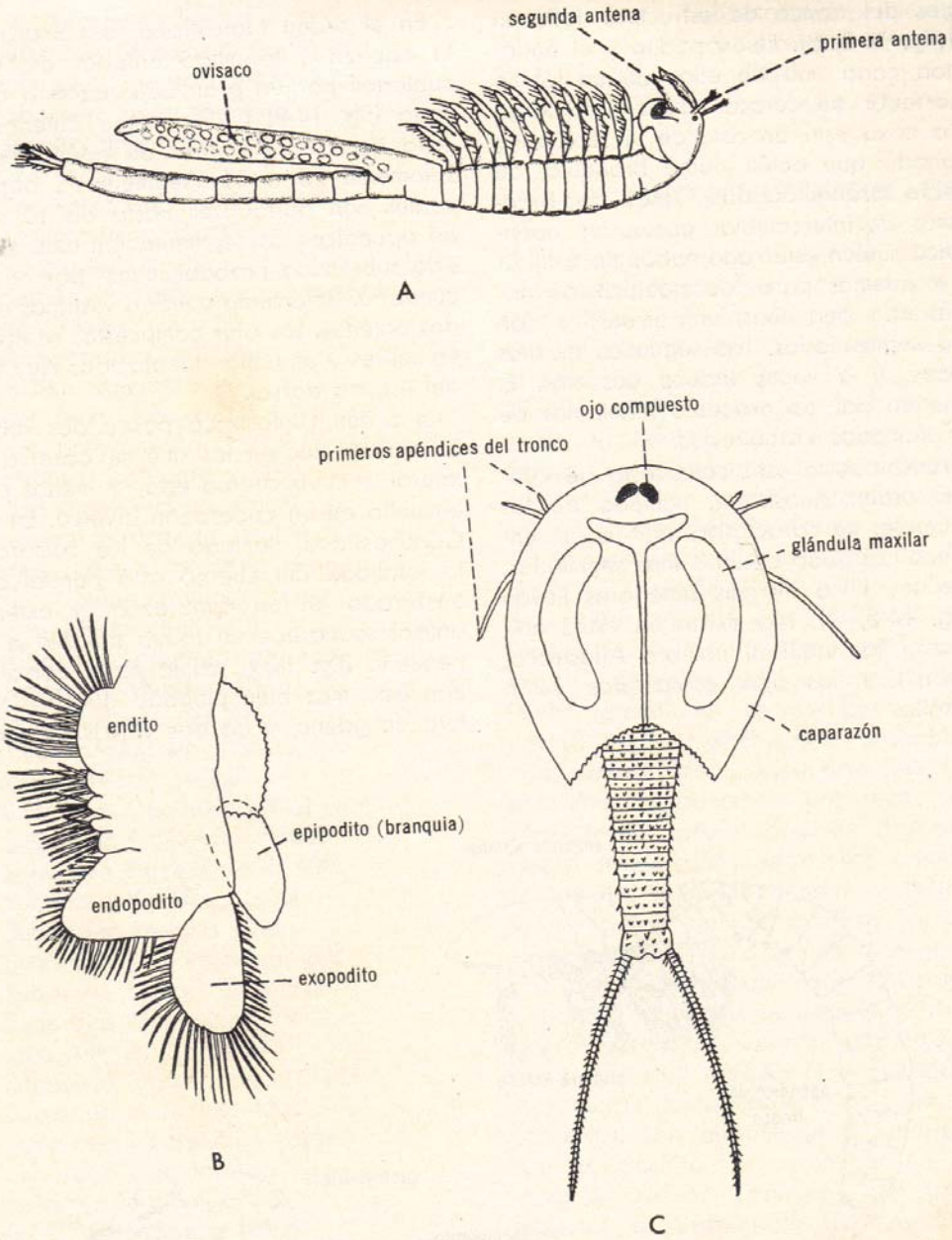


FIG. 14-8. Branquiópodos. *A*, Camarón duende, *Branchinecta*, del orden anostraca (vista lateral). (Según Calman.) *B*, Apéndice del tronco de *Branchinecta paludosa*, en el que se aprecia la estructura foliácea. (Según Sars, tomado de Pennak.) *C*, Camarón renacuajo, *Triops*, del orden notostraca (vista dorsal). (Según Pennak.)

la acción de un músculo aductor transversal. Existen de diez a treinta y dos segmentos en el tronco, cada uno de los cuales es portador de un par de apéndices. Las segundas antenas están bien desarrolladas, son birrámeas, poseen cerdas, y los ojos compuestos son sésiles.

El segundo suborden se conoce como Cladocera, o pulgas de agua, de las cuales el representante más conocido pertenece al género *Daphnia* (fig. 14-10, *A*). El caparazón de casi todos los cladóceros encierra el tronco pero no la cabeza, y generalmente termina en la parte posterior en una espina apical. La cabeza se proyecta ventralmente y algo en dirección posterior como un corto pico, de manera que el cuerpo tiene el aspecto del de un ave bien rolliza. Se ha perdido en estos animales la segmentación externa, y el número de apéndices del tronco ha disminuido a cinco o seis pares. El extremo del tronco, generalmente conocido como posabdomen, está volteado ventralmente y hacia adelante, y sostiene pinzas especiales además de espinas destinadas a la limpieza del caparazón.

La mayor parte de branquiópodos tienen unos pocos milímetros de longitud, y algunos son tan pequeños que no pasan de 0.25 mm. Los más grandes son los camarones duende, que suelen tener 1 cm de largo, y que pueden alcanzar hasta

13 cm. Casi todos los branquiópodos son pálidos y transparentes, pero a veces se observa color rosado o rojo, debido a la presencia de hemoglobina en el interior del cuerpo; y algunos cladóceros y camarones almejas son pardos o negros.

Los branquiópodos viven casi exclusivamente en agua dulce; sólo algunos cladóceros son marinos. Sin embargo, solamente los cladóceros habitan en arroyos, grandes lagos y lagunas. Los otros grupos están restringidos a charcas temporales, manantiales de aguas termales y pequeñas lagunas. La única excepción es el camarón salado *Artemia*, anostraco que se encuentra en lagos de aguas saladas en todo el mundo. Los branquiópodos no cladóceros se caracterizan porque con frecuencia no se encuentran en algunas lagunas y están presentes en otras cercanas; o pueden desaparecer inexplicablemente de una laguna determinada para reaparecer al cabo de algunos años. La reducción de los branquiópodos más grandes o cuerpos pequeños de agua dulce puede guardar relación con la ausencia de peces en estos hábitat.

Locomoción. Las pulgas de agua nadan por medio de sus segundas antenas muy potentes (fig. 14-10, *A*). El movimiento es en gran medida vertical y casi siempre espasmódico. El golpe de remo hacia abajo de las antenas impulsa al animal hacia arriba; después se sumerge lentamente, utilizando las antenas a manera de paracaídas. Algunas especies se desplazan de manera más regular por movimientos continuos de las antenas, como en el cladócero rapaz aberrante *Leptodora*, que nada con golpes de sus antenas parecidas a largos remos (fig. 14-10, *B*). Si bien los cladóceros suelen conservar la cabeza erguida, unos cuantos nadan invertidos, es decir, con el abdomen hacia arriba. También son raras algunas especies que cuelgan de la superficie valiéndose de unas cerdas existentes en las antenas no susceptibles de humedecerse.

Otros branquiópodos utilizan los apéndices del tronco para nadar, aunque el camarón almeja emplea también las segundas antenas. Los camarones duende generalmente nadan boca abajo; sin embargo, cuando se les ilumina desde un nivel inferior en un acuario, se enrollan sobre sí mismos y nadan con el lado derecho hacia la superficie. Los miembros de otros grupos nadan normalmente con el dorso hacia arriba. Muchos camarones

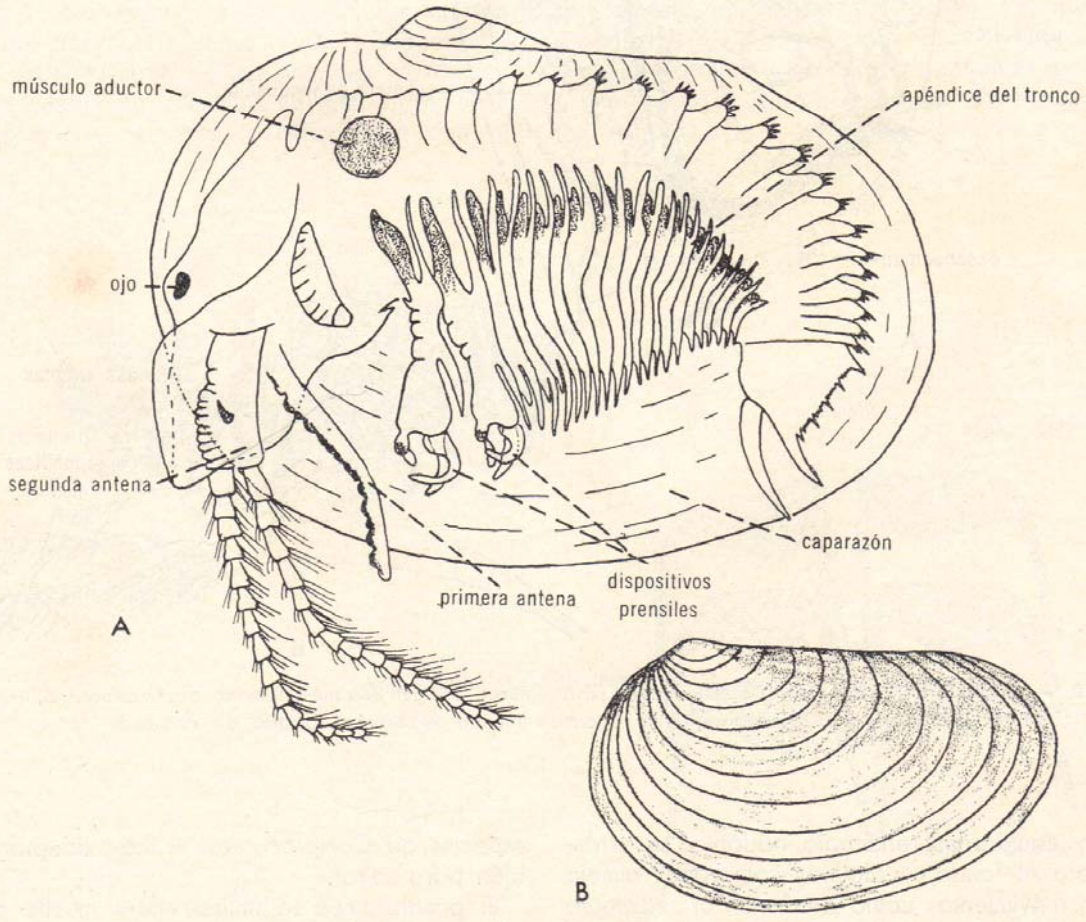


FIG. 14-9. A, El macho *Cyzicus mexicanus*, del orden Conchostraca, con la valva izquierda eliminada. (Según Mattox, tomado de Ward y Whipple.) B, Valva izquierda de la concha de *Cyzicus*, del orden Conchostraca. (Según Sars, tomado de Calman.)

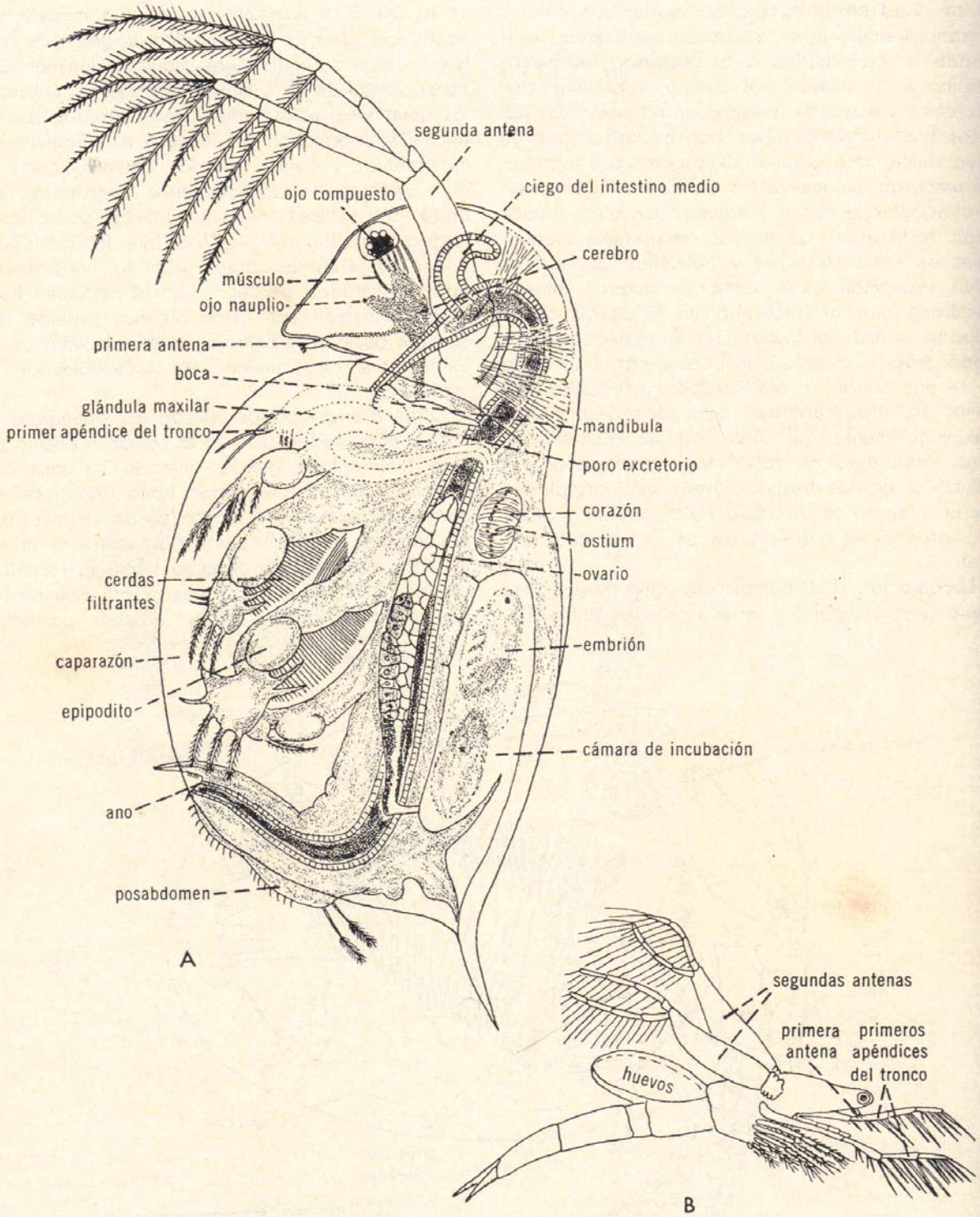


FIG. 14-10. A, Hembra del cladócero, Daphnia *pulex* (vista lateral). (Según Matthes, tomado de Kaestner.) *B*, Hembra de *Leptodora*, cladócero pelágico anormal. (Según Sebestyén, tomado de Pennak.)

almeja y camarones renacuajo nadan y se arrastran sobre el fondo, y algunos camarones almeja ejecutan movimientos como arado en el sedimento del fondo. Algunos cladóceros también han adoptado existencia en las profundidades. *Graptoleberis* ara en el fango, y algunas formas, como ciertas especies de *Camptocercus*, se han adaptado también para saltar.

El posabdomen se utiliza como muelle o como palanca, que lanza al animal hacia adelante en una distancia varias veces muy superior a la longitud de su cuerpo.

Anatomía interna y fisiología. Con pocas excepciones, los branquiópodos son alimentadores de filtro, y los bordes de los apéndices del tronco están provistos de cerdas finas filtrantes. Según los estudios de Cannon (1933) en el camarón duende *Chirocephalus*, el espacio entre las extremidades aumenta a medida que éstas se desplazan hacia adelante (fig. 14-11, *B*). El agua es aspirada hacia este espacio a partir de la línea ventral media, y las cerdas filtrantes reúnen las partículas extrayéndolas de la corriente que ingresa. Al efectuar un golpe de remo hacia atrás, el agua es impulsada fuera del espacio entre las extremidades en dirección posterolateral y distalmente (figura 14-11, *A*).

Mediante diversos mecanismos de gran complejidad, las partículas de alimento reunidas son enviadas a un surco alimenticio ventral medio que se extiende en dirección anterior hacia la boca, y que está limitado por pequeñas cerdas curvas. Se consuma el movimiento hacia adelante de las partículas en el surco por acción de chorros ligeros anteromedianos de agua que parten de los espacios entre las extremidades siempre que el miembro cambia su movimiento de atrás hacia adelante. Las glándulas existentes en las paredes del surco alimenticio, así como en el labro, secretan un material adhesivo (quizá moco), y las partículas entrelazadas son dirigidas a la boca por los apéndices vecinos, especialmente de las primeras maxilas.

El mecanismo de alimentación de otros branquiópodos sigue principio idéntico, pero con diversas modificaciones. En el camarón almeja, solamente los apéndices anteriores del tronco se utilizan para filtración, mientras que los posteriores están modificados y se utilizan como mandíbulas que trituran las partículas más voluminosas. Los cladóceros, que poseen solamente cuatro a seis pares de apéndices en el tronco, tienen del segundo al quinto pares, o del tercero al cuarto (en Daphniidae) adaptados para filtrar, y las cerdas filtrantes están generalmente dispuestas sobre los apéndices para formar un peine bien definido (fig. 14-10, *A*). La corriente de agua se dirige desde la parte anterior a la posterior, y recoge las partículas que son transferidas al surco alimenticio por cerdas especiales (gnatobases) a la parte basal de los apéndices. En el camarón renacuajo estas gnatobases desplazan también el alimento para adelante hacia el surco alimenticio.

Las partículas alimenticias para los branquiópodos son plancton (en el caso de formas planctónicas) o detritos (en el caso de formas bénticas). La eficacia de las cerdas filtrantes de *Daphnia* se indica por el hecho que algunos miembros de este género pueden crecer utilizando una dieta de bacterias.

Unos cuantos branquiópodos son rapaces o predatores. Los cladóceros planctónicos *Leptodora*, *Bythotrephes* y *Polyphemus* tienen sus apéndices anteriores modificados para asir o agarrar. Durante la alimentación, estos apéndices anteriores forman una especie de cesta que sirve como trampa, en la cual son capturadas las presas, especial-

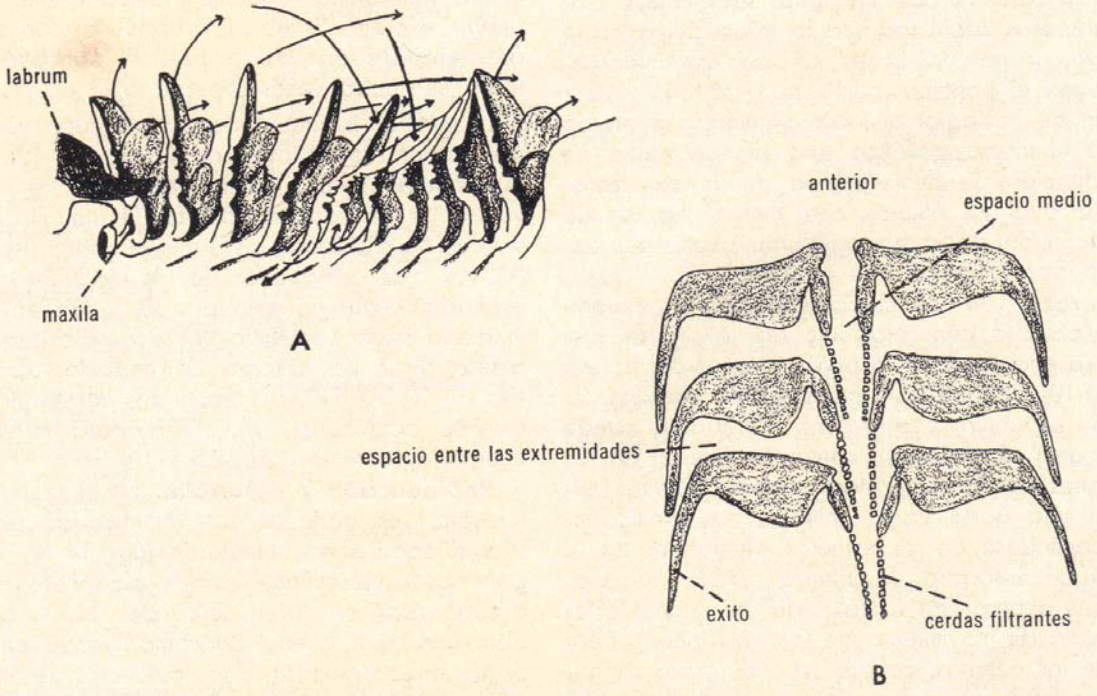


FIG. 14-11. A, Apéndice del tronco del camarón duende, *Branchinella*, mostrando las corrientes alimenticia y natatoria (vista lateral). Se han omitido las cerdas. (Según Cannon.) B, *Branchinella*, en la que se aprecian tres pares de apéndices del tronco (corte frontal). (Según Cannon, tomado de Green.)

mente crustáceos pequeños. La presa es entonces masticada con las hojas en forma de semiluna de las mandíbulas.

Los únicos branquiópodos parásitos pertenecen al género *Anchistropus*. Se informa que estos animales viven sobre hidras y arrancan trozos de tejido epidérmico con sus tres pares anteriores de apéndices del tronco modificados.

El intestino anterior de los branquiópodos forma un corto esófago, y el intestino medio suele estar agrandado para formar un estómago. Sin embargo, en los cladóceros, el intestino medio es más o menos tubular y no se diferencia fácilmente de las otras partes del aparato digestivo. Existen a menudo dos pequeños ciegos digestivos (fig. 14-10, *A*). El intestino en algunos cladóceros está enrollado una o varias veces sobre sí mismo.

El epipodito delgado vesicular o laminar a cada lado de los apéndices del tronco de los branquiópodos se considera que actúa como branquia, pero es probable que el apéndice en su totalidad, e incluso la superficie tegumentaria general, sean también importantes en el intercambio de gases (fig. 14-8, *B*).

Se ha encontrado hemoglobina en la sangre, músculos, tejido nervioso, y huevos de diversos representantes de todos los órdenes de branquiópodos, aunque su distribución sea esporádica. Sin embargo, la presencia de este pigmento depende a menudo de la cantidad de oxígeno del agua, de modo que existen individuos coloreados e incoloros de la misma especie. Se observa este fenómeno por ejemplo en *Daphnia*, ya que estos animales son incoloros en agua bien aireada, y toman un color rosado en aguas estancadas. Células adiposas, localizadas a lo largo del aparato digestivo, y en las bases de las extremidades, constituyen el principal punto para síntesis y destrucción de hemoglobina. Este pigmento se pierde cuando el medio acuático está bien aireado. En esta situación, la hemoglobina puede ser transferida al ovario y huevos, o el hierro, después de la destrucción de la hemoglobina, puede ser excretado por las glándulas maxilares.

El corazón de los cladóceros es un pequeño saco globuloso con solamente dos aberturas (ostia), y se encuentra en la parte anterior del tronco (fig. 14-10, *A*). En los demás branquiópodos, el corazón es tubular con muchas aberturas, y puede prolongarse al abdomen, como se observa en los camarones duende. El sistema arterial queda limitado a una aorta corta anterior, no ramificada; pero basándose en los estudios efectuados en el cladócero *Leptodora*, la sangre circula por vías regulares a pesar de la falta de un sistema arterial amplio. El movimiento de los apéndices, sobre todo de las antenas, contribuye a dirigir la sangre y a expulsarla de estas estructuras. Además del corazón y del bulbo arterioso de la base de la aorta, brinda protección adicional el órgano del apéndice, un disco membranoso pulsátil situado entre el primero y segundo segmentos del primer apéndice del tronco.

El corazón de *Daphnia* late unas 120 veces por minuto, pero esta velocidad recibe influencia de muchos factores. Innumerables estudios fisiológicos sobre este animal revelan, por ejemplo, que el corazón late más rápidamente al final de la tarde, cuando la densidad de población es baja, cuando la hembra es portadora de huevos, o la cría está en cámara de incubación, y también al alcanzar madurez sexual. Semejante aumento del número de latidos refleja simplemente un incremento del metabolismo, estimulado por diversos estados, y seguramente no se limita a *Daphnia* o incluso a crustáceos.

Los órganos excretorios son glándulas maxilares, generalmente llamadas glándulas de la concha, cuando el conducto puede verse enrollado dentro de la pared del caparazón (fig. 14-8, *C*). Es poco lo que sabemos respecto a los mecanismos del balance del agua, excepto en el camarón salado *Artemia*, que ha sido extensamente estudiado. Este crustáceo puede tolerar salinidades que fluctúan desde 10 por 100 del agua del mar al punto de saturación por cloruro de sodio. La presión osmótica interna varía ligeramente con las condiciones ambientales. Esta presión osmótica nunca cae por debajo del equivalente de aproximadamente 1 por 100 de cloruro sódico, ni excede el 2.8 por 100, incluso cuando se halle en una solución de cloruro sódico al 30 por 100. La regulación iónica se conserva por la absorción de sales a través de las branquias cuando el animal se halla en un medio hipotónico. Sabemos también que *Artemia* puede excretar orina hiperosmótica con su sangre; en este animal, la presión osmótica de la orina es cuatro veces superior a la de la sangre.

En muchos branquiópodos, el cordón ventral es una cadena ganglionar doble (fig. 14-12). En algunos cladóceros, como *Leptodora*, el cordón ventral se ha concentrado. El ojo nauplio es persistente en casi todos los branquiópodos (fig. 14-10, *A*). Los ojos compuestos de los cladóceros sésiles se caracterizan no sólo por su fusión en un ojo mediano único, sino también porque dicho ojo único puede girar por acción de músculos especiales (fig. 14-10, *A*). El ojo compuesto, por lo menos en muchos cladóceros, se utiliza para orientar el cuerpo durante la natación.

Reproducción y desarrollo. En el camarón renacuajo, las gónadas son ramificadas; en otros branquiópodos son tubulares (fig. 14-10, *A*). Los gonoporos masculinos de los cladóceros, unidos o separados, se abren cerca del ano o del posabdomen, que puede estar modificado en forma de órgano copulador; y los oviductos desembocan en una amplia cámara de incubación dorsal situada debajo del caparazón. En otras especies de branquiópodos se abren los gonoporos ven-

tralmente sobre segmentos diversos situados más hacia la línea media del tronco.

Durante la copulación, el macho de camarón duende fija a la hembra en una especie de abrazo sobre el lado dorsal del abdomen con las segundas antenas voluminosas modificadas con este fin, e inserta el par de procesos copulatorios, susceptibles de eversión, en los cuales se encuentran las aberturas de los conductos deferentes, en el gonoporo femenino medio y único. Dicho gonoporo conduce a la cámara uterina donde desembocan también dos oviductos. Se observa conducta copulatoria similar en el camarón renacuajo, pero en el camarón almeja la pareja en apareamiento se orienta en ángulos rectos mutuos, utilizando el macho los apéndices anteriores del tronco modificados en forma de gancho para fijar a la hembra (fig. 14-9, *A*).

En todos los branquiópodos, los huevos son sometidos a incubación por periodos de duración variable. En el camarón renacuajo, la cámara de incubación está formada por los exopoditos superpuestos en forma de copa a nivel del undécimo par de apéndices. En el camarón duende, se forma un saco especial sobre la extrusión de los huevos a partir de la cámara uterina glándular (fig. 14-8, *A*). Tanto los cladóceros como el camarón almeja maduran sus huevos dorsalmente debajo del caparazón (fig. 14-10, *A*). El camarón almeja sostiene sus huevos mediante exopoditos especiales alargados situados sobre diversos pares de apéndices posteriores. En el camarón renacuajo *Triops*, los huevos son llevados en una "caja" formada sobre la undécima extremidad, y cuyo epipodito actúa como tapa.

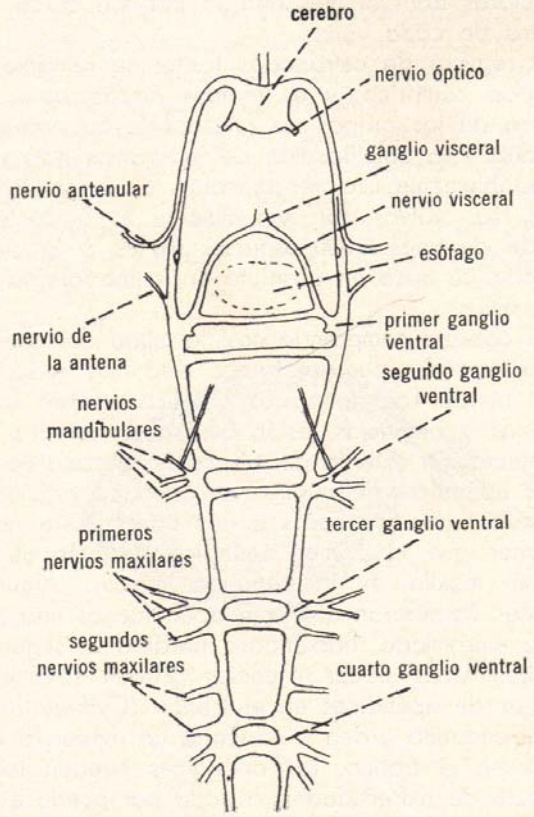


FIG. 14-12. Parte anterior del sistema nervioso de *Triops cancriformis*, camarón renacuajo. (Según Lankester y Pelseneer, tomado de Parker y Haswell.)

Los huevos son producidos en grupos o racimos de dos a varios centenares, y una sola hembra puede poner varios de estos racimos. Salvo en *Leptodora*, en que los huevos diploides maduran en estado metanauplio, el desarrollo en la mayor parte de los cladóceros es directo, y las crías son liberadas de la cámara de incubación por flexión ventral del posabdomen de la madre. En otros branquiópodos, los huevos embrionados son liberados por la hembra y caen al fondo del medio acuático en que viven después de un breve periodo de incubación; o pueden permanecer unidos a la hembra y llegar al fondo solamente cuando ésta muere. En cualquier caso, los huevos maduran típicamente como larvas nauplio.

La partenogénesis es frecuente en los branquiópodos, y en algunas especies los machos son raros o no existen. En los cladóceros, los huevos partenogenéticos maduran en el interior de las hembras por generaciones diversas hasta que ciertos factores, como un cambio en la temperatura del agua, o la disminución del aporte alimenticio como consecuencia de aumento de población, provoca la aparición de machos, produciéndose entonces fecundación de los huevos. Los huevos fecundados son grandes, y sólo unos cuantos de cada racimo llegan a la fecundación. Las paredes de la cámara de incubación se transforman ahora en una cápsula protectora, en forma de silla de montar (efipio) que desaparece con la muda siguiente, ya por separación directa o bien quedando adherida al resto del exosqueleto que se desprende (fig. 14-13, *A*). Los efipios flotan o se sumergen en el fondo y pueden resistir desecación y congelación. Por medio de estos huevos protegidos, los cladóceros pueden dispersarse a ciertas distancias por influjo del viento o de diversos animales y superar el invierno o sobrevivir durante las sequías estivales.

En muchas especies de los otros grupos de branquiópodos se producen también huevos de verano de cáscara delgada, y huevos (durmientes) inactivos de cáscara gruesa, pero ambos tipos de huevos pueden ser partenogenéticos o fecundados. El desarrollo del huevo de cáscara delgada es rápido, y la maduración puede tener lugar mientras los huevos están fijados a la hembra.

Son frecuentes en los branquiópodos brotes o ciclos de población. Se observan estos fenómenos especialmente en muchos cladóceros, algunos de ellos, como las especies *Diaphanosoma*, *Moina* y *Chydorus*, presentan un solo brote de aumento de población, la cual disminuye durante los meses de verano en algunos lagos. Otros son dicíclicos

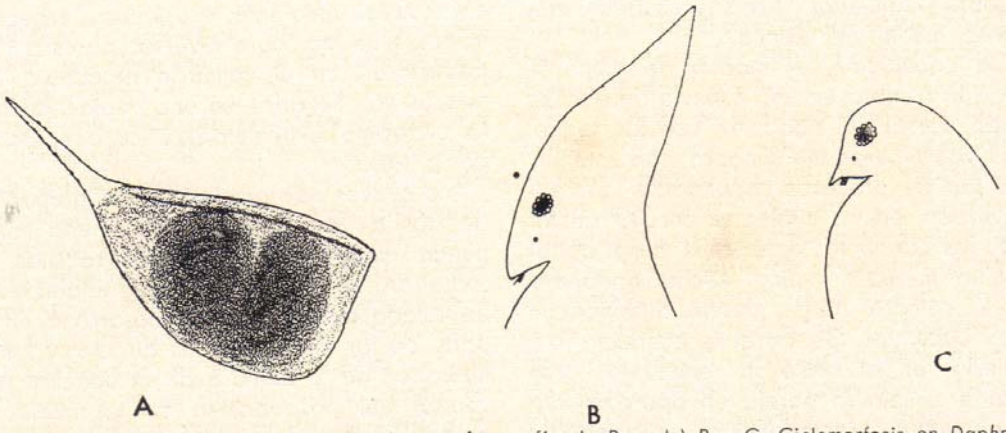


FIG. 14-13. A, Efipio de *Daphnia pulex*. (Tomado de una fotografía de Pennak.) B y C, Ciclomorfosis en *Daphnia*. B, Forma estival de cabeza larga. C, Forma de primavera y otoño de cabeza redonda. (B y C, según Pennak.)

y presentan máximos en primavera y otoño; el fenómeno no es en modo alguno previsible. Por ejemplo, algunas especies de *Daphnia* pueden ser monocíclicas, dicíclicas, o incluso acíclicas, según el lago o laguna en que viven.

Muchos de estos fenómenos de la reproducción, como por ejemplo los dos tipos de huevos, partenogénesis, y máximos de población, se encuentran también en rotíferos dulceacuícolas. Se registra un parecido análogo en la ciclomorfosis. En algunas especies de cladóceros, como los habitantes de lagos *Daphnia dubia* y *Daphnia retrocurva*, la cabeza cambia de forma progresivamente desde redondeada, a la de yelmo o casco, entre la primavera y la primera mitad del verano (fig. 14-13, *B* y *C*). Desde la segunda mitad del verano al otoño, la cabeza recupera de nuevo su forma redondeada normal. La ciclomorfosis no es todavía bien comprendida; puede, como en los rotíferos, depender de factores internos, o bien, como ha postulado Coker (1939), resultar de una interacción entre condiciones externas (temperatura) y factores internos (quizá genéticos).

SUBCLASE OSTRACODA

Los ostrácodos, llamados mejillones, son crustáceos pequeños ampliamente distribuidos en el mar y en todos los tipos de agua dulce. Se parecen superficialmente al camarón almeja por estar su cuerpo completamente cubierto por un caparazón bivalvo. Quizá este grupo, más que Conchostraca, debería recibir el nombre de camarón almeja, pues el caparazón de los ostrácodos ha evolucionado a lo largo de líneas que son netamente parecidas a las de los bivalvos. En los ostrácodos, las valvas son redondeadas o elípticas y su pared externa está impregnada de carbonato cálcico. En la porción dorsal se observa una línea de gozne o bisagra netamente definida formada por una cutícula o tira no calcificada.

En algunos ostrácodos, como Cytheridae, las valvas pueden presentar dientes que actúan como gozne, y crestas en la línea de articulación. La superficie de las valvas puede estar cubierta de cerdas y de dibujos con depresiones, tubérculos o prolongaciones irregulares (fig. 14-14, *B*). En el orden Myodocopa destaca una muesca en el borde anterior de las valvas que permite la protrusión de las antenas cuando las valvas están cerradas (fig. 14-14, *A*). El gozne elástico hace que las valvas puedan separarse y que actúen antagónicamente con un grupo de fibras musculares aductoras transversales que se insertan cerca del centro de cada valva.

El registro de ostrácodos fósiles se remonta al periodo cámbrico, y es el más amplio de cualquiera de los grupos de crustáceos. Su pequeño tamaño y la calcificación de las valvas han sido indudablemente factores primarios en la conservación. Las valvas son virtualmente lo único que queda de unas 2 000 especies fósiles, y la clasificación se basa en absoluto en la morfología de las valvas.

La cabeza comprende casi la mitad del cuerpo del ostrácodo, pues el tronco está muy reducido (fig. 14-15). Los apéndices cefálicos, sobre todo antenas y anténulas, están bien desarrollados. La segmentación externa del tronco ha desaparecido, y los apéndices del mismo han quedado reducidos en casi todos los casos a dos pares. (Esto hace suponer que el primer apéndice después de la primer maxila es la segunda maxila. Algunos autores consideran que este apéndice es una primera extremidad, habiéndose perdido la segunda maxila.) Unas pocas especies poseen solamente un par de apéndices en el tronco (*Cytherella*), y en el pequeño orden Cladocopa no existen apéndices en el tronco. Los apéndices pueden tener aspecto de extremidades, o cada par puede estar modificado para funciones diferentes. En Conchoeciidae, la segunda maxila tiene una estructura de extremidad y es parecida al primer apéndice

del tronco. Sin embargo, el segundo apéndice del tronco está modificado y se dirige dorsalmente. El tronco termina en dos ramas caudales largas que se proyectan en dirección ventral y hacia adelante.

La mayor parte de los ostrácodos son muy pequeños, fluctuando su longitud de menos de 1 mm a varios milímetros. El gigante del grupo es el residente en aguas marinas profundas *Gigantocypris mulleri*, que alcanza una longitud hasta de 3 cm. Los colores más frecuentes en estos animales son diversos matices de gris, pardo o verde, pero algunas especies pueden presentar color rojo o amarillo.

Locomoción. Aunque existen algunos ostrácodos planctónicos, la mayor parte de los mismos viven cerca de las profundidades marinas, donde se ocultan o bien aran sobre la capa superior del lodo y detritos. Las segundas antenas o ambos pares de antenas son los apéndices locomotores y están modificadas en forma diversa, según los hábitos del animal. En los ostrácodos nadadores, los dos pares de antenas están provistos de cerdas largas, mientras en las especies excavadoras las anténulas son fuertes, con espinas cortas y se utilizan para labrar galerías o madrigueras.

La especie *Darwinula* dulceacuícola emplea las primeras antenas para despejar de restos la parte delantera del cuerpo, y *Candona* usa sus primeras antenas para mantenerse erguida sobre el fondo. En algunas especies las primeras antenas ostentan cerdas ganchudas que ayudan a trepar por la vegetación acuática. *Cypridopsis vidua* ejecuta movimientos de salto; las segundas antenas y el segundo par de patas se mueven simultáneamente, impulsando al animal hacia adelante cuando las patas ejecutan el golpe de remo hacia atrás. Quizá los ostrácodos más notables sean las especies terrestres de *Mesocypris* de Nueva Zelandia y Africa del Sur, que pueden arar sobre el mantillo de los bosques.

Anatomía interna y fisiología. La mayor parte de los ostrácodos son alimentadores de filtro, pero unos pocos son consumidores de materias orgánicas descompuestas, rapaces, comensales, o parásitos. Las partículas de desecho, a menudo movilizadas por las antenas o mandíbulas, constituyen la principal fuente de alimento.

En los cipridínidos, el movimiento de los epipoditos de las segundas maxilas produce una corriente de agua que se dirige hacia atrás a la región de la boca. Las partículas alimenticias son capturadas por cerdas filtrantes dirigidas hacia adelante de las primeras maxilas y de los primeros apéndices del tronco. Estas partículas reunidas son mezcladas entonces con las secreciones del labro y dirigidas a la boca. En otras formas, las cerdas filtrantes están situadas sobre ambas mandíbulas y las primeras maxilas. Estos apéndices filtrantes en *Asterope* forman un tubo a través del cual circula agua.

El último par de extremidades de los cipridínidos es largo, de aspecto vermicular y lo utiliza el animal para limpiar el interior de las valvas de toda clase de residuos (fig. 14-15).

Entre las especies consumidoras de materia orgánica descompuesta destacan *Cypridina* y *Cypridopsis*, las cuales sostienen grandes partículas alimenticias con las mandíbulas o antenas mientras las desgarran con las maxilas. *Gigantocypris* es rapaz y sabemos que captura otros crustáceos, e incluso pequeños peces con sus antenas.

En el orden Podocopa el extremo terminal del intestino anterior se transforma en región triturante. Los ciegos del intestino medio varían notablemente tanto en número como en grado de desarrollo. En el orden Cypridae suele haber un solo par de ciegos que en algunas especies se

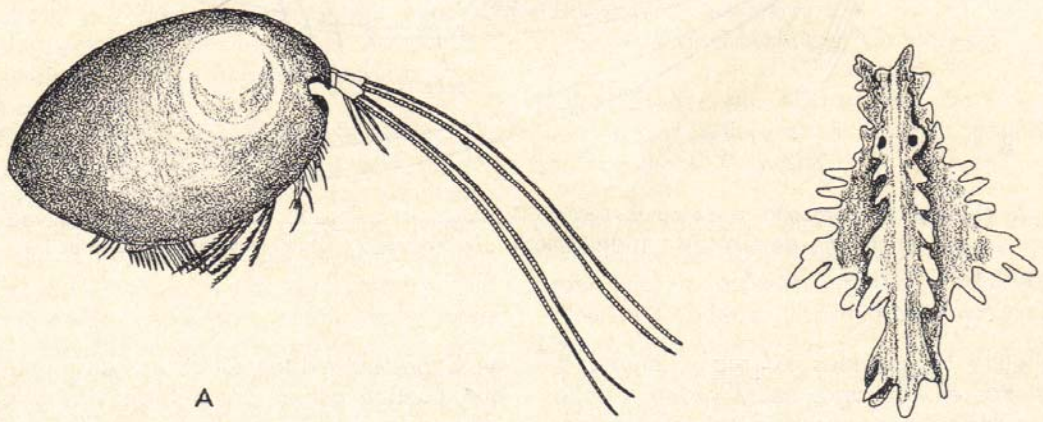


FIG. 14-14. A, Ostrácodo miodocópido con muescas de antenas en las valvas (vista lateral). B, Ostrácodo, *Cythereis*, rico en dibujos esculpidos en las valvas (vista dorsal). (Ambas según Müller, tomado de Schmitt.)

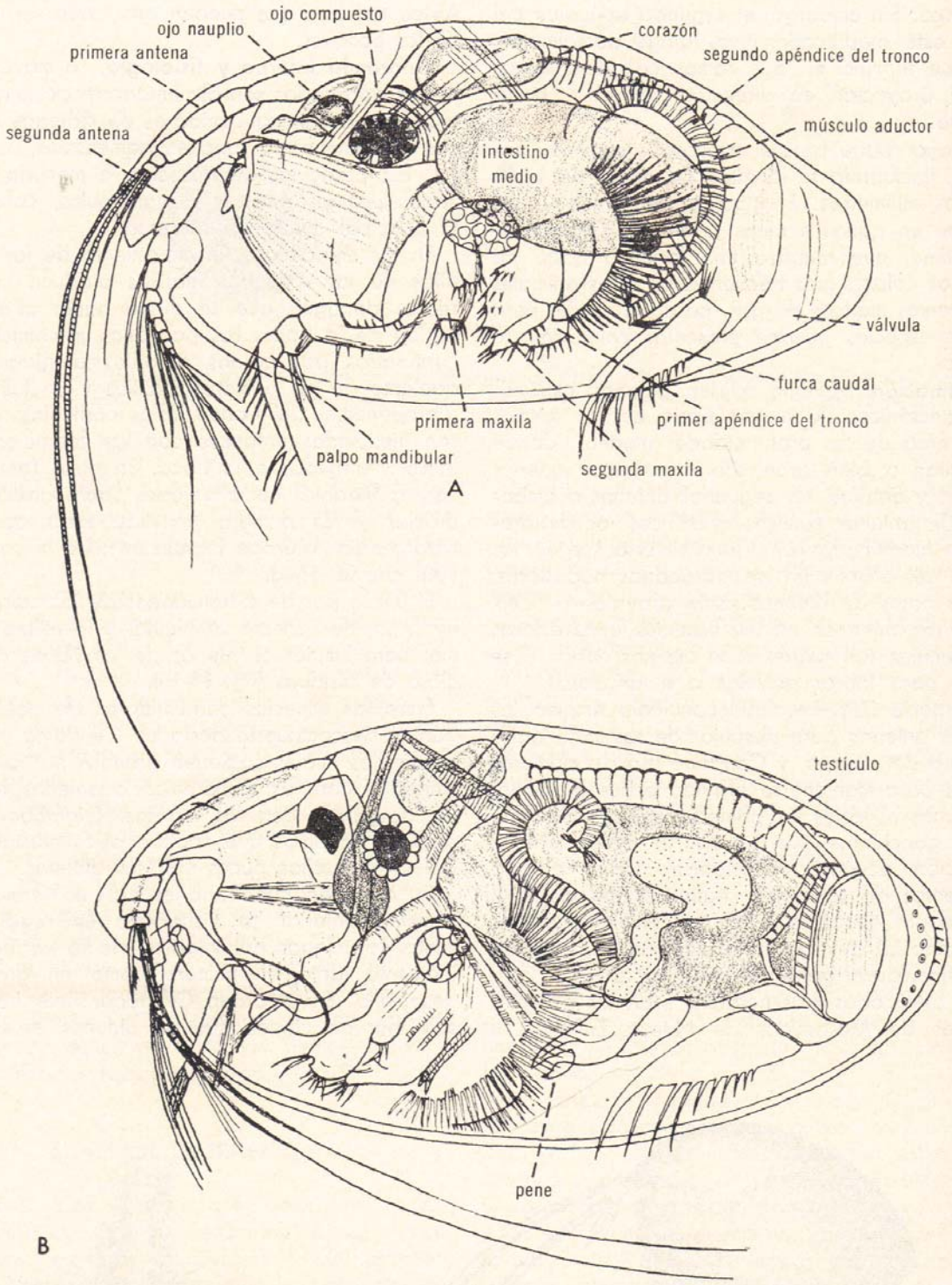


FIG. 14-15. A, Hembra del ostrácodo miodocópido marino, *Cypridina*, al que se ha quitado la valva izquierda (vista lateral). B, Macho de *Cypridina* (vista lateral). (Ambas según Claus, tomado de Calman.)

extienden entre las paredes externa e interna de las valvas. Por el contrario, en el orden Myodocopa no se observa la presencia de estos ciegos.

Estos animales carecen de branquias y el intercambio de gases es tegumentario, proporcionando ventilación las corrientes locomotora y alimenticia. Sin embargo, en *Asterope* y en algunas especies de *Cypridina*, existen estructuras en forma de placa que pueden actuar como branquias y que están adheridas a la superficie dorsal posterior del tronco. En algunas especies se ha informado de la presencia de hemoglobina.

Solamente se observa corazón y vasos sanguíneos en el orden marino Myodocopa. En este

grupo el corazón es una pequeña vesícula con dos aberturas (ostia) y da lugar a arterias anteriores y ventrolaterales. La sangre circula entre las paredes de las valvas.

Los ostrácodos figuran entre los pocos crustáceos que poseen glándulas de las antenas y maxilares durante su vida adulta. Las glándulas maxilares son grandes y enrolladas situadas entre las paredes externa e interna de las valvas. Existe también en estas especies un par de glándulas de función desconocida que se abren cerca de la base de las anténulas.

Los ganglios ventrales están considerablemente concentrados. En casi todos los ostrácodos se observan dos o tres grupos de ganglios, pero en el orden Cypridae los ganglios están todos concentrados en una masa única. Asimismo, existe en todos los ostrácodos el ojo nauplio, apareciendo solamente ojos compuestos sésiles en el orden Myodocopa (fig. 14-15, *A*).

Los ostrácodos fueron los primeros crustáceos en que se observó luminiscencia. Tres géneros marinos, *Cypridina*, *Pyrocypris* y *Conchoecia*, poseen las especies luminiscentes más comunes. Las secreciones de una glándula existente en el labro producen luz azulada hacia el exterior. La glándula posee, por lo menos en *Cypridina*, de dos a cuatro tipos de células que vacían al exterior por poros independientes pero próximos. Harvey (1960) postuló que probablemente sean secretadas luciferina y luciferasa separadamente para mezclarse después al llegar al exterior. La luz se produce tan sólo por estimulación mediante un reflejo de contracción muscular, pudiendo iniciar el reflejo un haz de luz.

Reproducción y desarrollo. Los ovarios son tubos apareados, que en los órdenes Cypridae y Cytheridae se encuentran, al menos parcialmente, en el espacio situado entre las paredes de las valvas. Los oviductos, casi siempre pares, terminan cada uno en un receptáculo seminal. Los gonoporos femeninos se hallan situados ventralmente entre el último par de apéndices en el extremo caudal del tronco. En Conchoeciidae los oviductos están unidos, y vacían por un gonoporo único sobre el lado izquierdo.

Los testículos constan generalmente de cuatro tubos largos y a menudo enrollados que se encuentran en el interior de las valvas. Los conductos espermáticos pareados terminan cada uno de ellos en un conducto eyaculador, que desemboca por uno de los dos grandes penes esclerosados que se proyectan ventralmente por delante de la furca caudal. En la familia marina Cypridinidae, los conductos espermáticos no se abren en los penes sino por medio de un gonoporo mediano único entre los dos penes. En consonancia con el sistema unilateral femenino, el macho de la familia Conchoeciidae tiene un solo pene, localizado en el lado derecho.

Los espermatozoos son móviles, y en muchos cípridos generalmente de gran tamaño. *Pontocypris monstrosa*, que mide menos de 1 mm de longitud, parece tener espermatozoos hasta de 7 mm.

Durante la copulación, la hembra es inmovilizada y fijada en su porción dorsal y posterior por las segundas antenas del primer par de extremidades del macho, insertándose los penes entre las valvas de la hembra en el interior de los gonoporos.

En algunos ostrácodos, incluyendo los cipridínidos marinos y de agua dulce *Darwinula*, los huevos son incubados en la parte dorsal de la cavidad de la concha. Sin embargo, con más frecuencia la puesta de huevos se efectúa libremente en el agua o éstos son fijados aisladamente o en grupos a la vegetación o a otros objetos del fondo del medio líquido en que viven. Los huevos maduran en calidad de larvas nauplio, pero cada una de ellas encerrada en un caparazón bivalvo como el adulto.

En el género dulceacuícola *Cypris*, se ha observado partenogénesis.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA SUBCLASE OSTRACODA

Se han descrito unas 200 especies conocidas de ostrácodos vivientes, y más de 2 000 especies fósiles. Los ostrácodos que viven en la actualidad pueden incluirse en cuatro órdenes.

Orden Myodocopa. Se trata de ostrácodos marinos cuya concha posee muescas para la salida de las antenas. Las segundas antenas, generalmente birrámeas, poseen un segmento basal muy grande. Existen en estas especies dos pares de apéndices en el tronco.

Familia Cypridinidae. *Cypridina*, *Gigantocypris*, *Pyrocypris* y *Asterope*.

Familia Conchoeciidae. *Conchoecia*.

Orden Cladocopa. Ostrácodos marinos que carecen de apéndices en el tronco. Segundas antenas birrámeas. *Polycope*.

Orden Podocopa. Segundas antenas unirrámeas. Dos pares de apéndices en el tronco. Este gran orden incluye especies marinas y dulceacuícolas.

Familia Cypridae. *Cypris*, *Pontocypris*, *Candona*, *Cypridopsis*, *Mesocypris*.

Familia Darwinulidae. *Darwinula*.

Familia Cytheridae. *Cythere*.

Orden Platycopa. Ostrácodos marinos con antenas secundarias birrámeas y un solo par de apéndices en el tronco. El único género es *Cytherella*.

SUBCLASE COPEPODA (COPEPODOS)

Es sin duda esta subclase la más amplia entre los entomostráceos, ya que se han descrito más de 4 500 especies de la misma. La mayor parte de los copépodos son marinos, pero existen muchas especies de agua dulce. Asimismo, se observan otras muchas que son parásitas sobre diversos animales marinos y de agua dulce, especialmente peces. El número de copépodos que viven en el mar es inmenso y constituyen un importante eslabón en muchas cadenas alimenticias marinas. La mayor parte de la dieta de muchos animales del mar, como ballenas, cachalotes, y peces, está compuesta de copépodos.

Estos animales son crustáceos muy pequeños, cuyas dimensiones fluctúan desde menos de 1 mm a varios milímetros. Las formas parasitarias son generalmente más grandes. Por ejemplo, las especies del género *Penella*, que parasitan peces y ballenas, pueden tener hasta más de 30 cm de longitud (fig. 14-19). Aunque gran parte de los copépodos son pálidos y transparentes, algunas especies pueden ostentar brillantes colores, como rojo, anaranjado, púrpura, azul o negro.

El cuerpo de los copépodos de vida libre suele ser corto y cilíndrico (fig. 14-16). Se halla netamente segmentado y se compone de cabeza, tórax y abdomen. La cabeza es redondeada en su parte anterior o puede ostentar un rostro. Carecen estos animales de ojos compuestos, pero es típico de los mismos el ojo medio nauplio. En la parte posterior, la cabeza suele estar fusionada con el primer segmento torácico y a veces con el segundo. La región torácica, generalmente puntiaguda, está compuesta de tres, cuatro, o cinco segmentos no fusionados, con apéndices; en ocasiones, los dos últimos segmentos torácicos están fusionados; el abdomen es estrecho, cilíndrico y desprovisto de apéndices. En machos no especializados, se compone de cuatro segmentos, pero en las hembras los dos primeros suelen fusionarse (en algunas especies los segmentos tercero y cuarto pueden también llegar a la fusión).

El telson presenta dos ramas caudales, que en algunas especies marinas del plancton adquieren desarrollo espectacular. Por ejemplo, en *Calocalanus pavo*, cada rama está dirigida en sentido lateral y ostenta cuatro grandes cerdas con otras más pequeñas dispuestas bilateralmente, pareciendo cada una de ellas una pluma.

De las diez somitas poscefálicas, la articulación entre la cuarta y la quinta o entre la quinta y la sexta es netamente más amplia que la existente entre las otras (fig. 14-16). Suele utilizarse este carácter de la línea de articulación más amplia para dividir el cuerpo de los copépodos en un metasoma anterior, compuesto de la cabeza y la mayor parte del tórax, y un urosoma posterior, integrado por el abdomen y el último o los dos últimos segmentos torácicos.

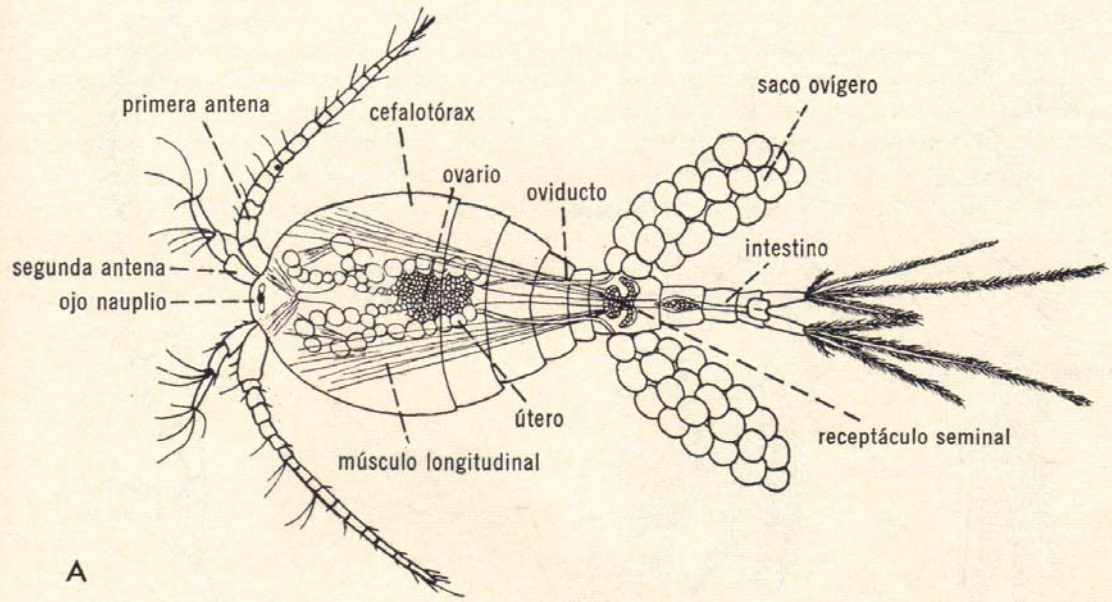
Las primeras antenas unirrámeas son largas y perfectamente visibles (fig. 14-16); las segundas son mucho más pequeñas, y el exopodito ha desaparecido en los ciclopoides. El primer par de apéndices torácicos está modificado para formar maxilípedos que contribuyan a la alimentación, y los apéndices torácicos restantes, salvo el último o dos últimos pares, son más o menos similares y dispuestos en dos ramas simétricas (fig. 14-17, *A*). Cada rama consta generalmente de tres segmentos adornados con cerdas. El último o dos últimos pares de apéndices torácicos se caracterizan por modificaciones variables o sólo existen en calidad de vestigio, lo cual depende de la especie y el sexo.

Locomoción. De los tres órdenes de copépodos de vida libre, los calanoides son esencialmente planctónicos; los harpacticoides son más bien bénticos; y los ciclopoides poseen especies del plancton y bénticas. Las extremidades torácicas son los órganos locomotores principales para natación rápida, y estos movimientos suelen ser de tipo espasmódico, especialmente en las formas nadadoras. Los movimientos espasmódicos bruscos son producidos por extremidades que ejecutan movimientos de remo rápidos, durante los cuales las primeras antenas se dirigen hacia atrás plegándose contra el cuerpo. Cuando cesa el movimiento de las extremidades, las primeras antenas se extienden lateralmente para impedir la sumersión. Después de un corto intervalo se repite la acción de las extremidades torácicas.

En muchos calanoides se aprecian movimientos lentos de deslizamiento, consecutivos a la corriente alimenticia producida por los apéndices alrededor de la boca, especialmente las segundas antenas. Este deslizamiento se caracteriza por propulsiones en forma de sacudida causadas por las extremidades torácicas. Algunas especies deslizadoras, tales como *Calanus* y *Diaptomus*, pueden también nadar con la superficie ventral hacia arriba.

Los harpacticoides residentes en las profundidades y algunos ciclopoides reptan en el substrato o excavan en el mismo, y muchos de los primeros viven entre granos de arena. Las extremidades torácicas se utilizan para reptar o arrastrarse, lo cual se acompaña en los harpacticoides de ondulaciones laterales del cuerpo.

Anatomía interna y fisiología. Los copépodos planctónicos son principalmente alimentadores de filtro en los cuales las segundas maxilas están modificadas para actuar como apéndices filtrantes. La parte fundamental de su dieta está constituida por fitoplancton. El mecanismo de alimentación de filtro fue dilucidado por Cannon (1928) en *Calanus* y *Diaptomus*. En estos copépodos, las segundas antenas, los palpos mandibulares, y el primer par



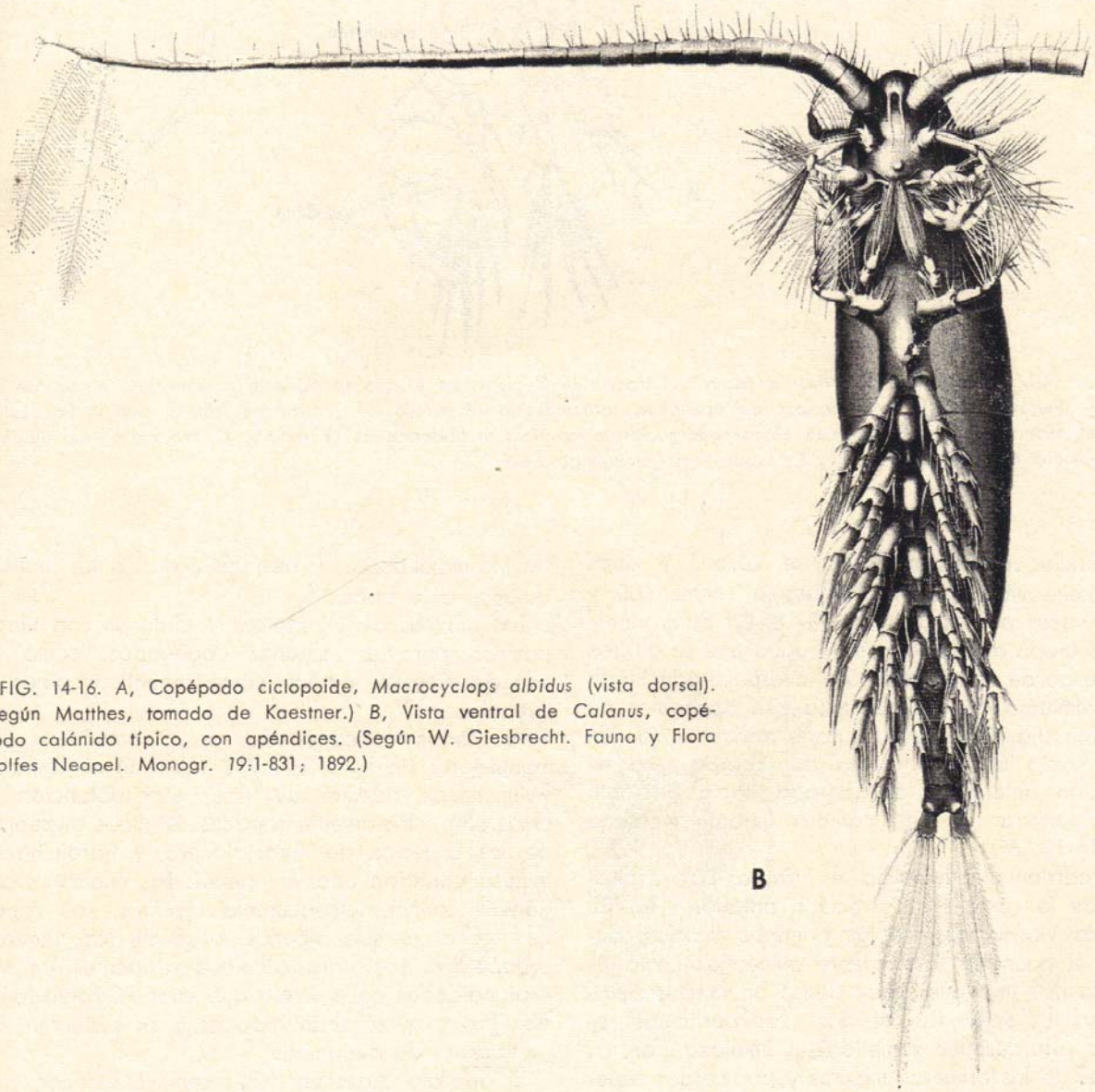


FIG. 14-16. A, Copépodo ciclopoide, *Macrocyclops albidus* (vista dorsal). (Según Matthes, tomado de Kaestner.) B, Vista ventral de *Calanus*, copépodo calánido típico, con apéndices. (Según W. Giesbrecht. Fauna y Flora Golfes Neapel. Monogr. 19:1-831; 1892.)

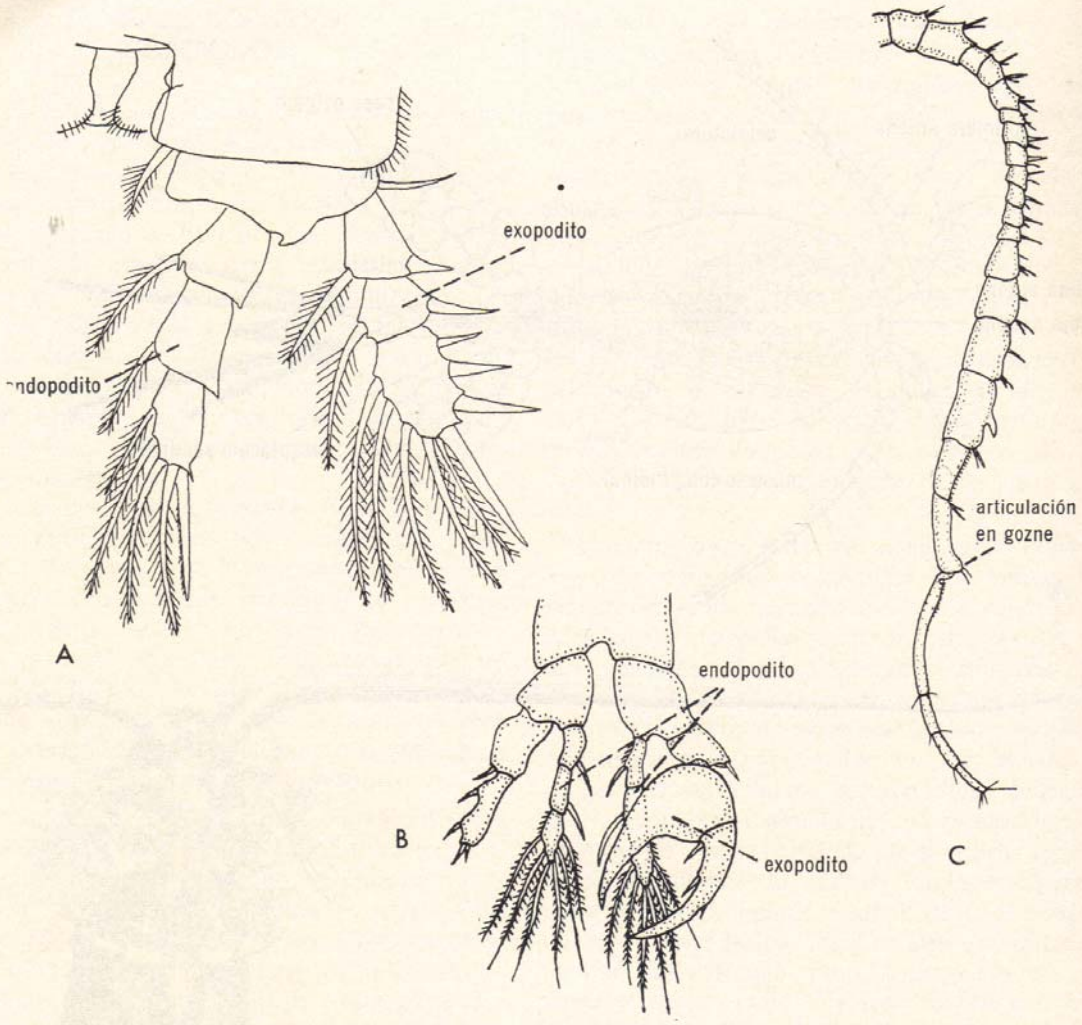


FIG. 14-17. A, Segundo apéndice derecho del tronco de *Cyclops*, en el que se advierte la estructura netamente birrámea. (Según Pennak.) *B*, Ultimo par de apéndices torácicos de un macho de *Centropages*, en el cual se ha modificado el exopodito para formar una pinza encargada de movilizar el abdomen de la hembra. C, Primera antena fijadora de un macho de *Centropages*. (*B* y C, según Sars, tomado de Calman.)

de maxilas están revestidos de cerdas y estos apéndices vibran en forma regular entre 600 y 2 640 veces por minuto (fig. 14-18, *B*). Estas vibraciones crean dos remolinos de agua que se dirigen a lo largo de ambos lados del cuerpo produciendo el movimiento de deslizamiento que acabamos de describir (fig. 14-18, *A*). La parte del remolino que fluye hacia la línea media del cuerpo gira en dirección anterior y es aspirada hacia adelante hasta penetrar en una cámara filtrante mediana (fig. 14-18, *B*).

La corriente alimenticia es traída por aspiración de la cámara en dirección anterior y lateral por las vibraciones de las primeras maxilas; durante el paso de la corriente alimenticia, ésta es filtrada por una criba muy densa de cerdas situadas en las segundas maxilas. Las partículas reunidas son después sometidas a limpieza por los enditos de las primeras maxilas y por cerdas especiales de gran longitud localizadas en la base de los maxilípedos, y después pasan a las mandíbulas y a la boca.

Las maxilas de *Diaptomus* y *Calanus* son filtros pasivos, pero en algunos copépodos, como la especie *Acartia*, actúan como auténticas palas o cucharas.

No todos los copépodos del plancton son alimentadores de filtro; algunos capturan organismos voluminosos, además de filtrar el citoplancton, y otros son estrictamente rapaces. Algunos miembros de las especies de *Anomalocera* y *Pareuchaeta* incluso capturan crías de peces. Los miembros del género común dulceacuícola *Cyclops*, son rapaces, como lo son algunos otros de los géneros ciclopoides. Los harpacticoides residentes en las profundidades no se sabe que sean alimentadores de filtro y quizá sean rapaces o se sustenten directamente de diatomeas.

El aparato digestivo suele ser tubular con pequeñas zonas regionales. Se observan a veces

hasta tres ciegos de desarrollo variable. Las reservas alimenticias se almacenan como aceites en algunos copépodos y pueden brindar al cuerpo coloración roja brillante, como en *Diaptomus*.

En los copépodos de vida libre no existen branquias, y salvo en los calánidos y algunas especies parásitas, estos animales carecen de corazón y de vasos sanguíneos. En los calánidos, el corazón es sacular o tubular con tres aberturas (ostia), y se localiza en el tórax (fig. 14-3, *A*). Existe una sola aorta no ramificada que abandona el corazón. En aquellos copépodos que no tienen corazón ni vasos, se facilita la circulación de la sangre por el movimiento de los apéndices, y sobre todo por el del intestino, el cual posee músculos suspensorios especializados que se originan en la pared corporal. Destacan algunos lerneopódidos parásitos por poseer un sistema vascular cerrado sin corazón. Se ha informado que en algunos copépodos parásitos de vida libre existe hemoglo-

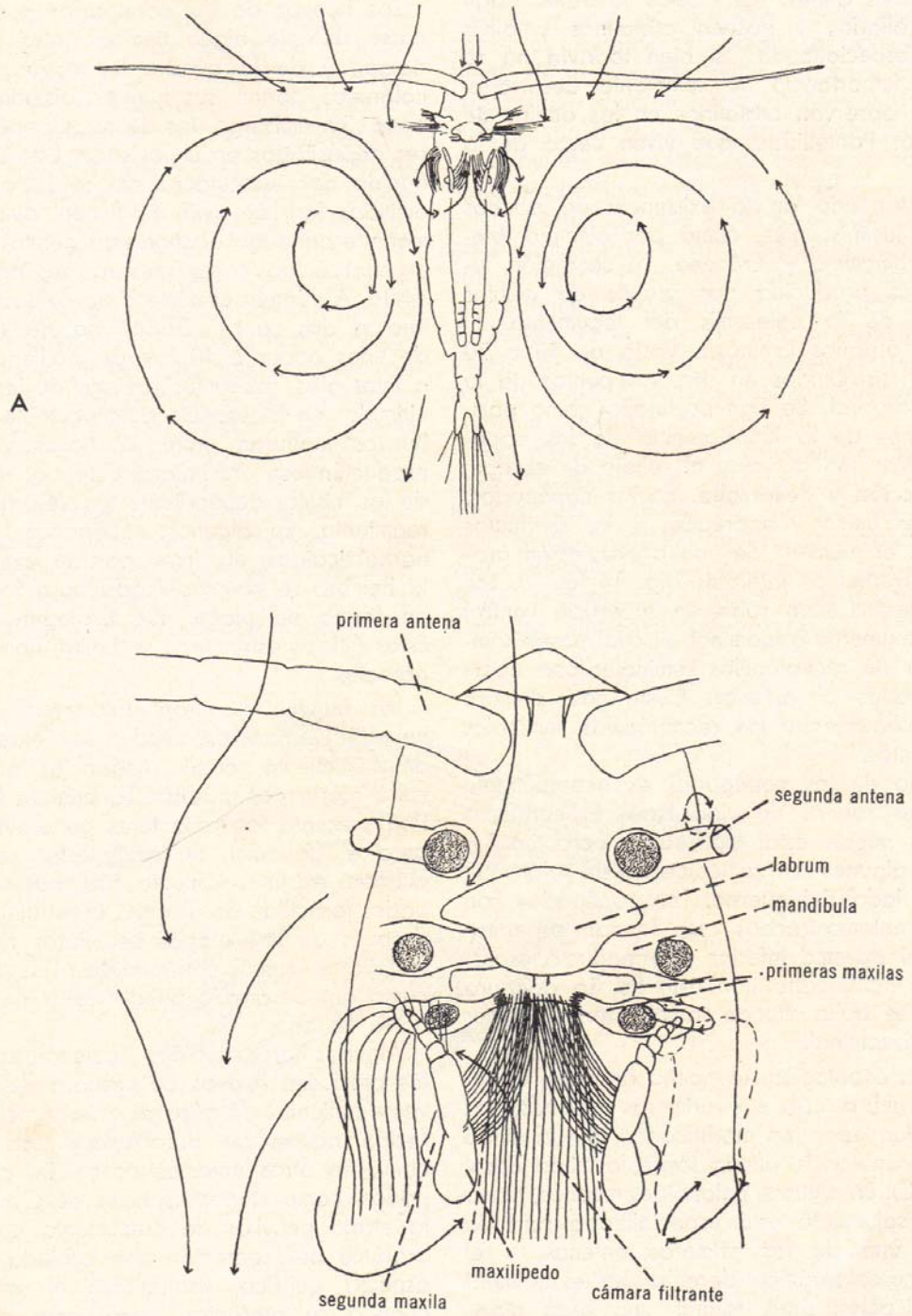


FIG. 14-18. A, Corrientes alimenticia y natatoria en *Calanus finmarchicus*. B, Parte anterior de *Calanus finmarchicus*, mostrando aparato y corriente filtrante (vista ventral). (Ambas según Cannon.)

bina en la sangre; los órganos excretorios están representados por glándulas maxilares.

El sistema nervioso está netamente concentrado, y el cordón nervioso ventral suele extenderse más allá del tórax. En algunas especies existen ganglios ventrales netamente definidos, pero en otras dichos ganglios se reúnen en una masa uniforme. En casos extremos, el sistema nervioso ha quedado reducido a un collar esofágico.

En los copépodos se observa típicamente ojo nauplio que consta de dos ocelos laterales y uno mediano (fig. 14-16). En la forma pelágica *Sapphirina* y géneros afines, los ocelos laterales están muy desarrollados y poseen cristalinos y otras estructuras especializadas, si bien todavía no se conoce la importancia de semejante desarrollo. También se observan cristalinos en los ocelos de los calánidos Pontellidae, que viven cerca de la superficie.

Se ha informado de la existencia de muchos copépodos luminiscentes, como por ejemplo *Metridia*, *Pleuromamma* y *Oncaea*. La secreción luminiscente es producida por grupos de células glandulares de la epidermis del tegumento. El número de órganos luminosos varía de 10 a 70 y se hallan distribuidos en diversos puntos de la superficie corporal. Se han postulado como posibles funciones de la luminiscencia de los copépodos la atracción sexual y el reflejo de escape.

Reproducción y desarrollo. En los copépodos, el ovario es único y apareado, y los oviductos glandulares, en número de uno o dos, están provistos de divertículos laterales (fig. 14-16, *A*). Los oviductos desembocan sobre la superficie ventral del primer segmento abdominal, el cual posee también un par de receptáculos seminales con aberturas separadas al exterior. Existe casi siempre conexión interna entre los receptáculos seminales y los oviductos.

El testículo de los copépodos es generalmente único en las formas de vida libre. El conducto espermático puede estar apareado, pero en los calánidos y algunos harpacticoides existe solamente uno en un lado del cuerpo. Los copépodos son los únicos entomostráceos que forman espermatóforos, y el extremo inferior del conducto espermático está modificado con este fin. La abertura del macho se halla situada también en el primer segmento abdominal.

Durante la copulación, el macho agarra y afianza a la hembra con sus primeras antenas, las cuales pueden estar tan modificadas que la mitad distal del apéndice se pliega sobre la mitad basal (fig. 14-17, *C*). En algunos calanoides machos, como *Diaptomus*, solamente está especializada para la copulación una de las primeras antenas, y el quinto apéndice torácico derecho ha experimentado modificación para formar una gran pinza encargada de asir el abdomen de la hembra (fig. 14-17, *B*). Sin embargo, muchos, quizá la mayoría, de los calanoides no presentan ninguna especialización de las antenas del macho para fijar a la hembra. Los espermatóforos son transferidos a la hembra por los apéndices torácicos del macho y se adhieren a las aberturas de los receptáculos por medio de un cemento adhesivo especial. La conducta copulatoria del calanoide *Diaptomus* implica persecución por parte del macho. Una vez atrapada la hembra es inmovilizada por las anténulas y el quinto apéndice torácico del macho, el cual utiliza el miembro opuesto, provisto de largas cerdas, para buscar el orificio femenino.

Los huevos de los copépodos pueden almacenarse durante algún tiempo antes de la fecundación y de la puesta. La mayor parte de los calánidos ponen sus huevos aisladamente en el agua. Sin embargo, los de otros copépodos suelen ser depositados en un ovisaco. Este último es producido por secreciones del oviducto cuando son emitidos los huevos a partir del oviducto, y permanece adherido al segmento genital femenino, en el cual actúa como cámara de incubación (fig. 14-16, *A*). Según el número de oviductos se forman uno o dos sacos. Cada uno de ellos contiene de unos pocos a 40 huevos, pudiendo producirse a intervalos frecuentes racimos de los mismos. Por ejemplo, en la especie dulceacuícola *Cyclops*, los huevos maduran entre 12 horas y cinco días, produciéndose inmediatamente un nuevo racimo de los mismos dependiente también del mismo apareamiento. En algunos copépodos, como ciertos harpacticoides, el último par de extremidades de la hembra se ha modificado para formar escudos en forma de placa que protegen los ovisacos. Estas últimas estructuras se hallan libres en algunas especies.

Los huevos maduran típicamente como larvas nauplio. Después de cinco o seis etapas peculiares de crecimiento nauplio, llegan las larvas a la primera etapa copepódida. La primera larva de este tipo presenta los caracteres generales del adulto; pero el abdomen no suele estar segmentado, y pueden existir solamente tres pares de extremidades torácicas. Se alcanza la estructura del adulto después de seis etapas peculiares de crecimiento nauplio y cinco copepódidas. La totalidad del curso del desarrollo puede durar de una semana hasta un año.

Algunos harpacticoides y calanoides dulceacuícolas producen huevos de cáscara delgada, y huevos durmientes de cáscara gruesa, pero esta adaptación no se ha desarrollado tan ampliamente como en otros entomostráceos. En algunos copépodos, como ciertas especies de *Cyclops*, durante la etapa peculiar de crecimiento copepódida se produce por secreción una cubierta orgánica de aspecto quístico, tornándose el animal inactivo cuando se presentan condiciones desfavorables. Semejantes quistes están especialmente adaptados para resistir desecación y capacitan al copépodo

para estivar durante las sequías temporales de las charcas o lagunas en que viven.

Copépodos parásitos. La subclase Copepoda incluye la mayor parte de los crustáceos parásitos. Existen algunos ciclopoides y harpacticoides parásitos, pero llevan vida exclusivamente parasitaria los miembros de los órdenes Notodelphyoida, Monstrilloida, Coligoida y Lernaeopodoida. Estos cuatro órdenes poseen más de mil especies, y despliegan una gran diversidad de modificaciones estructurales y de variaciones en sus ciclos vitales.

Peces marinos y de agua dulce son los huéspedes más frecuentes de los copépodos calígidos y lerneopódidos, los cuales reciben el nombre de piojos de los peces. Se trata de especies ectoparásitas que se fijan a los filamentos branquiales, aletas, o tegumento en general (fig. 14-19). Otros copépodos son comensales o endoparásitos de vermes poliquetos, en el intestino de equinodermos (particularmente crinoides), y en el aparato digestivo de tunicados y bivalvos. Algunos copépodos son parásitos de otros crustáceos.

Se observan en estos parásitos todos los grados de modificación existentes en los copépodos de vida libre. Algunas especies de la familia Notodelfioidea, comensales de la faringe de tunicados, están ligeramente modificados y se desplazan libremente en el interior del huésped. Los piojos ciclopoides de los peces han experimentado también pequeñas modificaciones (fig. 14-20, *A*). Por otra parte, muchos copépodos ectoparásitos y endoparásitos pueden estar tan modificados, y en formas tan caprichosas, que ya no se parezcan a las especies de vida libre (fig. 14-20, *C, D* y *E*). La segmentación externa se halla reducida o ausente; casi todos los apéndices están atrofiados o han desaparecido, y los cuerpos tienden a convertirse en vermiformes.

Algunos apéndices se han especializado como órganos de sostén en los ectoparásitos. En los miembros de la familia Notodelphyoidea, comensales del aparato digestivo de tunicados, el exopodito de las extremidades torácicas es portador de una pinza curva para fijación. Con más frecuencia, las segundas antenas y las maxilas terminan en ganchos que el animal utiliza para fijarse al huésped (fig. 14-20, *A*). En los piojos comunes de los peces, lerneopódidos, una glándula cefálica frontal produce una fijación especial tipo botón y filamento. El botón se adhiere al filamento de la branquia del huésped, y el filamento proporciona fijación temporal. Más tarde la glándula frontal da origen a otro botón (burbuja), en cuyo interior se insertan las segundas maxilas para fijación permanente (fig. 14-20, *B*).

Las partes bucales de los ectoparásitos están adaptadas para perforar y aspirar. Con frecuencia, el labro y el labio juntos forman un tubo que contiene mandíbulas en forma de semiluna o de estilete. En el piojo del pez, *Lepeophtheirus pectoralis*, así como en otras especies, las antenas, maxilas y maxilípedos, se utilizan también para lacerar la superficie del huésped.

Los parásitos internos pierden a menudo sus partes bucales, y el alimento es absorbido directamente del huésped. Por ejemplo, el cuerpo de la larva de *Monstrilla anglica*, endoparásita de los vasos sanguíneos de poliquetos, posee de dos a cuatro prolongaciones voluminosas para absorción (brazos). Algunos endoparásitos despliegan íntima

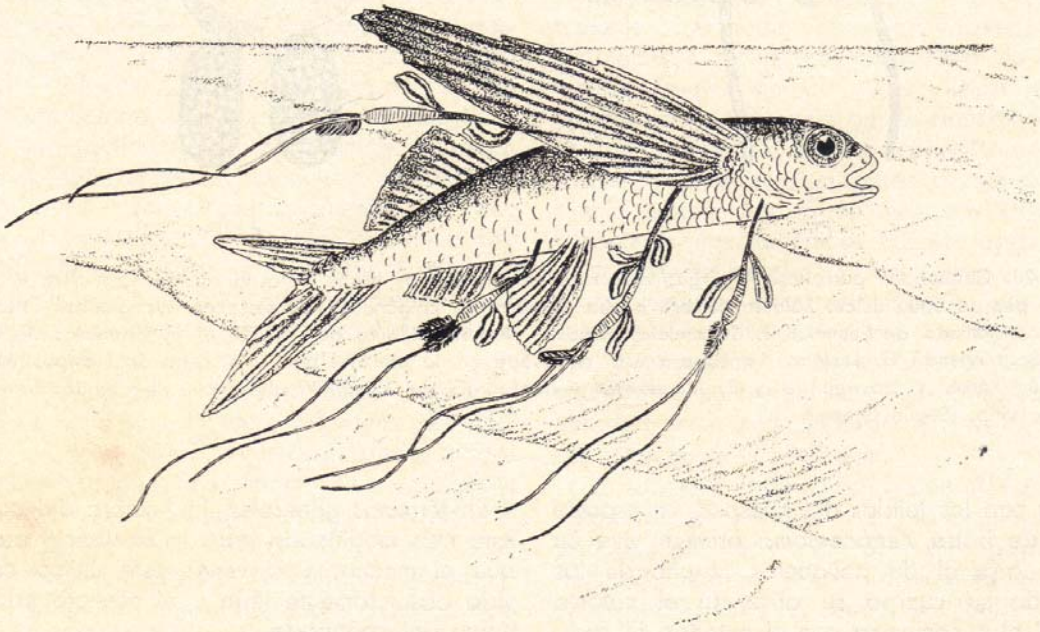


FIG. 14-19. Copépodos parásitos, *Penella exocoeti*, sobre un pez volador. Los copépodos arrastran a su vez al percebe *Conchoderma virgatum* (cuerpo rayado). (Modificado según Schmitt.)

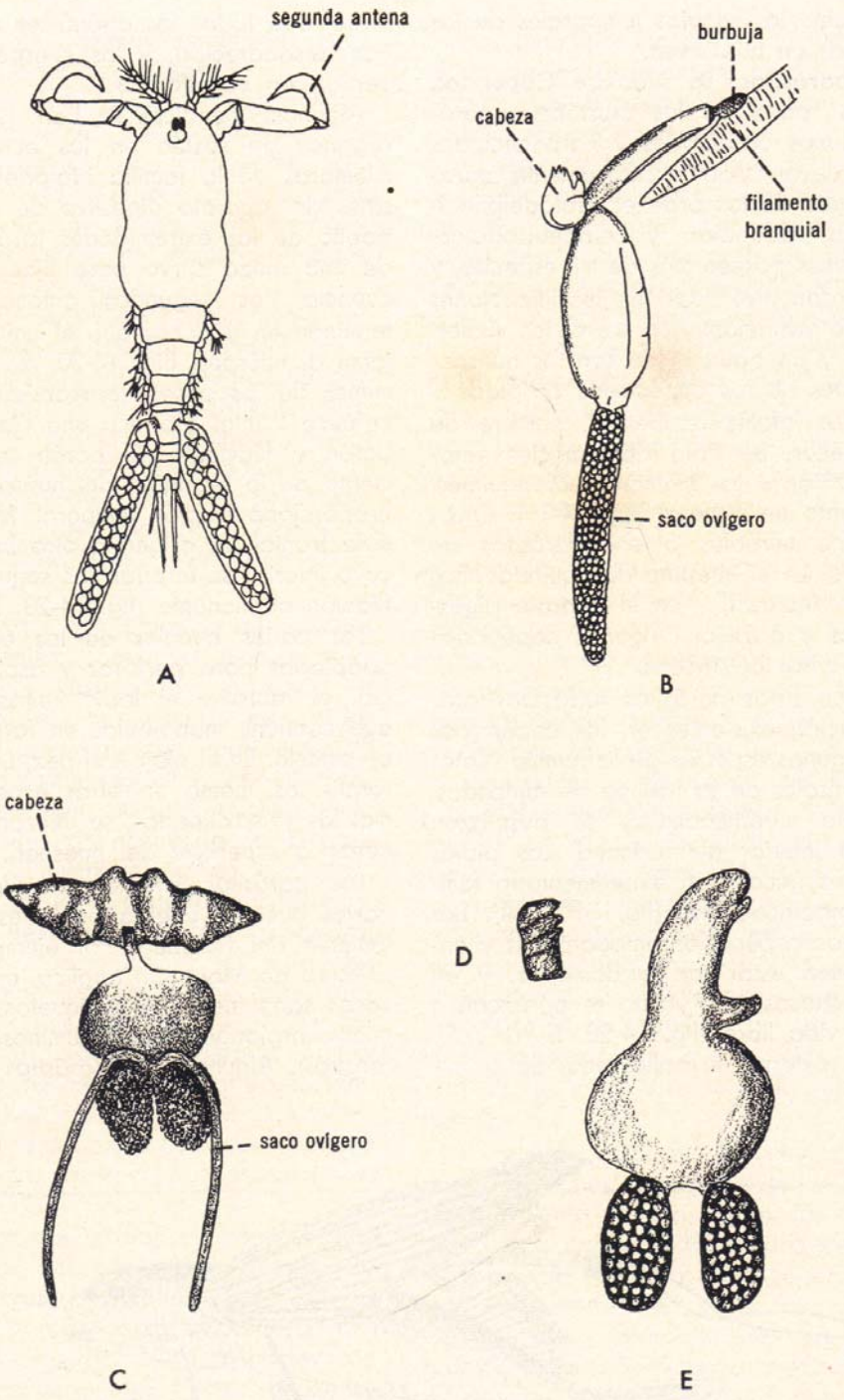


FIG. 14-20. Copépodos parásitos. A, *Ergasilus versicolor*, uno de los pocos parásitos ciclopoides. Vive en las branquias de un pez de agua dulce. Sólo la hembra adulta es parásita, colgándose al pez con sus antenas inmovilizantes. (Según Wilson, tomado de Pennak.) *B*, *Salmincola salmonea*, hembra madura que se fija a las branquias de un salmón europeo. (Según Friend.) *C*, *Lesteira*. La cabeza está enclavada en la piel del pez, y el resto del cuerpo cuelga libremente. (Según Parker y Haswell.) *D* y *E*, Macho *(D)* y hembra *(E)* de *Brachiella* obesa que vive en las branquias del pez llamado rubio. (Según Green.)

asociación con los tejidos del huésped. La especie en forma de bolsa *Xenocoeloma brumpti* vive en la pared corporal de poliquetos, y uno de los extremos de su cuerpo se abre en el celoma mientras el otro comunica con el exterior. El cuerpo está completamente cubierto por epitelio del huésped.

En términos generales, la hembra del copépodo está más modificada para la existencia parasitaria que el macho, y a veces este último despliega vida absolutamente libre y el aspecto completo y típico del copépodo.

En muchos copépodos parásitos, los adultos están adaptados para el parasitismo, y las etapas

larvarias suelen ser típicamente de nado libre. Durante el ciclo vital del copépodo se establecen contactos reiterados con el huésped, apareciendo diversas modificaciones con cada muda. La larva o cresa de la branquia del salmón, *Salmincola salmonea*, que parasita en las branquias del salmón europeo, tiene un ciclo vital típico. Cuando el salmón llega a las orillas de los esteros durante su emigración al agua dulce, el copépodo, en forma de primera larva copepódida, se fija a las branquias. La larva se adhiere por una estructura parecida a la de tipo de "botón y filamento" a que antes aludimos, sostenida por las segundas maxilas; a continuación experimenta la larva una serie de mudas. Primero madura el macho, produciéndose la copulación antes de que la hembra llegue a madurar; entonces muere el macho. La hembra experimenta una muda final y queda fijada permanentemente al huésped por las segundas maxilas y la burbuja (fig. 14-20, *B*). Se forman entonces los sacos ovígeros que pueden tener hasta 11 mm de longitud. Una sola hembra produce varios racimos de huevos.

En los miembros de la familia Monstrilloida, y en algunos otros copépodos existe parasitismo larvario. En aquéllos, la primera larva nauplio y los adultos llevan existencia de nado libre, pero las etapas intermedias son endoparásitos en poliquetos. Estas larvas parásitas suelen estar sumamente modificadas.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA SUBCLASE COPEPODA

Orden Calanoida. Copépodos de nado libre, casi todos planctónicos, con articulación de prosoma-urosoma situada entre los segmentos poscefálicos quinto y sexto. Las segundas antenas son birrámeas. *Calanus, Calocalanus, Diaptomus, Metridia, Pleuromamma, Centropages* y *Leuckartia*.

Orden Harpacticoida. La articulación prosoma-urosoma se halla entre los segmentos poscefálicos cuarto y quinto. Las primeras antenas son muy cortas, y las segundas birrámeas. El abdomen casi tan ancho como el tórax, y el cuerpo a menudo en forma lineal. Son esencialmente bénticos en agua salada y dulce; existen algunas formas parásitas. *Harpacticus*.

Orden Cyclopoida. La articulación prosoma-urosoma se halla situada entre los segmentos poscefálicos cuarto y quinto, segundas antenas unirrámeas. Incluye copépodos planctónicos y bénticos residentes en aguas salada y dulce; muchos son parásitos. *Cyclops, Sapphirina* y *Oncaea*.

Orden Notodelphyoida. Articulación prosoma-urosoma entre los segmentos poscefálicos cuarto y quinto en los machos, y entre el primero y segundo abdominales en las hembras. Comensales de tunicados pero no muy modificados. *Doropygus*.

Orden Monstrilloida. Segundas antenas y partes bucales de los adultos ausentes. Incluye copépodos marinos con etapas larvarias parasitarias en poliquetos. *Monstrilla, Xenocoeloma*.

Orden Caligoida. Articulación metasoma-urosoma entre los segmentos torácicos tercero y cuarto, pero esta articulación puede no existir en las hembras más modificadas. Segundas antenas modificadas para fijación al huésped. Son esencialmente ectoparásitos de peces marinos y de agua dulce. *Caligus* y *Lepeophtheirus*.

Orden Lernaeopodoida. Segmentación disminuida o ausente. Apéndices torácicos disminuidos o ausentes, especialmente en hembras; segundas maxilas modificadas para fijación al huésped. Son ectoparásitos de peces marinos y dulceacuícolas. *Salmincola, Penella, Lernaea, Brachiella* y *Lesteira*.

SUBCLASE MYSTACOCARIDA (MISTACOCARIDOS) Y SUBCLASE BRANCHIURA (BRANQUIUROS)

Los mistacocáridos y branquiuros forman dos pequeñas subclases relacionadas con los copépodos y percebes. La subclase Mystacocarida fue descrita por primera vez en 1943 por Pennak y Zinn a partir de muestras obtenidas en Massachusetts. Se ha informado del único género conocido, *Derocheilocaris*, desde las costas de América del Sur, sureste de Africa y Mediterráneo occidental. Estos pequeños crustáceos tienen unos 0.45 mm de longitud y están adaptados para vivir entre granos de arena (fig. 14-21, *A*).

El cuerpo cilíndrico y alargado está dividido como el de los copépodos, pero el segmento torácico portador de los maxilípedos no está completamente fusionado con la cabeza. El tórax propiamente dicho está compuesto de cinco segmentos, cuatro de los cuales llevan un par de apéndices. A diferencia de los apéndices torácicos de los copépodos, los correspondientes a los mistacocáridos están disminuidos o reducidos a una simple lámina. Ambas antenas son largas y prominentes, y los apéndices bucales están más alargados que en los copépodos, y provistos de cerdas probablemente para alimentación por filtro. No existe sistema circulatorio bien definido y las antenas y glándulas maxilares actúan como órganos excretorios; solamente se puede observar ojo nauplio. Los sexos están separados, y las larvas nauplio son etapas de maduración.

La subclase Branchiura posee 75 especies de ectoparásitos comunes sobre la piel o la cavidad branquial de peces marinos y dulceacuícolas y de algunos anfibios. Como diferencia más notable entre branquiuros y copépodos cabe señalar la presencia de un par de ojos compuestos sésiles y de un gran caparazón en forma de escudo que cubre la cabeza y el tórax (fig. 14-21, *B*).

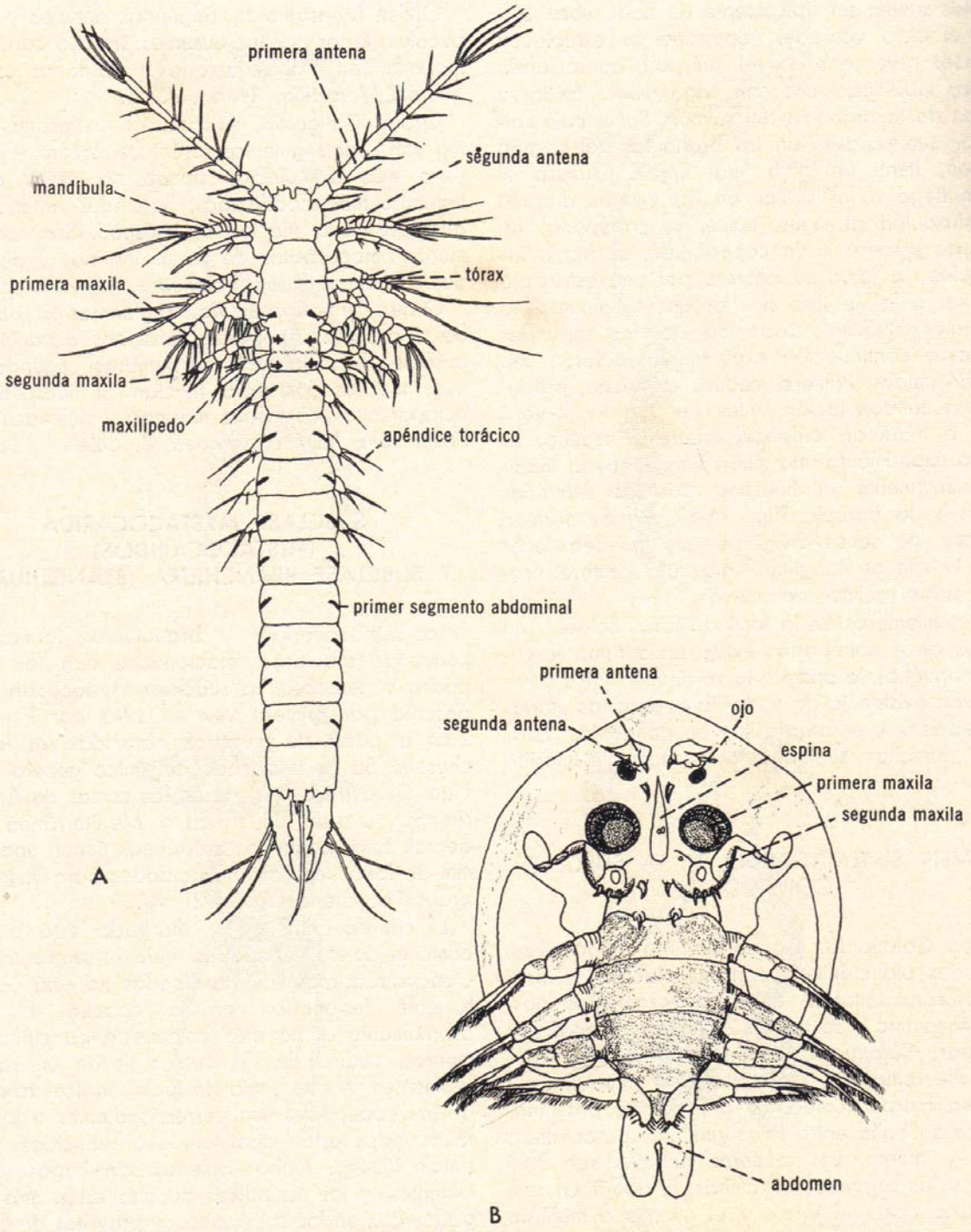


FIG. 14-21. A, *Derocheilocaris*, mistacocárido. (Según Delamare y Chappuis.) B, *Argulus foliaceus*, branquiuro parásito de pez. (Según Wagler, tomado de Kaestner.)

El abdomen es pequeño, bilobulado, y no segmentado; ambos pares de antenas son muy pequeñas, y el primer par está provisto de una pinza grande para fijación al huésped. Destacan también como estructuras importantes de fijación (salvo en *Dolops*) dos grandes ventosas modificadas a partir de las bases de las primeras maxilas, y el resto de los apéndices existen en forma de vestigio. Como en muchos copépodos, el labro y el labio forman un cono bucal para aspiración. En *Argulus* hay una gran espina hueca introducida en una vaina y situada adelante del cono bucal (fig. 14-21, *B*). Esta espina se utiliza para pinchar la piel del huésped y está provista de una glándula que se supone elabora una substancia venenosa. Las segundas maxilas son fuertes, unirrámeas y terminan en pinzas; no existen maxilípedos. Los cuatro apéndices torácicos son grandes y birrá-

meos con cerdas natatorias, pues los branquiuros pueden desprenderse y nadar de un huésped a otro.

No existen branquias, y el intercambio de gases probablemente se realice a través de la superficie del caparazón. Constituye el sistema circulatorio un corazón torácico triangular con dos aberturas (ostia) y una arteria anterior. En *Dolops ranarum* la sangre posee hemoglobina.

Cabe observar en estos animales un solo ovario y un solo oviducto; este último se abre entre las bases del último par de extremidades torácicas; en el abdomen se observa la presencia de un par separado de receptáculos seminales. Los testículos están apareados, y el conducto espermático confluye en una vesícula seminal única que también se abre entre las bases del último par de apéndices torácicos. Los huevos se depositan en las profundidades. En algunas especies de *Argulus*, madura una larva nauplio a partir del huevo, pero generalmente la cría tiene todos los apéndices del adulto cuando madura.

SUBCLASE CIRRIPEDIA (CERRIPEDOS)

La subclase Cirripedia incluye animales marinos muy conocidos, como los percebes. Los cirrípedos son el único grupo sésil de crustáceos, aparte de las formas parasitarias, y en consecuencia representan uno de los grupos más anormales de la clase Crustacea. De hecho, no fue hasta 1830 en que se descubrieron las etapas larvarias, que se llegó a establecer en forma neta la relación entre los percebes y otros crustáceos, y aquéllos no fueron clasificados como miembros de la clase Mollusca.

Los percebes son exclusivamente marinos. Dos terceras partes aproximadamente de las casi 800 especies descritas viven libremente, adheridas a las rocas, conchas, corales, maderos flotantes y otros objetos. Algunos son comensales en ballenas, tortugas, peces y otros animales, y un gran número son parásitos. Los miembros enteramente parásitos del orden Rhizocephala están tan altamente especializados que ha desaparecido en ellos todo vestigio de la estructura de los artrópodos.

Estructura externa. Louis Agassiz describió al percebe "como un pequeño animal parecido al camarón, parado sobre su cabeza en una caja calcárea y triturando alimento en su boca". Cabría obtener una analogía más si nos imaginamos un ostrácodo invertido, esto es, con el abdomen hacia arriba, y adherido al substrato por el extremo anterior.

La larva cipris de los percebes, la cual en realidad se parece mucho a la de los ostrácodos, sedimenta en el manto y se fija al substrato por medio de glándulas cementarias situadas en la base de las primeras antenas (fig. 14-27, *B* a *D*). El caparazón de las larvas, que envuelve el cuerpo entero como se observa en los ostrácodos, persiste como caparazón de envoltura, o manto, de los percebes adultos. Se cubre externamente con placas calcáreas en los percebes ordinarios (Thoracica). La abertura del caparazón está por lo tanto dirigida hacia arriba y capacita al animal para proyectar sus largos apéndices torácicos y recoger plancton.

Los percebes de vida libre o torácicos pueden dividirse en tipos provistos de tallo y carentes del mismo (sésiles). En los primeros, a veces llamados percebes ganso, existe un largo tallo (pedúnculo) que se fija al substrato por un extremo y que sostiene la mayor parte del cuerpo (capítulo) por el otro (fig. 14-22, *A*). El pedúnculo representa el extremo preoral del animal y posee vestigios de las primeras antenas larvarias y de las glándulas cementarias que se abren sobre ellas. Algunos percebes ganso, como ciertas especies de *Lepas*, se fijan a pequeños objetos flotantes, y forman colonias también flotantes (fig. 14-22, *B*). Las glándulas cementarias de estas formas secretan una masa vesicular de substancias que aumenta la capacidad de flotación de la colonia.

El pedúnculo está provisto de músculos longitudinales y oblicuos y es sumamente movible. En algunas especies la superficie externa está cubierta de placas calcáreas o de escamas, que pueden aumentar de tamaño cerca del capítulo (fig. 14-23). Sin embargo, en otros percebes, las placas calcáreas del pedúnculo no existen y la superficie es córnea o, con más frecuencia, correosa o membranosa, como en *Lepas*.

El capítulo contiene todo el cuerpo menos la parte preoral y está rodeado por el caparazón (manto). La superficie del manto está cubierta por cinco placas básicas (fig. 14-23). Sobre el borde dorsal del manto existe una estructura en forma de quilla, y las dos superficies laterales están cubiertas en la parte posterior por un par de tergos y en la anterior por dos placas parecidas a escamas. Los bordes superiores no adheridos y opuestos de los tergos y placas pueden unirse como protección o separarse para la emisión de los apéndices. Entre las dos placas parecidas a escamas corre transversalmente un gran músculo aductor (fig. 14-22).

Los percebes sésiles carecen de pedúnculo (fig. 14-24), y su superficie inferior recibe el nombre de base, y es membranosa o calcárea. Esta es la región preoral del animal y contiene las glándulas cementarias. Ciertas placas situadas sobre la base del capítulo de muchos percebes con tallo aparecen en las formas sésiles como placas murales, que forman con la carina y el rostrum una pared vertical que rodea al animal (fig. 14-24, *B*). La parte superior del animal está cubierta por un opérculo, formado por los tergos y placas como

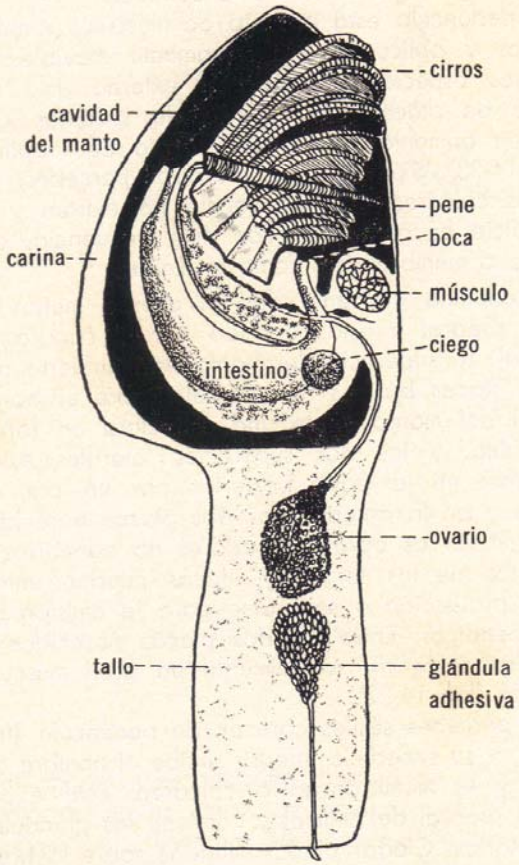
escamas o escudos sumamente movibles. Sin embargo, con frecuencia la pared vertical se dirige hacia arriba mucho más allá de la base de los tergos y escudos, de manera que parece el fondo de una especie de vestíbulo. Las placas que forman la pared se superponen unas a otras, y pueden conservarse unidas por tejido viviente, por dientes entrelazados, o fusionarse realmente hasta cierto grado.

Las placas de los percebes pedunculados y de algunos sésiles, como por ejemplo, *Chthamalus*, tienen una estructura sencilla, pero las de muchas formas sésiles están atravesadas por conductos longitudinales que por lo menos inicialmente contuvieron en su formación prolongaciones de la hipodermis (fig. 14-24, *A*). En el percebe conocido como *Coronula*, el cual se introduce por sí mismo en la piel del huésped, se hace un plegamiento sobre la superficie externa de las placas, y los conductos o cámaras así formados poseen prolongaciones de la epidermis del huésped.

La cutícula, o exosqueleto, que reviste el interior de la cavidad del manto, y que cubre los apéndices, experimenta mudas periódicas como en otros artrópodos.

Las placas calcáreas son secretadas por el manto subyacente y no se desprenden al llegar la ecdisis. El crecimiento de las placas depende de la adición continua de materiales a sus bordes y superficies interiores, aumentando así su espesor y diámetro. En los percebes sésiles, un tejido del manto en forma de cuña situado entre la unión de las bases y las placas murales agrega material a la periferia de dichas bases. Este tejido del manto permite también un crecimiento continuo hacia afuera y hacia arriba de las placas murales para acomodar el aumento al diámetro y a la talla.

De los dos tipos de percebes comunes de vida libre (torácicos), los provistos de tallo se consideran los más primitivos. Basándose en las formas fósiles, como por ejemplo *Cyprilepas*, la larva cipris común a todos los cirrípedos (fig. 14-27, *B*) y en la morfología de tipo cíprido de los ascotorácicos (fig. 14-28, *A*), el percebe ancestral fue probablemente un crustáceo de tipo cíprido, bi-



A



B

FIG. 14-22. A, *Lepas*, percebe con tallo. (Según Broch, tomado de Kaestner.) B, Boya de un pesquero japonés cubierta de *Lepas*. (Por R. Shomura, *Pacific Oceanic Fishery Investigations, U. S. Fish and Wildlife Service*, Honolulu.)

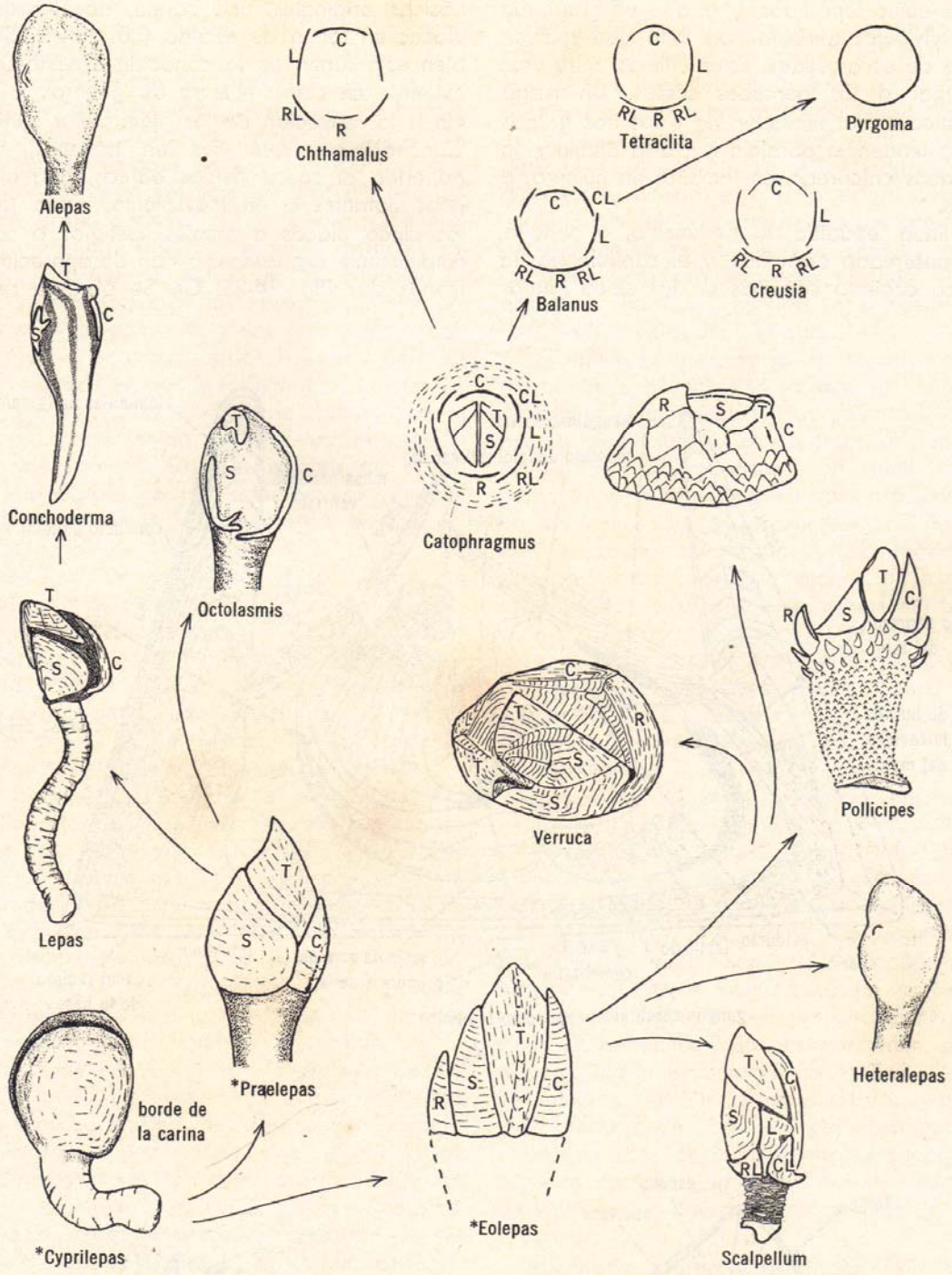
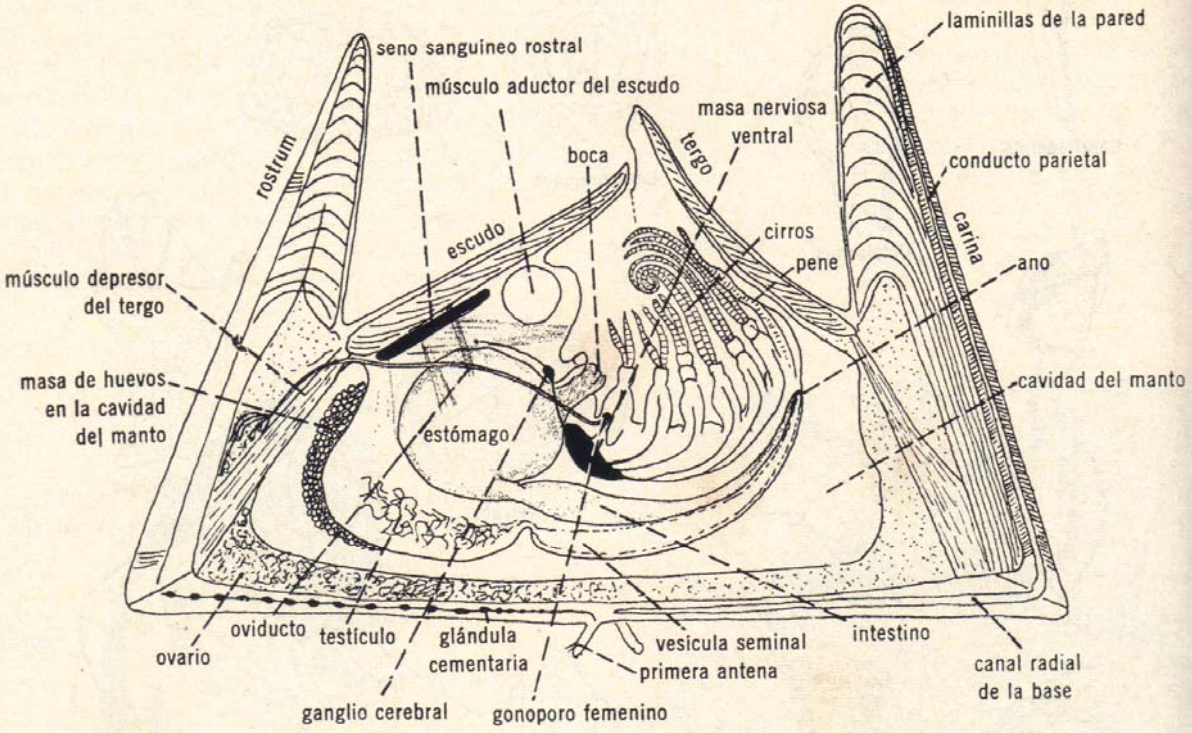


FIG. 14-23. Filogenia probable de los percebes, mostrando tendencia hacia reducción de placas de la concha. Los géneros ilustrados representan tipos dentro de las líneas filogenéticas principales. *Cyprilepas*, *Praelepas* y *Eolepas* son géneros ya desaparecidos. Se ha omitido en los planes de los percebes sésiles el tergo y el escudo salvo en *Verruca* (Verrucomorpha) y *Catophragmus*. Las placas representadas incluyen: carina *(C)*, carinolateral *(CL)*, lateral *(L)*, rostrum *(R)*, rostrolateral *(RL)*, escudo *(S)*, tergo *(T)*.

valvo adherido al substrato por sus primeras antenas (fig. 14-23). En un principio, cada valva estaba cubierta por una sola placa, pero para facilitar la abertura de las mismas y la emisión de los cirros sin exponer todo el cuerpo, la placa se subdividió. La abertura ventral quedó protegida por dos pares de placas, los tergos y los escudos. Sirvió de sostén a estas estructuras una placa dorsal posterior, la carina. Se cree que desde semejante percebe ancestral con tallo evolucionaron las dos líneas principales: una que llevó a los percebes provistos de tallo actualmente existentes

conocidos como lepádidos, y otra a un grupo de percebes vivientes también con tallo que reciben el nombre de escalpélidos. Estos últimos, a su vez, dieron lugar a los percebes sésiles. Un rasgo característico en la evolución de estos tres grupos ha sido la tendencia paralela hacia la disminución de las placas calcáreas, en tamaño, en número, o en ambos.

En la línea lepádida, el pedúnculo, o el tallo, se han conservado desnudos, y el capítulo no ha sido nunca cubierto con más de las cinco placas básicas originales, una carina, dos tergos y dos placas en forma de escudo (fig. 14-23). Se ilustra bien esta forma en la conocida especie *Lepas*. Es evidente en cierto número de géneros la tendencia a la reducción de las placas. Por ejemplo, en *Conchoderma*, que vive en ballenas, tortugas, adherida al casco de los barcos, o a otros objetos flotantes o en movimiento, están reducidas las cinco placas a simples vestigios o se hallan ampliamente separadas, o han desaparecido todas menos dos (fig. 14-25, *C*). Se observa reducción



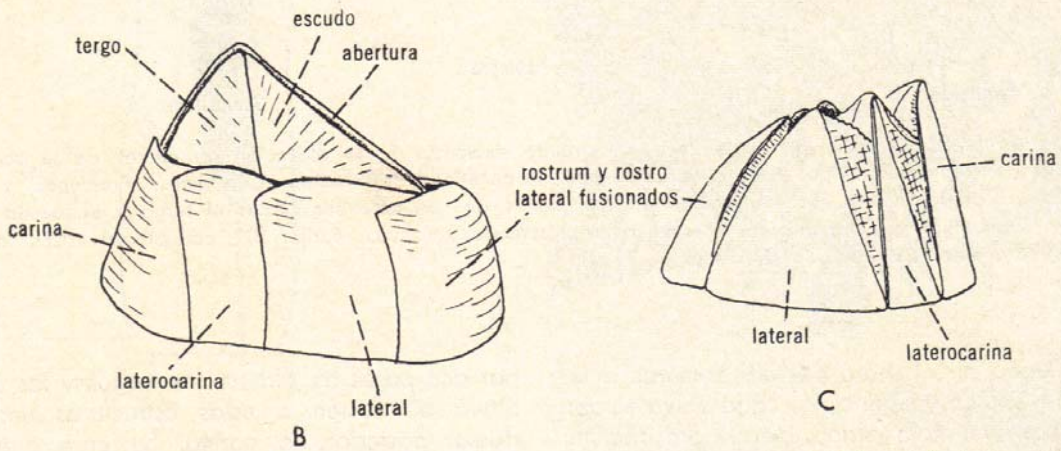


FIG. 14-24. A, *Balanus*, percebe sésil (corte vertical). (Según Gruvel, tomado de Calman.) B, *Balanus* en el que se aprecia número y posición de las placas de la concha (vista lateral esquemática). (Según Broch, tomado de Kaestner.) C, *Balanus* (vista no esquemática). Tergo y escudo ocultos por las placas laterales. (Según Pilsbry.)

ulterior en la especie *Alepas*, que vive exclusivamente sobre medusas.

En los escalpélidos, el pedúnculo quedó cubierto de placas o escamas calcáreas, que aumentan generalmente de tamaño hacia el capítulo. En muchos géneros, la base del capítulo está rodeada por varias placas accesorias en espiral, una de las cuales, la placa rostral, cubre el extremo ventral del capítulo (fig. 14-23). En algunas especies de *Pollicipes*, algunas de estas placas laterales se consideran homólogas de las placas parietales del percebe sésil *Catophragmus*. Por otra parte, *Scalpellum* posee placas accesorias laterales, pero se hallan dispuestas en forma diferente, y en menor número que en *Pollicipes*. El caso extremo en la reducción de placas se observa en la especie desnuda *Heterolepas*. Las gradaciones de la reducción de placas en los lepádidos se parecen extraordinariamente a las registradas en los escalpélidos.

Se cree que los percebes sésiles tuvieron su origen a partir de escalpélidos con tallo por acortamiento y desaparición del pedúnculo. La pared estaba formada a partir de las placas laterales que cubrían el capítulo. En el género primitivo *Catophragmus*, la pared está compuesta de muchas espiras de placas imbricadas con la espira interior y más grande formada de ocho placas, tres placas murales apareadas, la carina y el rostrum (fig. 14-23). En otros muchos percebes sésiles, sólo se conserva esta espira interior de ocho placas que son las que forman la pared; estas placas suelen quedar reducidas en número por pérdida o fusión (fig. 14-23). *Octomeris* tiene ocho placas; las especies comunes *Chthamalus* y *Balanus*, seis; *Tetraclita*, cuatro; y en *Pyrgoma* se ha producido fusión en tal grado que la pared es continua, sin restos de las placas originales separadas.

En los percebes sésiles de la ballena se ha registrado reducción ulterior, ya que en ellos los tergos y escudos se han reducido, y el tegumento del manto se ha prolongado a lo largo de los bordes superiores de la pared para formar una especie de caperuza (fig. 14-25, *C*). El máximo de desarrollo lo logró *Xenobalanus*, comensal de las aletas de los cetáceos (fig. 14-25, *A*). En este animal desaparecieron los tergos y los escudos, y la pared experimentó atrofia; el cuerpo, muy alargado, se parece superficialmente a un percebe con tallo, y su extremo distal se halla protegido por un casquete sumamente desarrollado.

Son netamente peculiares las especies parecidas a bolsas del suborden Verrucomorpha, en las cuales las placas laterales han desaparecido, y la pared se forma a partir del tergo y el escudo de un lado, y de la carina y el rostrum (fig. 14-25, *B*). El resto del tergo y el escudo forman un labio movible. Se cree que los miembros del suborden Verrucomorpha han evolucionado independientemente a partir de escalpélidos pedunculados.

Dentro del manto el cuerpo está flexionado hacia atrás formando un ángulo de 90 grados en el punto de inserción de la cabeza con el cuerpo, de manera que el eje longitudinal del cuerpo está en ángulo recto con el eje vertical del manto (figs. 14-22, *A* y 14-24, *A*). Así, los apéndices están dirigidos hacia arriba a la abertura del manto y no lateralmente. La parte mayor del cuerpo consta de una región cefálica y otra torácica, ya que el abdomen está prácticamente perdido aunque se conserva una furca caudal. La segmentación externa está netamente definida.

Las primeras antenas se conservan en calidad de vestigios excepto en lo que se refiere a las glándulas cementarias, y las segundas solamente existen en las larvas. Se observa unión del segundo par de maxilas. Existen en forma típica seis pares de apéndices alimenticios torácicos (cirros), de los cuales deriva el nombre de Cirripedia con que se designa a esta subclase. El exopodito y el endopodito de cada extremidad son muy largos, segmentados, y provistos de largas cerdas. En la especie desnuda excavadora Acrothoracica, los cirros pueden quedar sumamente reducidos hasta cuatro pares y además mucho menos desarrollados que en los percebes más típicos; el primer par de cirros guarda relación estrecha con las partes bucales.

Cuando no se hallan incrustados en otros organismos sésiles, los percebes ostentan a menudo vivos colores. Se observan entre los colores más frecuentes blanco, amarillo, rosado, rojo, anaranjado y púrpura, encontrándose también disposición en franjas multicolores. La longitud de los percebes con tallo, incluyendo el pedúnculo, fluctúa de unos pocos milímetros a 75 cm. Casi todas las especies sésiles tienen aproximadamente el tamaño de pequeñas bolas, pero algunas son mucho mayores. *Balanus psittacus*, de la costa occidental de América del Sur, alcanza una talla de 23 cm y un diámetro de 8 cm. Los percebes menores, de solamente unos pocos milímetros de longitud, son especies del pequeño orden Acrothoracica, miembros del cual excavan en las conchas de moluscos y corales.

Anatomía interna y fisiología. Durante la alimentación, se abren los tergos y escudos apareados, y los cirros se desenrollan y extienden a través de la abertura (fig. 14-24, *B*). Cuando se estiran, cierto número de cirros a cada lado forman uno de los lados de una canasta. Los dos lados descienden rápidamente uno hacia el otro, actuando cada mitad como una cuchara o pala (fig. 14-25, *D*). La acción es análoga a la que se observa al abrir y cerrar los dos puños simultáneamente estando en contacto las bases de las palmas.

La velocidad del movimiento (un ciclo de abertura y cierre) es en promedio de unas 140 veces por minuto.

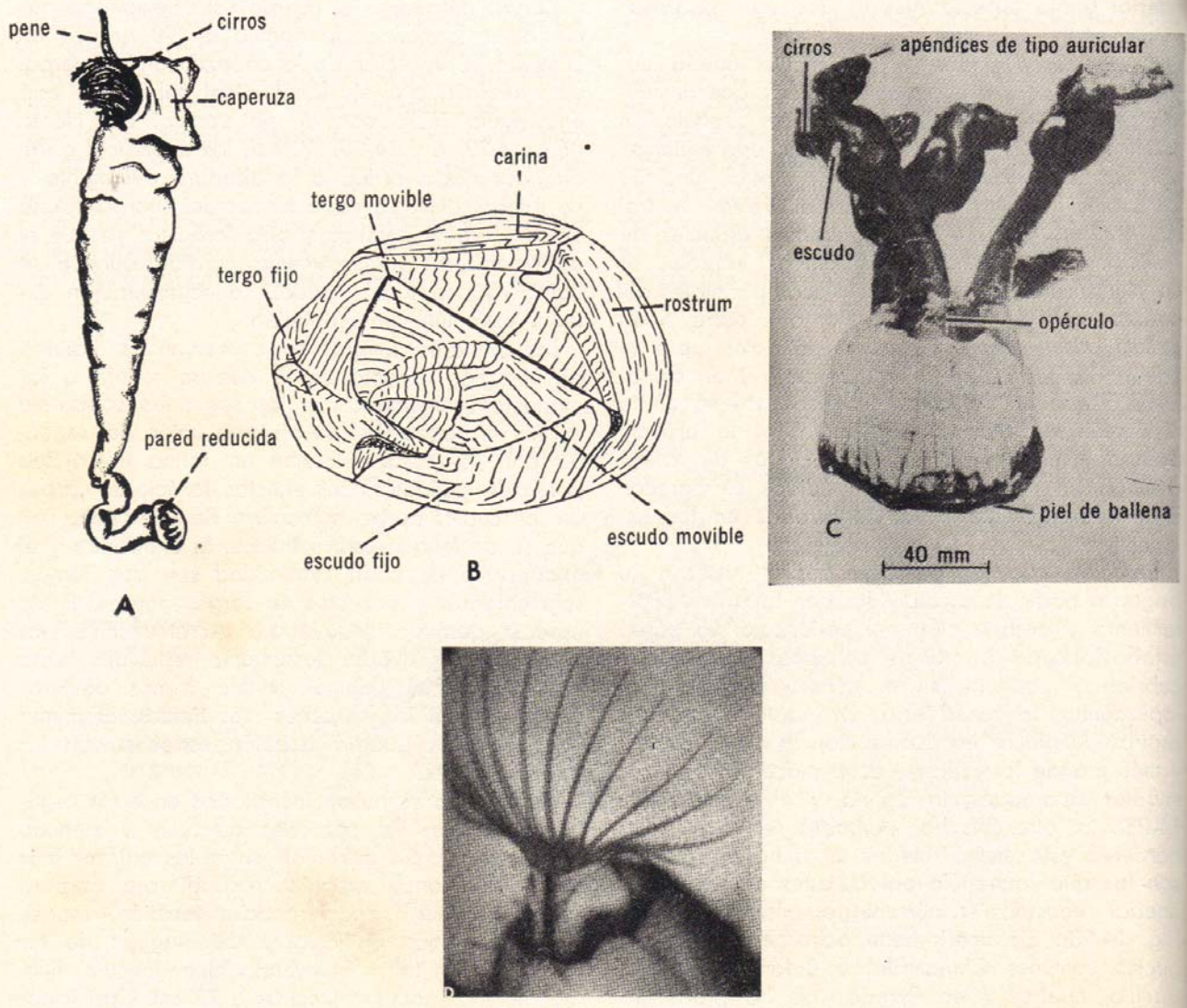


FIG. 14-25. A, *Xenobalanus*, percebe sésil, que vive comensalmente en las aletas de cetáceos. Nótese la pérdida de las placas operculares. (Según Gruvel, tomado de Calman.) B, *Verruca* (vista apical). (Según Pilsbry). C, Percebe con tallo *Conchoderma*, adherido a *Coronula*, percebe sésil de la ballena. (Por V. B. Scheffer, *U. S. Fish and Wildlife Service.)* D, Ejemplar de *Chelonebia*, durante la alimentación mostrando los cirros distendidos. *Chelonebia*, es un percebe sésil, que vive adherido a los caparazones de cangrejos de mar nadadores. Las placas murales de la pared son parcialmente visibles. Las placas más aparentes en la base de los cirros son los dos tergos. En el lado derecho puede verse un escudo. (por E. Ryan.)

Durante el movimiento de cierre, las partículas alimenticias suspendidas en el agua son atrapadas por las cerdas, utilizando el animal del primero a los tres primeros pares de cirros para obtener por raspado estas partículas y llevarlas a las partes bucales; es muy variable el tamaño del plancton utilizado por el animal como alimento. Algunas especies de *Lepas* y de *Tetraclita* capturan copépodos, isópodos y anfípodos y podrían en consecuencia clasificarse como rapaces y no como alimentadores de filtro. Cuando se consumen partículas alimenticias tan voluminosas, el cirro que ha capturado algún animal se dobla o incurva hacia el campo bucal con entera independencia de los otros.

Muchos percebes se alimentan de microplancton, y en algunos de estos animales, como *Balanus improvisus*, las cerdas están también ampliamente separadas y actúan como filtros. Los estudios de Southward (1955) han puesto de manifiesto que en estos casos los cuatro últimos pares de cirros ejecutan el movimiento normal de cuchara, pero producen una corriente de agua y no una función de filtro. Esta corriente acuosa es dirigida sobre los dos primeros pares de cirros, los cuales permanecen dentro de la cavidad del manto cerca de la boca. Estos cirros anteriores tienen sus cerdas muy próximas, de manera que filtran el fitoplancton que procede de la corriente de agua.

En casi todos los percebes, el esófago lleva a un intestino medio alargado, y en forma de **U** que posee un par de ciegos anteriores (figs. 14-22, *A* y 14-24, *A*). Algunas especies excavadoras (acrotorácicos) poseen un molino gástrico en el extremo interior del esófago.

Estos animales carecen de arterias y corazón, pero la circulación de la sangre es facilitada por una bomba sanguínea, que consta de un gran seno localizado entre el esófago y el músculo aductor (fig. 14-24, *A*). Además, existen bandas musculares que se insertan en el lado inferior de la membrana que envuelve el seno, y actúan como dilatadores. La sangre circula por las paredes del manto y también en el interior del pedúnculo.

No existen branquias en estas especies, y el manto y los cirros son con toda seguridad los puntos principales para intercambio de gases. En los percebes sésiles y también en *Lepas*, el área de superficie del manto en torno al borde superior ha aumentado por plegamiento para producir prolongaciones foliáceas. No se sabe en realidad si estas modificaciones guardan relación con el intercambio de gases o con la maduración de los huevos.

Los órganos excretorios en estos animales son glándulas maxilares.

Los ganglios cerebrales se encuentran por delante del esófago vertical. Los del cordón ventral se hallan concentrados en una sola masa en los percebes sésiles (fig. 14-24, *A*). En las especies pedunculadas, pueden observarse cuatro masas ganglionares situadas detrás del ganglio subesofágico. Los órganos de los sentidos más importantes se refieren a pelos sensoriales localizados en los apéndices torácicos. Se conserva en estas especies el ojo nauplio que está enterrado en los tejidos o debajo de la concha.

Reproducción y desarrollo. Los percebes del grupo Thoracica son el único gran grupo de crustáceos hermafroditas. Sin embargo, suele ser regla la fecundación cruzada, pues un substrato adecuado casi siempre contiene un gran número de individuos vecinos. Los ovarios de los percebes sésiles (fig. 14-24, *A*) se encuentran en la base y en las paredes del manto, y en las formas provistas de tallo están localizados en el pedúnculo (fig. 14-22, *A*). Los oviductos apareados se abren cerca de las bases del primer par de cirros o en las mismas bases. Los testículos se encuentran en la región cefálica, pero pueden extenderse hacia el tórax (fig. 14-24, *A*). Los dos conductos espermáticos se unen en un largo pene, que se fija delante del ano (fig. 14-22, *A*). El pene puede hacer protrusión fuera del cuerpo y penetrar en la cavidad del manto de otro individuo para depositar espermatozoos.

Se han encontrado machos enanos diminutos que se fijan a la hembra o individuos hermafroditas en algunos de los géneros pedunculados, como por ejemplo, *Scalpellum*, *Ibla*, en algunas especies de *Balanus* (fig. 14-26, *C*) y en el excavador Acrothoracica (fig. 14-26, *D*). Además de ser muy pequeños, muestran estos machos todos los grados de modificación a través de degeneración o pérdida de estructuras. En algunas especies de *Scalpellum*, los machos son únicamente miniaturas de la hembra o individuos hermafroditas. Cuando se fijan a otro hermafrodita, reciben estos machos el nombre de complementarios (fig. 14-26, *A*). Cuando los machos están muy modificados, la especie suele ser dioica, y los individuos huéspedes más voluminosos son hembras.

Se observa una modificación extrema en el género *Trypetesa*, que excava en las conchas de los caracoles. Los machos enanos de este género han perdido el aparato digestivo y los apéndices, excepto las primeras antenas (fig. 14-26, *C*). El cuerpo consta de poco más de un saco que posee los testículos, conductos espermáticos, y un pene enorme, todo incluido en el manto. Una sola hembra de *Trypetesa* puede contener hasta 14 machos los cuales están adheridos al lado externo de su cavidad del manto.

Los huevos son incubados en un ovisaco en la cavidad del manto. Una larva nauplio representa la etapa de maduración para casi todos los percebes y puede reconocerse fácilmente por la forma triangular en escudo de su caparazón (fig. 14-27, *A*). La larva cíprida, denominada así por su parecido con un ostrácodo, experimenta seis etapas peculiares de crecimiento de tipo nauplio. El cuerpo en su totalidad está envuelto en un caparazón bivalvo y posee un par de ojos compuestos sésiles, y seis pares de apéndices torácicos. Esta larva representa la etapa de sedimentación y se fija a un substrato adecuado utilizando las glándulas cementarias de las primeras antenas (fig. 14-27, *B*). En este punto tiene lugar la metamorfosis, en cuyo curso los cirros se alargan y el cuerpo experimenta flexión (fig. 14-27, *C* y *D*).

Según los estudios de Costlow y Bookhout (1953, 1956) en el percebe sésil, *Balanus improvisus*, la concha de un percebe de un día de edad fijado al substrato consta de las válvulas operculares apareadas (tergos y escudo), de dos placas murales, y de las bases. Hacia el fin del cuarto día, una de las placas se divide dando origen a tres, al mismo tiempo que se agregan dos más para formar las seis placas murales características del género. El crecimiento de la concha es más o menos continuo e independiente del crecimiento corporal y de las ecdisis. En estas especies se producen las primeras 20 mudas, con dos a tres días de intervalo como promedio.

Ecología. Los percebes viven en cualquier parte del mundo donde haya un substrato adecuado para fijación. Figuran estos animales entre los organismos más importantes como vehículos de suciedad en los cascos de barcos, boyas, pilotes.

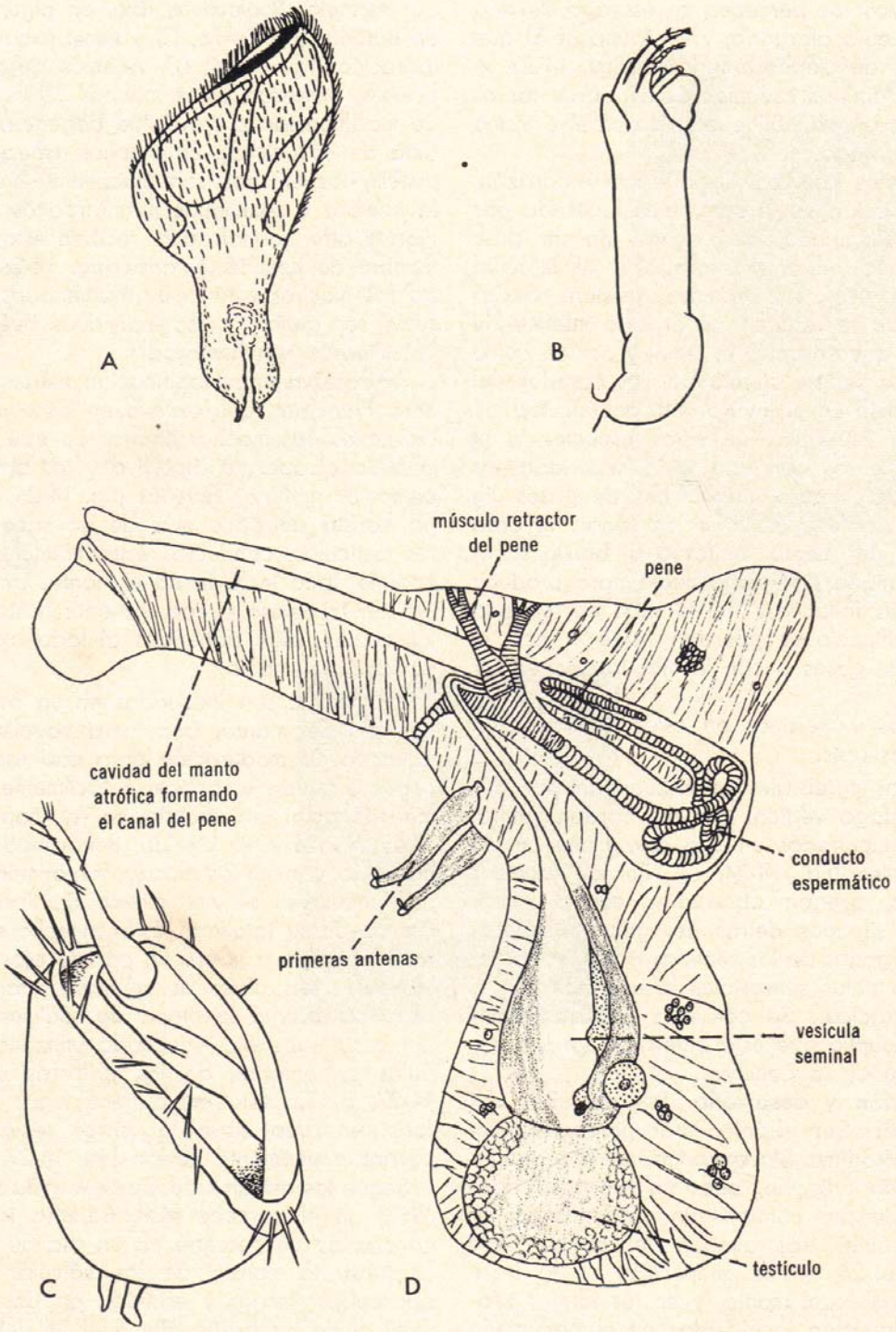


FIG. 14-26. Machos enanos de percebes. A, *Scalpellum* con placas de la concha todavía presentes. (Según Gruvel, tomado de Calman.) B, *Ibla*. (Según Newman.) C, Macho de una especie de *Balanus*. (Según Henry y McLaughlin.) D, *Trypetesa*, en la cual el macho está muy modificado. (Según Bernak, tomado de Calman.)

y muchas especies han sido transportadas por mar a los más apartados rincones del orbe.

Algunos percebes viven siempre por debajo de la línea de marea baja, encontrándose otros a considerables profundidades. Otras especies, sin embargo, viven en la zona entre las mareas y pueden tolerar exposición pasajera a mareas bajas. Un pequeño número están adaptados para vivir en la zona de espumas a nivel de la señal de marea alta en playas de oleaje intenso. El número de individuos en una zona dada se cuenta con frecuencia por millares por metro cuadrado, y quizá la causa más frecuente de mortalidad sea el apiñamiento y la sofocación o asfixia por acción de otros percebes o de otros organismos sésiles. En el cuadro 14-1 se indica la localización

Cuadro 14-1

Distribución vertical de dos especies de percebes sésiles en la costa de Plymouth en Inglaterra *

Altura por encima de la línea de marea media	Número de individuos por metro cuadrado					
	Balanus balanoides			*Chthamalus stellatus*		
	Adultos	Crías	Total	Adultos	Crías	Total
+ 3.4 m	0	0	0	0	0	0
+ 2.7 m	0	0	0	15 200	9 200	24 400
+ 1.8 m	0	400	400	54 000	38 000	92 000
+ 0.8 m	4 000	12 400	16 400	55 600	35 200	90 800
— 0.2 m	40 400	20 400	60 800	400	4 800	5 200
— 2.1 m	0	0	0	0	0	0

* Moore, 1936.

y puntos de acumulación de dos especies de percebes en la costa inglesa.

Los percebes comensales se fijan a una gran variedad de animales. Pueden albergar este tipo de parásitos medusas, tiburones, peces, ballenas, manatíes o vacas de mar, serpientes marinas, y cangrejos. Muchos son huéspedes específicos. El pequeño percebe excavador *Trypetesa*, vive en el interior de las conchas de caracoles, pero solamente cuando dichas conchas están ocupadas por un cangrejo ermitaño. Otros miembros del orden Acrothoracica, como por ejemplo *Kocholorine*, excavan en el coral y en el exterior de conchas de moluscos. Una concha vieja de almeja puede presentar su superficie cubierta de hendiduras dimi-

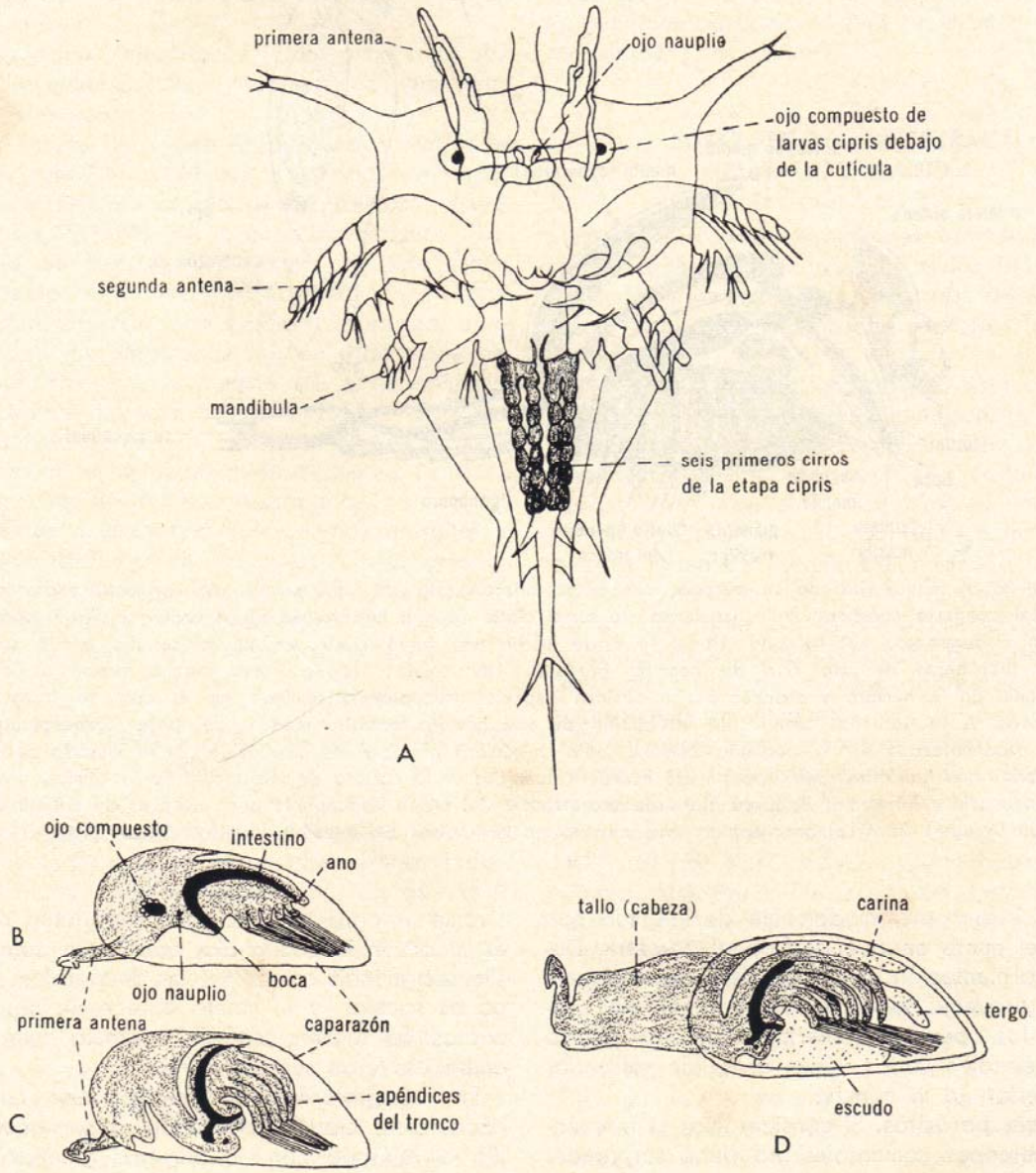


FIG. 14-27. *A*, Larva nauplio de *Balanus* con estructuras visibles de larva cíprida debajo del exosqueleto. (Según Claus, tomado de Calman.) *B* a *D*, Metamorfosis de larva cíprida de *Lepas*. *B*, Larva cíprida de nado libre. *C*, Larva cíprida poco después de la fijación al substrato. Nótese la rotación del cuerpo. *D*, Cría de percebe cerca de la última etapa de metamorfosis. (Todos según Korschelt, tomado de Kaestner.)

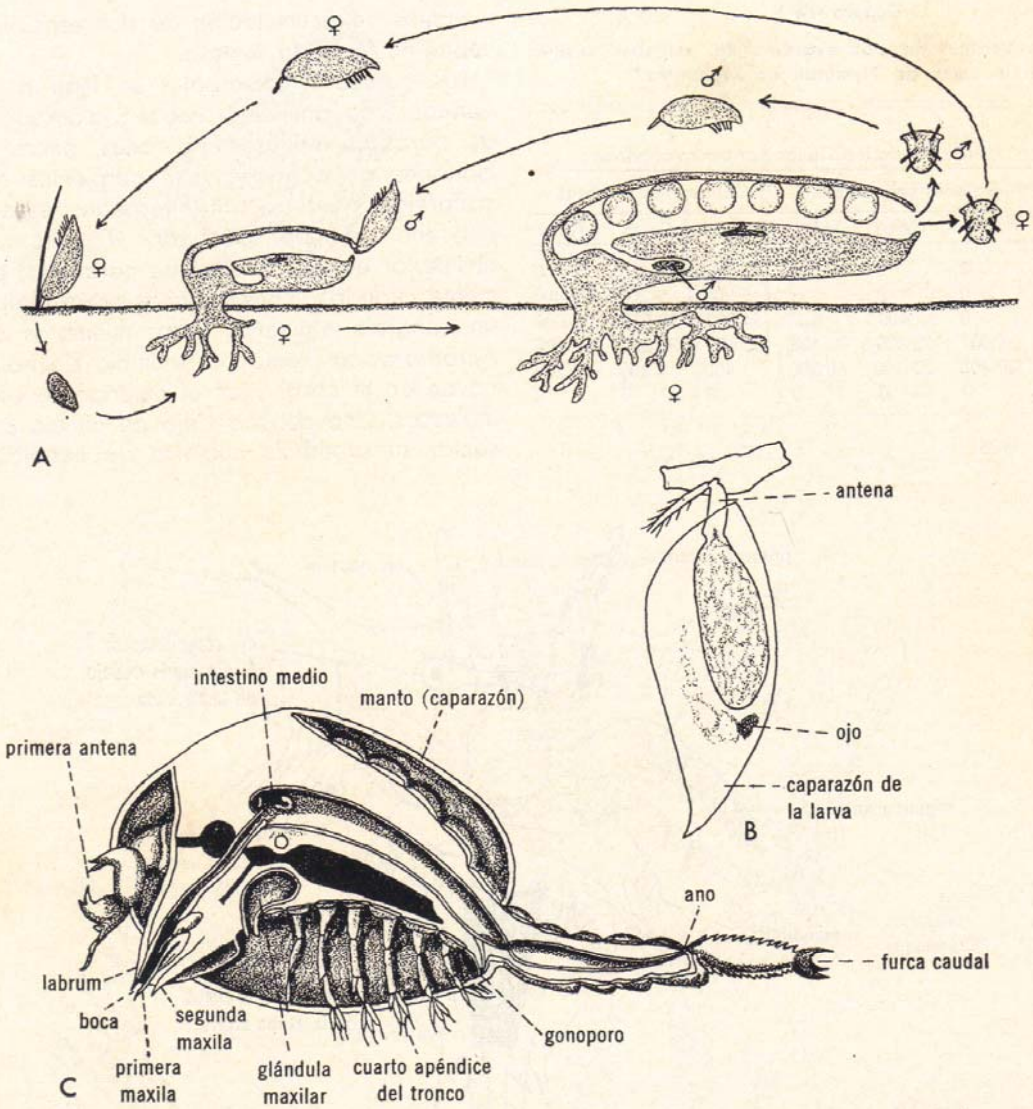


FIG. 14-28. A, Ciclo vital de un percebe del orden Rhizocephala. La línea sombreada horizontal representa el tegumento del cangrejo huésped. A la izquierda, la larva cipris de una hembra de dicho orden se fija a una cerda y penetra en el tegumento del huésped. Hacia la parte media una larva cipris de macho se fija en la cámara de incubación prominente de una cría de hembra parásita. Las células de la larva macho pasan a la cámara de incubación de la hembra y después a una cámara especial (receptáculo seminal) en la cual se transforman en espermatozoos. A la derecha, cámara de incubación de una hembra parásita madura del orden Rizocephala. Adviértanse los espermatozoos en la pequeña cámara bajo la cámara principal de incubación. En la extrema derecha, dos larvas nauplio, que han madurado a partir de huevos contenidos en la cámara de incubación de la hembra. (Modificado según Yanagimachi y Newman.) B, Larva cipris de una especie del orden Rizocephala poco después de adherirse al huésped. (Según Delage.) C, *Ascothorax ophioctenis*, parásito en las bolsas de estrellas frágiles. (Según Wagin.)

nutas de 1 mm aproximadamente de longitud que señalan el punto en que perforó el percebe. Durante la alimentación, el animal desnudo en forma de saco proyecta su cirro por la hendidura, sosteniendo los apéndices abiertos como un abanico y revolviéndolos varias veces antes de retraerlos en el interior de la concha.

Percebes parásitos. Si consideramos la frecuencia de percebes comensales, no debe sorprender que haya evolucionado el parasitismo en esta clase. Existen algunas especies parásitas en el orden Thoracica, mientras que en otros órdenes los miembros correspondientes llevan vida exclusivamente parasitaria. El más importante de estos es el orden Rhizocephala, que actúa como parásito sobre todo en crustáceos decápodos. El cuerpo es sacular, y el manto carece de placas calcáreas. Se registra también ausencia completa de apéndices y de segmentación.

En *Peltogasterella*, uno de los bien conocidos rizocéfalos, cíprido, destinado a ser hembra, se fija al huésped por sus primeras antenas a nivel de las bases de las cerdas del cangrejo. Practica una perforación en el tegumento del huésped, lo que permite la entrada de una masa de células no diferenciadas del parásito (fig. 14-28, *A*). En el

interior del huésped, se inicia el crecimiento del parásito por ramificación de rizoides nutrientes. El desarrollo sexual implica la formación de una cámara externa de incubación, la cual se proyecta en forma de hongo a través de una nueva abertura producida en el tegumento del cangrejo cerca de la base del abdomen. Puede entonces fijarse un macho cíprido a la abertura de la cámara de incubación y extraer las células indiferenciadas, las cuales emigran a una cámara especial de la hembra, en la cual vuelven a diferenciarse convirtiéndose en testículos. La hembra se transforma ahora en hermafrodita. Los efectos de este parasitismo sobre el cangrejo son numerosos e intensos. Dos de los más notables se refieren a la inhibición de mudas y a la castración parasitaria. El desarrollo de las gónadas está retardado o éstas se atrofian.

La castración parasitaria se acompaña a su vez de grados diversos de cambio en los caracteres sexuales secundarios.

Los miembros del orden Ascothoracica son ectoparásitos sobre lirios de mar y estrellas serpientes o endoparásitos en corales octocoralinos y en el celoma de estrellas de mar y equinoideos (fig. 14-28, *A*). Se pensó en un tiempo que este orden difería tanto de la subclase Cirripedia que llegó a considerarse como una subclase separada, pero en realidad las diferencias son en gran parte secundarias. Envuelve el cuerpo de estos animales un caparazón bivalvo quitinoso. Existen en estas especies seis pares de apéndices torácicos, que a veces pueden atrofiarse o desaparecer. Carecen estos animales de antenas secundarias, pero todas las especies poseen primeras antenas prensiles y usualmente abdomen sin miembros. En los ectoparásitos, los apéndices bucales están modificados para aspirar; en los endoparásitos, el manto es portador de papilas o lóbulos para absorción.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA SUBCLASE CIRRIPEDIA

Orden Thoracica. Percebes comensales de vida libre con seis pares de cirros bien desarrollados. El manto casi siempre cubierto de placas calcáreas.

Suborden Lepadomorpha. Percebes pedunculados. *Lepas, Scalpellum, Pollicipes, Conchoderma* y *Heteralepas.*

Suborden Verrucomorpha. Especies sésiles asimétricas. La pared compuesta de carina y rostrum, un tergo y un escudo; el otro tergo y el otro escudo forman el opérculo. *Verruca.*

Suborden Balanomorpha. Percebes sésiles simétricos con una pared coronada por tergos y escudos apareados y móviles. *Balanus, Chthmalus, Catophragmus, Octomeris, Tetraclita, Pyrgoma, Coronula* y *Xenobalanus.*

Orden Acrothoracica. Especies excavadoras desnudas con un disco quitinoso de fijación y cuatro a seis pares de cirros (uno bucal, los restantes terminales). Viven estos animales en cualquier substrato calcáreo, incluyendo conchas y corales. *Trypetesa, Kochlorine.*

Orden Ascothoracica. Percebes desnudos que actúan como parásitos de equinodermos y corales. Manto sacular o bivalvo. Primeras antenas prensiles y abdomen casi siempre existente. *Dendrogaster, Ascothorax.*

Orden Rhizocephala. Especies desnudas primariamente parasitarias sobre crustáceos decápodos; algunos parasitan tunicados. Carecen de apéndices y de aparato digestivo; el pedúnculo forma prolongaciones parecidas a pies para absorción. *Peltogasterella, Sacculina.*

SUBCLASE MALACOSTRACA (MALACOSTRACEOS)

Posee esta subclase casi tres cuartas partes de todas las especies conocidas de crustáceos, así como las formas más grandes, por ejemplo, cangrejos, langostas, camarones y piojos de la madera.

El tronco de los malacostráceos está compuesto típicamente de 14 segmentos y telson, de los cuales los ocho primeros forman el tórax, y los seis últimos el abdomen (fig. 14-29, *A*). Todos los segmentos llevan apéndices; las primeras antenas son a menudo birrámeas. El exopodito tiene con frecuencia forma de escama aplanada. La mandíbula es portadora casi siempre de un palpo, y la superficie triturante de la misma se divide en un proceso molar para trituración e incisivos para corte. En cada una de las dos maxilas destaca la presencia de un palpo.

En principio, los apéndices torácicos, o extremidades, son similares, siendo el endopodito el más desarrollado de los mismos, que el animal utiliza para arrastrarse o como medio prensil (fig. 14-29, *B*). En casi todos los malacostráceos, el primero, segundo o tercer par de apéndices torácicos se han modificado dirigiéndose hacia adelante para formar maxilípedos. En etapas primitivas, el tórax estaba probablemente cubierto de un caparazón, pero éste se perdió en alguno de los órdenes. Con pocas excepciones las branquias son epipoditos torácicos modificados.

Los primeros cinco pares de apéndices abdominales, llamados pleópodos, son similares y birrámeos. Las dos ramas de cada apéndice abdominal pueden a menudo incurvarse en forma de gancho por acción de espinas especiales. Los pleópodos pueden utilizarse para nadar, para llevar huevos en la hembra, y a veces para inter-

cambio de gases. En los machos, el primero o los dos primeros pares de pleópodos están a menudo modificados, formando órganos copuladores. En términos generales, cada rama de los seis apéndices abdominales (urópodos) está compuesta de una sola gran pieza aplanada, y, junto con el telson también casi siempre aplanado, forman una cola fina, la cual es utilizada frecuentemente para la natación.

Los gonoporos femeninos están siempre localizados en el sexto segmento torácico, y los masculinos en el octavo. La larva nauplio suele transcurrir dentro del huevo, pero cuando existe, no se alimenta.

Dado el volumen y diversidad de la subclase Malacostraca, estudiaremos separadamente cada uno de los órdenes que la integran.

Serie Leptostraca (leptostráceos); orden Nebaliacea (nebaliáceos)

Este orden cosmopolita está compuesto de nueve especies de pequeños crustáceos marinos que difieren del plan básico de los malacostráceos por tener siete segmentos abdominales en lugar de seis. Por este motivo, se ha situado a Nebaliacea en una serie separada, Leptostraca, en lugar de incluirlos en la serie Eumalacostraca, en la que figuran el resto de los malacostráceos. Desde el punto de vista morfológico, se cree que los leptostráceos representan el grupo más primitivo entre los malacostráceos vivientes. El registro fósil confirma tal aseveración, pues los más tempranos de los malacostráceos conocidos fueron miembros del orden ya desaparecido Phyllocarida, que surgió en el periodo silúrico.

El tórax y parte del abdomen de los nebaliáceos está encerrado en un caparazón, el cual sostiene en su parte anterior una pequeña placa rostral que cubre la cabeza (fig. 14-30, *A*). Los apéndices torácicos son similares y foliáceos, algo parecidos a sus equivalentes de los branquiópodos (fig. 14-30, *B*). El exopodito suele ser un lóbulo aplanado; y el endopodito, y a menudo el exopodito, están provistos de largas cerdas. También como en los branquiópodos, las extremidades foliáceas del tronco producen una corriente de agua de la cual son filtradas las partículas alimenticias. El material acumulado es transferido a un surco ventral y desplazado en dirección anterior a las partes bucales. Según Cannon (1922), todas estas semejanzas con los branquiópodos representan una evolución paralela que guarda rela-

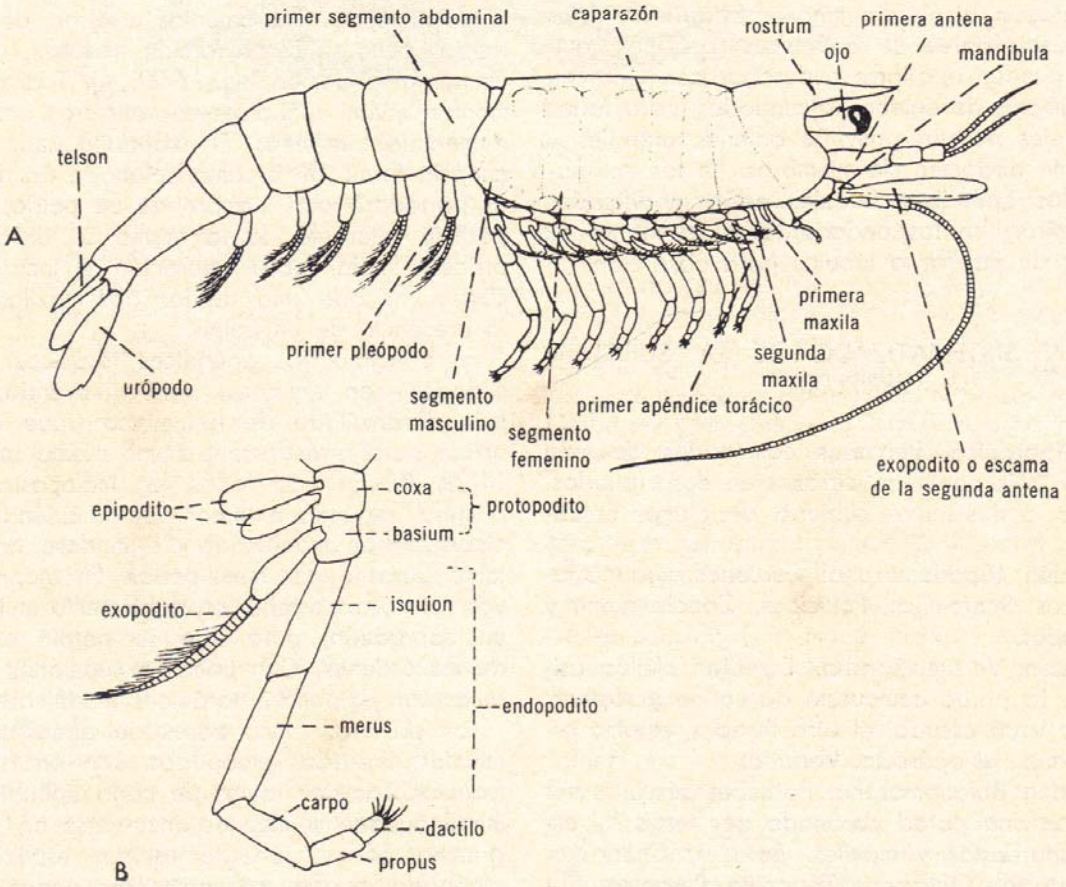


FIG. 14-29. Malacostráceo. A, Vista lateral del cuerpo. B, Apéndice torácico. (Ambas según Calman.)

ción con la adopción secundaria de alimentación de filtro adoptada por los nebaliáceos.

Los cuatro primeros pares de pleópodos son utilizados para nadar, y los dos últimos pares son atróficos. El séptimo segmento abdominal carece de apéndice y, a diferencia de otros malacostráceos, el abdomen termina en una furca caudal.

Los epipoditos torácicos son laminillas aplanadas, que forman las branquias. Sin embargo, la superficie interna del caparazón es también impor-

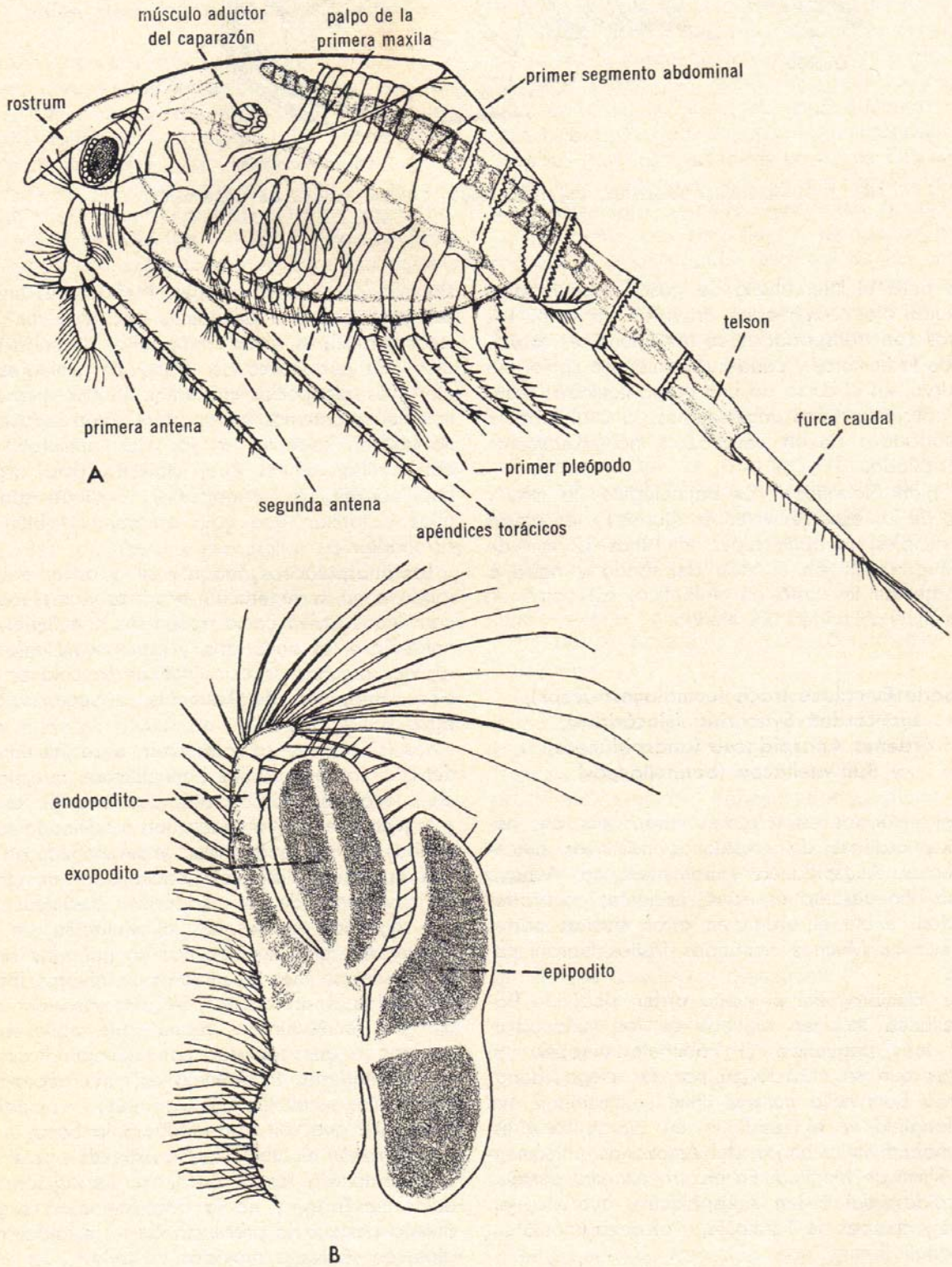


FIG. 14-30. A, Hembra de *Nebalia bipes*, leptocostráceo. B, Primer apéndice torácico de *Nebalia*. (Ambas según Claus, tomado de Calman.)

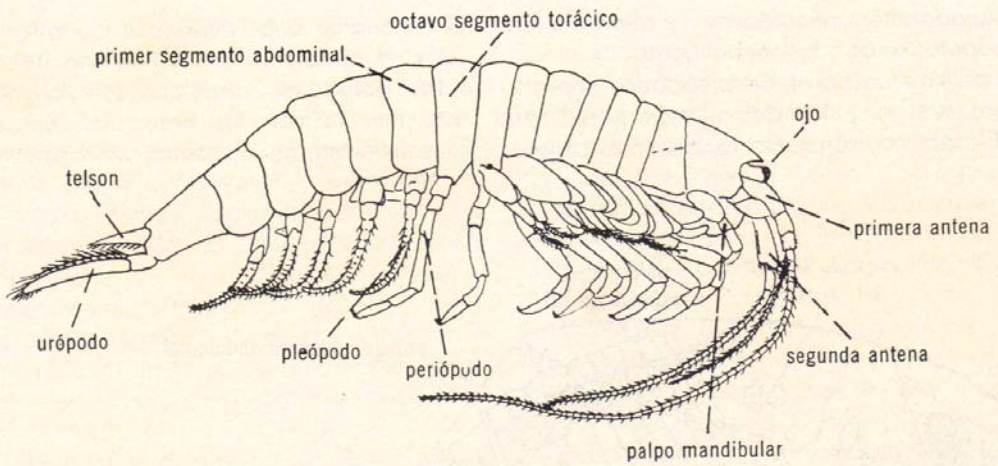


FIG. 14-31. *Anaspides tasmaniae*, sincárido. (Según Calman, tomado de Waterman y Chace.)

tante para el intercambio de gases. Poseen estos animales ojos compuestos provistos de tallo. Los huevos son transportados en los apéndices torácicos de la hembra, y cada huevo madura como una poslarva, en el curso de una etapa llamada "manca" por los autores anglosajones, la cual todavía es portadora de un caparazón incompletamente desarrollado.

Si bien *Nebaliopsis* es batipelágico, la mayor parte de las especies viven en litorales y en aguas superficiales. *Nebalia bipes*, de unos 12 mm de longitud, reside en el lodo del fondo y nada a lo largo de la costa del Atlántico, así como en otras muchas partes del mundo.

Serie Eumalacostraca (eumalacostráceos); superorden Syncarida (sincáridos); órdenes Anaspidacea (anaspidáceos) y Bathynellacea (batinelláceos)

Los sincáridos están representados por dos pequeños órdenes de crustáceos primitivos dulceacuícolas, Anaspidacea y Bathynellacea. Aunque no se han descrito especies residentes en Norteamérica, existe el orden en otras muchas partes del mundo. Muchos sincáridos fósiles fueron marinos.

Los miembros del pequeño orden sincárido Bathynellacea incluyen algunos de los malacostráceos más pequeños. El habitante europeo en cuevas que se caracteriza por ser ciego, denominado *Bathynella natans*, tiene solamente 2 mm de longitud; y el residente en aguas salobres, *Thermobathynella amyxi*, del Amazonas, únicamente 8.5 mm de longitud. En el otro extremo destaca *Anaspides*, del orden Anaspidacea, que vive en lagos y charcas de Tasmania, y alcanza unos 5 cm de longitud.

Carecen estas especies de caparazón, y en Anaspidacea el primer segmento torácico está fusionado con la cabeza (fig. 14-31), y es libre en Bathynellacea. Los apéndices torácicos son birrámeos y similares, y los coxopoditos de cada apéndice son portadores de branquias laminares simples. Los pleópodos presentan largos exopoditos con flecos pero los endopoditos están reducidos o no existen excepto en los dos primeros pares del macho, en el cual actúan como órganos copuladores. Los urópodos y el telson son amplios y forman una cola en abanico bien desarrollada.

Los anaspidáceos nadan y se arrastran sobre el fondo o en la vegetación acuática. Los pleópodos con flecos sirven como apéndices principales para natación a los sincáridos, y para movimientos muy rápidos algunas especies utilizan la cola en abanico. *Anaspides*, de Tasmania, a veces sale del agua saltando.

Los sincáridos se alimentan especialmente de detritos, sobre todo los batinelláceos que habitan en cuevas. En *Parnaspides*, que vive en charcas y lagunas de Tasmania, se han modificado las segundas maxilas para filtrar, y se produce en ellas una corriente alimenticia hacia adelante gracias al movimiento de los exopoditos torácicos y de las segundas maxilas. La alimentación de filtro puede muy bien ser secundaria, pues los sincáridos fósiles se cree que fueron carnívoros (Brooks, 1963). Los anaspidáceos se alimentan de algas, detritos, renacuajos y vermes que obtienen por raspado o que capturan con los apéndices torácicos anteriores. El alimento es macerado por las mandíbulas, y el filtro maxilar reúne las partículas pequeñas, que son transferidas a la boca.

El corazón es tubular, y se extiende por el tórax y el abdomen; los órganos excretorios son glándulas maxilares, y en la base de cada segunda antena destaca la presencia de un estatocisto; los ojos son sésiles o provistos de tallo.

Los pleópodos anteriores del macho actúan como órganos de la copulación, observándose un recep-

táculo seminal mediano en forma de bolsa situado sobre el esternón de la hembra entre el último par de apéndices torácicos. Los huevos son puestos directamente en el agua, no existiendo etapas larvarias de nado libre.

•

Superorden Hoplocarida (hoplocáridos) y orden Stomatopoda (estomatópodos)

Los crustáceos marinos llamados camarones o esquilas comprenden los estomatópodos, que forman el único orden de hoplocáridos. El cuerpo de estos animales está alargado y aplanado en sentido dorsoventral (fig. 14-32, *A*). Destaca la presencia de un caparazón en forma de escudo, que se fusiona con los dos primeros segmentos torácicos solamente (fig. 14-32, *B*). Por su parte anterior el caparazón termina un poco por delante de la cabeza, de manera que los ojos y las primeras antenas se fijan debajo de un pequeño rostrum libre. Sólo existen vestigios del tercero y cuarto segmentos torácicos, pero los cuatro últimos están bien desarrollados y no fusionados; el abdomen es grande, amplio, y netamente segmentado. La superficie del caparazón, los tergitos libres torácicos y abdominales, y el amplio telson suelen estar ornamentados con espinas y crestas parecidas a quillas.

Los ojos son grandes y provistos de tallo, y las primeras antenas voluminosas y trirrámeas. El rasgo más característico o visible de las antenas es la presencia de una gran escama provista de flecos casi tan larga, o más larga, que el endopodito. El carácter más distintivo de los estomatópodos es la estructura de los apéndices torácicos. Los cinco primeros pares son unirrámeos y subquelados. El segundo par está enormemente desarrollado para ejercer alimentación rapaz. El borde interno del dedo movible está provisto de largas espinas o tiene forma de hoja de cuchillo. El dedo se pliega hacia atrás en un surco profundo del penúltimo segmento, y presenta un borde agudo y finamente dentellado. Los tres últimos apéndices torácicos son delgados y no quelados; estos tres últimos apéndices poseen exopoditos, pero es frecuente la presencia de epipoditos en los cinco primeros. Los pleópodos están bien desarrollados y poseen branquias (fig. 14-32, *C* y *D*). Los urópodos y el telson son muy grandes.

El tamaño de los camarones o quillas fluctúa desde unos 3 cm aproximadamente en las especies pequeñas a más de 30 cm en las formas gigantes. Muchas de estas especies son tropicales pero algunas viven en aguas templadas. *Squilla empusa* tiene alrededor de 15 cm de longitud, y es una especie común que habita las costas del Atlántico, y que es atrapada a menudo cuando se pesca rastreando. Casi todas las especies presentan brillantes colores, azul, verde y rojo con moteado profundo, que son los más frecuentes, y algunas presentan franjas de colores u otros tipos de coloración.

Casi todos los estomatópodos viven en galerías excavadas en el fondo marino, o en grietas de rocas o corales. Una especie que habita en el coral es *Gonodactylus guerini*, que se caracteriza porque toda la superficie de su telson se halla ornamentada de espinas radiadas. El animal utiliza este telson acorazado para obstruir la entrada a la galería cuando se encuentra dentro de ella. Desde el exterior, el telson simula con toda exactitud un pequeño erizo de mar adherido a la superficie del coral. Algunos estomatópodos utilizan las galerías excavadas por otros animales.

Muchos camarones abandonan la madriguera para alimentarse y nadan en forma ondulatoria. El movimiento de remo de los pleópodos brinda propulsión, y las grandes escamas de las antenas sirven como timones. Todos los camarones son rapaces y se alimentan de pequeños peces, crustáceos, y de otros invertebrados. Algunas especies cazan la presa; otras esperan en la boca de su madriguera.

La víctima es atrapada y muerta por un movimiento sumamente rápido de extensión y retracción del dedo movible del gran segundo par de apéndices torácicos. Al mismo tiempo, la extremidad entera se desplaza en un movimiento parecido al que los boxeadores denominan "uppercut". Los MacGinities (1949) informaron haber visto en las costas del Pacífico una especie, *Pseudosquilla bigelowi*, que con un dedo en forma de hoja de corte agudo seccionó un camarón netamente en dos partes.

La masticación depende primariamente de las mandíbulas, ya que las segundas maxilas probablemente actúan como pantalla que cubre la boca. Cuando el alimento entra en la misma, pasa a una prolongación preoral del estómago cardiaco, donde es masticada por prolongaciones molares ascendentes de las mandíbulas. El alimento masticado se dirige entonces a la división posoral del estómago cardiaco, en la cual es sometido a trituración adicional por acción de dos pares de osículos laterales que actúan contra una placa ventral, que puede elevarse y descender.

La luz de un segundo estómago (pilórico) se halla netamente ocluida por grandes almohadillas quitinosas portadoras de cerdas para selección, que filtran el contenido de la cámara cardiaca. La glándula digestiva es muy grande y envuelve al intestino en toda su longitud en el abdomen. Un par de conductos procedentes de la glándula desembocan en la parte de atrás del estómago pilórico, que comprende el intestino medio.

Los camarones son los únicos malacostráceos, además de los isópodos, que tienen branquias abdominales. Estas branquias son filamentosas, y su eje delgado se origina sobre los lados fronta-

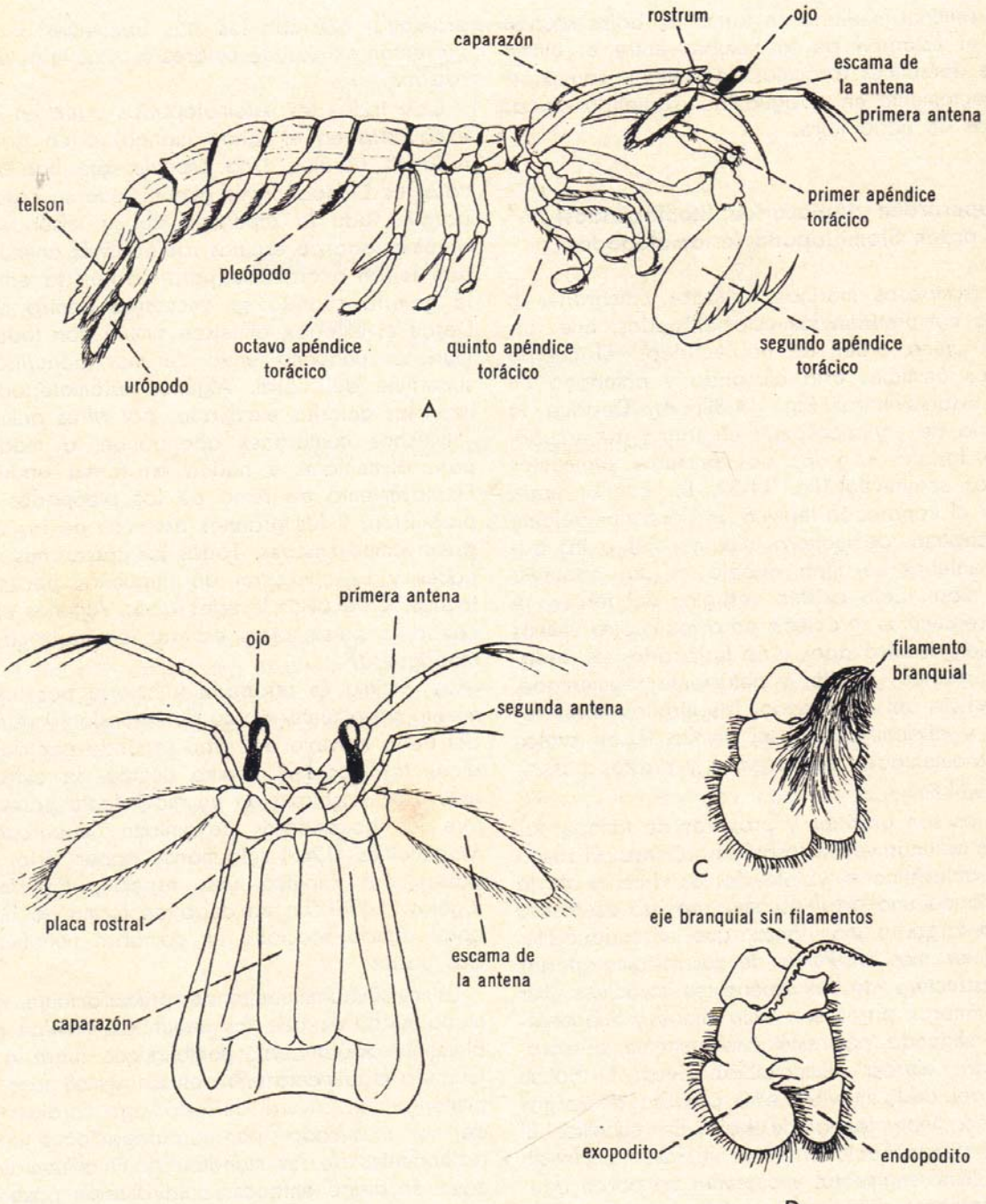


FIG. 14-32. Estomatópodos. A, *Squilla mantis* (vista lateral). B, Cabeza y caparazón de *Squilla* (vista dorsal). C, Segundo pleópodo y branquia de *Squilla*. D, Segundo pleópodo sin filamentos branquiales. (Todas según Calman.)

les del exopodito cerca de la sutura basal. El corazón es tubular y se extiende por casi todo el tórax y el abdomen.

Se halla notablemente segmentado, mostrando 13 pares de aberturas (ostia).

Además de la arteria anterior única, parten del corazón un par de arterias lateroanteriores. En algunos estomatópodos cuando menos se comprueba la presencia de hemocianina en la sangre; los órganos excretorios están representados por glándulas maxilares.

Los ocho primeros ganglios ventrales están fusionados, pero los restantes se hallan ampliamente separados a lo largo del cordón ventral. En general, existen ojos compuestos provistos de tallo y bien desarrollados, y la superficie corneal forma un disco grande ovalado y turgente en el extremo del pedúnculo. Si consideramos la organización de los omatidios y la proximidad y posición en la cual pueden mantenerse los ojos, es muy posible que pueda existir percepción binocular profunda y visión estereoscópica monocular.

Los testículos son túbulos contorneados muy delicados situados en el abdomen y unidos en el interior del telson. El conducto espermático se abre en el extremo de un par de penes quitinosos adheridos a la coxa del último par de patas. Los ovarios se extienden desde la línea media del tórax por el abdomen y se unen también al telson. Los oviductos desembocan en la línea media del sexto esternito torácico, y en la misma zona existe un receptáculo seminal en forma de bolsa.

Los huevos son aglutinados, para formar una masa globulosa, por medio de una secreción adhesiva procedente de glándulas especiales que desaguan encima de los esternitos de los tres últimos segmentos torácicos. Según Giesbrecht (1910), los huevos en *Squilla* son recogidos por los maxilípedos a medida que se expulsan y entonces amasados durante horas con los apéndices torácicos anteriores (fig. 14-33).

El proceso total de desove puede prolongarse durante cuatro horas, en cuyo tiempo la hembra permanece sobre las patas y el telson con su cuerpo arqueado hacia arriba. La masa de huevos aglutinada, del tamaño aproximado de una nuez, es transportada por los apéndices quelados más pequeños y volteada y aseada constantemente. La hembra no se alimenta mientras cría. Algunas especies conservan la masa de huevos en el interior de la madriguera. Por ejemplo, una especie de Bahamas, *Gonodactylus*, que permanece abarquillada en una grieta del coral, conserva la masa de huevos sobre la parte trasera del caparazón y del abdomen a modo de casquete y permanece inmóvil a menos que se la hostigue (fig. 14-33).

Superorden Peracarida (peracáridos)

Los cinco órdenes siguientes comprenden el superorden Peracarida.* El primer segmento torácico por lo menos está siempre fusionado con la cabeza, y los cuatro últimos no lo están nunca, incluso cuando existe caparazón. En estos animales nunca persiste en el adulto el ojo nauplio. Es carácter distintivo del grupo la presencia de una bolsa ventral de incubación, o marsupio, en la hembra. El marsupio está formado por prolongaciones voluminosas en forma de placa (oostegitos) sobre ciertas coxas torácicas. Estas prolongaciones se proyectan horizontalmente hacia adentro y se superponen entre sí para formar el piso del marsupio; los esternitos torácicos forman el techo.

Primitivamente, los perácaridos son alimentadores de filtro, como se observa en muchos misidáceos, cumáceos, y tanaidáceos, pero la tendencia en la mayor parte de peracáridos superiores es sin duda hacia un modo directo de alimentación.

Orden Mysidacea (misidáceos)

Los misidáceos parecen pequeños camarones. Casi todos tienen de 1.5 a 3 cm de longitud, pero

* Se han omitido otros dos órdenes, Thermosbaenacea que posee seis especies (que es característico entre los peracáridos por llevar los huevos en una bolsa dorsal de incubación) y Spelaeogriphacea que solamente tiene una especie.

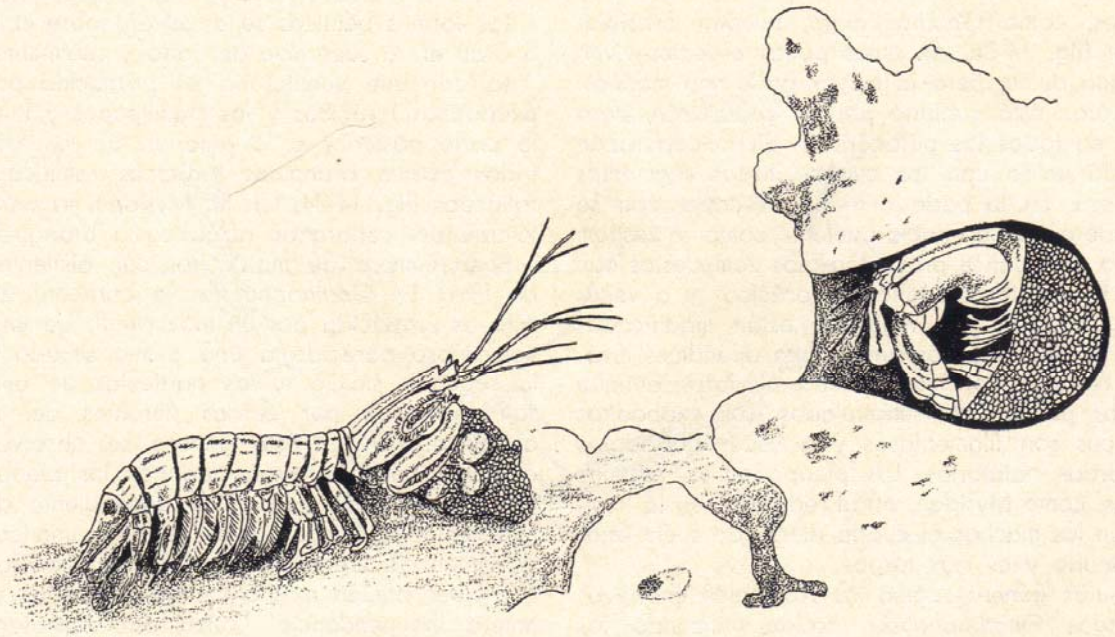


FIG. 14-33. Dos especies de estomatópodos cuidando los huevos. *Squilla mantis (izquierda)* durante el transporte de una masa de huevos; *Gonodactylus oerstedi (derecha) en su* madriguera con la masa de huevos. (Modificado según Schmitt.)

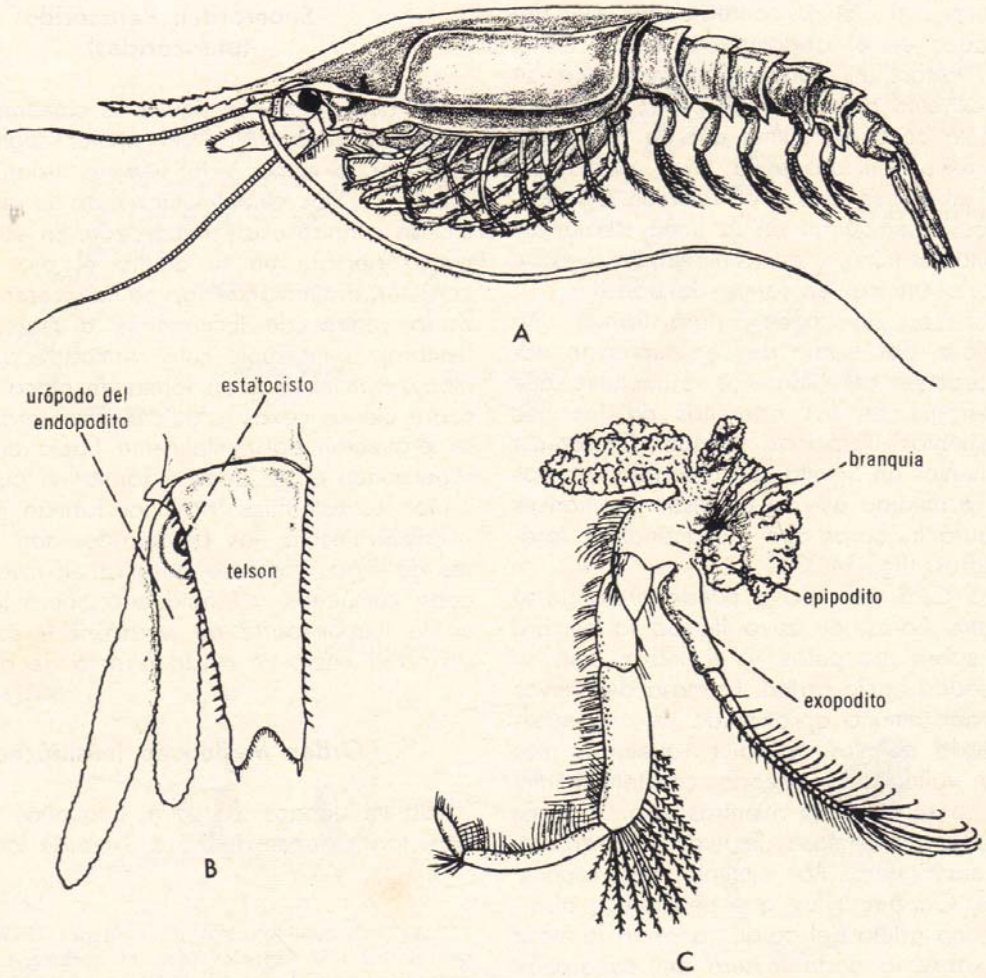


FIG. 14-34. Misidáceos. A, *Gnathophausia* (vista lateral). B, Telson y urópodo de *Mysis*. C, Segundo apéndice torácico de *Gnathophausia*. (Todas según Sars, tomado de Calman.)

algunos, como *Gnathophausia*, pueden alcanzar 35 cm (fig. 14-34, *A*). Unas pocas especies viven en agua dulce, pero la mayor parte son marinas. El tórax está cubierto por un caparazón, pero como en todos los peracáridos, dicho caparazón no está unido con los cuatro últimos segmentos torácicos. En la parte anterior, el caparazón se extiende a menudo hacia adelante como un rostrum debajo del cual se proyectan ojos compuestos con tallo. Los primeros apéndices torácicos y a veces el segundo par (en Mysidae) están modificados como maxilípedos. Los seis o siete apéndices torácicos restantes son más o menos similares, aunque algunos pueden ser subquelados. Los exopoditos torácicos son filamentosos y a veces portadores de cerdas natatorias. Los pleópodos en algunos grupos, como Mysidae, están reducidos en la hembra; en los machos el cuarto pleópodo suele estar modificado y es muy largo.

Algunos géneros como los residentes en aguas profundas *Gnathophausia*, nadan utilizando los pleópodos; otros, como *Mysis*, emplean los exopoditos torácicos para nadar, sobre todo cuando los pleópodos están reducidos.

Las formas bénticas se arrastran sobre el fondo o aran en la superficie del lodo y sedimento.

La corriente ventilatoria es producida por los exopoditos torácicos y los maxilípedos y fluye de la parte posterior a la anterior. En los lofogástridos existen branquias torácicas ramificadas y foliáceas (fig. 14-34, *C*). En Mysidae, la superficie interna del caparazón actúa como branquia.

Buen número de misidáceos son alimentadores de filtro. En *Gnathophausia*, la corriente alimenticia es producida por un movimiento de un exito voluminoso parecido a una pluma situado sobre la segunda maxila, y las partículas de alimento son recogidas por cerdas filtrantes del mismo apéndice. Así, en este género se observa una corriente natatoria producida por los pleópodos, una corriente de ventilación dependiente de los exopoditos torácicos y maxilípedos, y una corriente alimenticia creada por el exito maxilar; las tres corrientes actúan más o menos separadas y con entera independencia. Quizá este represente el estado primitivo de las peracáridos.

En ciertos géneros, como *Hemimysis*, en los cuales los pleópodos han sido reducidos y los exopo-

ditos han adoptado secundariamente función natatoria, la corriente producida por los apéndices torácicos sirve hasta cierto grado para la ejecución de tres funciones, esto es, natación, intercambio de gases, y alimentación. En la natación, el exopodito ejecuta un movimiento giratorio ligero que dirige el agua hacia arriba a lo largo de los ejes de las patas a la línea media del cuerpo. Desde aquí el agua es movilizada o desplazada hacia adelante por el movimiento de los maxilípedos o el exito de las maxilas, y las partículas alimenticias son filtradas por cerdas situadas en los enditos maxilares. *Hemimysis* se alimenta también de grandes masas de productos alimenticios y no solamente siguiendo el método de filtración. Muchas formas batipelágicas, como los lofogástridos, han perdido por completo el mecanismo de filtración y son consumidores de materia orgánica descompuesta.

En la base de cada urópodo destaca la presencia de un estatocisto (fig. 14-34, *B*). La cámara está abierta o cerrada al exterior, y el estatolito es un cuerpo único y voluminoso producto de secreción. Los estatocistos están inervados por el último par de ganglios abdominales.

El desarrollo es indirecto en el interior de una cámara de incubación.

Los misidáceos marinos viven a menudo en grandes enjambres y forman una parte importante de la dieta de algunos pescados como sabalos y lenguados. Muchas especies marinas se encuentran en algas y vegetación de los litorales, y toleran relativamente los lodos cargados de suciedad. Las especies dulceacuícolas parecen ser inmigrantes recientes del mar. De las dos especies norteamericanas, *Neomysis mercedis* vive en esteros, arroyos y lagos, en la costa occidental, y *Mysis relicta* queda circunscrita a lagos de aguas frías y profundas del norte de Estados Unidos, Canadá y Europa. La trucha de los lagos se alimenta ampliamente de estas especies.

Orden Cumacea (cumáceos)

Los cumáceos son peracáridos marinos de tamaño casi idéntico al de los misidáceos. Casi todos estos animales habitan en las profundidades, donde viven enterrados en la arena y el lodo. La forma del cuerpo es muy característica (fig. 14-35). La cabeza y el tórax están notablemente agrandados, mientras el abdomen es muy estrecho y termina en urópodos largos y delgados. Existe caparazón fusionado con los tres o cuatro primeros segmentos torácicos. Dicho caparazón se caracteriza por poseer dos prolongaciones anterolaterales, las cuales giran o se mecen delante del animal formando un falso rostrum ventral. Cuando existen ojos, están situados en una prominencia media común sobre la base del rostrum.

En la hembra las antenas están atrofiadas; en el macho, son sumamente largas y plegadas hacia atrás a lo largo de los lados del cuerpo, a veces en un surco. Los tres primeros apéndices torácicos están modificados como maxilípedos, y el cuarto par es largo y prensil. En algunas extremidades se observan exopoditos. Las hembras carecen de pleópodos, pero existen casi siempre en los machos.

El animal emplea los exopoditos torácicos para nadar, actividad a la que pueden contribuir también ciertos movimientos laterales del abdomen.

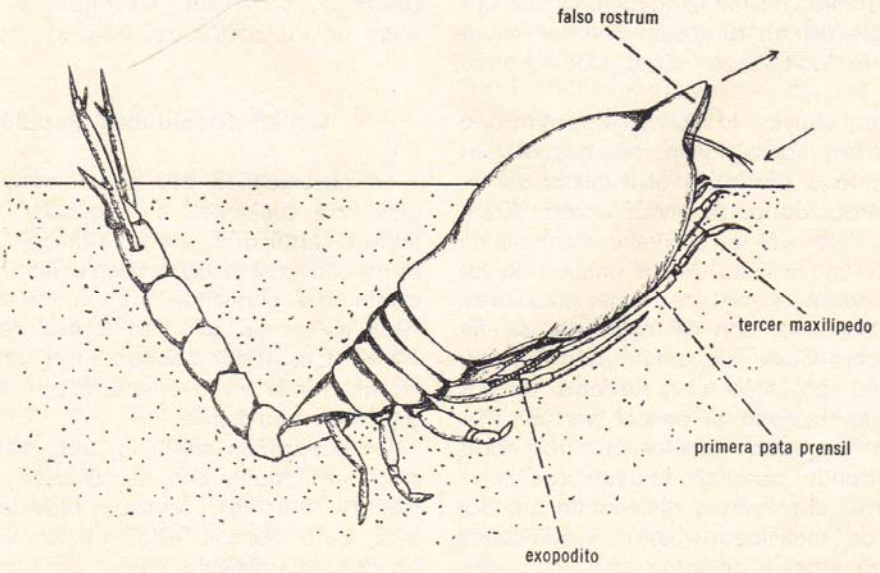


FIG. 14-35. *Diastylis*, cumáceo enterrado en la arena. Las flechas indican la dirección de la corriente respiratoria-alimenticia. (Modificado según varios autores.)

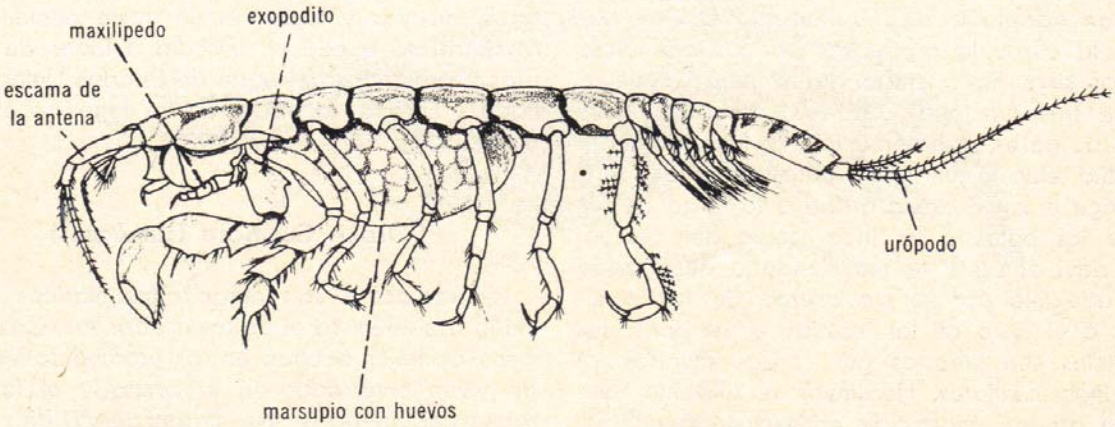


FIG. 14-36. Tanaidáceo, *Apseudes*, con huevos en el marsupio. (Según Sars, tomado de Calman.)

Las patas más posteriores sirven para excavar; el animal se desplaza hacia atrás en el interior de la madriguera que labra a medida que excava en la arena y termina en posición inclinada con su cabeza proyectando sobre la superficie (figura 14-35).

En el epipodito de cada primer maxilípedo se observa una serie de branquias filamentosas. Este epipodito forma también el piso de una cámara branquial tabicada y techada en los lados del cuerpo y el caparazón respectivamente. Como una modificación para la existencia parcialmente excavadora, la corriente ventilatoria inhalante se ha desplazado en dirección anterior. El movimiento del epipodito actúa como bomba de ventilación, y el agua es dirigida hacia adelante a las partes bucales y pasa hacia arriba a través de la cámara branquial. Dicha agua es enviada entonces en dirección anterior de nuevo por un exopodito largo y cóncavo en forma de placa correspondiente al primer maxilípedo, el cual se adapta al seudorostrum y forma un sifón exhalante. La corriente exhalante sale así en dirección anterior sobre ambos lados de la cabeza como dos chorros paralelos.

En la especie *Diastylis*, la corriente respiratoria inhalante, al pasar sobre las partes bucales, es filtrada, en cuanto a partículas alimenticias se refiere, por las cerdas de las segundas maxilas (Dennell, 1934). El flujo de la corriente es también reforzado por el movimiento de los enditos de los primeros maxilípedos y de los filtros maxilares. No todos los cumáceos son alimentadores de filtro. Algunos, como *Cumopsis*, *Lamprops* e *Iphinoe*, obtienen materia orgánica por raspado de los granos de arena. Estando el animal parcialmente enterrado toma los granos con los primeros pares de patas, de donde pasan a los terceros maxilípedos, y después al primero y al segundo. Los dos últimos pares de maxilípedos están modificados para formar una especie de copa en la cual gira el grano de arena y el material alimenticio es extraído por raspado de su superficie. El grano ya limpio es lanzado a la corriente ventilatoria exhalante o sobre el ojo situado a un lado del caparazón, donde rueda hacia afuera. Cuando el animal se halla enterrado demasiado profundamente o cuando el agujero en que se encuentra es excesivamente grande se mueve para volver a enterrarse en forma adecuada. La formación de enjambres es característica de muchos cumáceos. En efecto, vemos que grandes números de estos animales, especialmente machos, abandonan sus madrigueras y nadan en la superficie. Se ha postulado que la formación de estos enjambres quizá sea una adaptación para facilitar el apareamiento. Los huevos son llevados en el marsupio, y cada uno de ellos madura como poslarva, llamada "manca", en la cual el último par de patas está poco desarrollado.

Se han descrito más de 650 especies de cumáceos. Casi todas son litorales pero viven en aguas profundas que suelen ser reiteradamente exploradas por muchos coleccionistas. Las especies de *Diastylis*, *Leptocuma*, *Cyclaspis* y otros géneros viven en las costas del Atlántico septentrional.

Orden Tanaidacea (tanaidáceos)

Se observan en este orden semejanzas indudables con cumáceos e isópodos, con los cuales fueron clasificados en un principio. Estos peracáridos son casi exclusivamente marinos, y generalmente muy pequeños, ya que la mayor parte de ellos no pasan de 1 a 2 mm de longitud (fig. 14-36). Casi todos habitan en el fondo de la zona litoral, donde viven enterrados en el lodo o donde construyen tubos.

Un caparazón cubre la parte anterior del cuerpo y se fusiona con el primero y segundo segmentos torácicos. Muchas especies carecen de ojos, pero cuando éstos existen, se hallan localizados lateralmente sobre prolongaciones inmóviles. El primer par de apéndices torácicos es de maxilípedos, y el segundo par (gnatópodos) es

grande y quelado, carácter distintivo de los tanaidáceos. El tercer par de apéndices torácicos está adaptado para excavar. Los exopoditos han desaparecido en todos los apéndices torácicos salvo el segundo y tercero, probablemente como consecuencia del hábito excavador. En las hembras los pleópodos son atróficos o no existen. El último segmento abdominal está fusionado con el telson.

La superficie interior del caparazón actúa como branquia. En *Apseudes talpa* la corriente ventilatoria ingresa por el borde ventral posterior del caparazón inmediatamente por delante de las bases de las terceras extremidades torácicas. Después de pasar por una cámara branquial limitada, dicha corriente sale del borde ventral del caparazón entre las bases de los maxilípedos y los gnatópodos. Esta corriente es producida por el movimiento de los epipoditos de los maxilípedos y, en menor grado, por los exopoditos del segundo y tercer apéndices torácicos.

El movimiento de los epipoditos produce también una corriente alimenticia que pasa por las partes bucales. Las segundas maxilas filtran algunas partículas alimenticias, pero en *Apseudes* y otros miembros de la misma familia, las partículas grandes son retenidas sobre las cerdas de los maxilípedos. La dieta es suplementada también por alimentación de tipo rapaz. Esta tendencia a la pérdida de la alimentación de filtro en la familia Apseudidae culmina en Tanaidae, en la cual es enteramente rapaz. En relación indudable con el cambio en los hábitos alimenticios, se observa menos desarrollo de las cámaras branquiales, reducción manifiesta de las maxilas, y desaparición de los exopoditos torácicos restantes.

Los tanaidáceos son hermafroditas. Los huevos se incuban como en otros peracáridos, y maduran como poslarvas (etapa "manca") sin desarrollo manifiesto del último par de extremidades torácicas.

Orden Isopoda (isópodos)

Los isópodos forman el orden más grande de crustáceos después de los decápodos. La mayor parte de las 4 000 especies descritas son marinas, pero así y todo un número considerable de las mismas viven en agua dulce; los piojos de la madera son el único gran grupo de auténticos crustáceos terrestres. Incluye también este orden diversas formas parasitarias.

La característica más notable de los isópodos es el aplanamiento dorsoventral de su cuerpo (figs. 14-37 y 14-38, *B*). La cabeza generalmente tiene forma de escudo, y los tergos de los segmentos torácicos y abdominales tienden a proyectarse lateralmente. Carecen estos animales de caparazón, aunque el primero y segundo segmentos torácicos están fusionados con la cabeza. Los segmentos abdominales pueden estar definidamente aislados o fusionarse en diversos grados. El último segmento abdominal está casi siempre fusionado con el telson; en el grupo Asellota, que incluye buen número de especies dulceacuícolas, todos los segmentos abdominales están fusionados con el telson para formar una gran placa abdominal (fig. 14-37, *A*). El abdomen suele tener la misma anchura que el tórax, de forma que las dos regiones no están a veces claramente delimitadas en su porción dorsal.

Se registran desde luego excepciones a casi todas estas características; así, vemos que los miembros del suborden, casi enteramente marino, Anthuridea, poseen cuerpo cilíndrico alargado (figura 14-38, *A*); y la especie de agua dulce *Phreatoicus* está incluso comprimida lateralmente. El abdomen del parásito Gnathiidae es estrecho y en forma de cola.

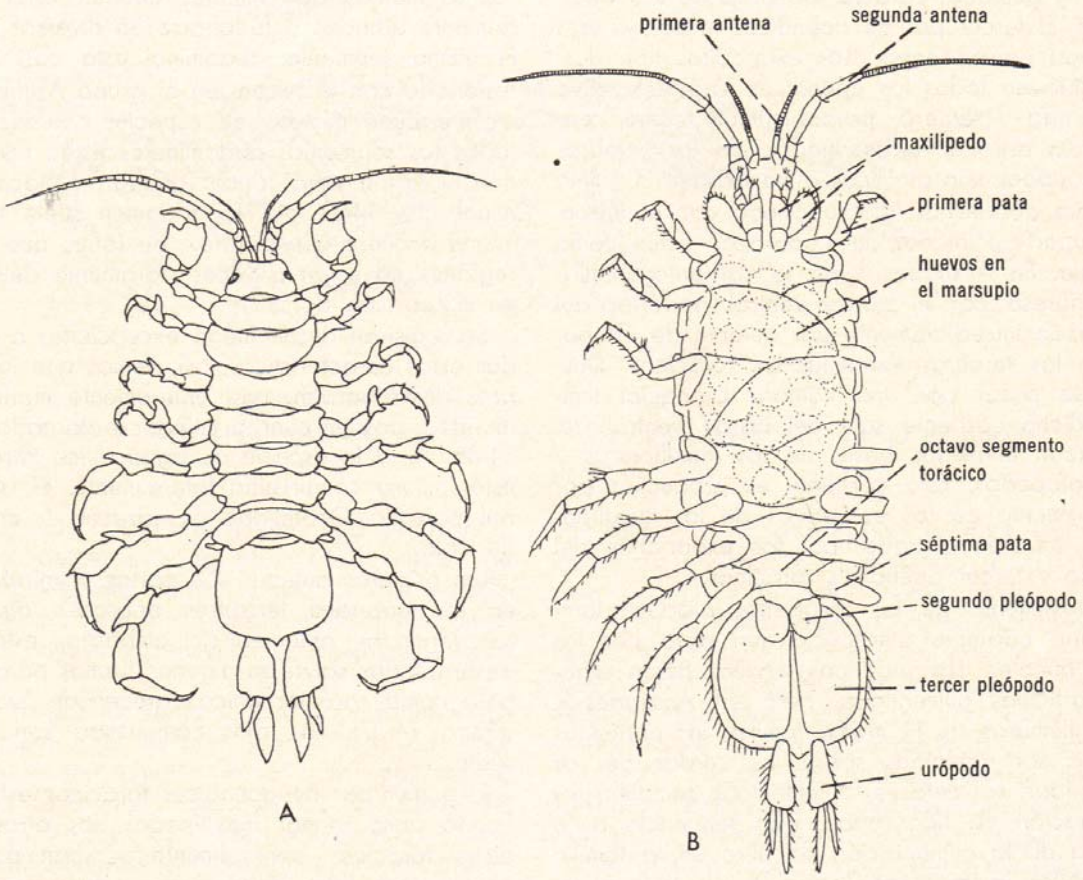
Las primeras antenas son cortas y unirrámeas, y en los isópodos terrestres aparecen atrofiadas. Las segundas antenas, sin embargo, están bien desarrolladas salvo en algunas formas parasitarias, pero como carácter típico carecen de exopoditos (figura 14-37). Los ojos compuestos son siempre sésiles.

El primer par de apéndices torácicos está modificado para formar maxilípedos; los otros apéndices torácicos generalmente se han adaptado para reptar. Estos apéndices son unirrámeos, y el coxopodito está con frecuencia dilatado, formando una placa coxal, que puede fusionarse con el tergo y el esternón. A diferencia de lo observado en casi todos los demás crustáceos, algunos de los pleópodos de los isópodos están modificados para actuar en el intercambio de gases. Los urópodos tienen forma de abanico o de estilete.

Casi todos estos animales miden de 5 a 15 mm de longitud. El gigante del grupo es el residente en aguas profundas, *Bathynomus giganteus*, que alcanza una longitud de 35 cm y una anchura de 12. La coloración de los isópodos, pardusca mal definida, es con frecuencia gris o negra.

Locomoción. Casi todos los isópodos se desplazan arrastrándose por lo menos parte del tiempo. El isópodo marino anfibio común *Lygia* puede caminar muy rápidamente sobre rocas y pilotes expuestos de muelles. Manton (1951) afirma que cada pata de *Lygia* puede ejecutar 16 pasos por segundo, frecuencia sobrepasada por muy pocos artrópodos. Algunos isópodos como *Cruregens* pueden caminar hacia atrás tan rápidamente como hacia adelante. Ciertos piojos terrestres de la madera están capacitados para trepar por la vegetación, y *Lygia* se desplaza comúnmente invertida con la parte abdominal hacia arriba debajo de piedras o de maderas de diques y muelles. *Astacilla*, la cual se trepa sobre algas e hidroides, posee extremidades torácicas posteriores adaptadas para adherirse al substrato.

UNIVERSIDAD DEL VALLE



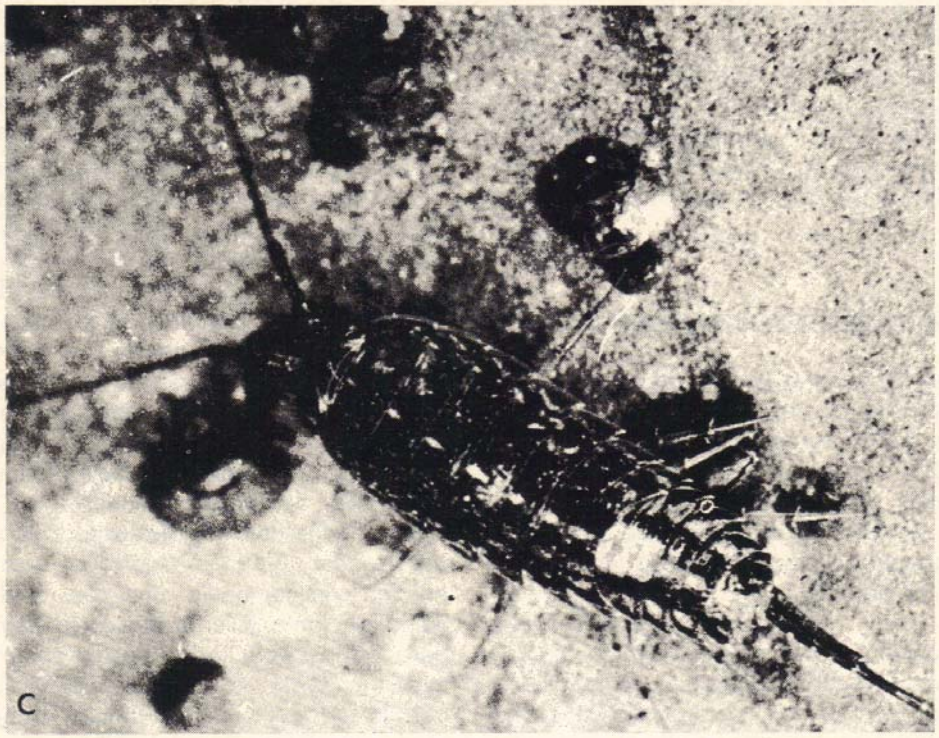


FIG. 14-37. *A*, Isópodo dulceacuícola, *Asellus* (vista dorsal). (Según Pennak.) *B*, *Asellus* (vista ventral). Sólo se ven los apéndices completos en un lado. (Según Van Name.) *C*, *Isópodo Lygia* sobre un malecón en la marea baja. Los percebes tienen 0.6 cm aproximadamente de diámetro.

Muchos isópodos acuáticos son excavadores. Con frecuencia, las extremidades anteriores ejercen presión sobre el lodo y después se movilizan hacia los lados como durante la natación a pecho. Algunas especies excavadoras construyen túneles en el substrato, cubriendo las paredes con material excavado. *Limnoria* practica túneles en la madera y puede producir grandes daños en muelles y pilotes (fig. 14-39). Es particularmente notable el isópodo tropical americano *Cirolana salvadorensis*, el cual ara en la arena seca de las playas.

Muchos isópodos acuáticos pueden nadar además de arrastrarse. En ciertas formas, como *Munnopsis*, algunas de las patas están aplanadas en forma de remo, y se mueven como tales, o practicando giros. Sin embargo, es más frecuente que los pleópodos sean utilizados para nadar, y en las familias Sphaeromidae y Serolidae, los tres primeros pares de pleópodos están adaptados especialmente para la natación; el intercambio de gases queda restringido a los pleópodos más posteriores. La cola en abanico es empleada muy rara vez durante la natación, en oposición a la cola del mismo tipo de otros muchos malacostráceos.

En muchos miembros terrestres de la familia Oniscoidea surgió por evolución la capacidad de enrollarse como una bola, lo cual brinda protección, y ayuda en la disminución de las pérdidas de agua por evaporación. Las especies *Oniscus* y *Armadillidium* adoptan forma perfectamente esférica cuando se enrollan, y de aquí el nombre característico de *crustáceo en píldora*. También se enrollan muchos esferómidos marinos, pero dejan expuesto el telson y los extremos puntiagudos y espinosos de los urópodos.

Anatomía interna y fisiología. Los isópodos han prescindido completamente de la alimentación por filtro, y la mayor parte de los mismos son consumidores de materias orgánicas descompuestas, y omnívoros, aunque algunos tienden a la dieta herbívora. El piojo de la madera se alimenta de algas, musgos, cortezas y materias animales o vegetales en descomposición. Una especie comensal de los nidos de hormigas ingiere las heces del huésped. Algunos piojos de la madera son carnívoros.

Las partes bucales tienden a ser compactas, formando un prognato bien manifiesto protegido por un pequeño labro por delante y por maxilípedos por detrás. Los maxilípedos forman un opérculo protector, y a menudo el de un lado engancha con el miembro opuesto por medio de cerdas acopladas especiales. Durante la alimentación, los

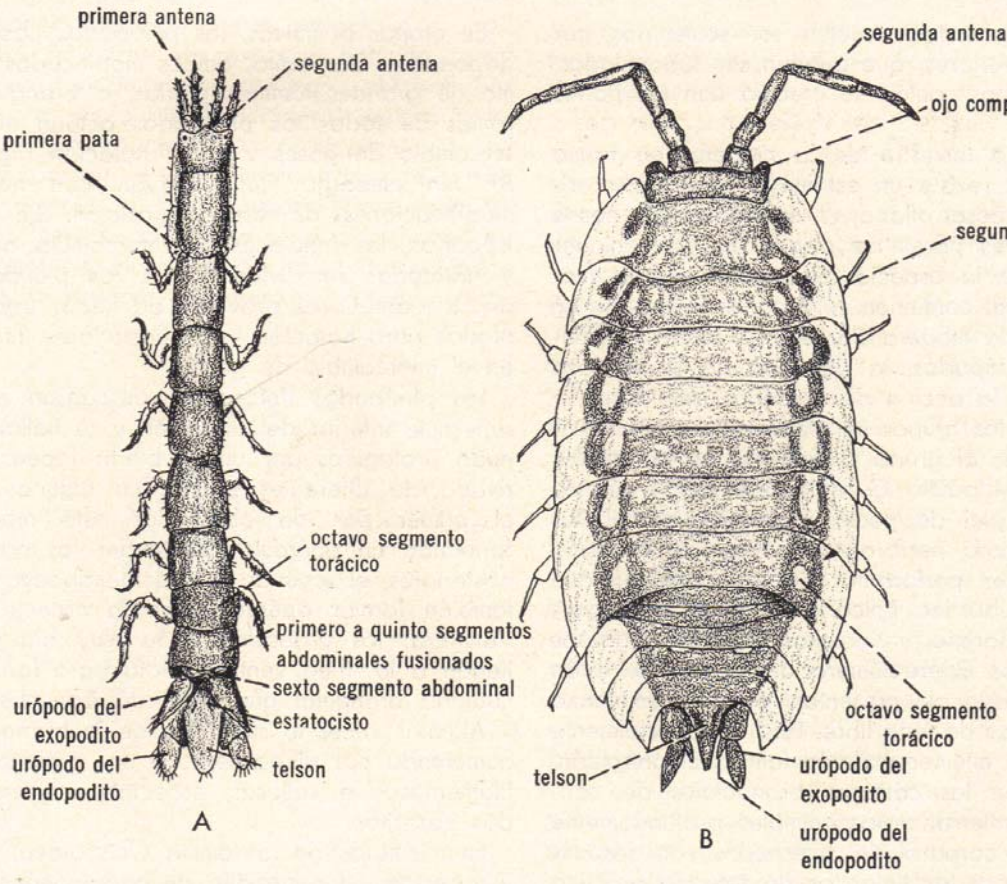


FIG. 14-38. A, Isópodo marino, *Cyathura carinata*. (Según Gruner, tomado de Kaestner.) B, *Oniscus asellus*, isópodo terrestre. (Según Paulmier, tomado de Van Name.)

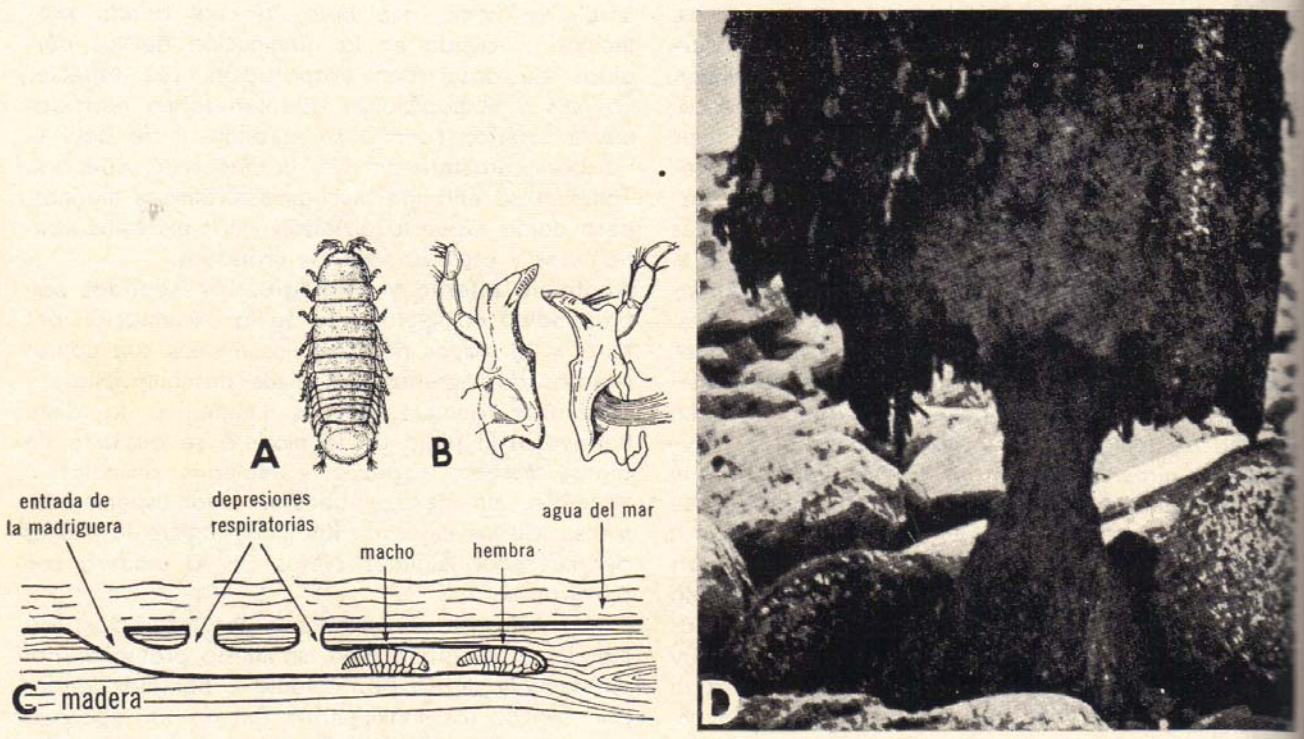


FIG. 14-39. A, Isópodo excavador de la madera, *Limnoria lignorum*. B, Mandíbulas de *L. lignorum*. C, Corte esquemático de madriguera de *L. lignorum*. D, Pilote de malecón casi comido en su base por *L. lignorum*. (Todo modificado según Yonge, C. M., 1949: *The Seashore*. Collins, London.)

productos alimenticios suelen ser sostenidos por las patas anteriores, que pueden ser subqueladas, mientras la masticación se efectúa con las partes bucales.

En el piojo terrestre de la madera, en forma muy especial, existe un estómago cardiaco o triturante bien desarrollado; el intestino medio posee de uno a tres pares de ciegos. Las secreciones digestivas de la especie excavadora de la madera, *Limnoria*, contienen celulasa, mientras que en el piojo de la madera *Porcellio*, y quizá en muchos otros isópodos, la digestión de la celulosa depende de la acción de bacterias simbióticas.

Existen varios grupos de isópodos parásitos. Los pertenecientes al grupo Gnathiidae en las etapas larvarias y el adulto Cymothoidae son ectoparásitos de la piel de peces y poseen mandíbulas adaptadas para perforar. Se observan asimismo partes bucales perforantes en los parásitos que forman el suborden Epicaridea, todos ellos chupadores de sangre, y parásitos de muchos grupos de crustáceos. Buen número de epicáridos están muy modificados y presentan escasa semejanza con las formas de vida libre. Esto es especialmente cierto en los miembros de la familia Entoniscidae, que viven en las cámaras branquiales de cangrejos. Se entierran estos animales profundamente en la pared corporal del huésped y son después englobados por los linfocitos de éste. La práctica de un agujero en la pared de los mismos hace posible la alimentación del parásito.

En etapas primitivas, los pleópodos poseen endopodito y exopodito, ambos modificados en forma de grandes láminas planas, o branquias. Las ramas de todos los pleópodos actúan en el intercambio de gases y en la natación (fig. 14-37, *B*). Sin embargo, se observan con frecuencia modificaciones de esta disposición. En algunos isópodos, las funciones de intercambio de gases y natatorias se dividen entre los pleópodos, y así, los anteriores provistos de flecos están acoplados para natación y los posteriores intervienen en el intercambio de gases.

Los pleópodos típicamente descansan sobre la superficie inferior del abdomen y se hallan a menudo protegidos por una cubierta (opérculo) derivada de diferentes partes. En algunas formas, el primer par de pleópodos está modificado formando un opérculo que cubre los pares más posteriores; el segundo o tercer exopodito pueden también formar opérculos. En la especie marina Valvifera, los urópodos están muy alargados y llegan a la línea ventral media para formar una cubierta branquial que recuerda dos puertas.

Algunas veces la superficie de la branquia está aumentada por plegamiento o por prolongaciones filamentosas o vellosas, especialmente en isópodos parásitos.

En miembros de la familia Oniscoidea, anfibios y terrestres, el exopodito de cada pleópodo forma un opérculo que cubre la branquia. La superficie inferior del abdomen es así cubierta por dos

hileras de opérculos superpuestos. Al menos parcialmente, el intercambio de gases tiene lugar en la superficie de los opérculos, así como en las branquias; en el piojo de la madera, terrestre auténtico, el opérculo posee una cavidad parecida a un pulmón (como en Oniscidae), o invaginaciones de aspecto tubular, o seudotráqueas (como en Porcellionidae y Armadillidiidae) (fig. 14-40). El piojo de la madera con seudotráqueas tolera mucho mejor el aire seco que el piojo equivalente que no las posee. Si se bloquea el intercambio de gases en las branquias en las especies *Lygia* y *Oniscus*, se reduce el consumo de oxígeno solamente en un 50 por 100, lo que indica que la superficie tegumentaria general tiene importancia equivalente como lugar de intercambio de gases.

El corazón de estos animales es tubular o sacular y posee de uno a cuatro pares de aberturas (ostia). Está situado primariamente en el abdomen, en relación con la posición abdominal de las branquias, pero puede extenderse hacia el tórax en diferentes grados. El sistema arterial, muy desarrollado, dispone de arterias anteriores y laterales que parten del corazón.

Los órganos excretorios son glándulas maxilares netamente reducidas en algunos piojos de la madera. Los isópodos anfibios y terrestres muestran ciertas modificaciones para el control de la pérdida de agua, pero el grupo en su totalidad está mucho menos adaptado a este respecto que otros artrópodos terrestres. Las especies anfibias como *Lygia* salen periódicamente del agua del mar. Sin embargo, el piojo de la madera, separado o divorciado definitivamente del agua, tiende a llevar vida nocturna y vive debajo de piedras, maderas, cortezas y otros lugares que brindan atmósfera húmeda; no se ha producido nunca en estos animales evolución hacia una cutícula cérea, tal como se observa en insectos y arañas, para reducir la evaporación tegumentaria. Sin embargo, aunque la capacidad para enrollarse como una bola es primariamente protectora, sirve también para impedir pérdidas de agua a través del exosqueleto ventral sumamente delgado cuando el animal está inactivo.

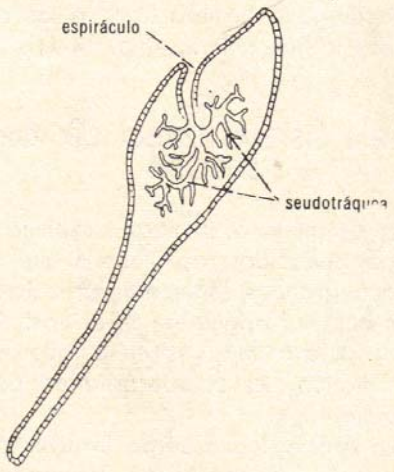


FIG. 14-40. Corte de un exopodito, u opérculo, del isópodo terrestre, *Porcellio scaber*, en el que se advierten las pseudotráqueas. (Según Unwin, tomado de Kaestner.)

Algunas familias, como Armadillidiidae, pueden tolerar ambientes más secos que otras. Logran estos animales recuperación de las pérdidas de agua por evaporación tegumentaria, a partir de bebidas y alimentos húmedos. Con el fin de conservar cierta humedad en las branquias, *Oniscus* y algunos otros piojos de la madera más especializados poseen una serie notable de conductos laterales externos en la cutícula, que corren a lo largo de todo el cuerpo y se extienden sobre los urópodos. Estos conductos longitudinales se unen con otros transversales que discurren ventralmente hacia abajo a los pleópodos. Cuando los urópodos reciben presión contra una superficie húmeda, el agua pasa a los conductos por capilaridad y es dirigida hacia adelante. En ausencia de agua externa, el líquido regurgitado puede ser conducido hacia atrás desde la boca de la misma manera. El principal producto nitrogenado de excreción en los isópodos terrestres es el amoniaco.

El sistema nervioso muestra todos los grados de concentración, desde la disposición primitiva en forma de escalera de mano con ganglios apareados y cordones dobles, como en *Sphaeroma*, hasta la migración máxima hacia adelante y fusión de los ganglios.

Los ojos compuestos son siempre sésiles y situados a cada lado de la cabeza. Algunas especies parásitas, residentes en cuevas, y otras de aguas profundas, carecen de ojos; en la especie dulceacuícola *Asellus*, los ojos poseen sólo unos cuantos omatidios. Por otra parte, en la especie *Bathynomus*, cada ojo está compuesto de unas 3 000 unidades visuales. Los pocos estudios efectuados sobre respuestas visuales en isópodos se refieren casi exclusivamente a miembros de la familia terrestre Oniscoidea. El fototropismo en *Oniscus* varía con la humedad hasta cierto grado. Cuando ésta es elevada el animal es fotonegativo; cuando es baja, fotopositivo. Una respuesta fotopositiva representa sin duda una adaptación que ayuda a impedir la desecación, ya que la obscuridad la produce. Sabemos que una especie residente en las playas europeas, *Tylos*, puede encontrar su camino de regreso a la zona adecuada de la playa por el ángulo del sol y por la polarización atmosférica, fenómeno que describiremos más tarde al estudiar los anfípodos.

En el telson de algunos isópodos destaca la presencia de un par de estatocistos, como por ejemplo en el excavador *Cyathura*, y experimentos en *Cyathura carinata* demostraron pérdida de capacidad para excavar en sentido vertical si se extirpan o destruyen los estatocistos (fig. 14-38,

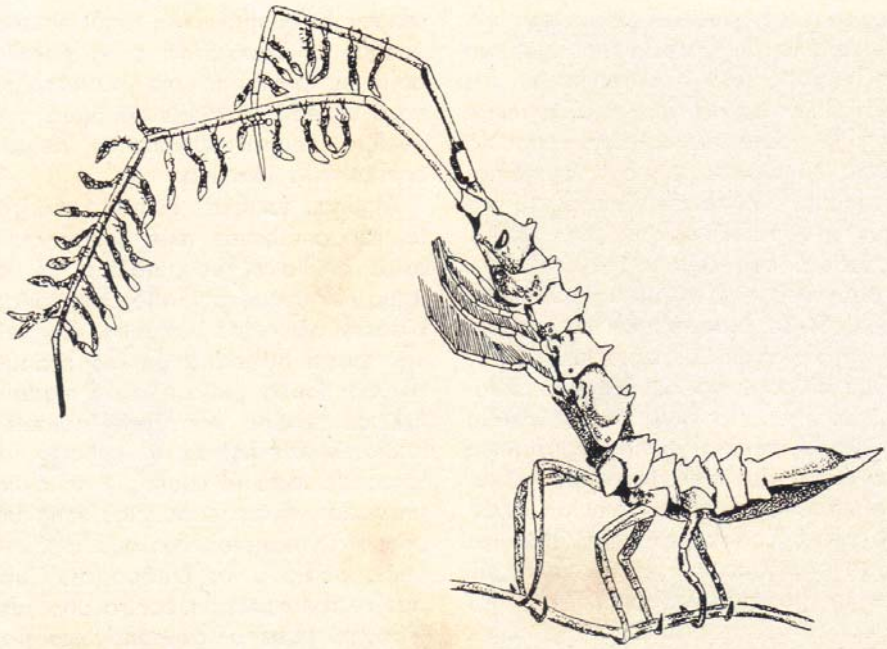


FIG. 14-41. Hembra de *Arcturus baffini*, isópodo marino, transportando crías en las antenas. (Modificado según Schmitt.)

A). No existen seguramente higrorreceptores especiales en el piojo de la madera, y las reacciones a cambios de humedad quizá dependan de pérdida general de agua por parte del cuerpo. La tendencia del piojo de la madera a congregarse debajo de tablas u otros objetos probablemente es una pura coincidencia, resultante de migraciones simultáneas a un medio ambiente favorable.

Reproducción y desarrollo. Las gónadas son apareadas y separadas. Los conductos espermáticos se abren sobre el esternón del segmento genital en el macho por medio de papilas separadas o unidas. Los gonoporos femeninos son también apareados y con aberturas esternales. En la familia Asellidae, cada oviducto se agranda en su base, formando un receptáculo seminal. En el asélido americano dulceacuícola, *Lirceus*, el macho apresa una hembra preadulta, o bien desprende la mitad posterior de su cutícula preadulta, y ejerce presión con su superficie ventral contra el lado del cuerpo de la hembra. Los endopoditos de los dos primeros pares de pleópodos, modificados para formar órganos copuladores, dirigidos en dirección anterior, vibran, ayudando sin duda a la transmisión de espermatozoos al interior de los gonoporos y receptáculos seminales. El macho entonces se desplaza al otro lado del cuerpo de la hembra donde repite el proceso. Los huevos son fecundados en el oviducto.

En la familia Oniscoidea, los gonoporos conducen a receptáculos seminales ciegos en forma de bolsa, que no comunican con los oviductos hasta después de completada la copulación y producida la primera muda.

Muchos parásitos de las familias Cymothoidae y Epicaridea son hermafroditas.

Los huevos suelen ser incubados en el marsupio, incluso en el piojo de la madera (fig. 14-37, *B)*; sin embargo, algunos esferómidos poseen invaginaciones especiales parecidas a bolsas de los esternitos torácicos y pueden además carecer de oostegitos. En los isópodos acuáticos, se observa con frecuencia una prolongación que parte de la porción basal del maxilípedo y se prolonga hacia atrás hasta el interior del marsupio. Las vibraciones de esta prolongación crean una corriente de agua que pasa por la cámara de incubación y facilita la aireación de la cría en desarrollo. Como en los cumáceos y tanaidáceos, la etapa de maduración es de tipo poslarva (etapa "manca") con el último par de patas muy poco desarrollado. La cría no suele permanecer junto a la madre después que abandona el marsupio, pero en *Arcturus*, la hembra lleva a las crías adheridas a sus largas antenas (fig. 14-41).

RESUMEN SISTEMATIZADO DEL ORDEN ISOPODA

Suborden Gnathiidea. Primero y séptimo segmentos torácicos reducidos, de manera que sólo son visibles cinco grandes segmentos dorsalmente. No existen los octavos apéndices torácicos. Abdomen pequeño y mucho más estrecho que el tórax. La etapa "manca" es ectoparásita en peces marinos. *Gnathia*.

Suborden Anthuridea. Cuerpo largo y cilíndrico; último segmento abdominal no fusionado con el telson. Primer par de patas fuertes y subqueladas; el primer par de pleópodos forma un opérculo que cubre otros pares. Todos son marinos salvo

unas pocas especies de agua dulce. *Anthura, Cyathura, Cruregens.*

Suborden Flabellifera. Cuerpo más o menos aplanado; algunos segmentos abdominales pueden estar fusionados; el último lo está con el telson. Los urópodos en forma de abanico hacen una cola flabeliforme con el telson. Las coxas están dilatadas para formar placas coxales y pueden estar fusionadas con el cuerpo. Los miembros de este suborden son casi todos marinos; unos pocos de agua dulce. Se incluyen los excavadores de la madera: *Limnoria; Cirolana; Bathynomus; Serolis; Sphaeroma;* y los ectoparásitos de peces: Cymothoidae.

Suborden Valvifera. Segmentos abdominales fusionados hasta cierto grado. Coxas torácicas dilatadas para formar placas coxales. Exopodito de los urópodos atrofiado o ausente; el endopodito forma un opérculo sobre las branquias. Los miembros de este suborden son marinos. *Astacilla, Arcturus, Idotea.*

Suborden Asellota. Todos los segmentos abdominales están fusionados con el telson, formando una gran placa. Las coxas de los apéndices torácicos no están nunca dilatadas para formar placas. Los urópodos tienen forma de estilete. Incluye este suborden especies marinas y de agua dulce. *Asellus, Lirceus, Munnopsis.*

Suborden Phreatoicidea. Segmentos abdominales no coalescentes. El cuerpo está comprimido en sentido lateral. Las coxas torácicas son pequeñas; los urópodos estiliformes. Incluyen isópodos de agua dulce de Australia y de Africa del Sur. *Phreatoicus.*

Suborden Epicaridea. Parásitos de crustáceos. Partes bucales con mecanismo de aspiración y mandíbulas perforantes; ambos pares de maxilas, atrofiadas o no existen. Las hembras suelen estar muy modificadas; algunas sin segmentación o apéndices. *Bopyrus, Entoniscus, Portunion, Liriopsis.*

Suborden Oniscoidea. Segmentos abdominales casi siempre netamente definidos. Primeras antenas atróficas. Coxas dilatadas para formar placas coxales fusionadas con el cuerpo. Miembros anfibios y terrestres. *Ligia, Oniscus, Porcellio, Armadillidium, Tylos.*

Orden Amphipoda (anfípodos)

Los anfípodos representan el segundo, por su número, de los dos grupos más grandes de peracáridos. Casi todos son marinos, pero hay también muchas especies de agua dulce; se observan asimismo formas terrestres y semiterrestres. La estructura de los anfípodos es similar a la de los isópodos en diversos aspectos (fig. 14-42). Los ojos son típicamente sésiles y laterales; no existe caparazón, y el primer segmento torácico, y a veces el segundo (como en Caprellidea) están fusionados con la cabeza. Los exopoditos torácicos no existen. El abdomen no suele estar netamente diferenciado del tórax, tanto en tamaño como en forma. Sin embargo, en oposición a los isópodos, es muy clara la tendencia del cuerpo de los anfípodos a la compresión lateral, lo que presta a estos animales el aspecto de camarones. También las branquias y el corazón son torácicos y no abdominales.

Las primeras y segundas antenas están casi siempre bien desarrolladas, aunque carecen de exopoditos. El primer par de apéndices torácicos está modificado para formar maxilípedos, y sus coxas están fusionadas. Las coxas de los otros

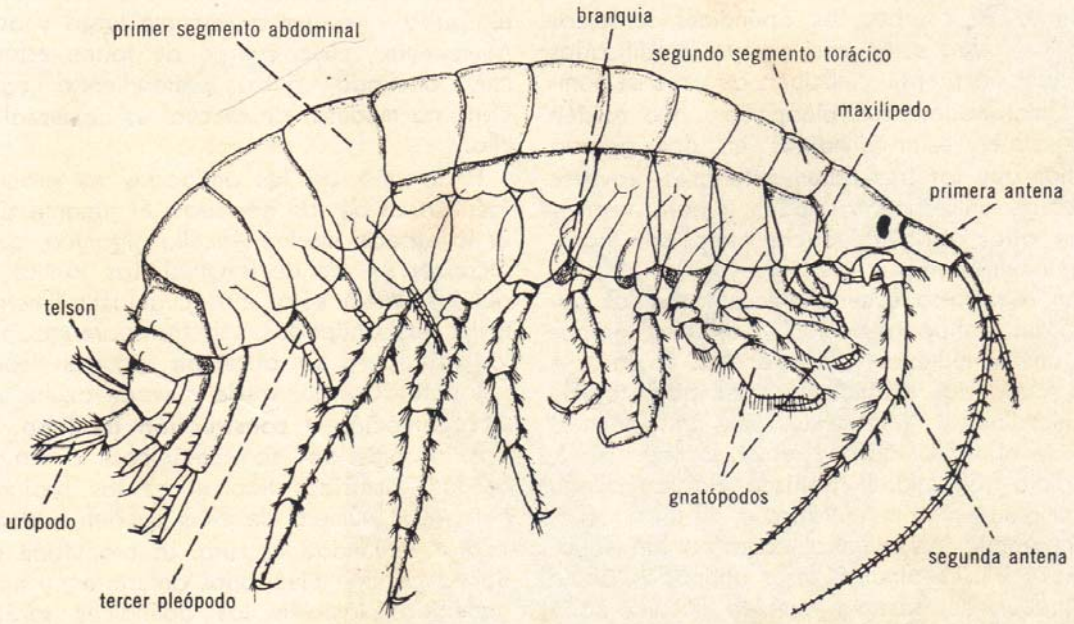


FIG. 14-42. Macho del anfípodo, *Gammarus*. (Según Sars, tomado de Calman.)

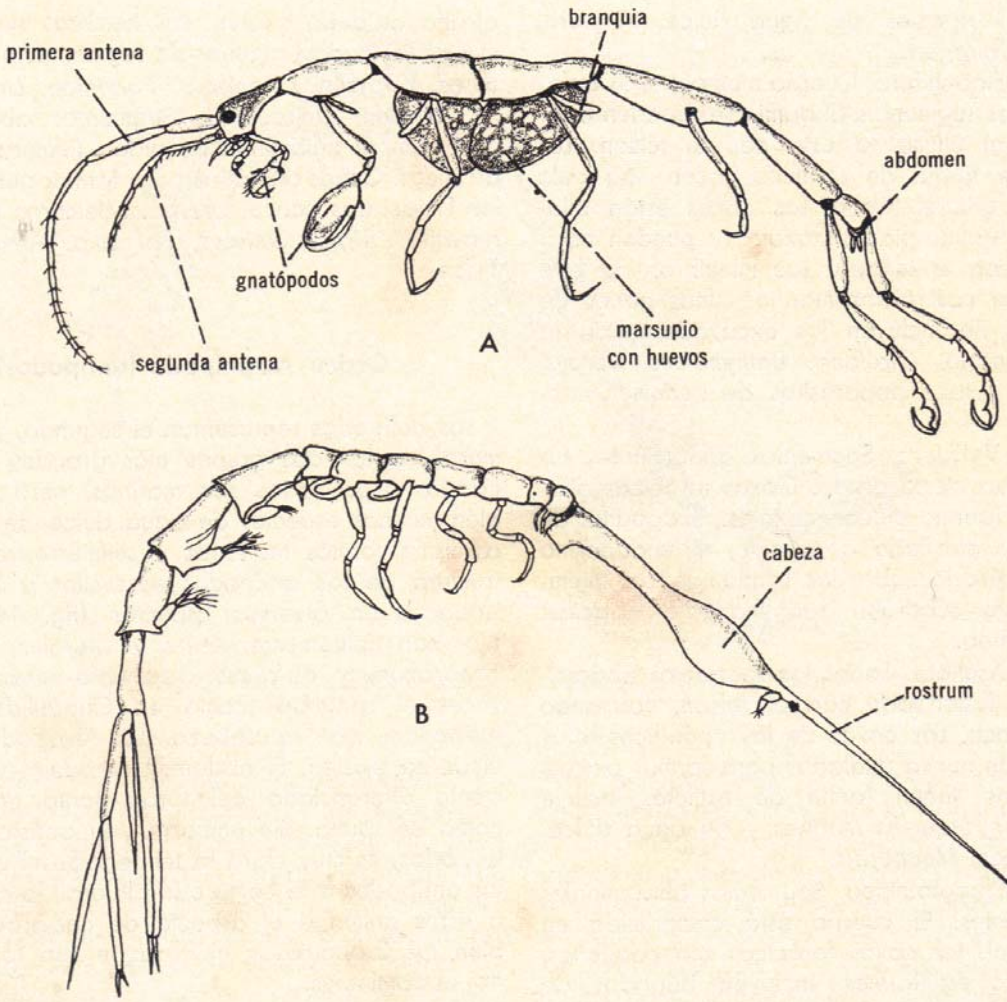


FIG. 14-43. *A*, *Phthisica*, anfípodo caprélido. (Según Sars, tomado de Calman.) *B*, *Rhabdosoma*, anfípodo con cabeza alargada y rostrum acicular. (Según Stebbing, tomado de Calman.)

apéndices torácicos suelen ser placas largas y aplanadas que aumentan el aspecto de compresión lateral del cuerpo. Los apéndices torácicos segundo y tercero están casi siempre modificados para la función prensil y reciben a veces el nombre de gnatópodos. Los pleópodos, que existen siempre, suelen estar divididos en dos grupos. Así, vemos que los tres pares anteriores provistos de flecos se utilizan para nadar y para ventilación. Los otros, dirigidos hacia atrás, son parecidos a los urópodos.

Pueden registrarse excepciones a todos los caracteres del anfípodo típico, y algunos grupos difieren ampliamente del plan general. En los caprélidos, anfípodos marinos comunes parásitos de algas, hidroides y briozoarios, el abdomen es atrófico, y el tórax largo y delgado (fig. 14-43, *A*). El piojo (Cyamidae) parásito de la ballena posee también abdomen atrófico, y el tórax aplanado en sentido dorsoventral como en los isópodos (fig. 14-47). En algunos otros anfípodos, como *Platyischnopus*, se observa también cuerpo aplanado dorsoventralmente. Entre otros anfípodos anormales o aberrantes destacan los géneros pelágicos *Rhabdosoma* (fig. 14-43, *B*), con cabeza alargada y rostrum sumamente largo y acicular, y *Mimonectes*, cuyo cuerpo de forma esférica está muy abultado, quizá pretendiendo confundirse con una medusa, de la cual es comensal o parásito.

El tamaño de los anfípodos es prácticamente idéntico al de los isópodos. El gigante del orden es la especie marina *Alicella gigantea*, que puede alcanzar 14 cm de longitud. Las formas más pequeñas tienen sólo unos cuantos milímetros. Casi todos los anfípodos son transparentes o de color gris, pero se observan algunas especies de color pardo, rojo, verde o verde azulado.

Locomoción y construcción de tubo. Casi todos los hipéridos son pelágicos; la mayor parte de los gamáridos habitan en las profundidades, pero gran número de ellos pueden nadar, si bien esta eventualidad es rara. La propulsión para nadar la brindan pleópodos anteriores, y en algunos gamáridos también los apéndices torácicos. El camarón de tipo caprélido se desplaza por

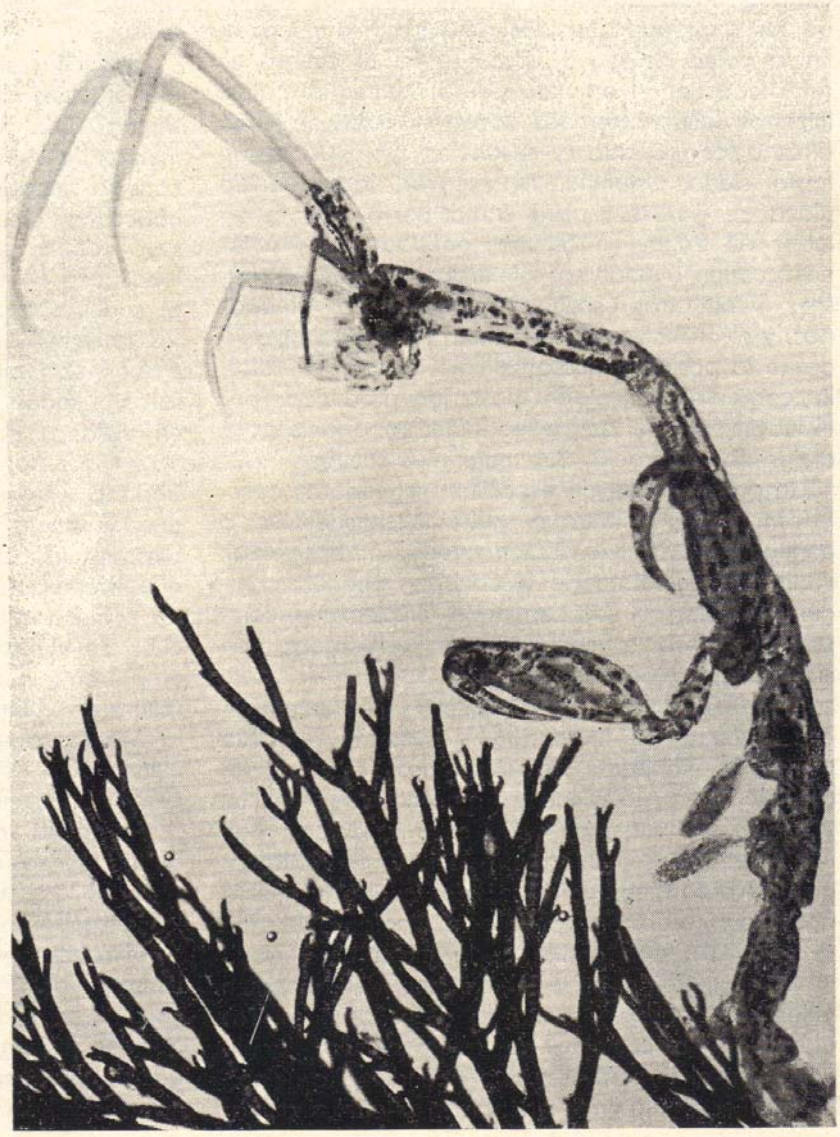
un curioso movimiento ondulatorio, de manera que la mitad anterior del cuerpo se flexiona rápidamente hacia abajo y después se eleva con lentitud.

En términos generales, el animal nada a intervalos entre las maniobras de excavación y el desplazamiento por arrastre; al abandonar el substrato, el impulso inicial suele deberse a una sacudida hacia atrás del abdomen. La locomoción se efectúa valiéndose de las patas; pero en el movimiento rápido sobre el fondo son utilizados además los pleópodos, y el animal a menudo se inclina sobre un lado. Se ve este tipo de movimiento en muchas pulgas de playa (Talitridae), anfípodos semiterrestres que viven debajo de objetos diversos cerca de la señal de marea alta; y algunos reman rápidamente sobre la arena, obteniendo potencia adicional gracias a movimientos impulsores del telson. Las pulgas de playa pueden también saltar, valiéndose para ello de extensión brusca hacia atrás del abdomen y telson. La especie *Talorchestia*, de 2 cm de longitud, puede saltar hacia adelante una distancia de un metro, hazaña no igualada por ningún animal de tamaño comparable.

Muchos anfípodos, sobre todo caprélidos, están adaptados para trepar. Las puntas de sus patas poseen pinzas prensiles para encaramarse a hidroides, briozoarios y algas (fig. 14-44).

Muchos anfípodos son excavadores consumados, y algunos construyen tubos de lodo o de materias secretadas. Los estudios de Enequist efectuados en 1949 sobre anfípodos de fondos blandos del Skagerak han contribuido en gran manera al conocimiento de los hábitos excavadores de estas formas. Los métodos de excavación varían, pero las extremidades anteriores (gnatópodos) son los apéndices utilizados con más frecuencia y muy a menudo están adaptados en forma especial para este fin.

El material excavado puede ser lanzado hacia atrás (como se observa en los gamáridos) y eli-



14-44. *Caprella equilibra*, trepando a un alga. (Por D. P. Wilson.)

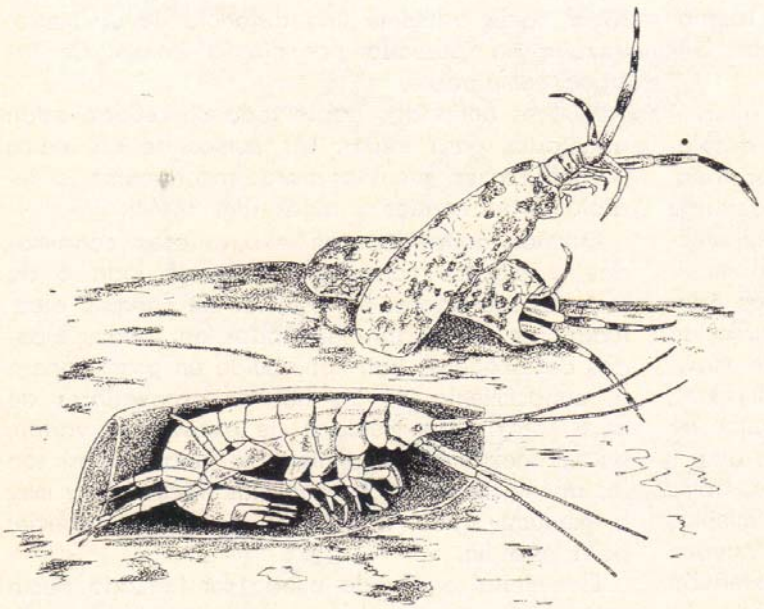


FIG. 14-45. *Cerapus*, anfípodo tubícola. El tubo, que el animal lleva de un lado a otro, está compuesto de una capa interna secretada cubierta de fragmentos de materias extrañas. (Modificado según Schmitt.)

minado por los urópodos y el telson, o puede ser dirigido hacia adelante. En *Neohela*, las manos de los gnatópodos unidas actúan como cuchara. En la pulga de playa, *Talorchestia*, el cuerpo es reforzado con el segundo y tercer pares de patas, mientras los gnatópodos llevan el material hacia atrás a los urópodos y telson los cuales lo alejan hasta cierta distancia. Al excavar, la pulga de playa se parece mucho a un perro ejecutando labor de zapa. En algunos anfípodos, las antenas pueden ayudar en este trabajo; y en *Tryphosites*, y en otras especies, se utilizan los pleópodos, y el animal excava en línea recta hacia abajo desde la posición natatoria. En términos generales, la corriente ventilatoria posterior producida por el movimiento de los pleópodos es importante para alejar por aspiración los materiales sueltos.

Un gran número de especies excavadoras construyen tubos, túneles o galerías, temporales o permanentes. La excavación puede ser horizontal, vertical o en forma de **U** con dos aberturas. Algunas veces las paredes están simplemente comprimidas, pero a menudo están reforzadas con materias secretadas.

La construcción de tubos es sumamente frecuente entre los anfípodos, y utilizan para ello una gran variedad de materiales, como lodo, arcilla, granos de arena y fragmentos de conchas y plantas. El material suele estar mezclado con una secreción cementosa producida por glándulas que se abren en las bases del cuarto y quinto apéndices torácicos. La especie *Haploops* mezcla la secreción con arcilla, y la masa tiesa resultante es extraída entre el extremo del abdomen y los gnatópodos y aplicada a las paredes. Las glándulas de cemento no están siempre localizadas en el tercero y cuarto apéndices torácicos; pueden estar en otros apéndices; y en las pulgas de playa, las cuales revisten sus galerías con arena, se hallan situadas en la superficie del cuerpo.

Diversos residentes en tubos, como por ejemplo especies de *Siphonoecoetes* y *Cerapus*, construyen tubos, no adheridos al substrato, con fragmentos de conchas y granos de arena y los llevan consigo cuando se desplazan (fig. 14-45). *Siphonoecoetes* ejecutan labor de dragado en torno suyo con la segunda antena. *Cyrtophium* elabora tubos con un segmento de tallo de planta hueco, al cual reviste con materias secretadas, pudiendo los animales incluso nadar con el tubo.

Algunos anfípodos eligen refugios en verdad raros. Ciertas especies de *Siphonoecoetes* viven en viejas conchas dentadas, y *Polycheria* construye un tubo en la túnica de ascidios. Como el isópodo *Limnoria*, el anfípodo *Chelura terebrans* excava en la madera. Son especialmente notables las especies del género pelágico *Phronima*, que preparan su morada en lo que parecen ser las campanas natatorias de los sifonóforos o conchas de viejos tunicados pelágicos, aunque hasta el presente carecemos de pruebas respecto a su naturaleza. En *Polycheria sedentaria*, solamente la hembra adulta ocupa la vivienda; los machos e individuos no maduros llevan vida de nado libre cerca de la superficie.

Anatomía interna y fisiología. Casi todos los anfípodos se alimentan de detritos o consumen materias orgánicas descompuestas. Valiéndose de los gnatópodos recogen lodo o restos de plantas y animales muertos, o bien, obtienen detritos por raspado del fondo con las antenas, sobre todo con el segundo par. Algunas veces las partes bucales atacan el alimento directamente. Las pulgas de playa se alimentan de residuos de animales muertos y de algas arrastradas por la marea.

Diversos anfípodos utilizan la alimentación de filtro. Los caliópidos *Aora*, *Corophium*, y otros tamizan finos detritos a través de cerdas filtrantes sobre los gnatópodos, proporcionando los pleópodos la corriente alimenticia. Ciertas especies, como *Corophium*, *Maera* y *Eriopisa*, pueden excavar en lodo con los gnatópodos y después filtrarlo con los mismos apéndices.

Otros anfípodos alimentadores de filtro recurren a las primeras o segundas antenas como filtros. Muchos gamáridos, incluyendo el residente en tubo *Haploops*, extienden las antenas en la corriente de agua natural como una red. *Haploops* se cuelga en posición invertida en la boca del tubo, trepando con las patas al anillo (fig. 14-46, *A*). Las primeras antenas se extienden a la corriente como una red y en forma periódica son limpiadas por los gnatópodos. *Melphidippella*, que se coloca también en posición invertida sobre el fondo, no solamente emplea las segundas antenas como filtros, sino que utiliza asimismo el tercero y cuarto pares de apéndices torácicos. Las tres extremidades son mantenidas alargadas por el animal y van atrapando los detritos que caen (fig. 14-46, *B*). Con ciertos intervalos las extremidades son raspadas por los gnatópodos.

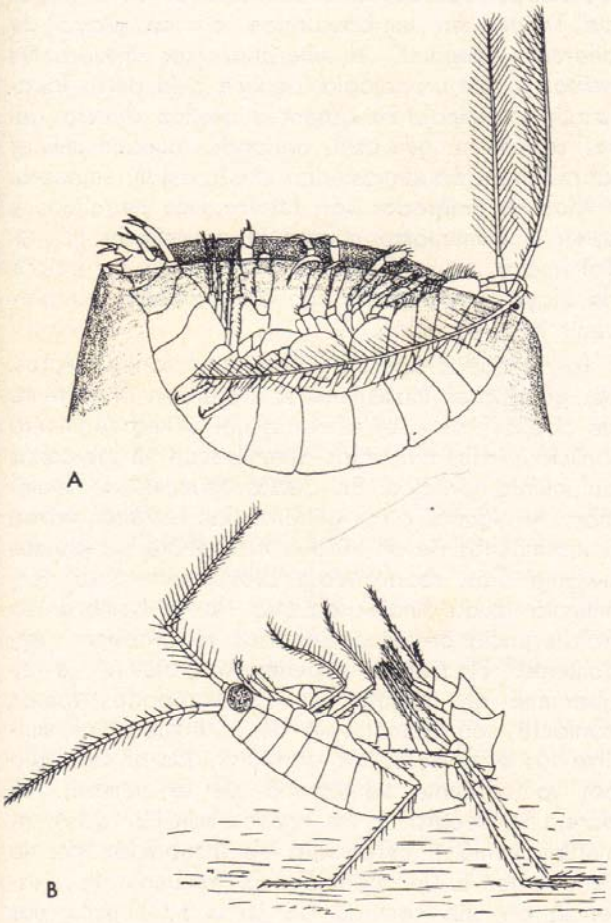


FIG. 14-46. A, *Haploops tubicola*, colgando del borde de un tubo en posición alimenticia. Dicho borde es sombreado pero aparece transparente. *B*, *Melphidippella macra* en posición de alimentación. (Ambas según Enequist.)

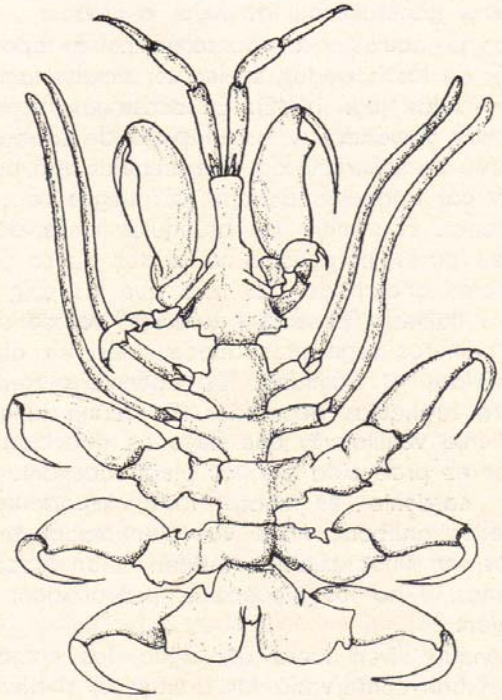


FIG. 14-47. *Cyamus boopis*, anfípodo, ectoparásito de ballenas. (Según Green.)

En unas cuantas formas se destaca la presencia de un filtro maxilar (segundas maxilas), tal como se observa en *Haustorius arenarius*. En estas especies, la corriente alimenticia es producida por las maxilas y se desplaza en dirección opuesta (anterior) de la corriente ventilatoria.

Aunque algunos anfípodos completan su dieta atrapando pequeños animales, no es frecuente que sean estrictamente rapaces. Los ejemplos más notables de alimentadores rapaces incluyen los caprélidos, que se alimentan de pólipos hidroides, briozoarios y otros animales. Las especies predatoras o rapaces se sujetan a tallos de hidroides y briozoarios con el último par de apéndices torácicos y se proyectan alargándose, pero inmóviles, esperando capturar la presa cuando pasa valiéndose de los gnatópodos. El hipérido *Parathemisto*, el género anfípodo pelágico más abundante en altas latitudes, es netamente rapaz.

El parasitismo es mucho menos frecuente entre anfípodos que en isópodos. Las pocas formas parasitarias incluyen los ciámidos, que son ectoparásitos de ballenas, y unos cuantos ectoparásitos de peces, tales como *Lafystius* y *Trischizostoma*. Las partes bucales tienen capacidad de aspiración, y en el piojo de la ballena, *Cyamus*, las patas están adaptadas para trepar al huésped (fig. 14-47).

El estómago triturante de los anfípodos suele poseer dos crestas laterales acorazadas y tres

crestas cerdosas. El intestino medio es muy espacioso y generalmente da lugar a ciegos.

Las branquias, que son torácicas en oposición a las de los isópodos, suelen ser simples laminillas o vesículas (fig. 14-42). En ocasiones, como en algunos gamáridos y en el piojo de la ballena, el área de superficie de las branquias está aumentada por aparición de crestas, pliegues o ramificaciones. El número de branquias varía de dos a seis pares, pero éstas no existen nunca en los primeros gnatópodos. Es raro que las pulgas de playa talitrido posean branquias accesorias en los primeros segmentos abdominales; en algunos gamáridos y ciámidos, los apéndices torácicos llevan branquias accesorias. En forma típica, la corriente ventilatoria que fluye en dirección posterior es producida por los pleópodos anteriores. Esta corriente es sobre todo importante en aquellos anfípodos que viven en madrigueras o tubos; en unos cuantos residentes en tubos, las antenas, y no los pleópodos, proporcionan ventilación.

Aunque viven fuera del agua, las pulgas de playa han conservado las branquias, si bien con tamaño reducido. Para poder respirar estos animales necesitan aire húmedo, y deben residir por tanto en arena rica en humedad, debajo de diversos objetos, o en otras áreas mojadas lejos del mar. Existen especies de pulga talitrido en camadas en los bosques de las áreas del Indopacífico. Posee indudable importancia en estos anfípodos el intercambio tegumentario de gases, ya que pueden vivir durante algún tiempo con las branquias bloqueadas.

El corazón es tubular con uno a tres pares de aberturas (ostia) y se encuentra en el tórax. El sistema arterial no está tan desarrollado como en los isópodos; se observa en todos los casos una arteria anterior y otra posterior, pero las arterias laterales procedentes del corazón sólo existen en Hyperiidea. Los órganos excretorios son glándulas de las antenas.

En el caso de conformación de concentración mínima (como en la familia Gammaridea), el cordón nervioso ventral posee ocho pares de ganglios torácicos y cuatro pares de ganglios abdominales, pero en otros grupos es frecuente la fusión. En los caprélidos, por ejemplo, en que el abdomen es atrófico, los ganglios abdominales están fusionados con el último par de ganglios torácicos.

Hay unas pocas especies ciegas, pero son típicos de muchos anfípodos los ojos compuestos sésiles. En los hipéridos, los ojos son enormes, cubriendo la mayor parte de los lados de la cabeza. Muchas especies batipelágicas y otras hipéridas son peculiares o se caracterizan porque cada ojo se divide en una porción superior y otra inferior, de manera que los animales poseen esencialmente ojos dobles. Por otra parte, los ojos de los miembros de la familia Oedicerotidae están fusionados al extremo del rostrum. Excepto en la familia Ampeliscidae y el género *Phronima*, los ojos de los anfípodos se caracterizan por carecer de facetas corneales.

Ciertas pulgas de playa, como *Talitrus*, utilizan los ojos para obtener orientación astronómica respecto a la localización de la zona de alta marea, en la cual viven normalmente estos anfípodos. Si se hallan desplazados hacia arriba o hacia abajo de dicha línea, el animal emigra con toda exactitud a su zona normal. Según los estudios de Pardi y otros (1952, 1954, 1955), el ángulo del sol es empleado por estas especies como ámbito o circuito en conjunción con un "conocimiento" de la orientación este-oeste de la playa especial en que viven.

Que el ángulo del sol es una clave primaria para la orientación lo demuestra el hecho de que la dirección del movimiento del animal puede controlarse por reflexión de los rayos del sol experimentalmente desde diferentes ángulos. Un mecanismo interno de relojería proporciona interpolación para el ángulo cambiante del sol durante el curso del día. Este aspecto de los mecanismos fue demostrado llevando a individuos de la especie *Talitrus* en la obscuridad a una playa de diferente longitud. Al liberarlos, los inmigrantes actuaron con cronología idéntica a la de la localización original. En ausencia de luz directa del sol, se informa que estos anfípodos pueden utilizar la polarización atmosférica de la misma manera.

Muchos anfípodos son fototrópicos negativos y salen a alimentarse solamente durante la noche. Tal hecho es particularmente cierto en las pulgas de playa y representa una adaptación para prevenir la desecación.

Las gónadas figuran en pares y son tubulares. Los gonoporos masculinos se abren en el extremo de papilas sobre el esternón del último segmento torácico, y los oviductos desembocan en las coxas del quinto torácico. En ciertas especies de *Gammarus* y algunos otros géneros, las hembras llevan a los machos de un lado a otro sobre sus dorsos durante días, separándose brevemente para permitir la muda final preadulta de la hembra. La transferencia de espermatozoos se produce rápidamente. El macho experimenta torsión de su abdomen de manera que sus urópodos toman contacto con el marsupio de la hembra; al emitirse los espermatozoos, son dirigidos al marsupio por la corriente ventilatoria de la hembra. La pareja se separa, y los huevos son liberados inmediatamente a la cámara de incubación donde tiene lugar la fecundación. Es frecuente la existencia de una camada de 15 a 50 huevos por año en la mayor parte de las especies templadas de agua dulce. En las formas marinas, pueden observarse de dos a 750 huevos en un racimo, y obtenerse más de una camada por año. El desarrollo es directo en casi todos los anfípodos.

Ecología. En la presente exposición se ha indicado ya la diversidad de hábitos y distribución de los anfípodos marinos. Los dulceacuícolas, de los cuales existen alrededor de 50 especies en Estados Unidos, son animales frecuentes en arroyos, lagunas, y lagos y a veces se encuentran en grandes números. Pennak (1953) informó en sus estudios en *Gammarus* densidades de población de 10 000 por metro cuadrado en algunas fuentes de agua mineral. No se sabe que las especies dulceacuícolas produzcan huevos inactivos, y quizá pasen los veranos en lagunas temporales excavando en el fondo de lodos. Se ha informado de buen número de especies residentes en cuevas de lagunas y arroyos, que son generalmente pálidas, ciegas y provistas de abundantes pelos sensoriales.

RESUMEN SISTEMATIZADO DEL ORDEN AMPHIPODA

Suborden Gammaridea. Cabeza no fusionada con segundo segmento torácico. Maxilípedos con un palpo, patas torácicas con placas coxales bien desarrolladas. Anfípodos marinos y de agua dulce, *Gammarus, Maera, Eriopisa, Calliopius, Alicella,* Melphidippidae, *Polycheria.* Los miembros semiterrestres de la familia Talitridae (pulgas de playa) incluye *Talitrus, Orchestia, Talorchestia* y la especie de agua dulce de amplia distribución en Norteamérica *Hyallela azteca.* Miembros de la familia Oedicerotidae; *Ampelisca, Haustorius, Corophium, Cyrtophium, Siphonoecoetes, Chelura, Aora, Ampelisca, Haploops;* los parásitos, *Lafystius* y *Trischizostoma.*

Suborden Hyperiidea. Cabeza no fusionada con el segundo segmento torácico. Los maxilípedos no tienen palpos; coxas a menudo pequeñas o fusionadas con el cuerpo. Ojos casi siempre muy grandes cubriendo gran parte de la cabeza. Especies enteramente marinas y pelágicas. *Scina, Hyperia, Phronima, Rhabdosoma, Mimonectes.*

Suborden Caprellidea. Cabeza fusionada con el segundo segmento torácico. Segmentos abdominales fusionados y reducidos; apéndices atróficos. Incluyen miembros de la familia Caprellidae; y el piojo de la ballena, Cyamidae.

Suborden Ingolfiellidea. Cabeza no fusionada con el segundo segmento torácico. Coxas pequeñas. Segmentos abdominales bien definidos, menos el cuarto y quinto pares de los apéndices abdominales que están atróficos. *Ingolfiella.*

Superorden Eucarida (eucáridos)

Incluye el superorden Eucarida la mayor parte de los malacostráceos más grandes. El caparazón está muy desarrollado y fusionado con todos los segmentos torácicos. Los ojos están provistos de tallo, y la sección basal de las segundas antenas comprende dos segmentos solamente. No hay cámara torácica para incubación como en los peracáridos, y el desarrollo suele ser indirecto, con larva zoea. Se compone el superorden Eucarida de dos órdenes solamente, Euphausiacea y Decapoda. La forma básica es parecida al camarón (caridoide) (fig. 14-29).

Orden Euphausiacea (eufausiáceos)

Los eufausiáceos son crustáceos pelágicos parecidos a camarones de 2 cm aproximadamente de longitud y sin duda los más primitivos entre los eucáridos; son todos marinos. Los lados del caparazón de estos animales no se pliegan fuertemente a las branquias, como ocurre en muchos decápodos (fig. 14-48, *A*). Ninguno de los apéndices torácicos está especializado para actuar como maxilípedo, y cada uno es portador de un exopodito (fig. 14-48, *C*). Los pleópodos están bien desarrollados, poseen cerdas largas, y se utilizan para nadar. El telson lleva un par de espinas movibles, que han sido interpretadas como furcas caudales atróficas.

La mayor parte de los eufausiáceos son alimentadores de filtro. El aparato filtrante está compuesto de los seis primeros apéndices torácicos. Cada uno de los endopoditos de las extremidades es portador de un largo fleco de cerdas en un lado, que junto con los otros miembros de este lado forman la mitad de una canasta o red en forma de embudo (fig. 14-48, *A*). La corriente alimenticia que pasa por esta red depende probablemente del movimiento hacia adelante del cuerpo. Muchas especies, como por ejemplo, los miembros del género *Euphausia,* atrapan microplancton; otras consumen zooplancton. La especie *Meganyctiphanes,* que se alimenta de zooplancton, posee un filtro maxilar además de la red filtrante formada por los apéndices torácicos. Unos pocos eufausiáceos, como por ejemplo *Stylocheiron,* son rapaces, capturando vermes en forma de flecha y otros animales pelágicos más voluminosos; el aparato filtrante no está desarrollado, y el tercer par de apéndices torácicos es muy largo y quelado.

Existen en todos los apéndices torácicos de estos animales grandes branquias filamentosas, llamadas podobranquias, si bien poco desarrolladas en el primero (fig. 14-48, *D*). La corriente ventilatoria es producida por los exopoditos torácicos.

Todos los géneros de eufausiáceos son luminiscentes menos uno, que es ciego. El material productor de luz no es secretado, como en los ostrácodos y otros entomostráceos, sino intracelular, y situado en el interior de órganos especiales productores de luz llamados fotóforos. Cada fotóforo

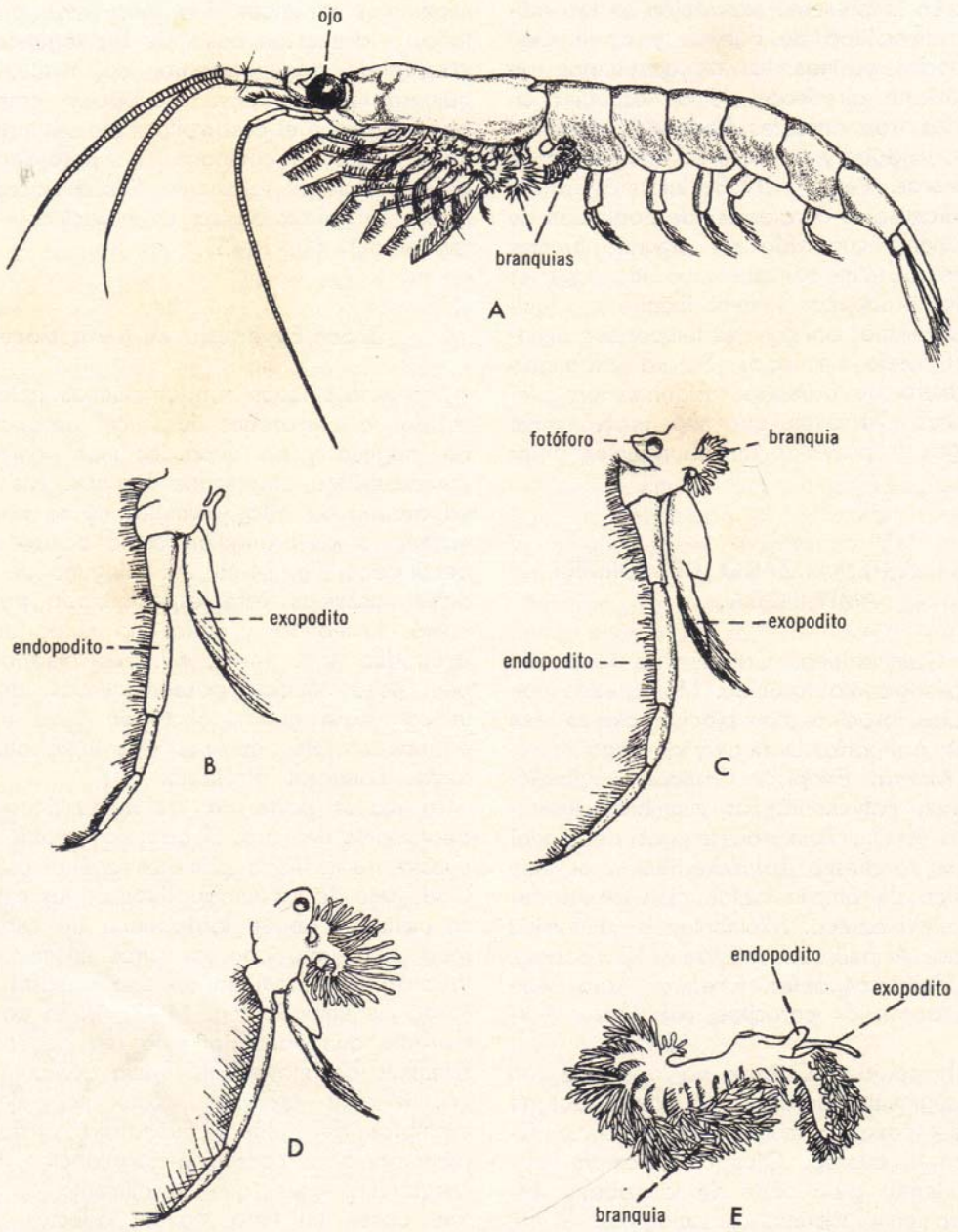


FIG. 14-48. *A, Meganyctiphanes*, eufausiáceo. *B* a *E*, Apéndices torácicos de *Meganyctiphanes*. *B*, Primero. *C*, Segundo. *D*, Séptimo. *E*, Octavo. (Todas según Calman.)

está compuesto de un racimo de células productoras de luz, un reflector, y un cristalino. Un fotóforo suele estar situado en el extremo superior del pedúnculo ocular, sobre las coxas de los séptimos apéndices torácicos, y otro en la parte media de cada esternito de los cuatro primeros segmentos abdominales (fig. 14-48, *D*).

Los espermatozoos son transferidos a la hembra como espermatóforos, y los huevos pueden ser liberados en el agua del mar cuando se ponen, o pueden ser conservados brevemente en el interior de la canasta filtrante o adheridos a la superficie inferior del esternón de los segmentos torácicos posteriores. La etapa de maduración está representada por una larva nauplio que no se alimenta. A ésta siguen en sucesión etapas larvarias conocidas como caliptopis (protozoea), furcilia (zoea), y cirtopia (poslarva) (fig. 14-49).

Las 90 especies aproximadamente que componen el orden Euphausiacea son crustáceos estrictamente pelágicos. Especies tales como la antártica *Euphausia superba*, que mide unos 5 cm de longitud y ostenta color rojo brillante, son formas de superficie; mientras otras viven a mayores profundidades o experimentan migraciones verticales. El género batipelágico *Bentheuphausia*, vive a profundidades de 1 000 a 1 700 metros. Muchos miembros, incluyendo *Euphausia superba*, viven o

se agrupan en grandes enjambres, y constituyen el alimento principal de muchas especies de ballenas importantes desde el punto de vista comercial. Schmitt (1965) afirma que una ballena azul de tamaño moderado puede consumir de dos a tres toneladas de eufausiáceos en cada comida.

Orden Decapoda (decápodos)

Pertenecen a este orden los bien conocidos camarones, cangrejos de río, langostas y cangrejos de mar, e incluye los crustáceos más grandes y algunos de los más altamente especializados. Es asimismo el orden que posee mayor número de especies, ya que se han descrito 8 500 decápodos que representan casi una tercera parte de las especies conocidas de crustáceos. La mayor parte de decápodos son marinos, pero el cangrejo de río, algunos camarones, unos pocos anomuros, y cierto número de cangrejos de mar han invadido el agua dulce; hay también algunos cangrejos anfibios y terrestres.

Se diferencian los decápodos de los eufausiáceos, así como de otros malacostráceos, en que sus tres primeros pares de apéndices torácicos están modificados como maxilípedos. Los cinco pares restantes de apéndices torácicos son patas, de aquí el nombre de decápodos (fig. 14-50, *B*). Las extremidades son queladas; el primer par es con frecuencia mucho más fuerte que los demás y, cuando así ocurre, esta extremidad recibe el nombre de quelípodo (fig. 14-51). La cabeza y los segmentos torácicos están fusionados dorsalmente, y los lados del caparazón cuelgan envolviendo las branquias dentro de cámaras branquiales laterales bien definidas (figs. 14-61, *A* y 14-63, *A*). La corriente ventilatoria es producida por el movimiento de una prolongación en forma de remo (el escafognatito) de la segunda maxila (figura 14-63, *D*).

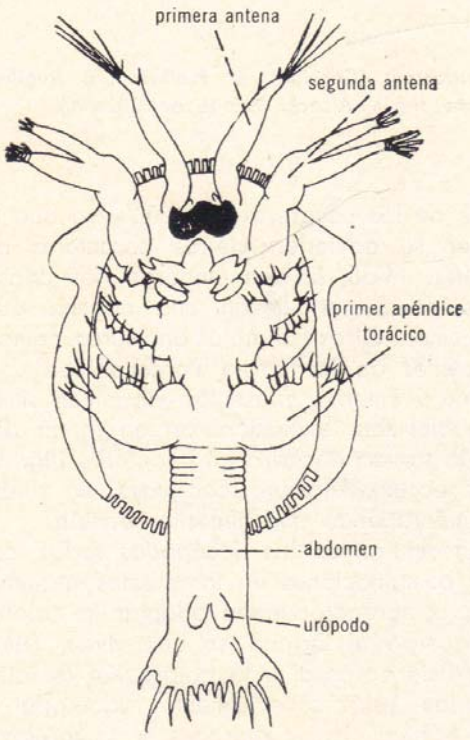


FIG. 14-49. Larva caliptopis (protozoea) de *Euphausia*. (Según Calman.)

El orden Decapoda se divide en dos subórdenes, Natantia, en el que figuran los camarones, y Reptantia, que incluye langostas, cangrejos de río y cangrejos de mar. En los miembros del suborden Natantia, el cuerpo está generalmente adaptado para nadar (natant = "natación"), y tiende a estar lateralmente comprimido con un abdomen bien desarrollado (fig. 14-50). El cefalotórax es portador de un rostrum dentellado en forma de quilla y generalmente de extremidades delgadas. Los dos o tres primeros pares de patas son quelados, y uno de los pares quelados puede ser más largo y fuerte que los otros.

Las extremidades de algunos camarones primitivos llevan exopoditos (fig. 14-50, *B*). Los pleópodos son largos y franjeados y se utilizan para nadar.

Los miembros pertenecientes al suborden Reptantia están adaptados para arrastrarse (reptant = "arrastrar"), aunque algunos secundariamente se han especializado en la natación. La tendencia del cuerpo es al aplanamiento dorsoventral cuando menos hasta cierto grado. Las extremidades suelen ser más fuertes que las correspondientes a los miembros del grupo Natantia y nunca llevan exopoditos. El primer par de patas consiste con frecuencia en quelípodos potentes; cuando existen pleópodos, nunca están adaptados para nadar.

El abdomen de los reptantes manifiesta diversos grados de reducción. En la sección Macrura ("cola grande"), la cual incluye las langostas y cangrejos de río, el abdomen está bien desarrollado y provisto de la dotación completa de apéndices, aunque puedan estar reducidos. El caparazón siempre es más largo que ancho y puede ser portador de un rostrum deprimido.

El abdomen de los cangrejos verdaderos, que comprende la sección Brachyura, está notablemente disminuido y flexionado debajo del cefalotórax, en el cual se adapta estrechamente dentro de una depresión superficial de los esternos torácicos (fig. 14-51). Los segmentos abdominales pueden estar todos bien definidos, pero con más frecuencia algunos de ellos se han fusionado entre sí. El macho carece a menudo del tercero, cuarto y quinto pares de pleópodos, y no es raro que la hembra haya perdido el primer par. El cefalotórax es tan ancho como largo, a veces más ancho, aumentando el aspecto aplanado del cuerpo. El rostrum es pequeño o no existe.

La sección Anomura comprende formas que recuerdan la transición entre Macrura y Brachyura.

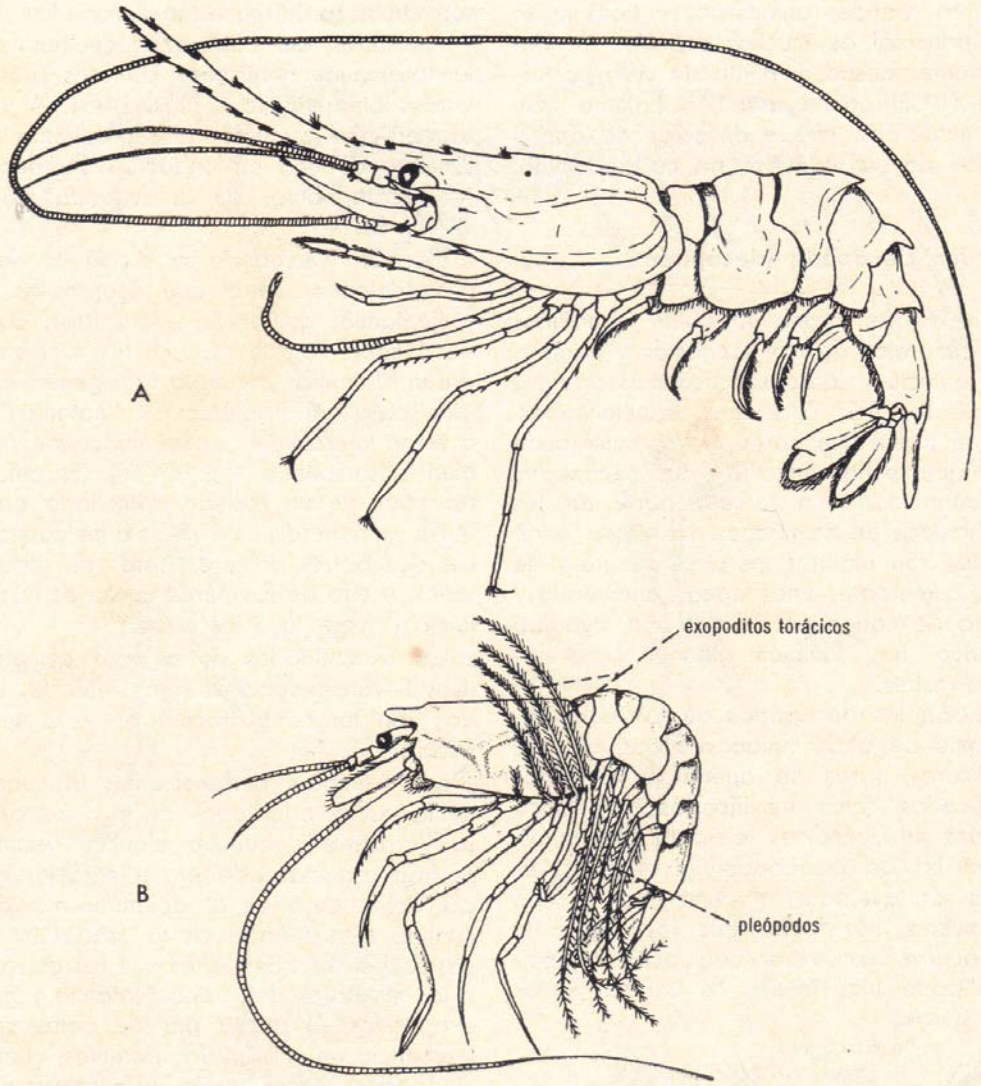


FIG. 14-50. Decápodos del suborden Natantia (camarones). *A*, *Heterocarpus* (Caridea). *B*, *Psathyrocaris fragilis* (Caridea) con exopoditos torácicos bien desarrollados. (Ambas según Alcock, tomado de Calman.)

El primer par de patas son pequeñas y se hallan debajo o a los lados del caparazón o dirigidas dorsalmente. En los cangrejos ermitaños, el abdomen no está flexionado debajo del cefalotórax, pero suele aparecer modificado para adaptarse en el interior de la cámara espiral de las conchas de los gastrópodos (fig. 14-52, *A*). El abdomen está asimétricamente desarrollado, con la cutícula blanda no segmentada y delgada, y los pleópodos han desaparecido por lo menos en el lado corto. Los correspondientes al lado largo se han conservado en las hembras para llevar los huevos. Otros anomuros parecidos a cangrejos verdaderos tienen el abdomen flexionado debajo del tórax. Sin embargo, el abdomen de los anomuros no está muy reducido o modificado como el de los branchiuros, y salvo en los litódidos, se conservan vestigios de los urópodos.

Algunos de los cangrejos anomuros, como los litódidos y la especie *Birgus*, evolucionaron seguramente de los cangrejos ermitaños, ya que en su abdomen se advierten ciertos caracteres asimétricos (fig. 14-55, *B*). Sin embargo, las crías muy jóvenes de *Birgus*, llevan una concha durante cierto tiempo. Otros cangrejos anomuros, como ciertas especies de la familia Porcellanidae y otras del género Emerita, presentan abdomen simétrico y probablemente evolucionaron en forma directa de algún tronco ancestral de macruros (fig. 14-52, *B*). La sección Anomura constituye sin duda un grupo heterogéneo que necesita revisión.

Se encuentran en los decápodos todos los colores y combinaciones de los mismos imaginables. Muchos camarones pueden adaptar la coloración de su cuerpo al terreno en que viven. También, la superficie corporal y la coloración de algunos decápodos está especialmente adaptada para ciertos hábitat. Los camarones y cangrejos que viven en el Mar de los Sargazos tienen color amarillo oliva con moteados y manchas, igual que

la mayor parte de otros animales habitantes de este parque zoológico flotante. El cangrejo *Parthenope investigatoris*, que reside en el Océano Indico tiene la superficie de su cuerpo esculpida como un trozo de viejo coral. Son particularmente notables a este respecto los camarones decoradores braquiuros (fig. 14-53). Se trata de camarones araña que camuflan sus cuerpos peludos y sus largas extremidades delgadas incorporándose fragmentos de algas, hidroides, briozoarios y esponjas al caparazón y a las patas.

Los decápodos más pequeños son especies del cangrejo braquiuro *Dissodactylus*, que son comensales de las galletas de mar. El cefalotórax de estas especies tiene solamente unos pocos milímetros de anchura. *Macrocheira kaempferi*, cangrejo araña japonés, es el artrópodo más grande entre los vivientes (fig. 14-54), ya que su cefalotórax puede alcanzar una longitud de 38 cm, y sus quelípodos tienen una envergadura de 3 m aproximadamente.

Locomoción. Los pleópodos son sin duda los principales órganos natatorios de los camarones, que incluyen los relativamente escasos decápodos nadadores. Casi todos los camarones residen en el fondo y nadan intermitentemente. Las patas se utilizan para nadar en algunos de estos animales y en muchos cangrejos; los cangrejos de la familia pelágica Portunidae, que incluye al cangrejo azul común comestible *Callinectes sapidus*, de la costa del Atlántico, son los nadadores más potentes y ágiles entre todos los crustáceos. El último par de patas en los miembros de esta familia termina en una especie de pala o remo ancha y aplanada (fig. 14-51, *B*).

Durante la natación, la extremidad se extiende lateralmente y algo por encima del nivel del caparazón, ejecutando un movimiento en forma de ocho. La acción es esencialmente idéntica a la de un propulsor o hélice, actuando el cuarto par de patas como estabilizador. Los portúnidos

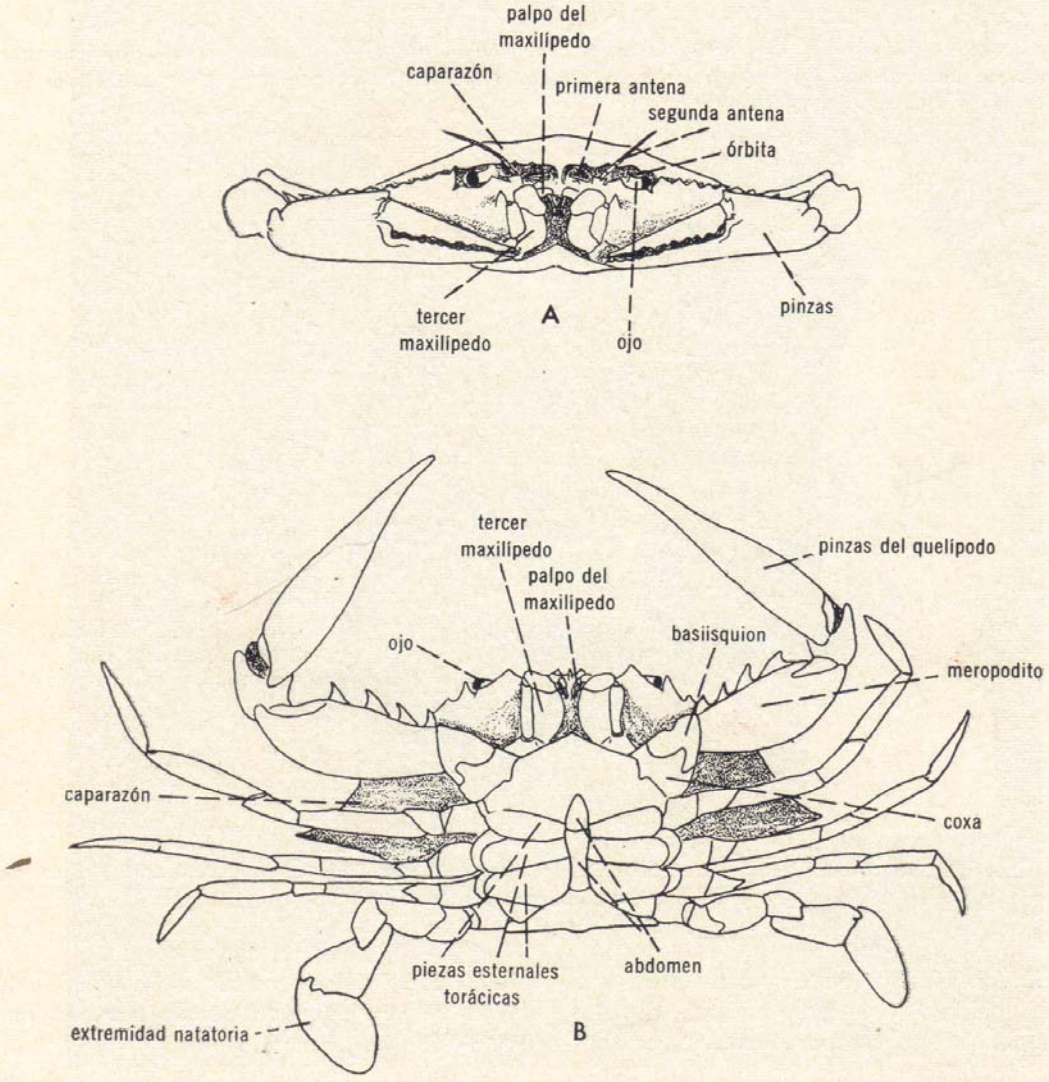


FIG. 14-51. Cangrejo braquiuro de la familia Portunidae. El quinto par de patas se adapta para nadar. A, Vista frontal. B. Vista ventral. (Según Schmitt, tomado de Rathbun.)

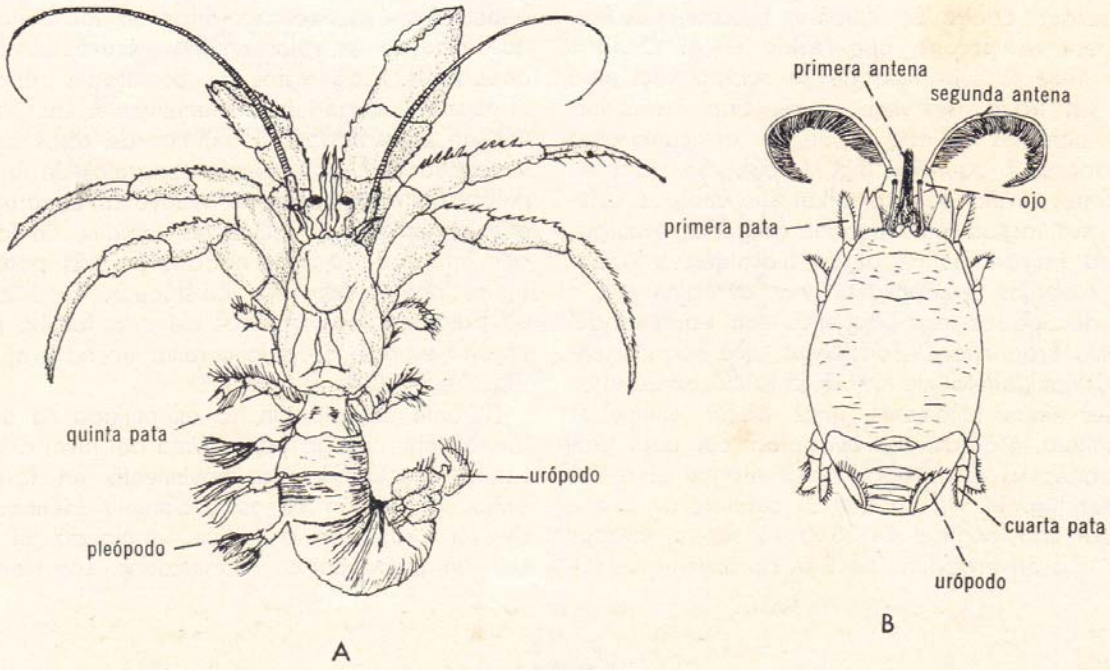


FIG. 14-52. Cangrejos anomuros. *A*, El cangrejo ermitaño *Eupagurus bernhardus*, fuera de su concha (vista dorsal). (Según Calman, tomado de Kaestner.) *B*, El cangrejo fantasma, *Emerita talpoida* (vista dorsal). (Según Verril, Smith y Harger, tomado de Waterman y Chace.)



FIG. 14-53. Un cangrejo decorador (cangrejo araña) *Oregonia gracilis*, camuflado con una cubierta de algas, hidroides, y briozoarios. (Modificado según Schmitt.)

pueden nadar en sentido lateral, hacia atrás, y a veces hacia adelante, con gran rapidez; algunas especies pueden incluso atrapar peces. Otros cangrejos están capacitados para nadar, pero generalmente no con la agilidad de los portúnidos. El anfibio de mano lanuda, o cangrejo mitón, *Eriocheir*, puede también nadar lateralmente, utilizando un movimiento de remo de sus patas locomotoras (fig. 14-55, *A*).

Los rápidos movimientos de escape en los camarones y macruros son producidos por flexión rápida de la cola en abanico. Este movimiento

dirige al animal hacia atrás, a veces con tal fuerza que sale del agua.

Durante la marcha y la carrera, pueden utilizarse los cinco pares de patas, como se observa en la langosta espinosa *Panulirus*, y el cangrejo *Eriocheir* (incluyendo los quelípodos); o bien, sólo se utilizan dos pares, como lo hacen muchos cangrejos ermitaños, que no emplean los quelípodos para marchar y en los cuales los dos últimos pares de extremidades están modificados y dirigidos hacia arriba. En términos generales, cabe decir que las patas anteriores tiran, y las posteriores empujan. Los movimientos hacia adelante, hacia atrás y laterales, están desarrollados muy variablemente en los diferentes decápodos. Muchos cangrejos, como anomuros y braquiuros, se han especializado notablemente para caminar y correr de lado, es decir, en sentido lateral. En tal tipo de marcha las patas anteriores ejercen tracción flexionándose, y las posteriores empujan valiéndose de movimientos de extensión.

Los cangrejos fantasma, *Ocypode*, que viven en madrigueras por encima del nivel de la marea alta en las arenas de las playas y entre las dunas, figuran entre los cangrejos de marcha más rápida, ya que algunas especies desarrollan velocidades de más de 1.6 metros por segundo (fig. 14-67). Cuando corre, el animal se desplaza lateralmente, y al llegar a una velocidad máxima, se eleva el cuerpo del terreno, y solamente utiliza dos o tres pares de patas. Para disminuir el trabajo entre flexores y extensores en cada lado del cuerpo al desplazarse rápidamente, este tipo de cangrejo voltea con frecuencia el cuerpo unos 180 grados sin pausas y sin cambio de dirección. Esta maniobra invierte los lados anterior y posterior del cuerpo.

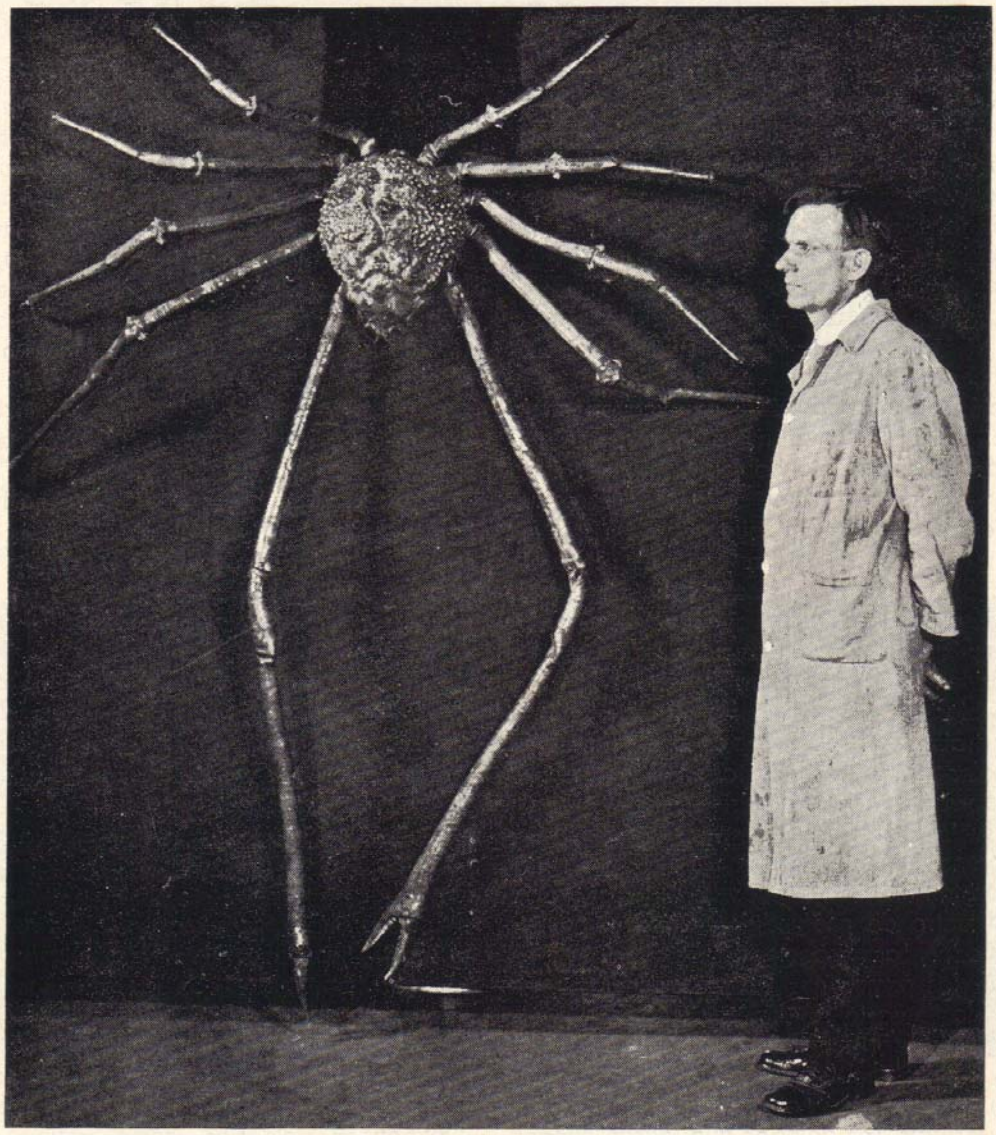


FIG. 14-54. El cangrejo araña japonés, *Macrocheira kaempferi*, el artrópodo más grande de los que actualmente viven. (Cortesía del *American Museum of Natural History.*)

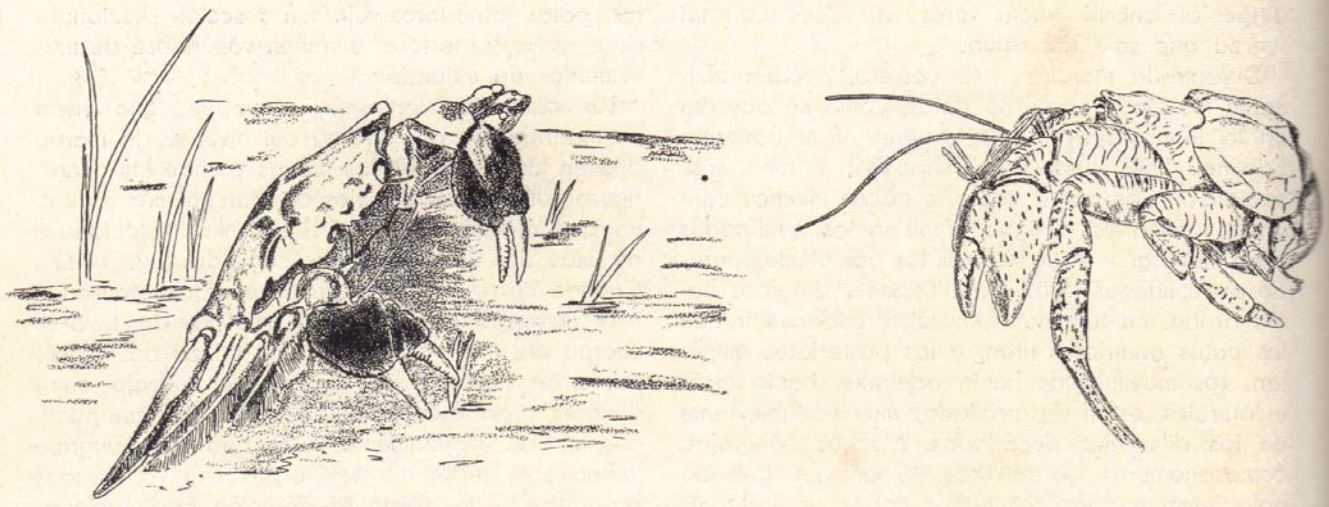


FIG. 14-55. A, El cangrejo mitón de la China, *Eriocheir sinensis*, en un arrozal. Este braquiuro anfibio dulceacuícola es nativo de Asia Meridional pero ha llegado a los ríos europeos Rin y Elba. *B*, El cangrejo ladrón del Pacífico del Sur, *Birgus latro*. (Según Harm.)

Destacan entre los decápodos algunos trepadores notables. El cangrejo de mano lanuda, *Eriocheir*, y el llamado salteador, *Birgus*, que es un anomuro terrestre de gran volumen que vive en el Indopacífico, pueden subir a los árboles (fig. 14-55, *B*). Sabemos que este último animal puede trepar a las copas de palmas y mangles de ocho metros de altura utilizando los extremos agudos y fuertes de sus patas como alcayatas o clavos. El descenso lo ejecutan reculando, es decir, en sentido retrógrado.

Habitación. Muchos decápodos excavan en la arena y el lodo. El camarón de la arena *Crangon*, emplea el movimiento de los pleópodos para excavar, y el llamado topo *Emerita*, que es un anomuro escalador común que vive en playas abiertas, hace labor de zapa con sus urópodos (fig. 14-52, *B*). En caso de oleaje intenso, este último animal puede ser arrastrado con cada ola, y mientras ésta retrocede, excava rápidamente hacia atrás en la arena blanda hasta que sólo quedan visibles las antenas.

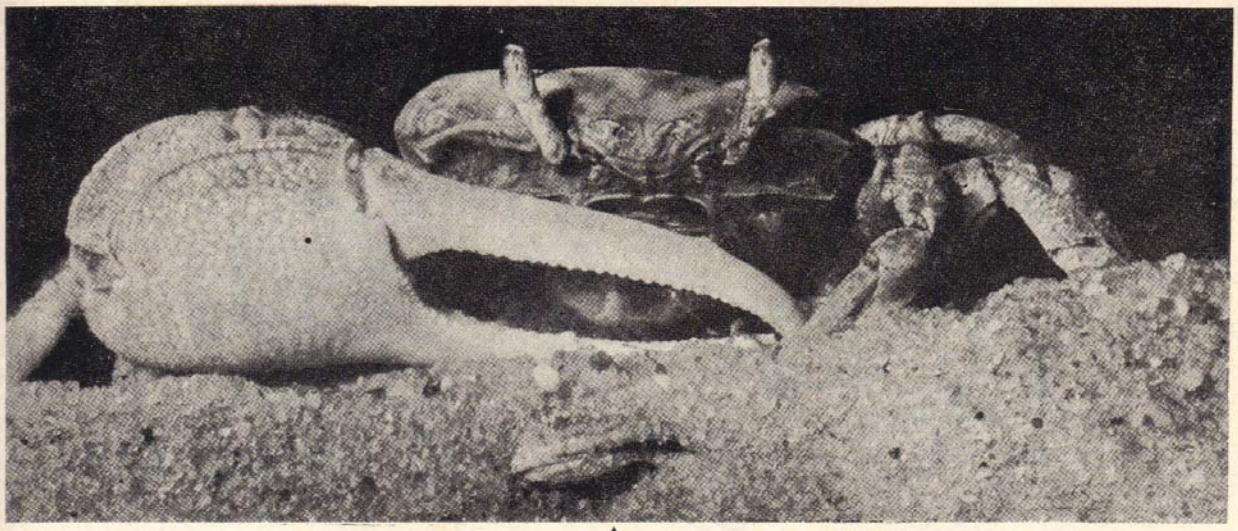
Para los trabajos de excavación suelen emplear estos animales las patas. Casi todos los cangrejos anfibios y terrestres cavan madrigueras, cuya profundidad suele depender del nivel al cual encuentran arena húmeda. Los camarones fantasma que habitan en marismas pueden excavar hasta más de un metro de profundidad hasta encontrar arena húmeda. Las especies denominadas *Uca* son uno de los camarones anfibios más comunes a lo largo de la costa de América del Norte (fig. 14-56). Algunas especies habitan playas arenosas protegidas de bahías y estrechos; otras, pueden tolerar aguas salobres y excavan en el lodo de pantanos y esteros. Las galerías que labran pueden estar situadas en la zona intermedia entre las mareas. En la marea baja, salen los cangrejos para alimentarse, y enormes números de los mismos pueden cubrir la superficie de la playa.

Las galerías que excavan la mayor parte de las especies no suelen tener más de 30 cm de profundidad y la arena excavada suele ser transportada a la superficie en forma de pequeñas pelotas o bolas. La especie común del Atlántico, *Uca pugilator*, lleva las bolas de arena meciéndose sobre la segunda, tercera y cuarta patas de un lado (fig. 14-56, *B*). El camarón de la costa occidental, *Uca crenulata*, transporta las bolas de arena lejos de la entrada de su guarida. A medida que se acerca la marea a la misma, el animal regresa y tapa la entrada con arena o lodo.

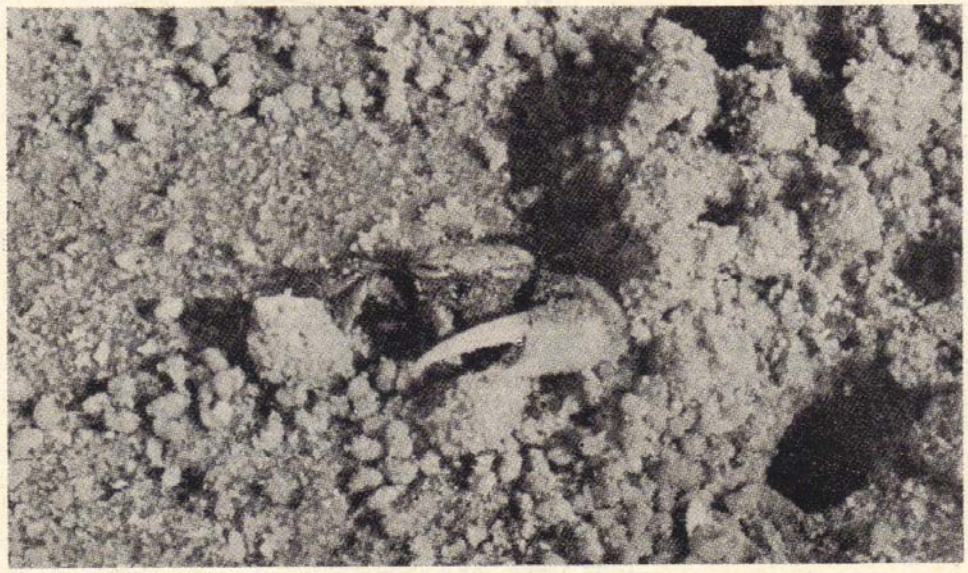
Otros muchos decápodos, incluyendo langostas y cangrejos de río, excavan galerías o refugios. Los camarones excavadores macruros *Callianassa* y *Upogebia*, pasan sus vidas en el interior de tubos en forma de túnel construidos en el lodo o en la arena cerca o debajo de la señal de marea baja. La excavación la llevan a cabo con la primera, segunda y tercera patas, y el material excavado es transportado a la superficie con el tercer maxilípedo en *Callianassa* y con un quelípodo muy voluminoso en *Upogebia*.

Ambos construyen dos entradas a sus galerías con cámaras agrandadas en las cuales pueden dar la vuelta.

Estos animales no excavan todos sus refugios en el lodo y la arena. El camarón *Alpheus pachychirus* construye tubos con las esterillas filamentosas que elaboran ciertas algas (fig. 14-58, *E*). Para ello, se coloca con el dorso sobre el suelo y tira de la esterilla envolviendo su cuerpo con la misma a modo de capa, y después, utilizando las patas puntiagudas delgadas, como agujas, y los filamentos de las algas como hebras, cose los bordes de la esterilla.

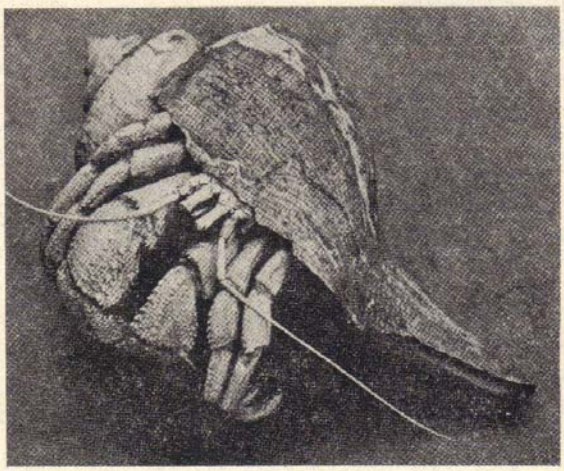


A

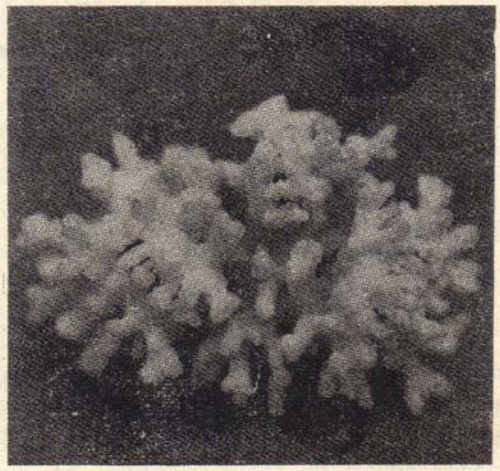


B

FIG. 14-56. *A*, Cangrejo macho del género *Uca*, braquiuro anfibio. (Cortesía de *American Museum of Natural History.*) *B*, El mismo cangrejo en su excavación. Las grandes bolas de arena fueron extraídas de la madriguera; las pequeñas, están compuestas de arena filtrada de materiales orgánicos, y expulsados por las partes bucales.



A



B

FIG. 14-57. *A*, Cangrejo ermitaño. (Cortesía de *American Museum of Natural History.*) *B*, Tres excrecencias coralinas formadas por un cangrejo de la familia Hapalocarcinidae. La corriente ventilatoria de la cría hembra produce la envoltura de coral, en la cual transcurre el resto de su vida. El macho diminuto y las larvas pueden entrar y salir por las aberturas visibles en la fotografía.

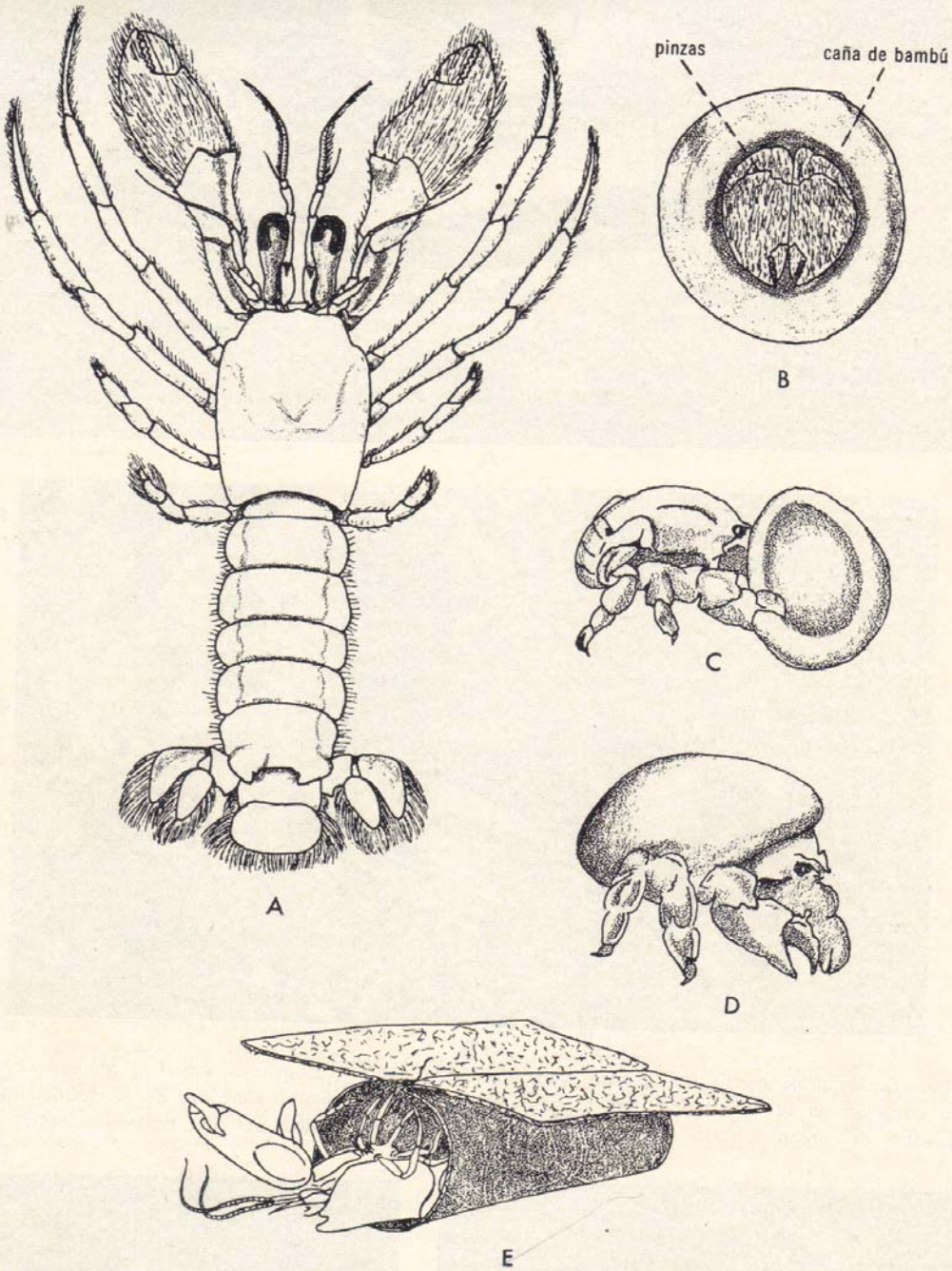


FIG. 14-58. *A*, *Pylocheles miersi*, anomuro que habita en segmentos de viejas cañas de bambú (vista dorsal). Nótese cuan poco modificado se halla el abdomen de este anomuro, si se compara con el de los cangrejos ermitaños típicos (fig. 15-52, *A*). *B*, *Pylocheles* en su caña con las pinzas bloqueando la entrada. (*A* y *B*, según Alcock, tomado de Calman.) *C* y *D*, Cangrejos de la especie Dromia con una caperuza de esponja sobre su dorso. (Según Dembowska, tomado de Schmitt.) *E*, El camarón, *Alpheus pachychirus*, cosiendo los bordes de la esterilla elaborada por algas. (Según Cowles, tomado de Schmitt.)

Muchas especies recurren a refugios naturales. Así vemos que buen número de diferentes especies de camarones, macruros y cangrejos emplean como habitaciones grietas de rocas y corales. Los anomuros son especialmente notables, ya que emplean conchas, esqueletos, o incluso otros animales para albergue o cubierta. Los camarones ermitaños están adaptados para vivir en las conchas de los gastrópodos, y su abdomen blando y desnudo experimenta torsión para adaptarse a la disposición espiral de la concha del gastrópodo (figs. 14-52, *A* y 14-57). La torsión del abdomen concuerda con espirales hacia la derecha, aunque algunas veces se emplean espirales a la izquierda. Los urópodos están muy modificados, especialmente el izquierdo, que suele utilizarse para enganchar

la columela de la concha. Con frecuencia se recurre a uno o ambos quelípodos para bloquear la abertura de la concha cuando el cangrejo sale al exterior.

Los cangrejos ermitaños usan siempre conchas vacías de caracoles y nunca matan al ocupante original. Cuando el cangrejo llega a ser demasiado grande para su concha, busca otra, pero normalmente no abandona la primera hasta haber encontrado la adecuada. Casi todas las especies de cangrejos ermitaños habitan conchas de muchos gastrópodos distintos.

No todos los cangrejos ermitaños utilizan las conchas de gastrópodos como refugio. Una especie de la costa del Pacífico, *Pylopagurus minimus*, vive en conchas de *Dentalium*, y la especie *Pylocheles* del Océano Indico reside en segmentos de caña de bambú (fig. 14-58, *A* y *B*). Otra especie de *Pylopagurus* vive en el interior de masas de briozoarios reunidos formando costras. Se ha informado que este cangrejo habita primero en una concha de caracol, que se supone es disuelta después de cubrirse de briozoarios. Se cree que el cangrejo ermitaño disuelve también en forma gradual el material esquelético interior de la colonia briozoaria, y así nunca se ve obligado a buscar un refugio más amplio.

Los miembros de las familias Dromiidae y Dorippidae entre los cangrejos han desarrollado ciertos hábitos que recuerdan algunos cangrejos ermitaños. Así vemos, por ejemplo, que *Hypoconcha* y *Dorippe* se cubren con la mitad de una concha bivalva, y el caparazón de estos cangrejos se ha modificado para adaptarse cómodamente sobre la superficie interior cóncava de la concha. La especie *Dromia* recorta una especie de caperuza de esponja con sus quelíceros y la adapta sobre su dorso como una boina de gran tamaño (fig. 14-58, *C* y *D*).

COMENSALISMO. Si consideramos la tendencia entre muchos crustáceos a construir o buscar refugios protectores, no debe sorprendernos que en buen número de los mismos se hayan producido por evolución relaciones de comensalismo con otros animales. Ya han sido mencionadas algunas de estas relaciones, por ejemplo, las de los camarones con las esponjas vítreas, las de cangrejos y camarones con corales (fig. 14-57, *B*), y las de cangrejos que habitan las madrigueras o tubos de muchos poliquetos.

Casi todos los camarones comensales pertenecen a la familia Pinnotheridae, y reciben el nombre de camarones guisante por el pequeño tamaño de muchas de sus especies. Además de habitar en tubos y galerías de poliquetos, hay especies que viven en la cavidad del manto de caracoles y bivalvos, en la cloaca de pepinos de mar, en los túneles de los camarones excavadores *Callianassa* y *Upogebia*, en la faringe de tunicados, y en otros animales. Con frecuencia,

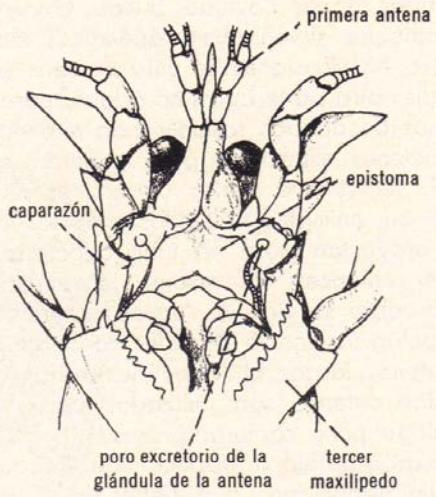


FIG. 14-59. Región bucal de *Nephrops*, macruro. (Según Calman.)

el cuerpo se ha modificado notablemente para llevar esta existencia comensal. Por ejemplo, la hembra del cangrejo ostra, *Pinnotheres ostreum*, tiene un exosqueleto blando. El macho de esta especie, que abandona su huésped para ir en busca de la hembra, presenta quitinización normal.

Muchos de los camarones más pequeños, especialmente individuos del género *Alpheus*, habitan los conductos de agua de las esponjas. Una esponja grande puede ser en realidad un verdadero edificio de departamentos para camarones.

Nutrición. La boca de los decápodos es más o menos ventral y flaqueada por apéndices alimenticios unidos por sus puntas (figs. 14-59 y 14-61, *B*). Los terceros maxilípedos son los apéndices más externos, y en formas superiores cubren a los otros apéndices. Las partes bucales están bordeadas hacia arriba y adelante por una placa transversal (el epistoma) y lateralmente por los lados del caparazón (fig. 14-59). La disposición de las partes bucales es notable sobre todo en camarones superiores, en los cuales los extremos del epistoma se han fusionado con el caparazón, y el tercer maxilípedo está representado por dos placas rectangulares aplanadas (fig. 14-51). Estas placas llenan completamente la armazón bucal casi siempre cuadrada, cubriendo los apéndices bucales internos como puertas dobles.

Muchos decápodos son rapaces, omnívoros, o rapaces y consumidores de materias orgánicas descompuestas. Cualquier tipo de animales, peces, moluscos u otros crustáceos, de un tamaño que permita su captura y manipulación, son atrapados y muertos por las extremidades queladas, especialmente los quelípodos. El alimento pasa después a los terceros maxilípedos, que lo llevan a otras partes bucales. Mientras es sostenido por apéndices de la boca, el alimento es cortado y desgarrado en fragmentos lo suficientemente pequeños

para entrar en la cavidad bucal. Generalmente las mandíbulas sirven como apéndices masticatorios; pero en ocasiones se utilizan para sostener, y cualquier otra parte bucal se adapta para cortar.

Algunos decápodos rapaces han experimentado modificaciones especiales para capturar sus presas. Así, vemos que ciertos camarones descubren el paso de animales valiéndose de las antenas, que se proyectan fuera del tubo o galería, arrastrándose entonces el animal lentamente para lanzarse sobre su víctima. Algunos camarones peneidos pelágicos, como especies de *Sergestes*, poseen antenas largas provistas de cerdas ganchudas; estas antenas son utilizadas por el animal como látigo para capturar presas.

El camarón pistola o productor de chasquido, de la familia Alpheidae, que tiene de 2 a 5 cm de longitud y que vive en refugios o galerías naturales, o construidas, o con otros animales, tiene uno de los quelípodos muy agrandados. La base del dedo movible posee una prolongación grande en forma de tubérculo que se adapta a una depresión o alveolo situada en el dedo inmóvil (fig. 14-60). Cuando se abre la pinza, el dedo móvil queda fijo o trabado por un mecanismo especial. Una vez liberado, el dedo se cierra con gran rapidez y fuerza, produciendo un ruido seco o chasquido. El quelípodo sin duda se usó primariamente para ahuyentar a los rapaces y no para capturar presas. Sin embargo se ha observado que algunos de estos animales atacan a camarones más pequeños.

No existe límite preciso entre las formas rapaces y las consumidoras de materias orgánicas descompuestas. La mayor parte de los decápodos rapaces se alimentan de restos de animales muertos, y además capturan presas vivas. Muchas especies, sobre todo anomuros, son omnívoros consumidores de materia orgánica. Tal hecho es cierto del cangrejo terrestre *Birgus*, que se alimenta sobre todo de carroña. Mientras es capaz de ingerir la substancia alimenticia de un coco roto, no puede pelarlo ni romperlo, ni utiliza su capacidad de trepar a los árboles para obtener cocos. Los cangrejos ermitaños que son consumidores de materias orgánicas descompuestas, así como algunos otros decápodos que tienen este mismo hábito alimenticio, utilizan los terceros maxilípedos como raspadores para despegar las algas de las rocas o recoger y desgarrar alimento.

Las algas sirven de alimento a buen número de decápodos, incluyendo muchos cangrejos. Según Herreid (1963), el cangrejo terrestre *Cardiosoma guanhumi*, que vive en Florida meridional, es primariamente vegetariano y sólo en ocasiones se alimenta de carroña. Estos animales llevan a sus madrigueras hojas caídas o cortadas de los árboles, para ingerirlas o almacenarlas. Los cangrejos recorren distancias de cerca de 2 metros a partir de su madriguera en busca de alimento.

En muchos decápodos se observa método de alimentación por filtro, pero el detrito y no el plancton suele ser la fuente de partículas alimenticias. Los apéndices filtrantes pueden ser las patas anteriores, los maxilípedos o las primeras antenas. Algunas especies de los excavadores *Callianassa* y *Upogebia* crean una corriente de agua a lo largo de la madriguera valiéndose de los pleópodos y filtran plancton y detritos por medio de cerdas guarnecidas de flecos situadas en los quelípodos y primeras extremidades. *Callianassa californiensis* excava en el barro en el interior de sus sistemas de túneles y criba, éste utilizando los dos primeros pares de patas. Los maxilípedos se usan como rastrillos para transferir el material acumulado a los otros apéndices bucales.

Muchos anomuros, los cangrejos guisante, comensales, y otras especies emplean los maxilípedos como apéndices filtrantes. En el cangrejo guisante *Pinnixa*, que vive en tubos de poliquetos, los endopoditos de los maxilípedos están provistos de cerdas filtrantes que se prolongan en sentido lateral o hacia arriba de la cabeza como una red. La corriente de agua a través del tubo es proporcionada por el huésped. Probablemente emplean un método similar de alimentación otros

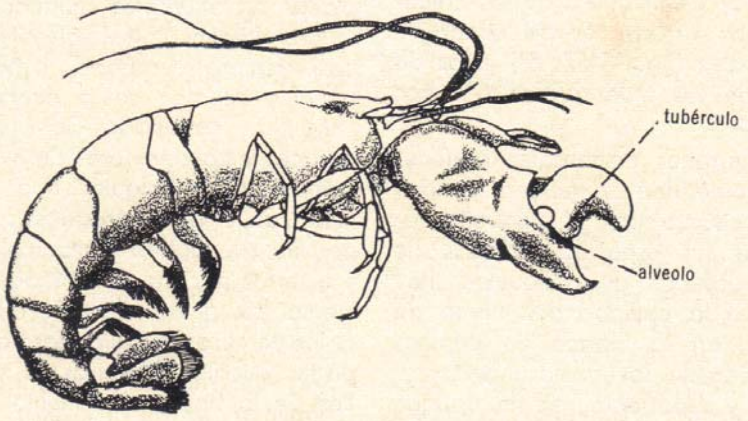


FIG. 14-60. Camarón pistola (productor de chasquido) *Alpheus*, (según Schmitt.)

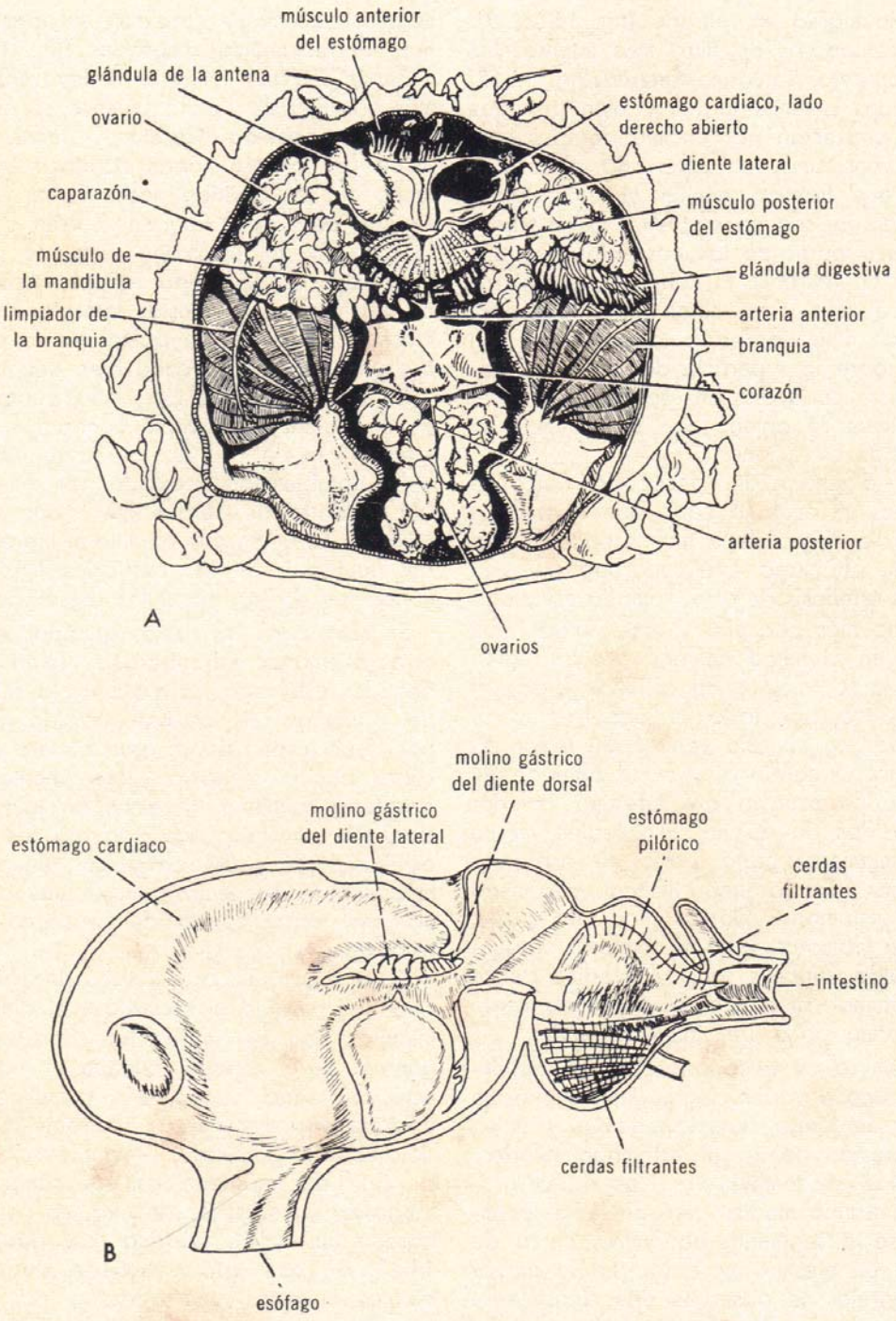


FIG. 14-61. A, El cangrejo braquiuro, *Eriocheir sinensis* (disección dorsal). (Según Panning, tomado de Kaestner.) B, Estómago del cangrejo de río, *Astacus* (vista lateral). (Según Kaestner.)

muchos miembros de esta familia, aunque algunos cangrejos ostra es sabido que se alimentan de tiras o filamentos alimenticios mucosos acumulados por el huésped.

Los cangrejos del género *Uca* toman lodo y detritos con los quelípodos dispuestos a modo de cuchara. Los terceros maxilípedos parecidos a puertas se abren, y el material acumulado es vertido en la armazón bucal. Aquí dicho material es modificado y filtrado por una serie de cerdas situadas en el primero y segundo maxilípedos. Constituye importante ayuda a este proceso la utilización de bomba de agua en la cavidad bucal procedente de la cámara branquial. El agua hace que flote el material ligero en dirección opuesta a las partículas pesadas. Después de eliminadas las materias orgánicas, el residuo es expulsado en forma de pequeñas bolas, y finalmente puede rodear las madrigueras, o cubrir la superficie de la playa en las formas que se alimentan de detritos

lavados por la marea en retirada (fig. 14-56, *B*). Entre los alimentadores de filtro más interesantes figuran los cangrejos fantasma *Emerita* (fig. 14-52, *B*). Las segundas antenas largas y bien provistas de flecos se proyectan por encima de la superficie de la arena una vez enterrado el animal. En especies que habitan playas abiertas, como *Emerita talpoida*, las segundas antenas filtran plancton y detritos a partir de las corrientes que derivan de olas en retirada. El cangrejo se entierra en dirección al mar y sus segundas antenas extendidas dejan una impresión característica en forma de **V** sobre la superficie de la arena después de retirarse cada ola; en especies que viven en aguas quietas, la antena que se proyecta se mueve en todas direcciones.

El aparato digestivo del decápodo típico se caracteriza por un esófago corto que lleva a un estómago cardiaco grande y muy espacioso (fig. 14-61, *B*). Este estómago está separado por una constricción o estenosis de otro, llamado estómago pilórico, mucho más pequeño y más ventral, que se encuentra en la mitad posterior de la región torácica. Un largo intestino se extiende desde el estómago pilórico por todo el abdomen y se abre al exterior en el lado ventral del telson. El esófago, estómago cardiaco, y mitad anterior del estómago pilórico derivan del intestino anterior y están revestidos de quitina. El intestino medio puede ser sumamente corto, como en cangrejos de río y de mar, cuando queda limitado a la mitad posterior del estómago pilórico. Por otra parte, en la langosta *Homarus*, y en el camarón productor de chasquido, *Alpheus*, todo el intestino menos la porción terminal, situada en el último segmento abdominal, forma parte del intestino medio.

En buen número de decápodos derivan del intestino medio uno o varios ciegos. En el cangrejo de río existe un ciego dorsal pequeño y único que ejerce presión contra el estómago pilórico. En las langostas hay también un ciego dorsal procedente del intestino medio, pero se halla localizado en el sexto segmento abdominal cerca de la unión con el intestino posterior. En la mayor parte de cangrejos se observan dos ciegos muy largos que corren en dirección anterior y lateral a partir de su origen inmediatamente por detrás del estómago pilórico.

Los estómagos cardiaco y pilórico poseen un molino gástrico en todos los decápodos, cuyo desarrollo es muy variable. Dicha estructura está menos desarrollada en los miembros del suborden Natantia, en los cuales las mandíbulas y otras partes bucales ejecutan una labor relativamente eficaz de masticación antes de que el alimento llegue al estómago cardiaco. Se observa desarrollo máximo del molino gástrico en macruros y cangrejos, en los cuales el alimento es masticado muy escasamente y consumido con gran rapidez. En el cangrejo de río, por ejemplo, el alimento llega al estómago cardiaco en forma de largas tiras perfectamente amasadas (fig. 14-61, *B*).

Según Calman (1909) y Reddy (1935), la forma más primitiva de molino gástrico se observa en el camarón peneido *Cerataspis monstrosa*. En la unión de los estómagos cardiaco y pilórico, el techo de la cavidad sostiene un fuerte diente. Un par de crestas laterales corren a lo largo de la longitud del estómago cardiaco, y encima, y paralela a cada cresta lateral existe una hilera de dentículos. Las crestas laterales no están calcificadas, ni el diente dorsal medio descansa sobre una placa calcificada bien definida.

Se produce trituración limitada por acción del diente dorsal al moverse contra los dentículos y crestas laterales. La luz de la región pilórica se halla notablemente reducida por un pliegue ventral, cubierto de cerdas que actúa como dispositivo de filtración que permite el ingreso solamente del líquido y de las partículas más finas a los conductos de las glándulas digestivas.

En casi todos los demás decápodos, incluyendo otros miembros del suborden Natantia, las paredes del estómago cardiaco y la mitad anterior del estómago pilórico han recibido gran refuerzo por el desarrollo de un gran número de escleritos, sobre todo en el dorso y lateralmente. Se ha desarrollado asimismo en estos animales un sistema muscular complejo, que controla los movimientos de las paredes del estómago; algunos de estos músculos se encuentran en el interior de dichas paredes; otros corren de la pared corporal al estómago.

Entre los miembros del suborden Natantia, Caridea ha perdido el esclerito y el diente dorsales, mientras que Penaeidea ha conservado el plan general de *Cerataspis*, aunque el molino gástrico esté reforzado y sea más complejo. El molino gástrico de los miembros altamente especializados del suborden Reptantia probablemente evolucionó a partir de los peneidos. Los cangrejos de río, langostas y cangrejos de mar, en su mayor parte poseen un molino gástrico muy parecido (figura 14-61, *B*), que está compuesto de tres grandes dientes opuestos, uno dorsal y dos laterales. El primero es quizá homólogo del diente dorsal de *Cerataspis*, y los dos dientes laterales han desarrollado probablemente a partir de una hilera original de dentículos. La acción triturante de la armadura gástrica, más la enzimática de la secreción digestiva procedente del hepatopáncreas, reduce el alimento en el estómago cardiaco a una papilla de consistencia muy fina.

La luz del estómago pilórico se halla netamente disminuida por un complejo de pliegues parietales. Las cerdas situadas en los pliegues forman un sistema filtrante, con conductos definidos que llevan a los dos conductos, del hepatopáncreas e intestino. Los canales que transportan material a las aberturas de los conductos comien-

zan detrás del esófago como un surco ventral medio único en el piso del estómago cardiaco. Antes de llegar a la unión pilorocardiaca los canales se dividen en una vía derecha y otra izquierda.

En el interior del estómago pilórico cada uno de estos canales pasa a través de un filtro glandular provisto de cerdas sumamente finas. Dicho filtro aparece externamente como una pequeña dilatación a cada lado del estómago pilórico. Solamente el líquido y las partículas más pequeñas pueden ingresar en los conductos, ya que las grandes partículas son desviadas hacia el intestino posterior. Las paredes del estómago pilórico se hallan también reforzadas con placas, y un sistema de músculos controla el tamaño de los conductos y ayuda a exprimir el material en los filtros.

El hepatopáncreas de los decápodos suele constar de una masa apareada muy grande y compacta que llena gran parte de la región cefalotorácica. Los cangrejos ermitaños pagúridos se caracterizan por tener la glándula digestiva en el abdomen. Con pocas excepciones cada glándula se abre por un solo conducto a los lados del extremo del intestino medio del estómago pilórico.

Intercambio de gases. Primitivamente existen cuatro branquias a cada lado de cada segmento torácico. Una, llamada pleurobranquia, se origina a partir de la pared corporal por encima del punto de inserción del apéndice. Dos llamadas artrobranquias, se fijan a la membrana articular situada entre el apéndice y la pared corporal; y una, llamada podobranquia, nace de la coxa del apéndice y representa una modificación de parte del epipodito. El resto del epipodito se extiende entre las branquias como una laminilla de sostén, llamada mastigobranquia, término poco afortunado, pues en sí no se trata de una branquia. Si concurrieran todas las series de branquias sobre la totalidad de los segmentos, habría un total de 32 branquias a cada lado del cuerpo, pero ningún decápodo ha conservado este número máximo. El camarón peneido *Benthesicymus*, con 24 branquias, es el que posee mayor número pero la reducción a un número bastante menor es sin duda la regla general. Sirvan unos cuantos ejemplos para ilustrar la gran variación en las fórmulas branquiales. El camarón productor de chasquido, *Alpheus*, con un total de seis branquias a cada lado, posee una artrobranquia en el tercer segmento (maxilípedo), y una pleurobranquia en cada uno de los segmentos de las extremidades.

La langosta *Homarus* posee un complemento de 20 branquias en cada lado del cuerpo, distribuido como sigue: una podobranquia en el segundo y tercer maxilípedos y los primeros cuatro pares de extremidades; dos artrobranquias en el tercer maxilípedo y los cuatro primeros pares de extremidades; y una pleurobranquia en los cuatro últimos pares de extremidades. La fórmula branquial de muchos cangrejos de río es parecida a la de *Homarus*, salvo que la mayor parte de las pleurobranquias tienden a ser atróficas o a no existir. En los cangrejos marinos es frecuente observar la presencia de nueve pares de branquias, pero el cangrejo nadador *Callinectes* tiene ocho branquias en un lado; una podobranquia sobre el segundo maxilípedo; una artrobranquia sobre el segundo maxilípedo y dos sobre el tercer maxilípedo y quelípodo; y una pleurobranquia sobre el segundo y tercer par de extremidades. Finalmente, el pequeño cangrejo guisante *Pinnotheres*, posee solamente tres branquias a un lado: una artrobranquia sobre el tercer maxilípedo y dos artrobranquias sobre los quelípodos. En todos los decápodos, las branquias de los primeros maxilípedos son atróficas o no existen.

En los decápodos se observan tres tipos de estructura branquial, uno de ellos característico de todas las branquias de una especie sin importar la posición de las mismas. La branquia está compuesta de un eje central a lo largo del cual se disponen prolongaciones laterales o ramas. En los camarones peneidos, el eje sostiene muchas ramas dispuestas en dos series que a su vez se ramifican de nuevo. Este tipo de branquias se califica como dendrobranquiado o dendrítico (figura 14-62, *A* y *B*). Los camarones carideos y la mayor parte de anomuros y braquiuros poseen branquias filobranquiadas (laminares). En este tipo el eje de la branquia es portador de ramas aplanadas parecidas a placas, generalmente dispuestas en dos series a lo largo del eje (fig. 14-62, *E* y *F*). El tercer tipo de branquias conocido como tricobranquiado (filamentoso) es típico de la mayor parte de los macruros, algunos géneros de anomuros, y ciertos cangrejos dromiidos primitivos (fig. 14-62, *C* y *D*). Las ramas son filamentosas pero no existen subramificaciones, y hay varias series a lo largo del eje.

Por el eje de cada branquia corre un conducto branquial aferente y otro eferente (fig. 14-62, *A*). Desde el primero la sangre fluye a cada filamento o laminilla y después regresa por el conducto eferente. Los estudios efectuados en las branquias filamentosas de *Upogebia* han permitido comprobar la presencia de una partición longitudinal en cada filamento que lo divide en dos conductos. Uno de ellos transporta la sangre a la punta del filamento; el otro la lleva al conducto de salida de otro filamento en dirección retrógrada, y situado al mismo nivel, hasta que finalmente alcanza el conducto axial eferente. En los braquiuros la sangre fluye por las laminillas al interior de una red sinusal muy fina.

La sangre de los decápodos posee hemocianina para el transporte de oxígeno; el pigmento se halla siempre disuelto en el plasma sanguíneo no

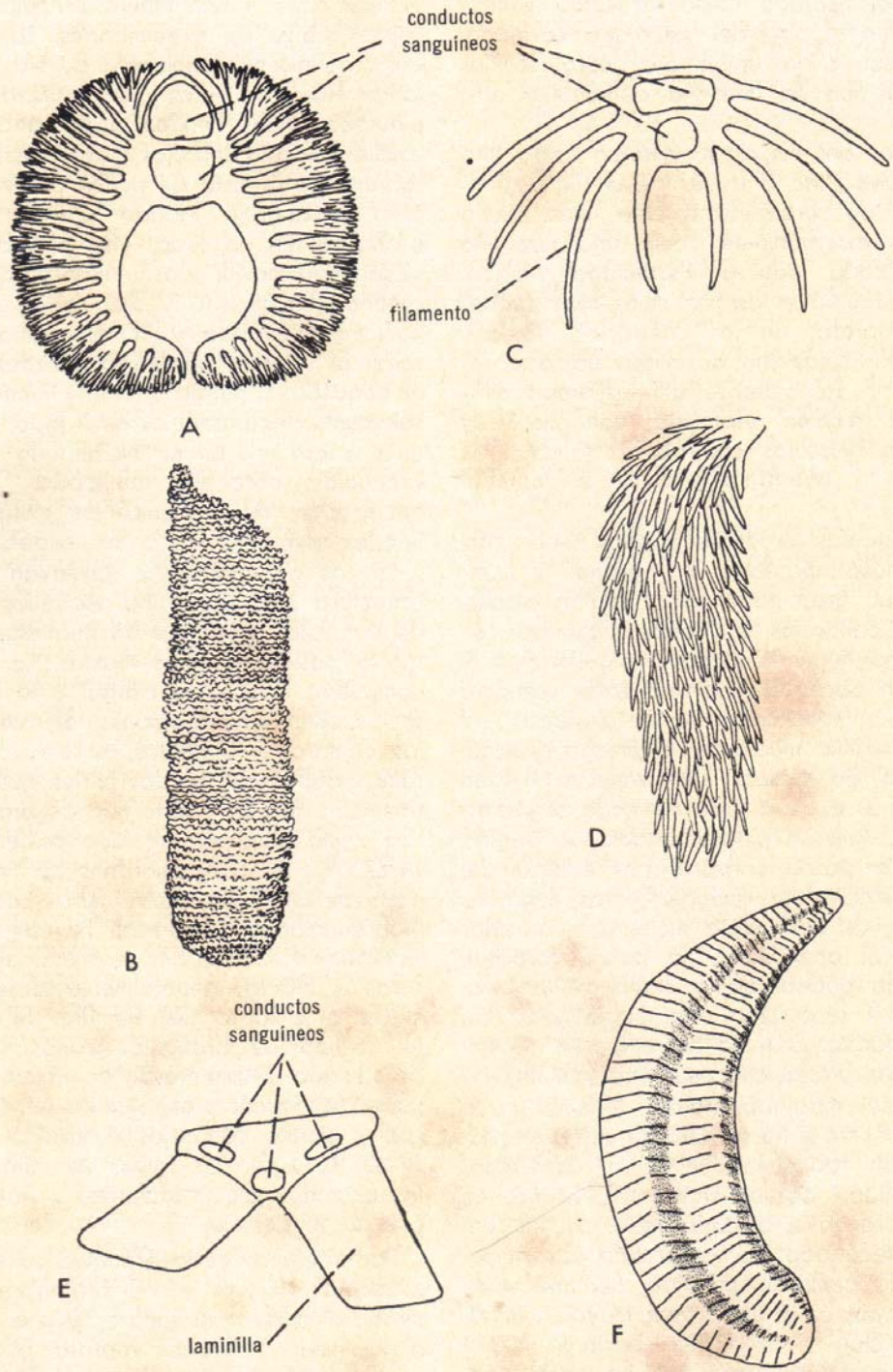


FIG. 14-62. Branquias de decápodos. *A* y *B*, Branquia dendrobranquiada del camarón, *Penaeus*. *A*, Corte transversal. *B*, Branquia entera. *C* y *D*, Branquia tricobranquiada del cangrejo de río, *Astacus*. *C*, Corte transversal. *D*, Branquia entera. *E* y *F*, Branquia filobranquiada del camarón, *Palaemon*. Este tipo de branquia es también característico de la mayor parte de anomuros y braquiuros. *E*, Corte transversal. *F*, Branquia completa. (Todas según Calman.)

encontrándose nunca en los tejidos, como ocurre frecuentemente con la hemoglobina en muchos entomostráceos.

La corriente ventilatoria es producida por el movimiento del escafognatito, o branquia fiadora, de la segunda maxila (fig. 14-63, *D*). El agua es impulsada hacia adelante y la corriente exhalante fluye en dirección anterior por delante de la cabeza. En el suborden Natantia, los bordes ventrales del caparazón se adaptan muy laxamente a los lados del cuerpo, y el agua puede entrar en la cámara branquial en cualquier punto a lo largo de dichos bordes y de los posteriores del caparazón (fig. 14-63, *A*).

El caparazón de los macruros se aplica más firmemente, y la entrada del agua queda limitada a los bordes posteriores del caparazón y alrededor de las bases de las extremidades (fig. 14-63, *B*). El punto de entrada de la corriente ventilatoria se halla todavía más restringido en los braquiuros, ya que en ellos los bordes del caparazón se fijan con suma firmeza contra la pared corporal ventrolateral y la abertura inhalante se encuentra situada alrededor de las bases de los quelípodos (fig. 14-63, *C*). La posición delantera de las aberturas inhalantes en los braquiuros da lugar a que el agua adopte un curso en forma de **U** a través de las cámaras branquiales. Al entrar en la abertura inhalante, el agua pasa en dirección posterior a la parte hipobranquial de la cámara, y después se desplaza dorsalmente, pasando entre las laminillas bran-

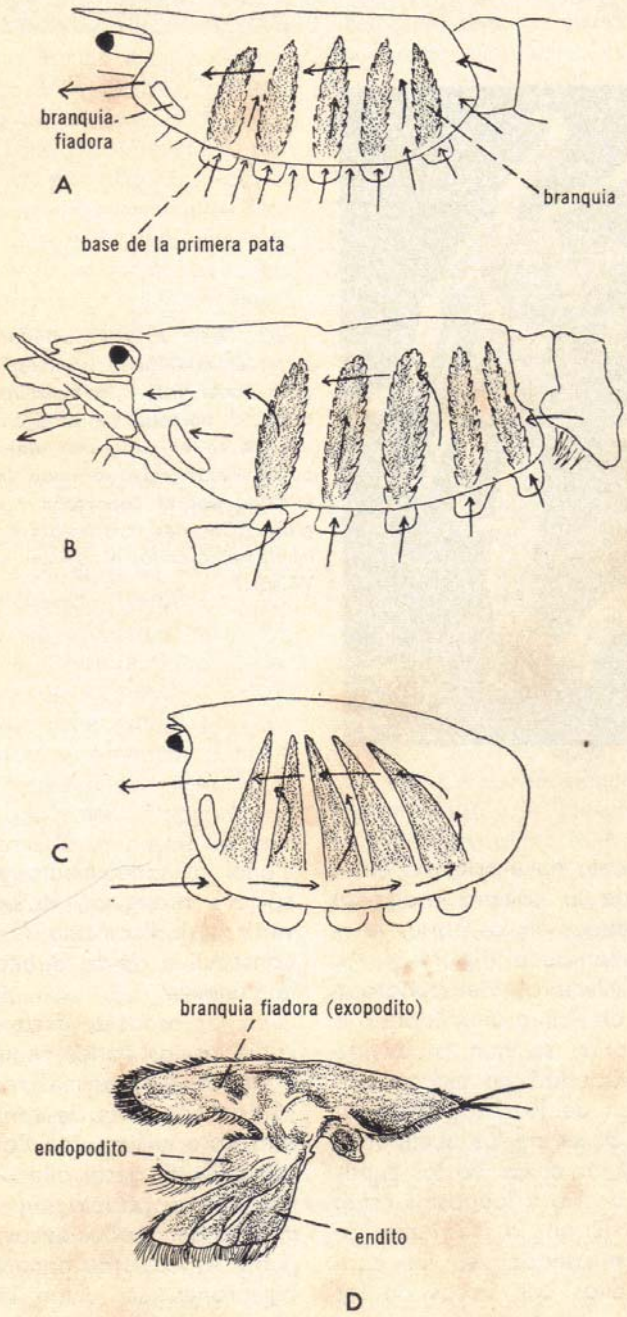
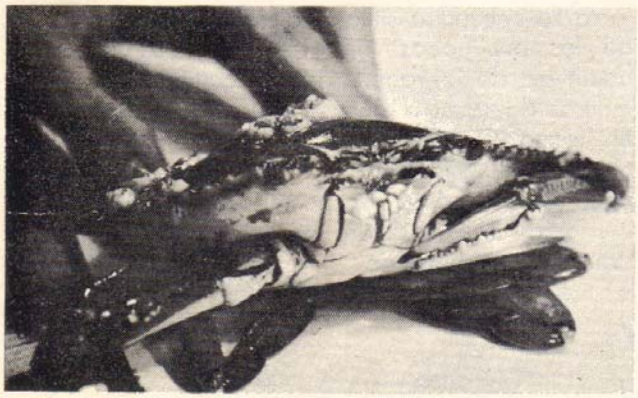
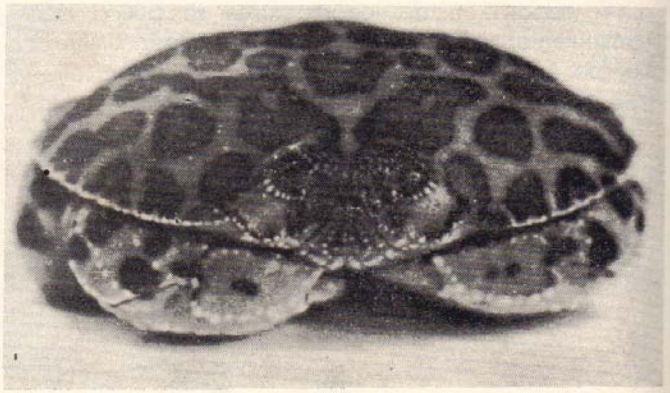


FIG. 14-63. A a C, Vías de circulación del agua por las cámaras branquiales de tres decápodos, mostrando la restricción progresiva de las aberturas en el interior de la cámara. *A*, Camarón. El agua entra por el borde posterior y ventral del caparazón. *B*, Cangrejo de río. El agua ingresa a nivel de las bases de las patas y del borde posterior del caparazón. *C*, Cangrejo de mar. El agua penetra solamente por la base del quelípodo. *D*, Segunda maxila del cangrejo de río, *Astacus*, en la que se aprecia la branquia fiadora (exopodito). (Según Huxley, tomado de Kaestner.)



A



B



C

FIG. 14-64. A, Vista anterior del cangrejo azul, *Callinectes*. El tercer maxilípedo izquierdo se ha separado hacia un lado para hacer visible la abertura exhalante de la cámara branquial. El percebe de la fig. 14-25, *D*, es uno de los identificados en el caparazón de este cangrejo. *B*, Cangrejo *Hepatus*. Puede verse a cada lado la parte superior del sifón formado por el caparazón y el quelípodo opuestos. *C*, Cangrejo, *Corystes cassivelaunus*. Las antenas forman un tubo inhalante cuando el animal se halla enterrado. (Por D. P. Wilson.)

quiales. La corriente exhalante fluye hacia adelante en la parte superior de la cámara branquial y sale por aberturas apareadas en las partes laterales superiores de la armazón bucal (fig. 14-64, *A*).

Como casi todos los miembros del suborden Reptantia son habitantes de las profundidades e incluyen muchos excavadores; se han producido por evolución una gran variedad de mecanismos para impedir la obstrucción de las branquias por sedimentos y residuos. Las bases de los quelípodos en los cangrejos de mar y las coxas de las extremidades de los cangrejos de río y langostas están provistas de cerdas que filtran la corriente de entrada. Las branquias son aseadas en los cangrejos de mar por epipoditos con flecos de los tres pares de maxilípedos. Estas prolongaciones son alargadas, sobre todo las del primer maxilípedo, y tienen por función asear por la parte superior y la inferior la superficie de las branquias, eliminando los detritos. Como ayuda adicional al saneamiento de las branquias y de la cámara branquial, la branquia fiadora debe invertir periódicamente su movimiento, con inversión consecutiva de la dirección del flujo a través de la cámara.

En las especies excavadoras, cuando se hallan cubiertas las partes ventrales del cuerpo por lodo y arena, este animal recurre a una corriente invertida con fines de ventilación; cuando el cuerpo está libre, utiliza una corriente en dirección hacia adelante. El desarrollo de sifones inhalantes constituye una adaptación ventilatoria adicional en muchos decápodos excavadores. Por ejemplo, en algunas especies de cangrejos fantasma, y en ciertos camarones, se juntan las primeras antenas para formar un pasadizo inhalante entre ellas. Ocurre lo mismo con las escamas de las antenas en el camarón *Metapenaeus*, y con las segundas antenas en el cangrejo excavador *Corystes cassivelaunus* (fig. 14-64, *C*). Los grandes cangrejos de

los géneros *Calappa* y *Hepatus*, que son habitantes perezosos de las profundidades, poseen quelípedos muy aplanados que al plegarse se adaptan firmemente a los lados del cuerpo y dejan un conducto inhalante entre el lado interno del quelípedo y el caparazón (fig. 14-64, *B*). Como en otros cangrejos oxistomos, los terceros maxilípedos de *Calappa* forman un par de conductos exhalantes tubulares.

En diversos grupos de cangrejos de mar se han producido por evolución hábitos anfibios o terrestres. Los miembros braquiuros de la familia Ocypodidae contienen algunos de los cangrejos anfibios más conocidos. Esta familia incluye *Dotilla* y los individuos del género *Uca*, ambos residentes en la zona intermedía de mareas, y el cangrejo fantasma *Ocypode*, que se encuentra por encima de la señal de marea alta. La familia Grapsidae incluye también muchos braquiuros anfibios, como por ejemplo *Sesarma*, que vive debajo de objetos diversos y a nivel de la zona de marea alta, *Grapsus*, *Pachygrapsus*, y la especie de mano lanuda *Eriocheir*, habitante de las zanjas y arrozales del oriente (fig. 14-55, *A*).

Existen dos familias de cangrejos terrestres, y algunos géneros de cangrejos grápsidos y potamónidos. Son todos tropicales y emigran al agua solamente para criar. La familia anomura Coenobitidae incluye el cangrejo ermitaño *Coenobita*, y la especie *Birgus*, que es quizá la mejor adaptada de todos los crustáceos para la existencia terrestre (fig. 14-55, *B*). La familia braquiuro Gecarcinidae se encuentra en América tropical, Africa occidental y zona del Indopacífico, e incluye *Cardisoma*, que vive en campos y selvas de las Antillas, y *Gecarcinus*, que habita en bosques de la costa de Africa y América Central. *Geograpsus* es el género terrestre más importante en la familia Grapsidae. Los potamónidos terrestres se encuentran más lejos de la costa, ya que pueden criar en agua dulce.

Todos los cangrejos anfibios y terrestres han conservado las branquias, pero es evidente la tendencia a disminución del número y superficie de las mismas. Es posible esta disminución por virtud de que el aire posee mayor cantidad de oxígeno que el agua por unidad de volumen. La reducción es ventajosa, ya que disminuye las pérdidas de agua por las branquias como consecuencia de evaporación. Cabe citar como una relación más de la necesidad del aire como medio para intercambio de gases la tendencia al aumento de capacidad de la cámara branquial.

La mayor parte de especies anfibias se sumergen periódicamente, y la cámara branquial permanece parcialmente llena de agua cuando el animal sale a tierra. Esta agua residual del interior de la cámara es aireada por las vibraciones de la branquia fiadora. En las especies *Ocypode* y *Uca*, el aire ingresa a las cámaras branquiales por aberturas posteriores especiales situadas entre las extremidades tercera y cuarta o cuarta y quinta, y la abertura inhalante anterior normal de los cangrejos acuáticos se utiliza en estos géneros para expulsar el aire. Estas mismas aberturas pueden emplearse también para compensar las pérdidas de agua de las cámaras branquiales.

Algunos géneros anfibios, como *Sesarma* y *Eriocheir*, airean desde el exterior el agua que queda en la cavidad branquial. El escafognatito desvía el agua de las aberturas exhalantes, de modo que fluye sobre la superficie del cuerpo en conductos especiales esculpidos, siendo aireada durante el proceso. El agua reingresa en las cámaras branquiales por aberturas situadas entre las extremidades tercera y cuarta o cerca de las primeras.

Los cangrejos terrestres suelen vivir en madrigueras, y generalmente llevan vida nocturna. El agua no es transportada en la cámara branquial, pero las branquias se conservan húmedas. En los cangrejos terrestres anomuros, las paredes de las cámaras branquiales poseen zonas altamente vascularizadas para intercambio de gases. La superficie vascular se encuentra sobre el suelo de la cámara en *Coenobita;* en *Birgus* cuelgan del techo de la cámara branquial apéndices o pliegues epiteliales muy vascularizados. *Coenobita* se halla provista también de una zona accesoria de intercambio de gases muy vascularizada situada en la superficie anterodorsal del abdomen.

Las laminillas de los cangrejos terrestres grápsidos y gecarcínidos han conservado las branquias para intercambio respiratorio. Las laminillas son más rígidas y son mantenidas separadas por diversas estructuras para permitir la circulación del aire entre ellas. Casi siempre existe una superficie suplementaria de intercambio de gases formada por el desarrollo de la red capilar en la pared interna de la cámara branquial. El movimiento del aire en dicha cámara suele conservarse por el movimiento del escafognatito, y además se facilita la ventilación por elevación y descenso de los bordes del caparazón. La vía de entrada y salida del aire en la cámara es la misma que en los cangrejos anfibios.

Bliss, en 1963, dilucidó el mecanismo de la conservación de la humedad de la branquia en algunos cangrejos terrestres gecarcínidos. En las Bahamas, las madrigueras de *Cardisoma guanhumi* se prolongan hacia abajo hasta llegar al nivel del agua subterránea; no ocurre esto en las guaridas labradas por la especie *Gecarcinus lateralis*. Casi todos los cangrejos poseen un par de sacos pericárdicos en el extremo posterior del cefalotórax. Estos sacos están repletos de tejido conectivo vacuolado y de algo de tejido muscular, y atravesados por senos sanguíneos. Una parte del saco está en contacto con la cavidad peri-

cárdica, y parte de la superficie está expuesta a la parte posterior de la cámara branquial. Estos sacos pericárdicos son más amplios y sobresalen mucho más en la cámara branquial de los cangrejos terrestres que en las especies marinas. De hecho, las branquias cruzan la parte saliente del saco.

Desde el punto de vista funcional, los sacos pericárdicos actúan como reservorios del agua. En *Gecarcinus lateralis* las gotitas de rocío o de agua de lluvia son conducidas por un conducto diminuto que parte de la base de la quinta extremidad y llega a la prolongación del saco pericárdico. Esta agua es rápidamente absorbida por los sacos, y la almacenada parece servir en parte para conservar la humedad de la cámara branquial y de las branquias, las cuales en la parte más anterior cruzan la porción saliente de los sacos. El origen del agua y los puntos de entrada difieren en *Cardiosoma*, pero la función de los sacos pericárdicos es prácticamente la misma.

Cabe señalar que la conversión de la cámara branquial en pulmón en los cangrejos terrestres tiene lugar de una manera muy parecida a la registrada en los moluscos gastrópodos.

Los cangrejos fantasma *Ocypode* pueden considerarse en muchos aspectos como ejemplares de transición entre hábitos anfibios y auténticamente terrestres. Como en otros cangrejos anfibios, llevan estos animales el agua en las cámaras branquiales, pero algunas especies poseen áreas vascularizadas en las paredes de las branquias para intercambio suplementario de gases.

Circulación. El corazón es una vesícula en forma de ataúd situada en el tórax y provista de tres pares de aberturas (ostia), una en cada ángulo lateral del corazón y un par dorsal (fig. 14-3, *C*); en los cangrejos, se observa un par lateral y dos pares dorsales.

Cinco arterias abandonan el corazón por su parte anterior: una anterior media (arteria oftálmica); un par de arterias cefálicas laterales (de las antenas), y un par de arterias hepáticas. Una arteria abdominal media parte de la pared posterior del corazón, y una arteria esternal tiene su origen en la parte inferior del corazón o en la base de la arteria abdominal. La arteria esternal desciende al esternón pasando por un lado del intestino y perforando los cordones nerviosos. Se divide después en una arteria subneural anterior y otra posterior. Cada una de estas arterias principales se ramifica ampliamente, para suministrar riego sanguíneo a diversos órganos y estructuras.

Alrededor del cerebro y en la región del cordón nervioso ventral, las arterias más pequeñas se ramifican dando origen a una red capilar antes de pasar a los senos tisulares. La sangre finalmente drena en un gran seno esternal medio antes de pasar por las branquias y regresar al corazón. Se ha calculado que el circuito circulatorio completo en los grandes decápodos es cubierto en unos 40 a 60 segundos.

Excreción. Las glándulas verdes o de las antenas son los órganos excretorios de los decápodos y alcanzan su mayor grado de desarrollo en este grupo. El saco terminal, situado delante del esófago y a ambos lados del mismo, se halla típicamente dividido en un sáculo y un laberinto. Las paredes del laberinto poseen muchos pliegues y glándulas, que convierten la vesícula original en una masa esponjosa. El sáculo puede consistir en una vesícula única, o existir particiones en su interior. El laberinto conduce a una vejiga por medio de un túbulo excretorio.

Es muy variable la complejidad de la vejiga de los decápodos; puede tratarse de una vesícula simple o pueden existir muchos divertículos. En los braquiuros, la vejiga está compuesta de tres divisiones principales, una de las cuales es muy grande y plegada hacia atrás sobre el estómago. En algunos caridíneos se unen varios divertículos similares de cada lado para formar un lóbulo medio único sobre el estómago. En los cangrejos ermitaños pagúridos las ramificaciones de la vejiga forman una red sumamente compleja de túbulos que se prolongan por parte del tórax; a lo largo del abdomen corre un divertículo simple o apareado (fig. 14-65, *A*). Desde la vejiga parte un corto conducto al segmento basal de la segunda antena, donde se abre al exterior en el vértice de una pequeña papila (fig. 14-59). En los braquiuros el poro excretorio está cubierto por un pequeño opérculo movible.

Los decápodos estrictamente dulceacuícolas, esto es, formas cuyo ciclo vital transcurre en su totalidad en agua dulce, incluyen el cangrejo de río, el anomuro *Aegla* de América del Sur, algunos camarones (especies de *Palaemonetes* y miembros de la familia tropical y subtropical Atyidae), y algunos cangrejos. Estos últimos están representados por la familia Potamonidae distribuida ampliamente en todo el mundo (*Potamon edulis* que se encuentra en los ríos de Italia, Grecia y Africa del Norte), y por unos pocos grápsidos. El pequeño grápsido de Jamaica, *Metopopaulias*, se halla solamente en aguas que contienen bromeliáceas. Hay muchos decápodos, especialmente cangrejos, que pueden tolerar agua dulce o muy salobre, pero que deben regresar al agua salada para criar. Pertenecen a esta categoría el cangrejo mitón de China, *Eriocheir*, que se encuentra en los ríos y arrozales de Asia y que llegó a los ríos de Europa, introducido probablemente en el lastre de los barcos. Otra especie de este tipo es el braquiuro *Rhithropanopeus*, de la costa Este de América, que vive en agua salada y zanjas de agua dulce. Este animal llegó al norte de Europa y bahía de San Francisco, siguiendo probablemente la misma vía que *Eriocheir*. Muchas especies

de *Uca* viven en pantanos y esteros de aguas muy salobres. *Callinectes sapidus* es completamente eurihalino y se encuentra en estuarios y bahías salobres.

Los cangrejos de río integran el único grupo entre todos los decápodos dulceacuícolas y de aguas salobres cuyas glándulas de las antenas se sabe desempeñan un papel en la osmorregulación. El cangrejo de río excreta una orina hiposmótica con relación a su sangre, en contraste con la orina isosmótica producida por los cangrejos dulceacuícolas *Potamon* y *Eriocheir*. Las branquias que absorben activamente sal del medio acuoso conservan la regulación única en los cangrejos eurihalinos de agua dulce.

Muchos cangrejos terrestres y anfibios pueden conservar el agua mediante secreción de orina hiperosmótica con la sangre. Se produce orina tanto más concentrada cuanto mayor fue la resorción de agua por las glándulas de las antenas.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. Las langostas y cangrejos de río poseen el número más elevado de ganglios ventrales no fusionados; solamente están fusionados los dos primeros ganglios torácicos con los subesofágicos, quedando sin fusionar seis ganglios torácicos y seis abdominales. Los ganglios ventrales, en otros grupos, muestran diversos grados de fusión adicional, culminando en los braquiuros, en los cuales todos los ganglios abdominales han emigrado hacia adelante para fusionarse con los ganglios torácicos, y formar una masa ventral única.

Se observa en los decápodos un sistema nervioso visceral bien desarrollado. Un solo nervio cerebral posterior y un par de nervios procedentes de las comisuras esofágicas brindan un plexo nervioso a las paredes del estómago. El corazón está inervado por un sistema local, y además por fibras reguladoras procedentes del sistema central. Los cuerpos celulares del sistema local están concentrados en un ganglio cardiaco en la pared dorsal del corazón. Los nervios reguladores constan de un solo par de fibras inhibidoras que tienen su origen en los ganglios subesofágicos, y de dos pares de fibras excitadoras que nacen un poco por detrás a lo largo del cordón ventral. Estas tres fibras se unen a cada lado como un solo nervio antes de entrar en la pared del corazón y adherirse al ganglio cardiaco.

Aunque existen algunos decápodos ciegos, sobre todo entre especies de las profundidades y en cangrejos de río residentes en cuevas, suelen estar bien desarrollados los ojos compuestos. El pedúnculo ocular está compuesto de dos o rara

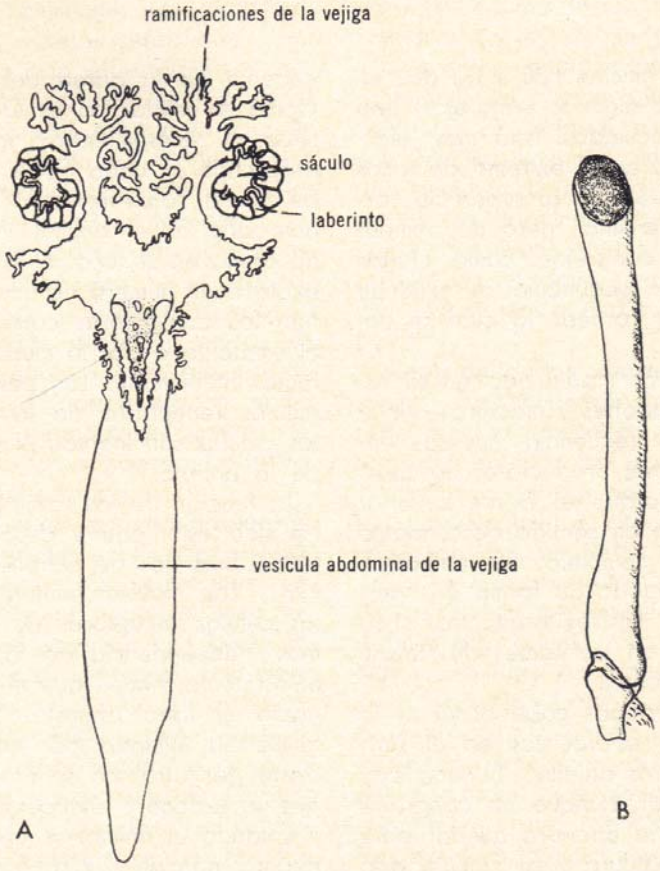


FIG. 14-65. A, Sistema excretorio del cangrejo ermitaño, *Eupagurus* (vista dorsal). (Según Marchal, tomado de Calman.) B, Ojo del cangrejo, *Macrophthalmus*, con un largo pedúnculo. (Según Calman.)

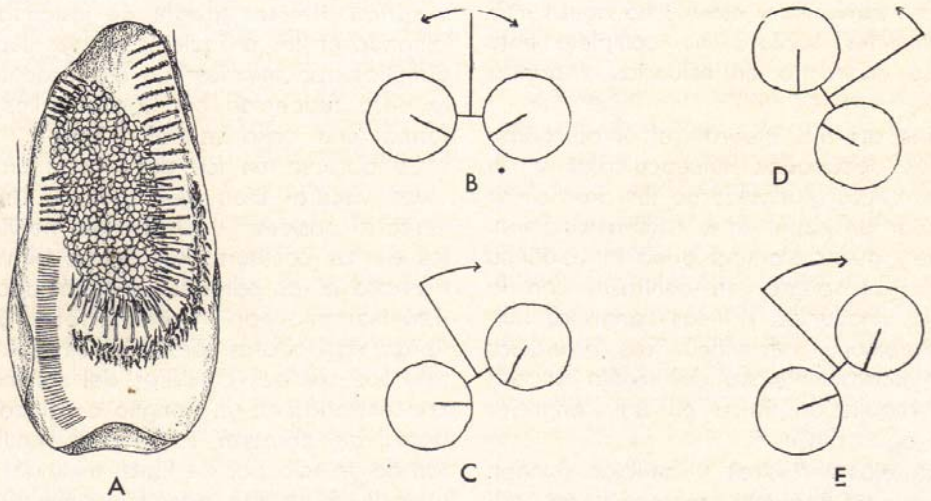


FIG. 14-66. *A*, Estatocisto de la langosta norteamericana, *Homarus americanus* (en la que se ha resecado la pared dorsal). Nótense las cuatro hileras en forma de media luna de pelos sensoriales; las tres más internas están en contacto con el estatolito. Adviértase también la hilera de pelos largos delicados (parte izquierda inferior de la figura), que no guardan relación con el estatolito. La abertura del estatocisto al exterior se halla más a la izquierda del borde de la ilustración. (Según Cohen, tomado de Cohen, y Dijkgraaf.) *B* a *E*, Función del estatocisto. El círculo representa la cámara del estatocisto con piso inclinado 30 grados (barra). El estatocisto derecho corresponde al lado izquierdo del lector. *B*, Dispositivo de contrabalanceo de dos estatocistos cuando el animal se halla en posición horizontal normal. *C*, Cuando se gira al animal 30 grados a la derecha, se coloca en posición horizontal el piso del estatocisto derecho inclinándose 60 grados el correspondiente al estatocisto izquierdo. Los impulsos iniciados por el estatocisto izquierdo hacen que el animal gire hacia atrás y a la izquierda (flecha). *D*, Cuando se gira al animal a la izquierda el piso del estatocisto derecho se inclina 90 grados, y los impulsos iniciados hacen que el animal gire hacia atrás y a la derecha. *E*, Cuando el animal gira a la derecha, la posición más inclinada del piso del estatocisto izquierdo hace que domine el derecho, y el animal gira hacia atrás y a la izquierda. (*B* a *E*, muy modificadas según Schöne.)

vez tres segmentos, y es mucho más móvil que en los demás crustáceos. En algunos cangrejos, uno de los segmentos pedunculados está muy alargado, y los ojos situados en el extremo de tallos sumamente largos (fig. 14-65, *B*). La superficie corneal es con frecuencia terminal, pero no siempre ocurre así. En algunos cangrejos, como ciertas especies de *Ocypode*, el pedúnculo se extiende más allá de la superficie corneal, la cual se enrolla alrededor del tallo.

El caparazón suele estar modificado en la región de los ojos. En camarones y macruros, dicho caparazón presenta con frecuencia muescas encima del ojo. Los camarones productores de chasquido se caracterizan porque el borde anterior del caparazón ha crecido en sentido descendente y cubierto los ojos por completo. Sin embargo, tal borde es bastante delgado de forma que permite percepción de luz. En los braquiuros, hay tres órbitas transversales en las cuales descansan los ojos cuando no funcionan.

En casi todos los decápodos cabe observar la presencia de un par de estatocistos en el segmento basal de las primeras antenas. El saco está siempre abierto al exterior, aunque en cangrejos y algunas otras especies la abertura queda reducida a una pequeña hendidura y su función está impedida. El estatolito puede estar compuesto de granos finos de arena unidos por secreción procedente de la pared del estatocisto (fig. 14-66). Como el estatocisto es una invaginación ectodérmica, su revestimiento a lo largo del estatolito se desprende en cada muda. Los estatolitos en grano de arena son substituidos cuando la cabeza es enterrada, o el animal inserta realmente granos de arena en el saco. A lo largo del piso del saco existe buen número de hileras de pelos sensoriales con los cuales está conectado en forma directa el estatolito o por lo menos se encuentra en contacto intermitente. Los pelos tienen su origen en células receptoras de la pared del saco, y estas células son inervadas por una rama del nervio de la antena.

La función de los estatocistos de los decápodos ha sido estudiada y dilucidada con gran detalle en los trabajos de Schöne (1951) y Cohen (1955, 1961). Los impulsos ininterrumpidos procedentes de las células receptoras de un estatocisto, con entera independencia de la atracción ejercida por el estatolito, hacen que el animal gire o se incline hacia el lado opuesto. Sin embargo, como la tendencia iniciada por un estatocisto se contrarresta por otro, no se produce rotación a menos que se lesione o extirpe el estatocisto.

Cuando el animal se encuentra en posición horizontal normal, el piso o fondo del estatocisto se halla inclinado unos 30 grados, lo cual produce tracción gravitacional medial sobre el estatolito.

Esta tracción estimula las células receptoras para iniciar impulsos adicionales que hagan girar al animal, pero de nuevo un estatocisto compensa al otro (fig. 14-66, *B*). Si se gira e inclina al animal 30 grados al lado derecho, el piso del estatocisto derecho se coloca en posición horizontal, y el estatolito no ejerce tracción sobre los pelos del mismo. Sin embargo, el piso del estatocisto izquierdo está ahora inclinado 60 grados y los impulsos iniciados por sus células receptoras hacen que el animal gire en dirección opuesta, esto es, regrese a la posición horizontal (fig. 14-66, *C*). La estimulación de las células receptoras por el estatolito es máxima cuando el piso o fondo del estatocisto se halla en posición vertical o inclinado 90 grados (fig. 14-66, *D*). Cuando se hayan inclinado los pisos de ambos estatocistos, aquél en que las células receptoras sean más estimuladas domina al otro (fig. 14-66, *E*).

Los estatocistos de casi todos los camarones, así como de muchos miembros del suborden Reptantia, son simples sacos. Existen estatocistos más complejos en cangrejos y en algunos macruros y anomuros. La invaginación del estatocisto en cangrejos es profunda e irregular, y puede contener un compartimiento en forma de laberinto, así como una cámara estatocística. En formas de estatocistos de tal complejidad, estos órganos no sólo indican la posición gravitacional del animal, sino también su posición respecto al movimiento. Los receptores de rotación dan origen a pelos sensoriales libres especiales, no asociados con el estatolito y que son estimulados por el movimiento del líquido en el interior de la cámara del estatocisto cuando se mueve el animal (fig. 14-66, *A*). El mecanismo, por lo tanto, es enormemente parecido al de los conductos semicirculares en los vertebrados.

Unos cuantos decápodos poseen estructuras especiales para producir ruido, pero no se sabe de ninguno que pueda oír en el sentido de poseer receptores especiales para descubrir ondas de presión transmitidas por agua o aire. Algunas especies pueden descubrir sin duda alguna ondas de presión por medio de receptores táctiles generales, y probablemente todas puedan identificar vibraciones a través del substrato.

El mecanismo más frecuente para la producción de ruido chirriante o estridor, es el roce de una parte del cuerpo con otra. Los camarones fantasma *Ocypode* producen un ruido de lima, rechinido o zumbido por el roce de una hilera de tubérculos situada en el lado interno de una mano contra una protuberancia localizada en el segundo segmento del mismo apéndice (fig. 14-67). El ruido seguramente sirve para advertir a otros individuos que no entren en su madriguera. Cuando menos algunas especies de *Uca* también estridulan cuando otro cangrejo penetra en su guarida. En *Uca*, el ruido depende del roce del quelípodo contra la parte delantera del caparazón. Ciertas

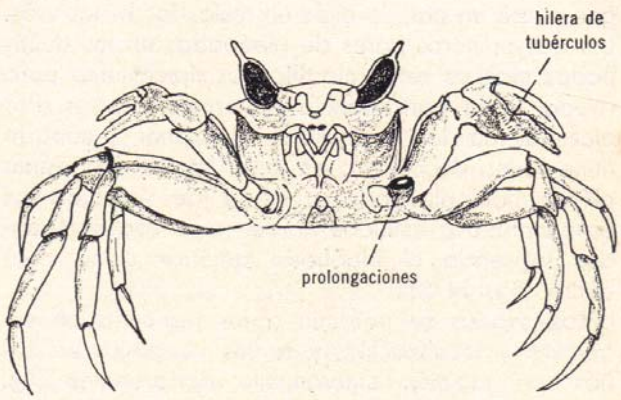


FIG. 14-67. Cangrejo fantasma, *Ocypode*, mostrando el mecanismo de producción de ruido. (Según Schmitt).

especies de langostas espinosas, *Panulirus*, utilizan las segundas antenas para hacer un ruido que se ha comparado al de una sierra que lima o al rechinido del cuero.

El ruido de chasquido producido por algunos camarones es muy audible y se percibe fácilmente cuando el animal está en el agua o en rocas rompeolas durante la marea baja.

Luminiscencia. Diecisiete géneros de camarones incluyen especies que sabemos son luminiscentes. Los órganos productores de luz son casi siempre fotóforos que pueden aparecer en cualquier parte del cuerpo, incluso en el techo de la cámara branquial (como en *Sergestes*). Entre las especies luminiscentes mejor conocidas destacan las que pertenecen al género *Sergestes*, una de las cuales, *Sergestes challengeri*, posee 150 órganos luminosos. Muchas especies de este género poseen un tipo peculiar de fotóforo interno formado a partir de células modificadas de los túbulos de las glándulas digestivas. Algunos camarones luminiscentes arrojan en el agua una secreción luminosa que procede de las glándulas situadas en las mandíbulas.

Reproducción y desarrollo. Los testículos apareados se encuentran primariamente en el tórax, pero pueden extenderse en dirección posterior a la parte anterior del abdomen. En los cangrejos ermitaños pagúridos, los testículos son enteramente abdominales, y situados ambos en el lado izquierdo. En casi todos los decápodos, cada testículo se halla provisto de buen número de divertículos, y está generalmente en comunicación con el miembro opuesto. Los espermatozoos pueden ser transmitidos en forma de espermatóforos, en cuyo caso la porción más distal del conducto espermático es glandular y modificada para la formación del espermatóforo. El extremo terminal del conducto espermático es un tubo muscular eyaculador, que generalmente se abre sobre la coxa o en la membrana articular situada entre la coxa y el esternón. En algunos cangrejos ermitaños, se observa un solo pene tubular, mientras

que existe un par de ellos en todos los braquiuros. Los dos primeros pares de pleópodos en los decápodos machos están modificados típicamente para ayudar a la transferencia de espermatozoos. Por ejemplo, en los braquiuros el primer pleópodo tiene forma de cilindro en cuyo interior se adapta el segundo pleópodo a modo de émbolo. Los espermatozoos emitidos por el pene son bombeados siguiendo el pleópodo anterior como conducto (fig. 14-68).

Los ovarios se parecen a los testículos en estructura y localización, y en los cangrejos ermitaños son también enteramente abdominales (fig. 14-61, *A*). Los oviductos suelen estar modificados y se abren en las coxas. Sin embargo, en los braquiuros (salvo las familias primitivas Raninidae y Dromiidae), el extremo terminal de cada oviducto se halla modificado y convertido en vagina y receptáculo seminal glandular para la recepción del pene. En muchos otros decápodos se observa un receptáculo seminal mediano, que se abre separadamente al exterior, y que tiene forma de bolsa ventral creada por las prolongaciones del último o los dos últimos esternitos torácicos.

En muchas especies de decápodos cabe observar considerable dimorfismo sexual. Es sobre todo notable en algunos cangrejos del género *Uca*, por ejemplo, en los cuales una pinza del macho es muy grande, en contraste con las dos pequeñas pinzas de la hembra. Estos cangrejos desarrollan una conducta complicada de cortejo, durante la cual el macho moviliza su gran pinza o hace señales con ella a manera de semáforo. Cada especie sigue una modalidad distinta de movimiento. En los rituales más complicados, el cortejo puede implicar también la práctica de reverencias y la aplicación de golpes secos en el suelo con su formidable pinza. Al final del ritual de galanteo, trata el macho de asir y copular con la hembra o, como en *Uca pugilator* y *U. annulipes*, la atrae hacia su madriguera.

En muchos decápodos, incluyendo el cangrejo azul *Callinectes*, *Carcinus* del Pacífico, el cangrejo comestible europeo *Cancer pagurus* y la langosta *Homarus*, el apareamiento tiene lugar tan sólo inmediatamente después de la muda preadulta de la hembra. En *Callinectes*, *Carcinus* y *Cancer*, el macho comparece antes de la muda. La hembra de *Cancer pagurus* lleva al macho de un lado a otro sobre su dorso durante tres a veintiún días antes de la muda. En *Callinectes* y *Carcinus*, la hembra es llevada por el macho.

Durante la copulación en cangrejos, la hembra queda situada debajo del macho, o en posición inversa, con ambas superficies ventrales en contacto. El primer par de pleópodos, que conduce los espermatozoos, se inserta en las aberturas de la hembra.

En los miembros del suborden Natantia cada individuo durante la copulación suele estar orientado en ángulo recto con respecto a su compañera, y con las regiones genitales de ambos en íntimo contacto. Al apareamiento puede preceder la práctica de caricias por parte del macho. Así, vemos que el macho del cangrejo de río voltea a la hembra y prende los quelípodos de ella con los suyos. Los dos primeros pares de pleópodos descienden entonces hasta un ángulo de 45 grados, siendo mantenidos en esta posición por uno de los últimos pares de patas (plegadas debajo de los pleópodos).

En el cangrejo de río que posee receptáculos seminales, los extremos de los primeros pleópodos



FIG. 14-68. Organos copuladores del cangrejo braquiuro, *Ranina*. La estructura en forma de pezón delante del extremo de la aguja de disección es el pene y situada inmediatamente encima se observa la base del segundo pleópodo copulador, el cual se prolonga en el interior del primer pleópodo cilíndrico. Los dos pleópodos están dirigidos hacia la depresión esternal cubierta por el abdomen y descansan en la misma.

se insertan en la cámara, y los espermatozoos fluyen por surcos existentes en los mismos. La copulación en las langostas es muy parecida a la indicada en el cangrejo. Cuando no existe receptáculo seminal los espermatozoos son transmitidos como espermatóforos, los cuales se fijan al cuerpo de la hembra, sobre todo en las bases de los dos últimos pares de patas, apareciendo con frecuencia como "manchas de alquitrán" en las hembras de las langostas espinosas *Panulirus*.

Las maniobras de cortejo y copulatorias son particularmente interesantes en los anomuros. Algunos cangrejos topo machos son pequeños y neoténicos, y poseen un cojín adhesivo o algún otro medio para pegarse al caparazón de la hembra. Los espermatozoos son emitidos en una cinta gelatinosa poco antes de la puesta del huevo. Muchos cangrejos ermitaños enganchan a las hembras, más pequeñas, con un quelípodo y las arrastran en diversas direcciones. El apareamiento tiene lugar tan pronto como la hembra completa su muda preadulta, y ambos animales permanecen en el interior de sus conchas.

La puesta de huevos se produce poco después de la copulación en las formas que carecen de receptáculos seminales, pero cuando los espermatozoos se depositan en dichos receptáculos, los cuales suelen estar cerrados y obstruidos por el semen, dicha puesta puede no tener lugar hasta algún tiempo después.

Los camarones peneidos depositan sus huevos directamente en el agua del mar o los transportan por breves periodos. En todos los demás decápodos los huevos después de su expulsión son fijados típicamente a los pleópodos por una substancia cementosa que deriva de la membrana del huevo, y que por lo tanto no es secretada por el urópodo o las glándulas abdominales como generalmente se cree.

La fecundación es quizá interna en los braquiuros, pero en la mayor parte de los decápodos los huevos son fecundados probablemente en el momento de la puesta. En el cangrejo de río la hembra se coloca sobre su dorso y ondula el abdomen bastante hacia adelante, creando una cámara en cuyo interior los huevos son impulsados por una corriente de agua producida por el movimiento de los pleópodos. En los cangrejos de mar el abdomen generalmente muy flexionado se levanta en grado considerable para permitir la incubación, y los huevos nuevamente puestos aparecen como una masa anaranjada brillante, llamada a veces esponja.

La etapa de maduración varía notablemente. En algunos peneidos que no incuban y en el camarón sergéstido, los huevos maduran como larvas nauplio, metanauplio o protozoea, pero en casi todos los demás decápodos marinos, la maduración tiene lugar en la etapa zoea o protozoea. En el cuadro 14-2 se indican los nombres especiales con que se designan las etapas zoea y poslarva de los diferentes grupos de decápodos. Las larvas de decápodos han sido bellamente descritas e ilustradas por Gurney (1942) para la Real Sociedad de Londres.

Las etapas larvarias de los cangrejos son particularmente interesantes. La zoea se reconoce fácilmente por la presencia de una espina rostral muy larga, y a veces por un par de espinas laterales derivadas del borde posterior del caparazón (fig. 14-69, *A*). La etapa poslarvaria, llamada megalopa, resume el ancestro macruro de este grupo, pues el abdomen es grande, no flexionado y portador de la dotación completa de apéndices

Cuadro 14-2. Tipos de desarrollo posembrionario y de larva en los decápodos

Grupo	Desarrollo posembrionario	Larvas
Suborden Natantia		
Familia Penaeidae	Ligeramente metamórfico	Nauplio → protozoea → misis → mastigopus (zoea) (poslarva)
Familia Sergestidae	Metamórfico	Nauplio → elafocaris → acantosoma → mastigopus (protozoea) (zoea) (poslarva)
Sección Caridea	Metamórfico	Protozoaea → zoea → parva (poslarva)
Sección Stenopodidea	Metamórfico	Protozoea → zoea → poslarva
Suborden Reptantia		
Sección Macrura		
Superfamilia Scyllaridea	Metamórfico	Phyllosoma → puerulus, nisto o pseudibaccus (zoea) (poslarva)
Superfamilia Nephropsidea	Ligeramente metamórfico	Misis → poslarva (zoea)
Sección Anomura	Metamórfico	Zoea → glaucotöe en pagúridos, grimotea (poslarva)
Sección Brachyura	Metamórfico	Zoea → megalopa (poslarva)

(Según Waterman y Chase. *En* T. H. Waterman (dir.): *Physiology of Crustacea*. Vol. 1, 1960).

DIVISION BIBLIOTECAS Universidad del Valle

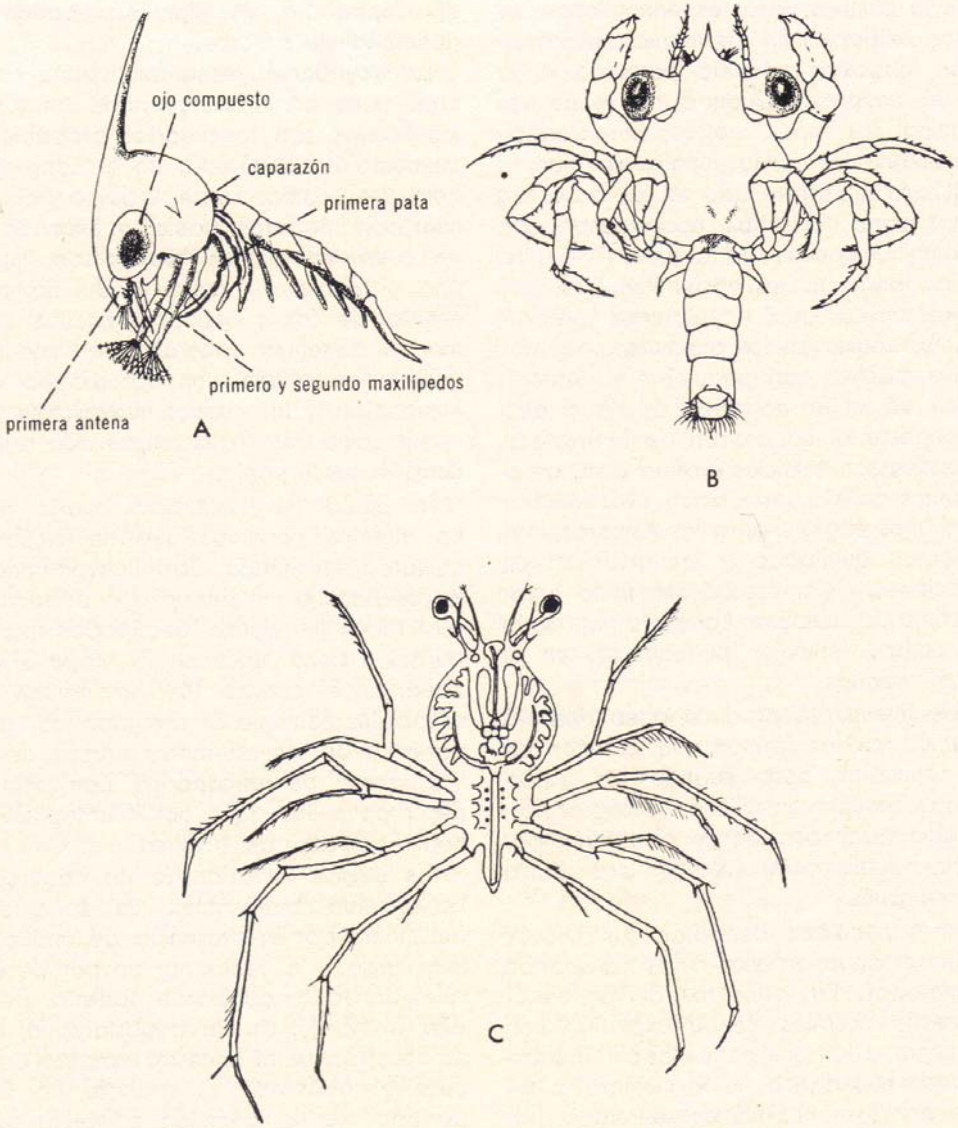


FIG. 14-69. Larva de decápodo. A, Larva zoea del cangrejo, *Atelecyclus*. (Según Lebour, tomado de Kaestner.) B, Larva megalopa del cangrejo azul, *Callinectes*. (Según Churchill, tomado de Waterman y Chace.) C, Larva Phyllosoma (zoea) de la langosta espinosa, *Palinurus*. (Según Claus, tomado de Kaestner.)

(figura 14-69, *B*). En los decápodos estrictamente dulceacuícolas no suele haber etapas larvarias. Las formas que residen en aguas salobres e inmigrantes de ríos, como *Eriocheir*, regresan a aguas más saladas para la cría. En forma análoga, en los anomuros y braquiuros terrestres se produce el desarrollo en el mar. Así vemos que la hembra emigra a la costa y permanece en el agua, en cuyo momento las zoeas maduran y son liberadas. Los cangrejos potamónidos, que son terrestres o anfibios, vuelven al agua dulce para criar, aunque carecen de etapas larvarias libres.

Significación económica. Los decápodos igualan o sobrepasan a los moluscos bivalvos en importancia como fuente alimenticia para el hombre, y los dos grupos juntos comprenden la llamada industria de los mariscos. En Estados Unidos los camaroneros comerciales se hallan concentrados primariamente a lo largo de la costa sudeste del Atlántico y en el Golfo de México. Casi todas las especies capturadas pertenecen al género *Penaeus*.

Los camarones se pescan rastreando, para lo cual el barco remolca una red muy larga en forma de **V**, cada una de cuyas ramas se conecta con cables a la embarcación, mientras el vértice forma una bolsa. En la costa del Atlántico meridional, los barcos camaroneros suelen tomar posición al atardecer a una milla de la costa más o menos y comienzan a rastrear en la mañana muy temprano. Las redes son remolcadas a cierta distancia del fondo y lentamente durante media a una hora, lo que depende del volumen de la redada. Además de camarones, caen siempre en las redes otros

animales marinos llamados "hojarasca" por los pescadores. En el Golfo de México efectúan la pesca más lejos de la costa y pueden transcurrir varios días o semanas antes de que regrese a puerto el barco rastreador.

En la costa de América del Norte se utilizan como alimentos tres especies de langosta. La correspondiente a la costa Este, llamada *Homarus americanus*, se encuentra desde Labrador a Carolina del Norte, pero no es muy frecuente en su parte meridional. Estas especies poseen quelípodos enormes, muy ricos en carne, ya que tienen tanta como el abdomen, o "cola". *Homarus* puede alcanzar enormes tamaños; un ejemplar capturado en 1934 pesó 20 kilos aproximadamente.

A cierta distancia del Golfo y de las costas del Pacífico, utilizan como alimento especies de la langosta espinosa *Panulirus*. El cuerpo de este animal está cubierto de espinas, y en oposición a *Homarus* las primeras patas se parecen a las restantes, es decir, no adoptan formas de pinzas. Las colas que se ofrecen en los mercados suelen pertenecer a langostas espinosas; muchas de las colas congeladas que se venden son embarcadas en Africa. Las langostas tienen hábitos ocultos y llevan vida nocturna, escondiéndose durante el día. Los animales son capturados en trampas u ollas, en las cuales entran las langostas como a un refugio.

El cangrejo nadador portúnido *Callinectes sapidus*, o cangrejo azul, es el más importante entre los mismos desde el punto de vista comercial, y se encuentra en la costa Este de Estados Unidos y en el Golfo. Suele pescarse en aguas superficiales con trampa o sedal, pero los pescadores profesionales los capturan en grandes números recurriendo al rastreo. En la costa occidental y en Europa, se utilizan como alimento especies del cangrejo no nadador *Cancer*, que pescan también mediante el método de rastreo.

RESUMEN SISTEMATIZADO DEL ORDEN DECAPODA

Suborden Natantia. Cuerpo más o menos comprimido; el primer segmento abdominal no es más pequeño que los segmentos más posteriores. Rostrum bien desarrollado y comprimido; escamas de las antenas voluminosas. Cualquiera de los tres primeros pares de patas puede ser grande y quelado; los otros son relativamente pequeños y delgados. Los pleópodos están bien desarrollados y adaptados para nadar. Incluye todos los camarones.

Sección Penaeidea. Pleura abdominal del segundo segmento no superpuesta a la del primero. Las terceras patas generalmente queladas, pero no más pesadas ni fuertes que las primeras. Branquias dendrobranquiadas. *Penaeus, Sergestes, Leucifer.*

Sección Caridea. Pleura del segundo segmento abdominal superpuesta a la del primero. Terceras patas no queladas. Branquias filobranquiadas. Pertenece a esta sección el mayor número de miembros del suborden Natantia. Incluyen el camarón de la arena, *Crangon;* el camarón productor de chasquido, *Alpheus;* y especies marinas, de aguas dulces y salobres, *Palaemonetes; Palaemon; Hippolyte, Benthesicymus.*

Sección Stenopodidea. Pleura abdominal del segundo segmento no superpuesta a la del primero. Los tres primeros pares de patas quelados y cuando menos un miembro del tercer par más fuerte que los dos primeros. Branquias tricobranquiadas. *Stenopus.*

Suborden Reptantia. Cuerpo más o menos aplanado en sentido dorsoventral; el primer segmento abdominal más pequeño que los segmentos posteriores. Rostrum deprimido. Segundo y tercer par de patas nunca más fuertes que el primero. Primer par generalmente en forma de grandes quelípodos. Otras extremidades adaptadas para reptar. Pleópodos, cuando existen, no adaptados especialmente para nadar.

Sección Macrura. Abdomen extendido y bien desarrollado. Urópodos y telson grandes.

Superfamilia Eryonidea. Rostrum pequeño o ausente. Primer segmento de las segundas antenas no fusionado con el epistoma. Primeros cuatro pares de patas quelados. Caparazón ancho y deprimido. Marinos, generalmente de aguas profundas. *Polycheles.*

Superfamilia Scyllaridea. Rostrum pequeño o ausente. Primer segmento de las segundas antenas fusionado con el epistoma; primeros pares de patas no quelados; marinos. Langostas espinosas y españolas. *Panulirus, Jasus, Scyllarus, Ibacus.*

Superfamilia Nephropsidea. Caparazón cilíndrico con rostrum bien desarrollado. Primeros tres pares de patas quelados; primer par típicamente en forma de quelípodos fuertes y pesados. Incluye las langostas Homaridae: *Homarus, Nephrops;* y el cangrejo de río *Astacus, Cambarus.*

Superfamilia Thalassinidea. Caparazón comprimido. Primer par de patas en forma de quelípodos, pero no simétricos; tercer par no quelado (debido a la diferente naturaleza de las primeras y terceras patas, este grupo se sitúa frecuentemente entre Anomura). Camarones marinos excavadores. *Thalassina, Callianassa, Upogebia.*

Sección Anomura. Abdomen normal pero con reflexión hacia abajo del tórax; o asimétrico, blando y con torsión; o secundariamente casi simétrico. Pleura y cola en abanico normal, reducida o ausente. Terceras patas nunca queladas. Quintas patas reducidas y volteadas hacia arriba; en las

formas de tipo cangrejo, existen ojos situados internamente en relación con las antenas.

Superfamilia Galatheidea. Formas parecidas a cangrejos con abdomen simétrico flexionado debajo del tórax. Cola en abanico bien desarrollada. Rostrum casi siempre bien desarrollado. Caparazón no fusionado con el epistoma. Primeras extremidades en forma de quelípodos; quintas extremidades en forma de cámaras branquiales. *Galathea, Munida;* los cangrejos porcelánidos *Petrolisthes, Pachycheles, Porcellana, Polyonyx;* la especie dulceacuícola de América del Sur *Aegla.*

Superfamilia Paguridea. Abdomen asimétrico y generalmente blando. Primeras patas en forma de quelípodos. Rostrum pequeño o ausente. Cangrejos ermitaños, *Pagurus, Clibanarius, Eupagurus, Pylopagurus, Pylocheles.* Este grupo incluye también cierto número de formas de aspecto de cangrejo que probablemente derivan en forma secundaria de los cangrejos ermitaños. El abdomen está flexionado debajo del tórax, como en Galatheidea, y bien quitinizado, pero como en los cangrejos ermitaños, el abdomen no es simétrico, y las hembras poseen pleópodos en el lado izquierdo. Incluye los cangrejos del género Litodes (piedra) *Lithodes, Paralithodes* (el cangrejo rey comercial del Pacífico septentrional), *Lopholithodes;* los cangrejos terrestres *Coenobita* (cangrejo ermitaño típico) y *Birgus.*

Superfamilia Hippidea. Abdomen simétrico flexionado debajo del tórax. Rostrum reducido o ausente. Cefalotórax más o menos cilíndrico. Primeras patas queladas o subqueladas en la mayor parte. Marinos en arena y zonas de oleaje. Los congrejos de la arena o topos *Hippa, Emerita Blepharipoda, Lepidopa, Albunea.*

Sección Brachyura. Abdomen reducido y fuertemente flexionado debajo del tórax. Caparazón fusionado con el epistoma; primeras patas en forma de quelípodos potentes; terceras patas nunca queladas. Ojos casi siempre laterales a las segundas antenas. Cangrejos verdaderos.

Subsección Gymnopleura. Cangrejos excavadores primitivos con caparazón más o menos trapezoidal o alargado; primeras patas subqueladas, y algunas o todas las patas restantes aplanadas y dilatadas para excavar. *Ranina.*

Subsección Dromiacea. Braquiuros primitivos; marinos. Ultimo par de patas con frecuencia dorsales en posición y modificadas para sostener objetos sobre el animal. El caparazón casi nunca más ancho que largo; existen urópodos, pero atróficos. En las hembras, el esternón surcado profunda y complejamente; aberturas genitales sobre las coxas. *Dromia, Hypoconcha.*

Subsección Oxystomata. Ultimo par de patas normal o modificado como en Dromiacea. Armazón bucal triangulada; urópodos ausentes. Aberturas reproductoras femeninas sobre el esternón. Marinos. *Dorippe;* la especie *Calappa; Lithadia.*

Subsección Brachygnatha. Armazón bucal cuadrada, y último par de patas no modificado en tamaño ni posición. Aberturas genitales femeninas sobre el esternón.

Superfamilia Brachyrhyncha. Caparazón no estrechado en la parte anterior. La forma del cuerpo redondeada, transversalmente oval o cuadrada. Seudorrostrum muy pequeño o ausente. Orbitas bien desarrolladas. Esta superfamilia incluye la mayor parte de los cangrejos: Corystidae, *Corystes.* Los cangrejos cáncer Cancridae, Cancer, Pirimela. Los cangrejos nadadores Portunidae, *Portunus, Callinectes, Carcinus, Arenaeus, Ovalipes.* Los cangrejos dulceacuícolas Potamonidae, *Potamon, Pseudothelphusa.* Los cangrejos del lodo Xanthidae, *Xantho, Menippe* (cangrejo piedra), *Pilumnus, Rhithropanopeus, Panopeus, Neopanopeus, Eurypanopeus.* Los cangrejos guisante comensales Pinnotheridae, *Pinnotheres,* Pinnixa, *Dissodactylus.* Los cangrejos anfibios, Ocypodidae, *Ocypode* (cangrejos fantasma), *Uca, Dotilla.* Cangrejos terrestres, anfibios, dulceacuícolas o marinos Grapsidae, *Geograpsus, Grapsus, Pachygrapsus, Planes, Sesarma, Eriocheir* (cangrejo mitón de la China), *Aratus, Metaplax, Metopopaulias.* Los cangrejos de tierra Gecarcinidae, *Cardisoma, Epigrapsus, Gecarcoidea, Gecarcinus, Ucides.* Los cangrejos coral Hapalocarcinidae, *Hapalocarcinus, Cryptochirus, Troglocarcinus.*

Superfamilia Oxirhyncha. Caparazón no eschado anteriormente en un seudorrostrum. Forma del cuerpo, triangular. Orbitas incompletas. Marinos. Camarones araña y decoradores, *Maja, Inachus, Macrocheira, Hyas, Libinia, Pelia, Parthenope, Pugettia, Loxorhynchus.*

Migración vertical en los crustáceos

En ningún otro animal acuático se manifiesta con tanta frecuencia el fenómeno de la migración vertical, ni tampoco en ningún otro se ha estudiado con mayor extensión que en los crustáceos. Se observa tal movimiento en algunos representantes de casi todos los órdenes, y es sobre todo frecuente entre cladóceros, copédodos calánidos, y eufausiáceos. Pueden emigrar los adultos, las etapas larvarias, o ambos. Por ejemplo, la especie antártica *Euphausia superba* vive en la superficie en las etapas de adolescencia, y la larva nauplio permanece en aguas profundas; las etapas larvarias posnauplio suelen emigrar.

Casi siempre, el movimiento migratorio vertical sigue un tipo diurno, como en el copépodo *Calanus finmarchicus.* Pocas horas antes de ponerse el sol, el animal comienza a desplazarse hacia arriba partiendo de las aguas profundas que ocupó durante el día para acumularse a un nivel superior hacia el final de la tarde. Cerca de la medianoche comienza el descenso que es brevemente interrumpido al amanecer por un movimiento

ligero ascendente, después del cual continúa el descenso hasta la profundidad diurna normal.

Se registran muchas variaciones en el patrón típico que acabamos de describir. El ascenso y el descenso pueden ocurrir antes o después, o incluso puede invertirse, como en el copépodo *Acartia clausii*, y el eufausiáceo *Nyctiphanes couchii*, cuyo movimiento ascendente ocurre durante el día y el descendente en la noche. También son frecuentes variaciones estacionales.

En los crustáceos más voluminosos, el movimiento ascendente y descendente es probablemente cinético, esto es, por intervención de la actividad locomotora del animal. En los más pequeños, el descenso es, en parte al menos, una inmersión pasiva, especialmente en cierto número de copépodos y cladóceros, en los cuales el animal tiende a orientarse verticalmente.

La distancia recorrida varía considerablemente, y depende en primer término de la capacidad natatoria del animal. Los crustáceos más grandes, como camarones y eufausiáceos, pueden recorrer distancias hasta de 600 a 1 000 metros. Los pertenecientes a grupos más pequeños, como copépodos y cladóceros, tienen un radio de acción migratorio de 30 a 150 metros. Aunque la posición superior suele ser en la superficie, pueden quedar a niveles inferiores. Por ejemplo, las especies batipelágicas rara vez ascienden a un nivel superior a 200 m por debajo de la superficie.

Para casi todos los crustáceos, la luz constituye factor de control de primer orden en la migración vertical. Los animales son fotopositivos a ciertas intensidades de luz, con más frecuencia luz tenue, y tienden a permanecer a un nivel en que las condiciones luminosas sean óptimas. La gravedad probablemente está implicada sobre todo en la orientación.

Necesitamos todavía mucho para conocer el valor exacto de la migración vertical diurna en los animales. Se sostiene generalmente que tal movimiento lleva al animal desde la zona de penumbra no productiva al rico estrato fotosintético para alimentarse, en un momento (durante la noche) en que el animal está menos expuesto al ataque de sus enemigos o a lesiones provocadas por la luz intensa.

Cromatóforos, hormonas, ritmos fisiológicos y autotomía

Cromatóforos. Un rasgo característico y en verdad sorprendente del tegumento de muchos malacostráceos es la presencia de cromatóforos. El cromatóforo del crustáceo es una célula provista de prolongaciones arborescentes no contráctiles irradiadas (fig. 14-70, *A*). En el estado de dispersión o estellado fluyen los gránulos de pigmento hacia las prolongaciones, mientras que quedan restringidos al centro de la célula en el estado de contracción o punteado.

Pueden observarse pigmentos de color blanco, rojo, amarillo, azul, pardo y negro. Los pigmentos rojo, amarillo y azul derivan del caroteno que obtienen los animales de la dieta. El pigmento azul, o astaxantina (carotenalbúmina), queda desnaturalizado en presencia de calor, formando el compuesto rojo tan visible en los camarones, langostas y cangrejos cocidos. Como dato curioso, cabe señalar que un solo cromatóforo puede poseer uno, dos, tres, o incluso cuatro tipos de pigmento, cada uno de los cuales tiene capacidad para desplazarse con independencia de los otros. Los cromatóforos de los crustáceos se clasifican así en monocromáticos, bi o dicromáticos y policromáticos.

En general, estos últimos se encuentran sólo en los camarones.

Se observan en general dos tipos de cambios de color. Uno, llamado cambio de color morfológico, implica la pérdida o formación de pigmentos en el interior de los cromatóforos, o cambio en el número de éstos cuando el animal está expuesto a un fondo constante y a una intensidad de luz también constante durante largo tiempo. El otro tipo, llamado cambio de color fisiológico, consiste en una rápida adaptación al color del fondo y deriva de la concentración y dispersión de pigmentos en el interior de los cromatóforos.

El tipo más común de cambio de color fisiológico consiste en un blanqueamiento u obscurecimiento simples. Esta respuesta es típica de muchos cangrejos, algunos pertenecientes al género *Uca*. Sin embargo, muchos crustáceos, especialmente camarones, pueden adaptarse a una amplia gama de colores. El pequeño camarón *Palaemonetes* posee, por ejemplo, cromatóforos tricromáticos con pigmentos azul, amarillo y rojo y por movimiento independiente de estos colores primarios puede adaptarse a cualquier color del fondo, incluso negro. Otras especies poseen capacidades análogas.

Hormonas. El movimiento de los pigmentos del cromatóforo se halla controlado por hormonas elaboradas por un sistema neurosecretor del tallo ocular (o debajo del ojo, cuando los ojos son sésiles) y por el sistema nervioso central (figura 14-70, *B*). Entre los dos ganglios ópticos basales destaca la presencia de un cuerpo glandular llamado glándula del seno, que probablemente sea el centro de liberación de hormonas. Siguiendo el trayecto de diversas fibras nerviosas la glándula del seno recibe secreciones de dos o tres masas de células secretorias situadas en el tallo ocular y de otras partes secretorias del sistema nervioso. Una de estas masas del tallo ocular recibe el nombre de órgano X, y la otra es llamada órgano X de la médula terminal. Este último es

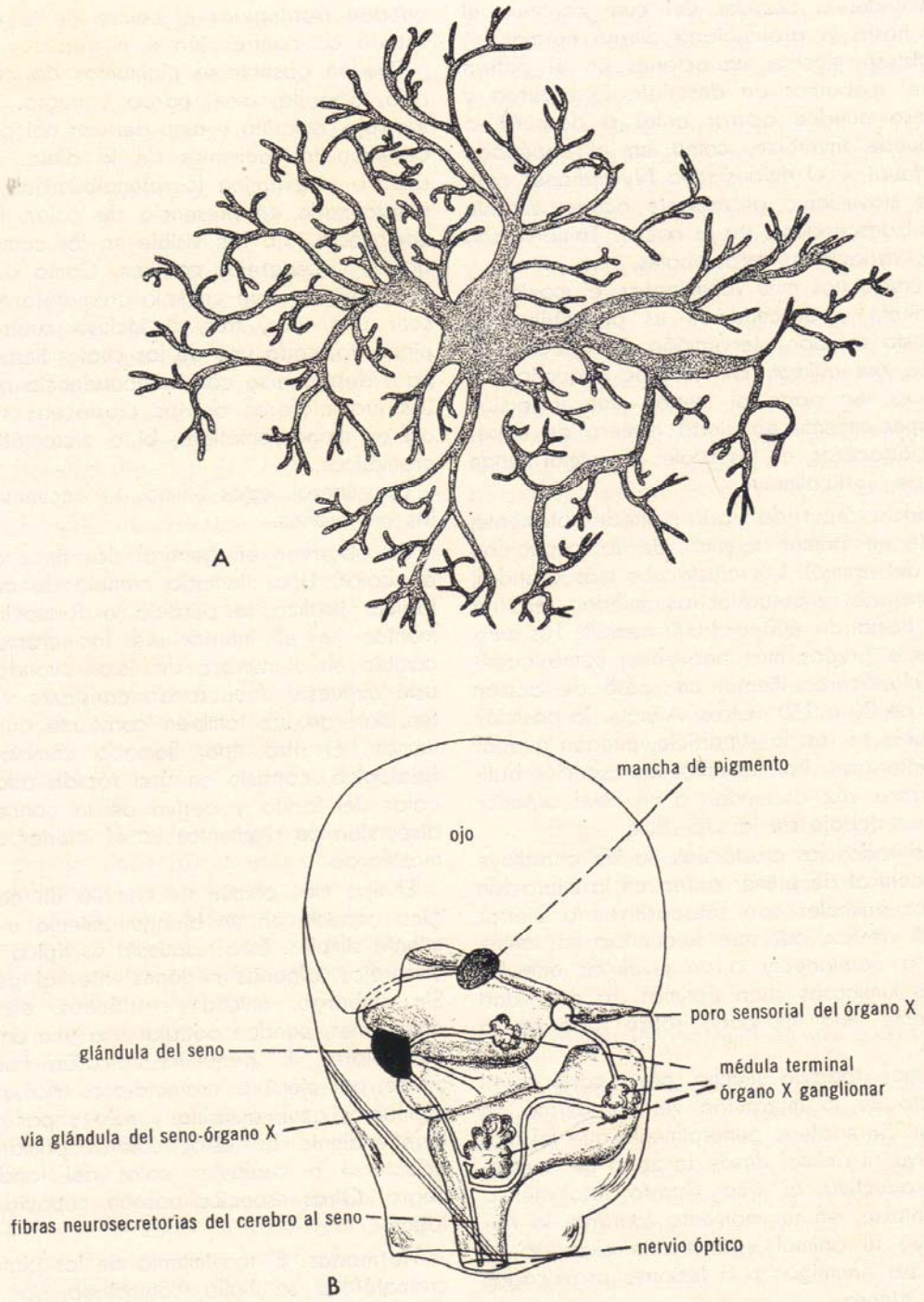


FIG. 14-70. A, Cromatóforo de crustáceo en estado de dilatación. (Según Green.) B, Ojo y tallo ocular del camarón, *Leander*, en el que se aprecian vías y centros neurosecretores. (Según Carlisle y Knowles.)

con toda probabilidad la fuente más importante de hormonas del tallo ocular.

En los camarones (además de *Crangon*), que poseen pigmentos blanco, amarillo, azul y rojo, la extirpación de los tallos oculares produce obscurecimiento del cuerpo por dispersión de los pigmentos rojo y amarillo. Si se inyecta a estos animales, cuyos ojos carecen de tallo, con extracto de glándula del seno, se dispersa el pigmento blanco, y el color del cuerpo blanquea rápidamente. Puede también ocurrir todo lo contrario en cangrejos que poseen pigmentos negro, rojo, amarillo y blanco. La extirpación de los tallos oculares produce blanqueamiento del color del cuerpo, consecutivo a la concentración de los pigmentos negros y dispersión de los blancos. Las inyecciones de extracto de glándula del seno producen obscurecimiento del cuerpo.

El efecto particular del extracto de glándula del seno en los dos grupos es el mismo sea cual sea el origen de dicho extracto. Así, vemos que cuando procede de los camarones produce el mismo obscurecimiento en los cangrejos que el extracto de cangrejo, y. viceversa. Pueden explicarse estos resultados por el hecho de que las glándulas del seno de los decápodos liberan cuando menos dos cromatoforotropinas. Una, llamada hormona Uca de obscurecimiento (UDH) que produce, como su nombre indica, obscurecimiento en los cangrejos; la otra, llamada hormona Palaemonetes de blanqueamiento (PLH) que blanquea el cuerpo de los camarones.

El sistema nervioso central elabora también tres o cuatro cromatoforotropinas. Algunas de ellas producen efectos análogos a los de la glándula del seno; otras al parecer antagonizan a las cromatoforotropinas de dicha glándula.

Las hormonas del tallo ocular no solamente controlan el funcionamiento de los cromatóforos, sino que ejecutan también otros procesos. En diferentes crustáceos cualquier pigmento o combinación de los tres pigmentos retinianos, distal, proximal y de reflexión, puede emigrar en sentido distal o proximal adaptando el ojo a la luz brillante o débil.

Pruebas experimentales indican que el movimiento de los pigmentos retinianos distal y de reflexión cuando menos se hallan bajo el control de las hormonas de la glándula del seno. Así, si inyectamos ejemplares de *Palaemonetes*, cuyos ojos están adaptados a la obscuridad, con extracto de glándula del seno, los pigmentos retinianos distales se desplazan hacia una posición de adaptación a la luz. Se obtienen resultados análogos en cuanto al pigmento distal se refiere en el cangrejo de río *Cambarus*, y en algunos otros decápodos.

Desconocemos todavía, pues, la causa de la migración del pigmento proximal, si bien no parece estar regulada por la glándula del seno, habiéndose planteado dudas respecto a si tal migración se halla sometida en alguna forma a control hormonal.

Los procesos fisiológicos implicados en la muda están regulados por complejas interacciones hormonales. El complejo glándula del seno-órgano X produce tres hormonas: 1) Una que inhibe los diversos procesos fisiológicos involucrados en la preparación para la proecdisis, como por ejemplo el almacenamiento de reservas alimenticias y calcio. Esta hormona es, pues, importante para regular la duración del periodo de intermuda. 2) Una hormona que acelera la proecdisis, una vez que esta etapa se halla en marcha. Esta hormona es también secretada por el sistema nervioso central. 3) Hormona que controla la cantidad de agua tomada durante la ecdisis. La extirpación de los tallos oculares de los cangrejos inmediatamente antes de esta etapa produce aumento netamente anormal de la captación de agua.

Estas tres hormonas seguramente no afectan en forma directa los procesos de muda, pero sí por vía de una hormona u hormonas secretadas por el órgano Y. Este órgano es una masa de células secretorias localizado en ambas maxilas o en la base de las antenas, el cual no es portador de glándulas excretorias. Si se extirpa el órgano **Y** no progresará la muda, aun cuando se inyecten extractos de tallo ocular.

Si bien el sexo en los crustáceos está determinado genéticamente, el desarrollo y función de las gónadas y el de los caracteres sexuales secundarios se hallan bajo control hormonal. Si se extirpa el órgano **Y** antes de la madurez sexual, se compromete gravemente el desarrollo de las gónadas; si el animal es adulto, las gónadas no se afectan en lo absoluto. Todavía no sabemos si estos resultados dependen de la pérdida de una hormona específica elaborada por el órgano **Y** o son causados por una disfunción metabólica general derivada de la ausencia de dicho órgano.

En la hembra de los malacostráceos existe una interrelación hormonal evidente entre el ovario y el complejo glándula del seno-órgano X notablemente parecida a la observada entre el ovario e hipófisis en los vertebrados. La glándula del seno produce una hormona que inhibe el desarrollo de los huevos durante los periodos no reproductivos del año. En el curso de la estación reproductora, disminuye la concentración sanguínea de esta hormona, se inicia el desarrollo de los huevos, y el ovario elabora una hormona, que comienza los cambios estructurales preparatorios para la incubación del huevo, como por ejemplo el desarrollo de cerdas ovígeras en los pleópodos. Estas características aparecen en la muda siguiente.

El desarrollo de los testículos y de los caracteres sexuales masculinos en los malacostráceos está controlado por hormonas elaboradas por una pequeña masa de tejido secretor, llamada glándula andrógena. Se halla situada esta glándula en el extremo del conducto deferente, salvo en los isópodos, que se encuentra en el mismo testículo. La extirpación de la glándula andrógena produce pérdida de los caracteres masculinos y conversión de los testículos en tejido ovárico. Si se trasplanta una glándula andrógena a una hembra, los ovarios se transforman en testículos, aunque infértiles, y aparecen las características del macho.

Ritmos fisiológicos. Con frecuencia se observa en los crustáceos actividad rítmica en el movimiento de los pigmentos y en otros procesos fisiológicos. Semejantes ritmos fisiológicos o "mecanismos de reloj" fisiológicos han sido ampliamente estudiados en cangrejos del género *Uca*, por F. A. Brown y colaboradores. Por cambios

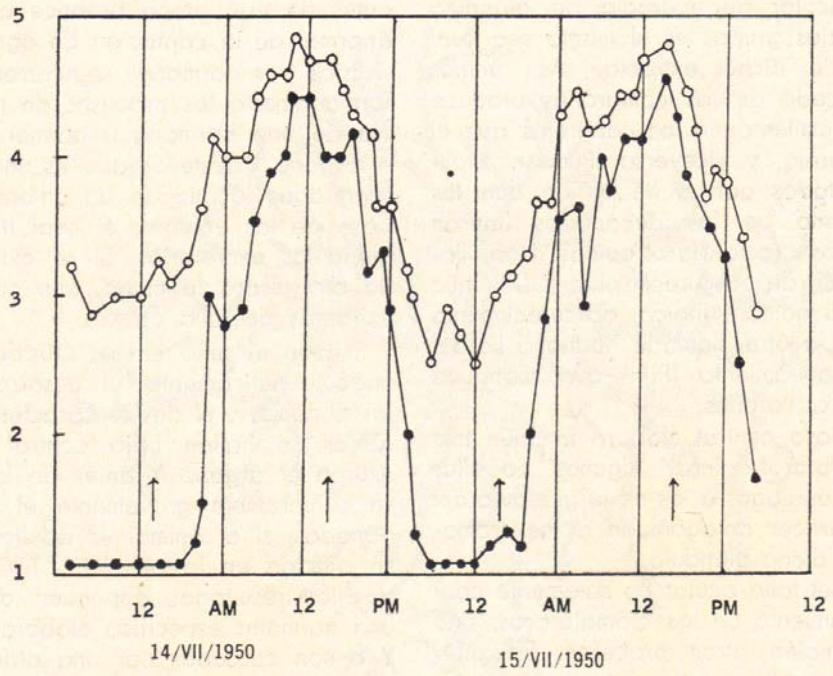


FIG. 14-71. Gráfica de cambios en la dispersión de pigmento blanco y negro en un periodo de dos días en los cromatóforos del cangrejo, *Uca pugnax*. Los números sobre el eje vertical indican los grados de dispersión del pigmento, que fluctúan desde concentración plena (1) a dispersión más discreta (5) de pigmento. Las flechas indican el momento de la marea baja. (Según Brown, Fingerman, Sandeen, y Webb, tomado de Brown.)

en el cromatóforo, el color del cuerpo de *Uca* es obscuro durante el día y pálido en la noche. Que semejante periodicidad no es mediada por los ojos puede demostrarse por el hecho de que el ritmo persiste en estos animales incluso cuando se les mantiene en obscuridad continua. Superpuesto a este ritmo diurno se observa un ritmo de mareas.

Los cangrejos del género *Uca* permanecen inactivos en sus madrigueras durante la marea alta, y salen cuando ésta se retira. En el interior de sus guaridas, el color del cuerpo tiende a una palidez nocturna y la actividad motora y metabólica quedan reducidas al mínimo, sea cual sea la hora del día. Así, la dispersión máxima del pigmento negro no se produce en forma uniforme durante el mediodía, sino que cambia durante las horas de luz diurna siguiendo un ritmo periódico de marea de 12.4 horas (fig. 14-71). Además de los cambios de coloración del cuerpo se registran también ritmos periódicos bien definidos en la actividad locomotora espontánea y en la metabólica.

Se han registrado ritmos análogos en otros muchos crustáceos. Así, vemos que el cangrejo azul *Callinectes sapidus*, y el isópodo anfibio *Lygia exotica*, poseen cambios rítmicos de color parecidos a los de *Uca*, aunque en *Lygia* sean solamente diurnos. Ciertas especies de cangrejos de río muestran ritmo diurno de actividad locomotora, pero semejante ritmo no se observa nunca en las especies que viven en cuevas. Se ha informado asimismo de la presencia de ritmos diurnos para el movimiento del pigmento retiniano en algunos cangrejos de río y también en algunos camarones, para la luminiscencia de ciertos copépodos, y para la migración vertical en el copépodo *Acartia*.

Estos ritmos fisiológicos se adaptan típicamente a las condiciones solares y de las mareas de la zona geográfica en que radica el animal. Por ejemplo, las poblaciones *Uca* de dos áreas geográficas con cuatro horas de diferencia en la aparición de la marea alta presentan una diferencia similar de cuatro horas en sus ritmos fisiológicos. Sin embargo, la influencia geográfica original persiste incluso cuando se desplaza una población a una nueva localidad. Se demostró este hecho durante los trabajos de Brown y colaboradores (1955) al trasladar por aire una población de *Uca* desde Woods Hole, Massachusetts, a Berkeley, California. Los ritmos fisiológicos de la población trasplantada coincidieron exactamente con los de la población testigo observada en forma simultánea en Woods Hole.

Los ritmos fisiológicos de los crustáceos no son absolutamente inalterables, pudiéndose inducir cierto grado de desplazamiento. Por ejemplo, las temperaturas muy bajas pueden inhibir los ritmos, que cuando se restablecen pueden estabilizarse en una nueva fase o regresar a la primera. Se han obtenido cambios similares mediante manipulación de la intensidad de luz en periodos críticos durante el ciclo diurno.

Todavía desconocemos el mecanismo causal de estos fenómenos. Según Brown (1961), la hipótesis más aceptable en la actualidad es la que postula que los ciclos ambientales externos, como el diurno y el lunar, crean en el animal ciclos metabólicos equivalentes, los cuales a su vez actúan como marcapasos para los ritmos internos continuos y básicos. El ciclo metabólico sería inducido ambientalmente, mientras los ritmos internos lo serían genéticamente.

Autotomía. Muchos malacostráceos están capacitados para practicar autotomía de sus extremidades. Se halla este fenómeno especialmente desarrollado en braquiuros y algunos anomuros, mientras parece no existir en estomatópodos y la mayor parte de los isópodos.

La partición tiene lugar siguiendo un plano preestablecido de sección, a través del basiisquion (fig. 14-72). Internamente, hay un pliegue membranoso doble correspondiente que divide al segmento en una mitad basal y otra proximal. La membrana está perforada por un nervio y vasos sanguíneos. Cuando el miembro es amputado, el plano de sección pasa entre las dos membranas, dejando una de ellas adherida al muñón basal. Esta membrana ejerce presión en torno a las perforaciones, de modo que la hemorragia es mínima. En algunas especies, solamente puede producirse autotomía si se tira del miembro, ya por parte del animal mismo o por acción de una fuerza externa; pero cuando este fenómeno se halla muy desarrollado, como ocurre en casi todos los miembros del suborden Reptantia, la autotomía se convierte en un reflejo unisegmentario. Sabemos que existe un músculo autotomizador, que en condiciones normales actúa en la locomoción, y que tiene su origen en la pared torácica y se inserta en la mitad basal del basiisquion. Si es atrapada o lesionada una extremidad por un predator, se desencadena un reflejo que estimula al músculo autotomizador para experimentar contracción violenta. El basiisquion es llevado parcialmente debajo de la coxa produciéndose la fractura a lo largo del plano de sección.

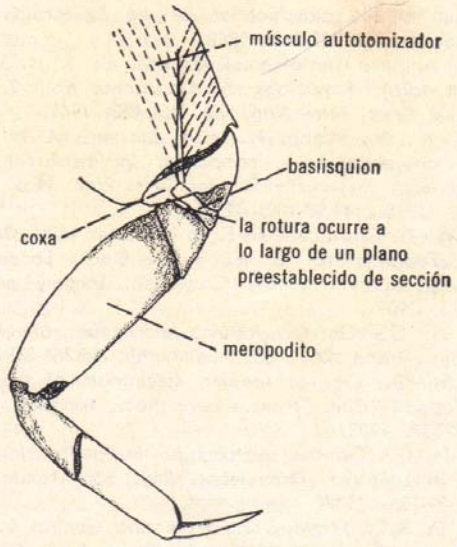


FIG. 14-72. Autotomía en la pata del cangrejo, *Carcinus maenas*. (Según Wood y Wood, tomado de Bliss.)

En los cangrejos braquiuros, existe reflejo de autotomía en los cinco pares de patas, pero en los ermitaños pagúridos, solamente se observa este reflejo en los dos últimos pares de extremidades; en ciertos macruros, como la langosta *Homarus*, poseen este reflejo exclusivamente los quelípodos. Las otras extremidades deben ser sometidas a tracción previa.

Filogenia de los crustáceos

Es bien sabido que los crustáceos, entomostráceos y malacostráceos, han existido desde el periodo cámbrico, pero es muy obscuro su origen y sus relaciones con los otros grupos de artrópodos. El desarrollo embrionario y larvario proporciona pocos datos, y la anatomía comparada de fósiles y formas vivientes tampoco brinda orientación definida. Así, pues, las teorías relativas a los orígenes de los crustáceos, que estudiaremos en el capítulo 16, están en realidad basadas casi exclusivamente en conjeturas.

Se pensó en un tiempo que la larva nauplio representaría en forma compendiada al protocrustáceo ancestral, pero ningún crustáceo, ni mucho menos ningún artrópodo, quedaron reducidos a tres pares de apéndices. El crustáceo nauplio como tal posee por lo tanto escasa importancia filogenética en cuanto se refiere al origen de la clase, pues representa una etapa ontogénica precoz equivalente a las de otras larvas de protostomados, como la trocófora de los anélidos.

Basándose en la anatomía comparada de las formas vivientes, se acepta en términos generales que el crustáceo ancestral fue un animal pequeño, nadador, provisto de una cabeza y un tronco con buen número de segmentos similares; probablemente tenía también caparazón. La cabeza era portadora de dos pares de antenas, un par de mandíbulas, dos pares de maxilas, un par de ojos compuestos y un ojo nauplio. Los apéndices del tronco eran numerosos y similares, no solamente entre sí, sino quizá también con las maxilas. Las antenas con toda probabilidad fueron apéndices natatorios. Entre los crustáceos vivientes, son sin duda los cefalocáridos los más parecidos al crustáceo ancestral hipotético. La naturaleza del apéndice ancestral, esto es, si era trirrámeo, como en los cefalocáridos, foliáceos como en los branquiópodos, o birrámeos como en los copépodos, ha sido motivo de copiosa literatura que por otra parte no ha esclarecido el problema.

Durante la evolución de los grupos de crustáceos hoy existentes, el tronco ancestral se dividió

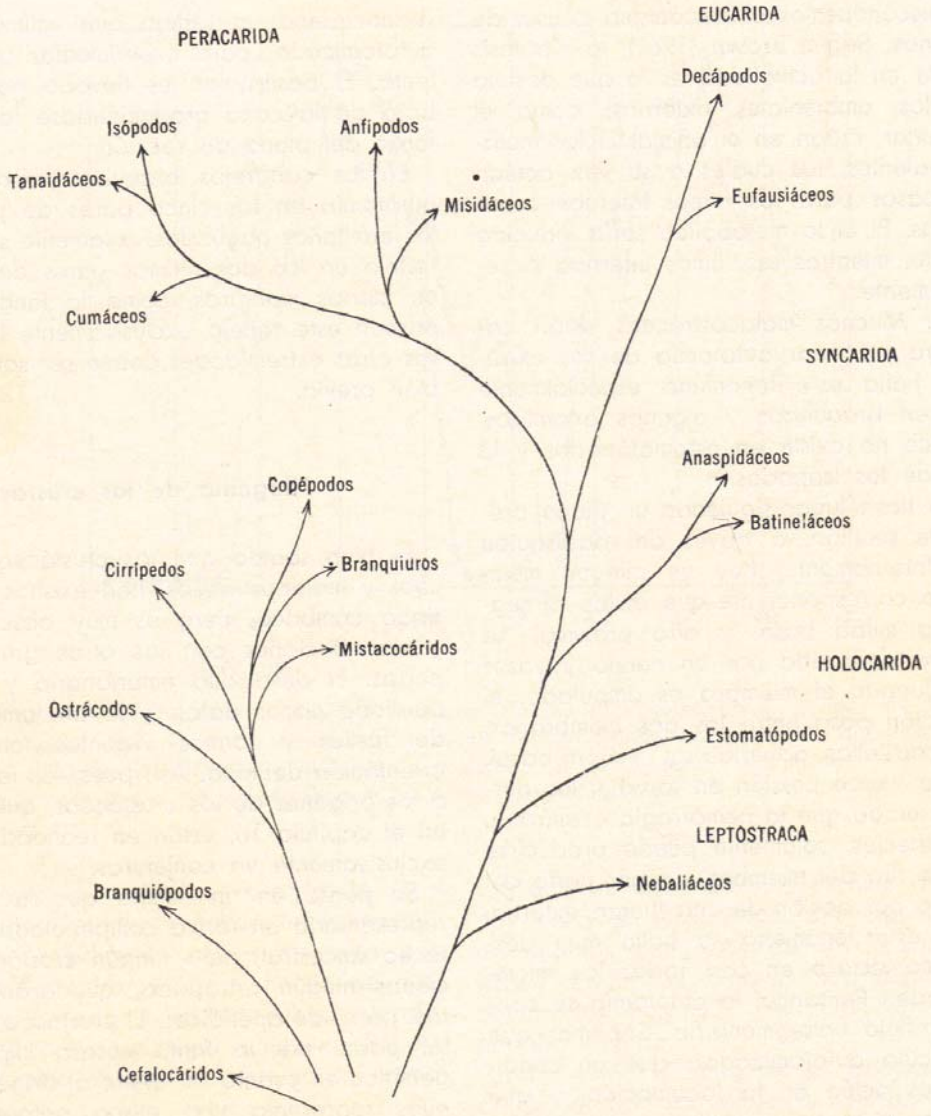


FIG. 14-73. Filogenia atribuida a los crustáceos. (Modificado según varios autores).

pronto con toda probabilidad en tres líneas principales: una, que llevó al grupo Branchiopoda, otra al grupo Branchiura-Cirripedia-Copepoda, y otra a los malacostráceos. Los cefalocáridos se consideran por muchos autores suficientemente generalizados como para encontrarse cerca de la línea troncal de los tres (fig. 14-73). La línea malacostrácea culmina en dos grupos principales, los peracáridos y los eucáridos.

BIBLIOGRAFIA

Beerstecher, E., Jr., Cornyn, J., Volkmann, C., Cardo, L., y Harper, R.: Invertebrate nutrition. I. A preliminary survey of the nutritional requirements of an isopod, *Oniscus asellus*. Texas Rep. Biol. Med., *12*:207-211, 1954

Bliss, D. D.: The pericardial sacs of terrestrial Brachyura. *En* H. B. Whittington y W. O. I. Rolfe (dirs.): Phylogeny and Evolution of Crustacea. Spec. Pub., Mus. Comp. Zool., Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 59-78, 1953.

Brooks, H. K.: On the fossil Anaspidacea, with a revision of the classification of the Syncardia. Crustaceana, *4(3)*:229-242, 1962.

Brown, F. A., Jr.: Physiological Rhythms. *En* T. H. Waterman (dir.): Physiology of Crustacea. vol. 2, Academic Press, New York, pp. 401-430, 1961.

Brown, F. A., Jr., Webb, H. M. y Bennett, M. F.: Proof for an endogenous component in persistent solar and lunar rhythmicity in organisms. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., *41*:93-100, 1955.

Calman, W. T.: Crustacea. *En* E. R. Lankester (dir.): Treatise on Zoology. Vol 8. A. & C. Black, London. (A classic account of the Crustacea. Largely anatomical.), 1909.

Cannon, H. G.: On the feeding mechanism of *Nebalia bipes*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, *55*:355-369, 1927.

Cannon, H. G.: On the feeding mechanism of the Branchiopoda. Phil. Trans. Roy. Soc. London, *222(B)*: 267-339, 1933.

Cannon, H. G.: On the anatomy of the pedunculate barnacle *Lithotrya*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 233 *(B)*:89-136, 1949.

Carlisle, D. B. y Knowles, F.: Endocrine Control in Crustaceans. Cambridge University Press, New York. (An excellent general account of crustacean hormonal mechanisms.), 1959.

Cloudsley-Thompson, J. L.: Spiders, Scorpions, Centipedes, and Mites. Pergamon Press, New York. (A good discussion of the biology of wood lice is presented in Chapter 1), 1958.

Cohen, M. J.: The function of receptors in the statocyst of the lobster *Homarus americanus*. J. Physiol., *130*: 9-34, 1955.

Cohen, M. J. y Dijkgraaf, S.: Mechanoreception. *En* T. H. Waterman (dir.): Physiology of Crustacea. Vol. 2. Academic Press, New York, pp. 65-108, 1961.

Coker, R. E.: The problem of cyclomorphosis in *Daphnia*. Quart. Rev. Biol., *14*:137-148, 1939.

Costlow, J. D., Jr.: Shell development in *Balanus improvisus*. J. Morph., *99*:359-416, 1956.

Costlow, J. D., Jr. y Bookhout, C. G.: Moulting and growth in *Balanus improvisus*. Biol. Bull., *105*:420-433, 1953.

Dahl, E.: On the differentiation of the topography of the crustacean head. Acta Zool., *37*:123-192. (This paper includes considerable discussion on the feeding mechanisms of crustaceans.) 1956.

Darwin, C.: A Monograph on the Subclass Cirripedia. 2 vols. Ray Society, London. (A classic and still valuable account of the barnacles.) 1851-1854.

Dennell, R.: The feeding mechanism of the cumacean crustacean *Diastylis bradyi*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, *58*:125-142, 1934.

Edmondson, W. T. (dir.): *En* Ward and Whipple's Freshwater Biology, 2a. ed. John Wiley, New York, pp. 558-901. (Keys and figures to the common genera and species of North American fresh-water crustaceans.), 1959.

Enequist, P.: Studies on the soft-bottom amphipods of the Skagerrak, Zool. Bidrag från Uppsala, *18*:297-492, 1949.

Friend, G. F.: The life history and ecology of the salmon gill-maggot *Salmincola salmonea*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, *60*:503-541, 1941.

Giesbrecht, W.: Stomatopoden. Fauna u. Flora Golfes Neapel, Monogr., *33*:1-239, 1910.

Green, J.: A Biology of Crustacea. Quadrangle Books, Chicago, 1961.

Gurney, R.: Larvae of Decapod Crustacea. Ray Society, London, 1942.

Harris, J. E.: Physical factors involved in the vertical migration of plankton. Quart. J. Micr. Sci., *94*:537-550, 1953.

Harvey, E. U.: Light Production. *En* T. H. Waterman (dir.): Physiology of Crustacea. Vol. 2. Academic Press, New York, pp. 171-190, 1961.

Herreid, C.: Observations on the feeding behavior of *Cardiosoma guanhumi* in southern Florida. Crustaceana, *5*:176-180, 1963.

Hult, J.: On the soft-bottom isopods of the Skagerrak. Zool. Bidrag från Uppsala, *17*:1-234, 1941.

Kaestner, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Teil I: Wirbellose. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 659-979. (An excellent general account of the Crustacea.), 1959.

MacGinitie, G. E. y MacGinitie, N.: Natural History of Marine Animals. McGraw-Hill, New York, 1949.

Manton, S. M.: The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Pt. 2. J. Linnean Soc. London (Zool.), *42*:93-117. (General introduction to the locomotory mechanisms of the Arthropoda.), 1952.

Marshall, S. M. y Orr, A. P.: On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calamus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., *35*:495-529, 1955.

Miller, D. C.: The feeding mechanisms of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. Zoologica, *46(8)*:89-101, 1961.

Pardi, L.: Über die Orientierung von *Tylos latreillii*. Z. Tierpsychol., *2*:175-181, 1954.

Pardi, L. y Grassi, M.: Experimental modification of direction finding in *Talitrus saltator*. Experimentia, *11*:202-203, 1955.

Pardi, L. y Papi, F.: Die Sonne als Kompass bei *Talitrus saltator*. Naturwissenschaften, *39*:262-263, 1952.

Pennak, R. W.: Fresh-water Invertebrates of the United States. Ronald Press, New York, pp. 321-469. (A brief general account of the biology of the different groups of fresh-water crustaceans, with keys and figures for the identification of common genera and species.) 1953.

Pennak, R. W. y Zinn, D. J.: Mystacocarida, a new order of Crustacea from intertidal beaches in Massachusetts and Connecticut. Smithsonian Misc. Collect., *103*: 1-11, 1943.

Pilsbry, H. A.: The barnacles contained in the collections of the U. S. Natural Museum. Smithsonian Inst. Bull., *60*:1-114. (An old but still valuable taxonomic treatment of the American stalked barnacles. The following paper covers the sessile barnacles.) 1907.

Pilsbry, H. A.: The sessile barnacles contained in the collections of the U. S. National Museum; including a monograph of the American species. Smithsonian Inst. Bull., *93*:1-357, 1916.

Reddy, A. R.: The structure, mechanism, and development of the gastric armature in Stomatopoda with a discussion as to its evolution in Decapoda. Proc. Indian Acad. Sci., Biol. Ser., *1*:650-675, 1935.

Sanders, H. L.: The Cephalocarida and crustacean phylogeny. Syst. Zool., *6*:112-128, 1957.

Sanders, H. L.: The significance of the Cephalocarida in crustacean phylogeny. XV Internat. Congr. Zool., London (1958), Proc., pp. 337-340, 1959.

Sanders, H. L.: The Cephalocarida. Memoirs Conn. Acad. Arts and Sci., *15*:1-80, 1963.

Schmitt, W. L.: Crustaceans. University of Michigan Press, Ann Arbor. (An interesting popular treatment of crustaceans.), 1965.

Schöne, H.: Die stätische Gleichgewichtsorientierung dekapoder Crustacean. Verhandl. deutsch. zool. Gesellsch., *16*:157-162, 1951.

Siewing, R.: Neuere Ergebnisse der Verwandtschaftsforchung bei den Crustacean. Wiss. Zeitschr. Universität. Rostock, Math.-Nat. Reihe, *9*:343-358, 1960.

Southward, A. J.: Feeding of barnacles. Nature, *175*:1124-1125, 1955.

Tiegs, O. W. y Manton, S. M.: The evolution of the Arthropoda. Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc., *33*:255-337.

Van Name, W. G.: The American land and fresh-water isopod crustaceans. Amer. Mus. Bull., *71*:1-535. (A very complete taxonomic treatment of the American wood lice and fresh-water isopods.), 1936.

Waterman, T. H. (dir.): The Physiology of Crustacea. Vol. 1. Metabolism and Growth; 1961: Vol. 2. Sense Organs, Integration, and Behavior. Academic Press, New York. (An excellent survey of current knowledge of crustacean physiology. Each chapter is written by a specialist in the field. Extensive bibliographies), 1960.

Waterman, T. H. y Chase, F. A. Jr.: General Crustacean Biology. *En* T. H. Waterman (dir.): Physiology of Crustacea. Vol. 1, pp. 1-33, 1960.

Whittington, H. B. y Rolfe, D. W. I. (dirs.): Phylogeny and Evolution of Crustacea. Spec. Pub. Mus. Comp. Zool., Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. (A collection of papers devoted to various aspects of crustacean evolution.), 1963.

Wiersma, C. A. G.: Reflexes and the Central Nervous System. *En* T. H. Waterman (dir.): Physiology of Crustacea. Vol. 2. Academic Press, New York, pp. 241-279, 1961.

Capítulo 15

INSECTOS

La clase Insecta, o Hexapoda, posee más de 750 000 especies descritas, y por lo tanto constituye el grupo más nutrido de animales; de hecho, es más amplio que todos los demás grupos combinados. Salta, pues, a la vista que solamente es posible dedicar en este volumen una breve exposición a los mismos. Para descripciones más extensas, sobre todo en cuanto se refiere a morfología y órdenes, remitimos al lector a las obras de entomología.*

Constituye testimonio del auge indudable logrado por los insectos el enorme número de sus especies e individuos, y su gran radiación adaptativa. Aunque son esencialmente animales terrestres y han ocupado virtualmente todos los nichos ambientales del orbe, los insectos han invadido también hábitat acuáticos, y únicamente no se encuentran en las profundidades del mar. Este éxito de los insectos puede atribuirse a buen número de factores, pero seguramente la adquisición por evolución de la facultad de volar proporcionó a estos animales una ventaja definida sobre los otros invertebrados terrestres. Aumentaron de esta manera las probabilidades de dispersión, de escape de sus enemigos, y el acceso al alimento o a condiciones ambientales más óptimas. La facultad de volar evolucionó también en los reptiles, aves, y mamíferos, pero los primeros animales que volaron fueron los insectos.

Se diferencian estos animales de otros artrópodos por poseer tres pares de patas y generalmente dos pares de alas situadas en la región media o torácica del cuerpo. Además, la cabeza sostiene en forma típica un par de antenas, y otro de ojos compuestos. El intercambio de gases se efectúa a favor de un sistema traqueal y los gonoductos se abren en el extremo posterior del abdomen.

* Desea el autor en este capítulo cubrir las necesidades de información inherentes a los cursos de zoología de invertebrados que dedican descripciones breves al estudio de los insectos. No se pretende en este capítulo considerar el tema con la extensión concedida a los otros grupos de invertebrados.

MORFOLOGIA EXTERNA

Aunque el exosqueleto de un segmento de artrópodo está compuesto de un tergo, un esternón y dos pleuras, el espesor de la cutícula, esto es, el grado de esclerosis en el interior de estas regiones no es en modo alguno uniforme. Algunas partes están más esclerosadas o son más visibles que otras. Estas zonas de mayor espesor de la cutícula, llamadas escleritos, representan caracteres destacados de la superficie corporal del insecto. Se encuentran a menudo separadas por suturas, las cuales representan líneas de cutícula delgada o plegada. Los escleritos y suturas han recibido atención cuidadosa de los estudiosos de la morfología de los insectos, quienes han creado una nomenclatura anatómica muy extensa. Es esencial el conocimiento de esta nomenclatura para la identificación de estos animales y los lectores interesados en la taxonomía de los mismos deben consultar una obra de entomología. En los siguientes párrafos sólo consideraremos aquellos caracteres generales de la anatomía del insecto que brindan una base para comparación con otros artrópodos.

Regiones corporales. La cabeza de la mayor parte de insectos está orientada de manera que las partes bucales se dirigen hacia abajo (hipognatos; fig. 15-1, *B*), aunque en algunos órdenes primitivos, como los proturos y tisanuros, las partes bucales están dirigidas hacia adelante (prognatos; fig. 15-14, *A*). En un insecto hipognato generalizado, la superficie dorsal y más lateral de la cabeza presenta un par de ojos compuestos y un par de antenas. Entre los ojos y las antenas suele advertirse la presencia de tres ocelos (fig. 15-1, *A*). Contribuyen a formar las partes bucales tres pares de apéndices (fig. 15-1, *A* y *B*). En la parte anterior existe un par de mandíbulas, seguido de otro de maxilas y después de un labio. Si bien único, el labio representa realmente un par fusionado de segundas maxilas. En su porción anterior, la mandíbula está cubierta por una prolongación de la cabeza parecida a una concha, que forma un

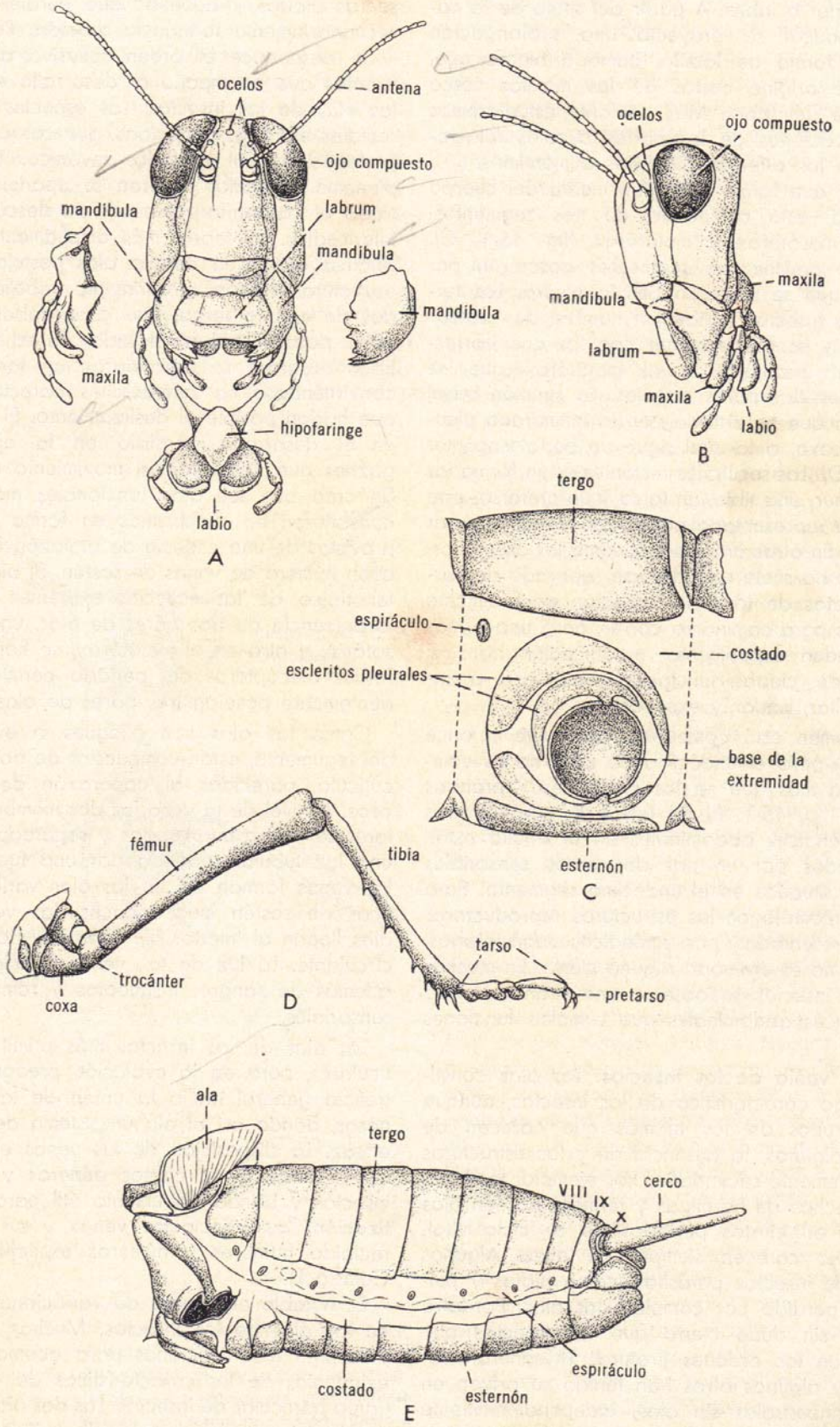


FIG. 15-1. Morfología externa. *A*, Superficie anterior de la cabeza de un saltamontes. *B*, Vista lateral de la cabeza de un saltamontes. (Según Snodgrass, tomado de Ross.) *C*, Vista lateral de un segmento torácico sin alas. *D*, Extremidad de un saltamontes. *E*, Vista lateral del abdomen de un grillo macho. (*C-E*, según Snodgrass.)

labio superior o labro. A partir del suelo de la cavidad prebucal se proyecta una prolongación media en forma de lóbulo, llamada hipofaringe, la cual se origina detrás de las maxilas cerca de la base del labio. Más adelante estudiaremos las modificaciones de las partes bucales relacionadas con los diferentes hábitos alimenticios.

El tórax, que forma la región media del cuerpo del insecto, está compuesto de tres segmentos: protórax, mesotórax y metatórax (fig. 15-1, *C*). Cada uno de los tres segmentos posee un par de patas que se articulan con la pleura. Los tergos de los insectos reciben el nombre de "notos" o tergitos y es precisamente con los que corresponden al mesotórax y al metatórax que se articulan los dos pares de alas. La sección basal de la pata que se articula con la membrana pleural es la coxa, a la cual sigue un corto trocánter (fig. 15-1, *D*). Las secciones restantes están formadas por un fémur, una tibia, un tarso y un pretarso; este último está representado principalmente por un par de pinzas. En otros artrópodos, como los arácnidos, el pretarso no suele considerarse separado del tarso. Las patas de los insectos están generalmente adaptadas para caminar o correr, pero uno o más pares pueden experimentar modificación para el ejercicio de ciertas funciones como asir a las presas, saltar, nadar y excavar.

El abdomen está compuesto de nueve a once segmentos, pero el undécimo de ellos no es completo nada más que en los embriones y proturos primitivos (fig. 15-1, *E*); el telson es atrófico. Los únicos apéndices abdominales en el adulto están representados por un par de cercos sensoriales terminales situados en el undécimo segmento. Para algunos entomólogos las estructuras reproductoras están representadas por apéndices segmentarios, pero esto no es en modo alguno cierto. En muchas larvas de insectos se observa una gran variedad de apéndices abdominales que cumplen funciones diversas.

Alas y vuelo de los insectos. Las alas constituyen rasgo característico de los insectos, aunque existen grupos de los mismos que carecen de ellas. En algunos, la ausencia de estas estructuras es evidentemente secundaria. Por ejemplo, las hembras y machos de hormigas y termites poseen alas solamente en ciertos periodos de su ciclo vital; las obreras carecen siempre de ellas. Algunos órdenes de insectos parásitos, como piojos y pulgas, han perdido por completo las alas. Por otra parte, es sin duda cierto que los insectos que comprenden los órdenes Protura, Thysanura, Collembola y algunos otros han tenido su origen en insectos ancestrales sin alas, independientemente del tronco en que evolucionaron los alados. Aquellos grupos en los cuales se considera la carencia de alas como un estado primario se clasifican en la subclase Apterygota y se cree que representan los miembros más primitivos de la clase. Los insectos alados y aquellos que perdieron las alas secundariamente forman la subclase Pterygota.

Se desconoce el orden sucesivo de acontecimientos que acompañó al desarrollo evolutivo de las alas de los insectos. Las especies fósiles más remotas entre las conocidas, que carecían de alas, pertenecieron al periodo devónico. Los insectos plenamente alados hicieron su aparición bien entrado el carbonífero; no se han descubierto tipos intermedios. La teoría más ampliamente aceptada relativa al origen de las alas postula que estas estructuras fueron en principio rebordes aplanados de noto o tergo, que capacitaban al insecto para posarse sobre el lado derecho al saltar. Estos rebordes se agrandaron en forma gradual convirtiéndose en formaciones parecidas a alas, que harían posible el deslizamiento. El último paso en el desarrollo consistió en la aparición de goznes que facilitaron el movimiento de las alas. Se cree que las alas funcionales más primitivas consistieron en membranas en forma de abanico provistas de una especie de armazón formada por buen número de venas de sostén. Si bien el carácter típico de las especies existentes consiste en la presencia de dos pares de alas, uno en el mesotórax y otro en el metatórax, se han observado fósiles plecópteros del periodo pérmico que evidentemente poseían tres pares de alas.

Como las alas son pliegues o evaginaciones del tegumento, están compuestas de dos láminas de cutícula, parecidas al caparazón de los crustáceos. A nivel de la vena las dos membranas cuticulares se hallan engrosadas y separadas, formando una luz tubular rodeada por una fuerte cutícula; las venas forman así en las alas varillas esqueléticas de sostén muy eficaces; las venas de las alas llegan al interior del cuerpo y poseen sangre circulante. La luz de las venas principales posee, además de sangre, traqueolas y ramas nerviosas sensoriales.

Las alas de los insectos más primitivos son reticulares, pero en la evolución predominó la tendencia general hacia la unión de las ramas venosas, dando así al ala un sistema de sostén más eficaz. La disposición de las venas en un ala es muy específica en ciertos géneros y familias de insectos y brinda instrumento útil para la sistematización; las principales venas y sus ramas han recibido nombres y números específicos (sistema Comstock).

Es notable el número de variaciones registradas en las alas de los insectos. Muchas de ellas representan modificaciones para acomodarse a las exigencias de las características de vuelo de un grupo particular de insectos. Las dos alas de un lado suelen estar acopladas por dispositivos de fijación mutua o por superposición simple de manera que actúan juntas. Sin embargo, en algunos insectos, como caballitos del diablo y crisopos, los dos pares de alas se mueven con entera independencia;

mientras una se acerca la otra se aleja. Los escarabajos emplean solamente el segundo par de alas para volar; el par delantero se ha adaptado en forma de placas protectoras duras, llamadas élitros (fig. 15-11). Por otra parte, en los dípteros, solamente funciona el par delantero en la propulsión para el vuelo, ya que el trasero ha experimentado modificación convirtiéndose en órganos prominentes de equilibrio llamados alterios o balancines (fig. 15-15, *S*).

Cada ala se articula con el borde del tergo, pero al llegar al punto de articulación, cruza sobre una prolongación pleural dorsal. Esta prolongación es el fulcro sobre el cual el ala ejecuta un movimiento de vaivén hacia arriba y abajo muy parecido al de un balancín alejándose del centro (fig. 15-2, *A* y *B*).

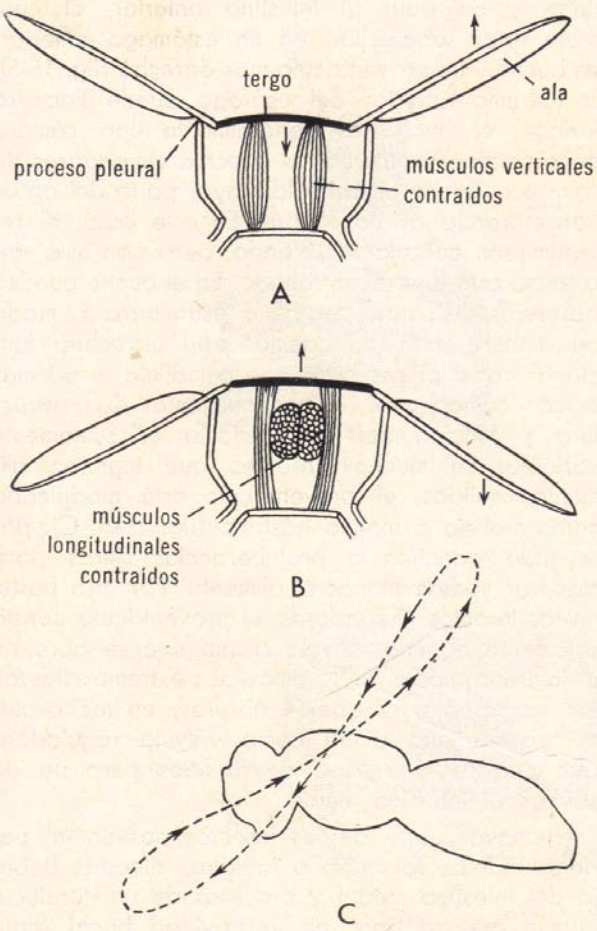


FIG. 15-2. Esquema que indica las relaciones de las alas con el tergo y la pleura, y el mecanismo de los movimientos básicos del ala del insecto. *A*, Movimiento ascendente resultante de la depresión del tergo por contracción de los músculos verticales. *B*, Movimiento descendente consecutivo al arqueamiento del tergo por contracción de los músculos longitudinales. (*A* y *B*, según Ross.) *C*, Insecto en vuelo mostrando la inclinación de las alas (líneas completas) en el curso de la figura en 8 dibujada por el ala durante los movimientos ascendentes y descendentes de la misma (Según Magnan, tomado de Fox y Fox.)

Cabe observar en el interior del tórax la presencia de seis a doce pares de músculos primarios de vuelo que mueven las alas hacia arriba y hacia abajo, y cuya función radica en deprimir o arquear el tergo. La mitad de estos músculos están orientados verticalmente y la otra mitad en sentido longitudinal. La contracción de los músculos verticales deprime el tergo, forzando las alas hacia arriba; la de los músculos longitudinales arquea el tergo hacia afuera y dirige las alas hacia abajo.

Ahora bien, este simple movimiento de ascenso y descenso no basta para volar, ya que es también esencial el ángulo de vuelo o deflexión, y el movimiento en figura de 8, que describen las alas en el curso de su recorrido ascendente y descendente (fig. 15-2, *C*). Estos últimos movimientos de las alas brindan el impulso hacia adelante necesario para levantar el vuelo. Los movimientos son efectuados por músculos accesorios de las alas. El revoloteo de las mariposas depende en gran medida de movimientos ascendentes y descendentes de las alas y del batir lento de las mismas. Es característica de muchas mariposas la práctica de cuatro a diez aleteos por segundo. Los insectos voladores más rápidos son los tábanos y las polillas colibrí que alcanzan velocidades de más de 45 kilómetros por hora. Estos insectos pueden ejecutar aleteos muy rápidos con sus alas estrechas, largas y desviadas. Los insectos que poseen más alto nivel de aleteo no son necesariamente los voladores más rápidos, pero tales especies pueden practicar revoloteos y poseen gran capacidad de maniobra. Los tábanos tienen el ritmo de aleteo más elevado, de 330 movimientos por segundo. Esta velocidad excede a la de los impulsos nerviosos que estimulan las fibras musculares. A lo sumo sólo son posibles unos 70 aleteos por segundo para las alas que actúan al servicio de un impulso por contracción. Los insectos con una velocidad rápida de aleteo, moscas, mosquitos, abejas, avispas y otros muchos, operan siguiendo un sistema de oscilación; el ritmo de aleteo refleja la frecuencia oscilatoria. Los músculos se contraen cierto número de veces entre cada impulso nervioso. La frecuencia más baja de impulsos nerviosos a las fibras musculares pone en movimiento el sistema oscilatorio y lo conserva.

Los músculos voladores del insecto son muy potentes; sus fibrillas son relativamente grandes y las mitocondrias gigantes (aproximadamente la mitad del tamaño de un eritrocito humano). Los insectos son los únicos animales voladores poiquilotermos, y las temperaturas corporales bajas y el ritmo consecutivo lento del metabolismo imponen limitaciones a su movilidad. Sabemos que en un día frío algunas mariposas necesitan "calentarse" antes de volar. Pueden parar sobre un tronco de árbol o en algún otro lugar, y mueven sus alas hacia arriba y abajo hasta generar suficiente calor interno que permita el ritmo de aleteo necesario para el vuelo.

ANATOMIA INTERNA Y FISIOLOGIA

Nutrición. Los insectos se han adaptado a todos los tipos de dieta. Las partes bucales pueden estar notablemente modificadas, pero las modificaciones guardan menos relación con la dieta que con el método utilizado para obtenerla. En principio, las partes bucales están adaptadas para masticar, y fueron precisamente las partes bucales de este tipo las que se describieron e ilustraron al comienzo de la sección dedicada a estructura externa (fig. 15-1, *A* y *B*). Las mandíbulas son fuertes y con capacidad para cortar, desgarrar y triturar. Entre los insectos con partes bucales masticatorias cabe señalar los primitivos apterigotos, libélulas o caballitos del diablo, grillos, saltamontes, escarabajos, y otros muchos. Las larvas de ciertos insectos como polillas y mariposas poseen partes bucales, masticatorias, aunque las correspondientes a los adultos se hallan muy modificadas. Las dietas de los insectos masticadores pueden ser herbívoras o carnívoras y algunas incluso muy restringidas.

La especialización de las partes bucales de los insectos se refiere principalmente a modificaciones para perforar y aspirar. Sin embargo, las adaptaciones para los mismos hábitos alimenticios no son uniformes, ya que un hábito de aspiración o de perforación evolucionó independientemente en diferentes órdenes de insectos. Ahora bien, las partes bucales pueden estar adaptadas para más de una función, como masticación y aspiración, sección y aspiración o perforación y aspiración.

Las partes bucales de polilas y mariposas están adaptadas para aspirar alimentos líquidos, como por ejemplo el néctar de las flores. Una parte (galea) de cada una de las dos grandes maxilas modificadas forma un largo tubo por el cual es aspirado el alimento (fig. 15-3, *A*). Cuando el insecto no se alimenta, se enrolla el tubo. Las otras partes bucales aparecen atróficas o no existen.

Las partes bucales perforantes son características de los insectos herbívoros, como áfidos y otros saltadores que se alimentan de jugos de plantas. Los insectos rapaces o predatores, como las chinches asesinas y los mosquitos, que utilizan los líquidos corporales de otros animales como alimento poseen también partes bucales capacitadas para perforar. En todos estos insectos dichas partes aparecen alargadas y organizadas de diferentes modos para formar un pico. Este pico posee en forma típica estiletes (mandíbulas y maxilas modificadas), adaptados para penetración en los tejidos vegetales o en las presas. Los estiletes poseen también una luz para aspiración de líquidos (fig. 15-3, *B-F*). Otras partes del pico no poseen capacidad de penetración.

Las abejas y avispas disponen de partes bucales adaptadas para masticar y chupar. En las primeras, el néctar es recogido por el labio y las maxilas alargadas. El polen y la cera son manipulados por las mandíbulas y el labro, ya que las primeras han conservado su forma masticatoria.

En las moscas picadoras, como tábanos, las mandíbulas en forma de hoja de cuchillo producen una herida de la cual es recogida la sangre por un labio esponjoso y llevada a la boca por un tubo formado a partir de la hipofaringe y epifaringe (otro proceso derivado del piso de la cavidad prebucal) (fig. 15-4, *A*). Algunas moscas no picadoras, como la casera, emplean el labio esponjoso solamente para obtener alimentos, y presentan las mandíbulas y las maxilas reducidas. Tales insectos no se alimentan de sólidos exclusivamente. La saliva puede rezumar en ellos por el labio sobre el material sólido que es aspirado hacia la boca (fig. 15-4, *B*).

Una vez el alimento en la boca pasa a la faringe y de aquí al intestino anterior, el cual suele estar subdividido en un estómago anterior, un buche y un proventrículo más estrecho (fig. 15-5). El extremo anterior del esófago puede llamarse faringe; el buche es generalmente una cámara de almacenamiento. En los insectos chupadores de sangre el buche absorbe la mayor parte del agua, concentrando así la sangre. En este caso, el revestimiento cuticular es blando, pero con más frecuencia está bien desarrollado. En el buche pueden observarse espinas, crestas o estructuras a modo de dientes, y puede además esta estructura funcionar como primer estómago o molleja, y además como cámara de almacenamiento. La estructura y función del proventrículo es sumamente variable. En muchos insectos que ingieren alimentos sólidos, el proventrículo está modificado como molleja o molino gástrico (fig. 15-5, *C*), poseyendo ganchos o protuberancias duras para macerar y desmenuzar el alimento. Por otra parte, en los insectos chupadores, el proventrículo consta solamente de una válvula simple que se abre en el intestino medio. Entre estos dos extremos figuran los escarabajos y abejas obreras, en las cuales el proventrículo actúa como válvula reguladora que permite el ingreso de líquidos pero no de sólidos al intestino medio.

La mayor parte de los insectos poseen un par de glándulas salivales, o labiales, situadas debajo del intestino medio y provistas de un conducto común que se abre en la cavidad bucal (figura 15-5, *B*). En los apterigotos y en algunos grupos de pterigotos se observan, además de las glándulas salivales glándulas mandibulares funcionales. La función de las glándulas salivales es muy variable y no ha sido determinada en todos los insectos; generalmente secretan saliva, que humedece las partes bucales y brinda un solvente para el alimento. Pueden contener también estas glándulas enzimas digestivas, como amilasa e invertasa, que son secretadas en el interior de la

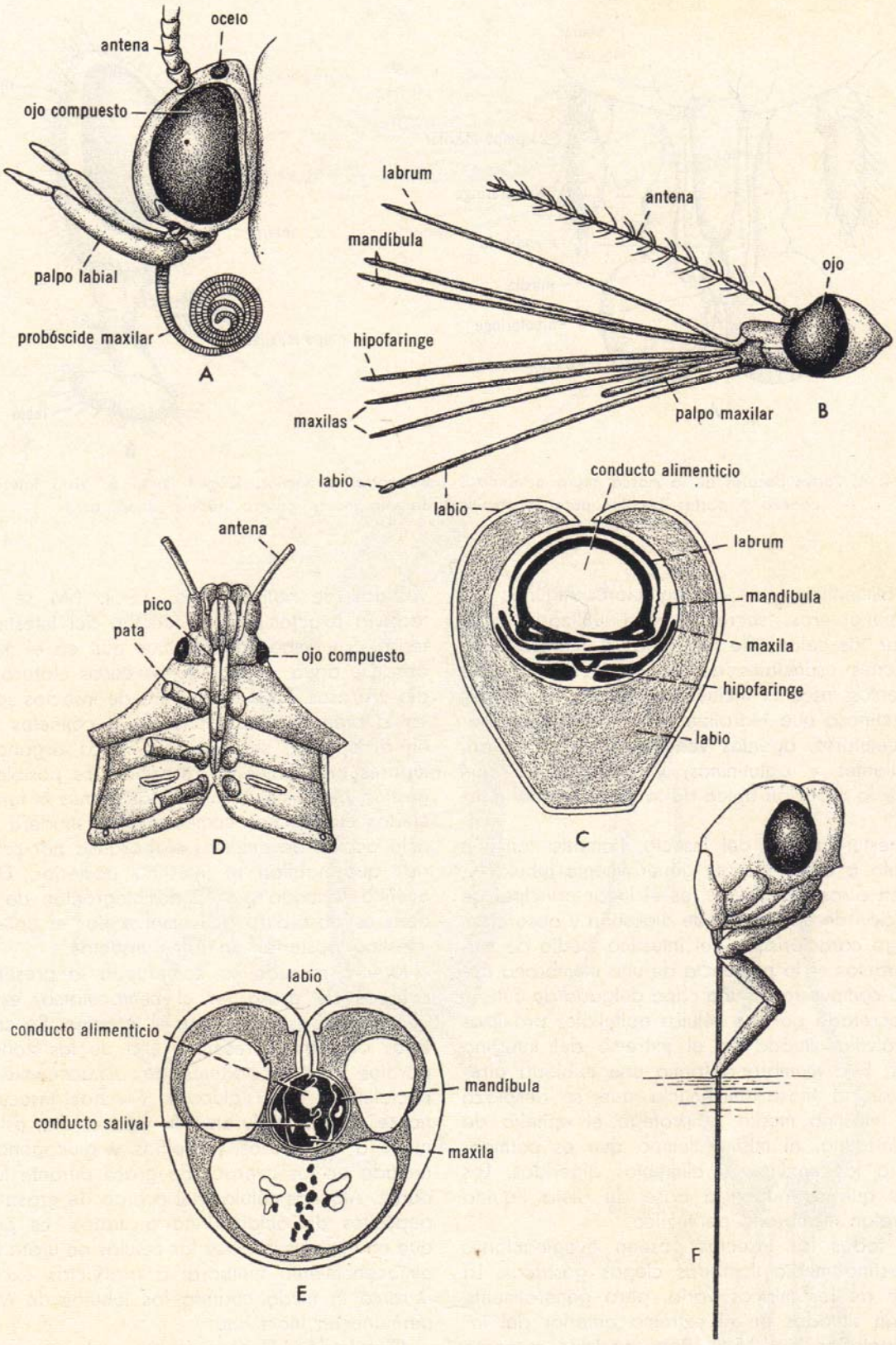


FIG. 15-3. Partes bucales de insectos chupadores y perforadores. *A*, Vista lateral de la cabeza de una polilla, insecto chupador. (Según Snodgrass.) *B*, Vista lateral de la cabeza de un mosquito, en la que se aprecian las partes bucales separadas. *C*, Corte transversal de las partes bucales de un mosquito en su posición de funcionamiento normal. (*B* y *C*, según Waldbauer, tomado de Ross.) *D*, Vista ventral de la mitad anterior de un hemíptero, mostrando el pico. (Según Hickmann.) *E*, Corte transversal del pico de un hemíptero, en el que se aprecian los conductos alimenticios y salival envueltos en maxilas y mandíbulas parecidas a estiletes. (Según Poisson.) *F*, Hemíptero penetrando en un tejido vegetal con sus estiletes. (Según Kullenberg.)

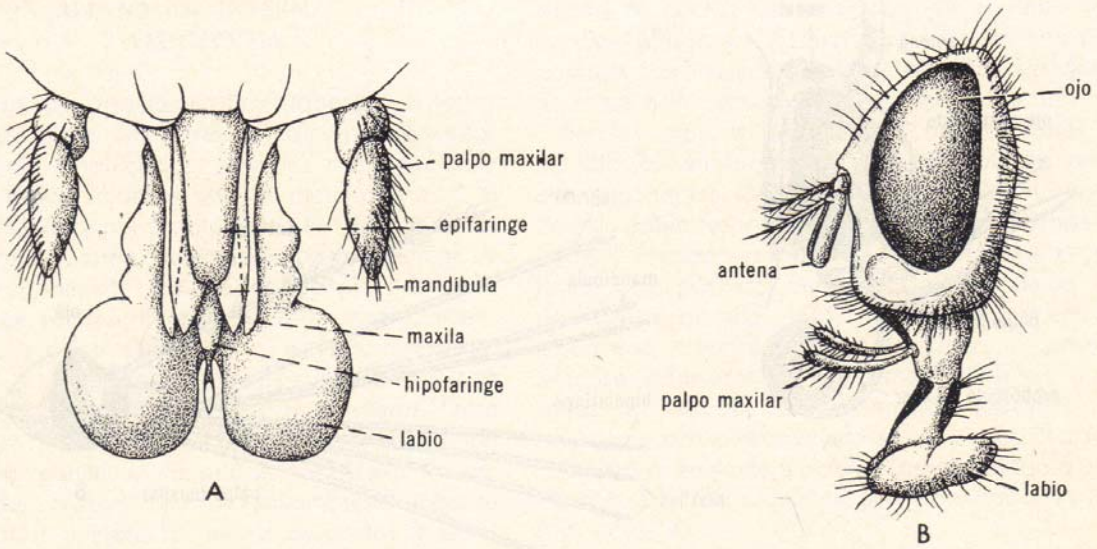


FIG. 15-4. A, Partes bucales de la mosca negra adaptadas para cortar y limpiar. (Según Ross.) B, Vista lateral de la cabeza y partes bucales para saneamiento de una mosca casera. (Según Snodgrass.)

masa alimenticia de la deglución. Algunos de los himenópteros, secretan seda utilizada para elaborar las celdas de las pupas o ninfas. Otras secreciones especiales de las glándulas salivales en diversos insectos incluyen materiales mucoides, una pectinasa que hidroliza la pectina de las paredes celulares, agentes venenosos difusibles, anticoagulantes y aglutininas, y un antígeno que produce la reacción típica de la picadura del mosquito.

El intestino medio del insecto, llamado también ventrículo o estómago, es generalmente tubular y, como en otros artrópodos, es el lugar principal de producción de enzimas, y de digestión y absorción. Un rasgo característico del intestino medio de muchos insectos es la presencia de una membrana peritrófica compuesta de una capa delgada de cutícula, y secretada por las células epiteliales próximas a la válvula situada en el extremo del intestino anterior. Esta membrana forma una cubierta alrededor de la masa alimenticia que se desplaza por el intestino medio, y protege el epitelio de dicho intestino, al mismo tiempo que es permeable para las enzimas y alimentos digeridos. Los insectos que se nutren a base de dieta líquida no secretan membrana peritrófica.

Casi todos los insectos poseen evaginaciones del intestino medio llamadas ciegos gástricos. La posición de los mismos varía, pero generalmente se hallan situados en el extremo anterior del intestino anterior (fig. 15-5). Poco se sabe respecto a la función de estos ciegos, pero en algunos grupos se cree sirven de albergue a una dotación regeneradora de fauna bacteriana normal del intestino.

El intestino posterior o proctodeo, consta de un intestino anterior y un recto posterior, ambos revestidos de cutícula (fig. 15-5). No se conoce todavía exactamente la función del intestino posterior. Sin embargo, sabemos que en el mismo se absorbe agua, y en algunos casos cloruro de sodio y grasas. En buen número de insectos se observa la presencia de glándulas o cojinetes rectales en el epitelio; se cree que estos órganos sean lugares principales de resorción. Es posible la digestión de la celulosa por los termes o termites, y ciertas cucarachas comedoras de madera gracias a la acción de enzimas elaboradas por protozoarios que habitan el intestino posterior. El ácido acético formado por la desintegración de la madera es absorbido activamente por el epitelio del intestino posterior en estos insectos.

Muy a menudo se comprueba la presencia de cuerpos de grasa en el hemoceloma, estructura íntimamente asociada con el intestino. Se cree que estos cuerpos representan una de las zonas corporales más importantes de almacenamiento especialmente para glucosa. Muchos insectos que no se alimentan durante su vida adulta, están atenidos a las grasas, proteínas y glucógeno almacenado en los cuerpos de grasa durante la inmadurez. Algunas células del cuerpo de grasa poseen depósitos de ácido úrico o uratos. Es probable que en algunos insectos las células de urato brinden almacenamiento temporal a productos excretorios durante la muda cuando los túbulos de Malpighi permanecen inactivos.

Circulación. El corazón de los insectos es tubular y en casi todas las especies se prolonga a lo largo de los nueve primeros segmentos abdominales. El único vaso sanguíneo en estos animales es la aorta anterior. La sangre fluye normalmente de la parte posterior a la anterior; sin embargo, en algunos grupos se observa inversión del flujo san-

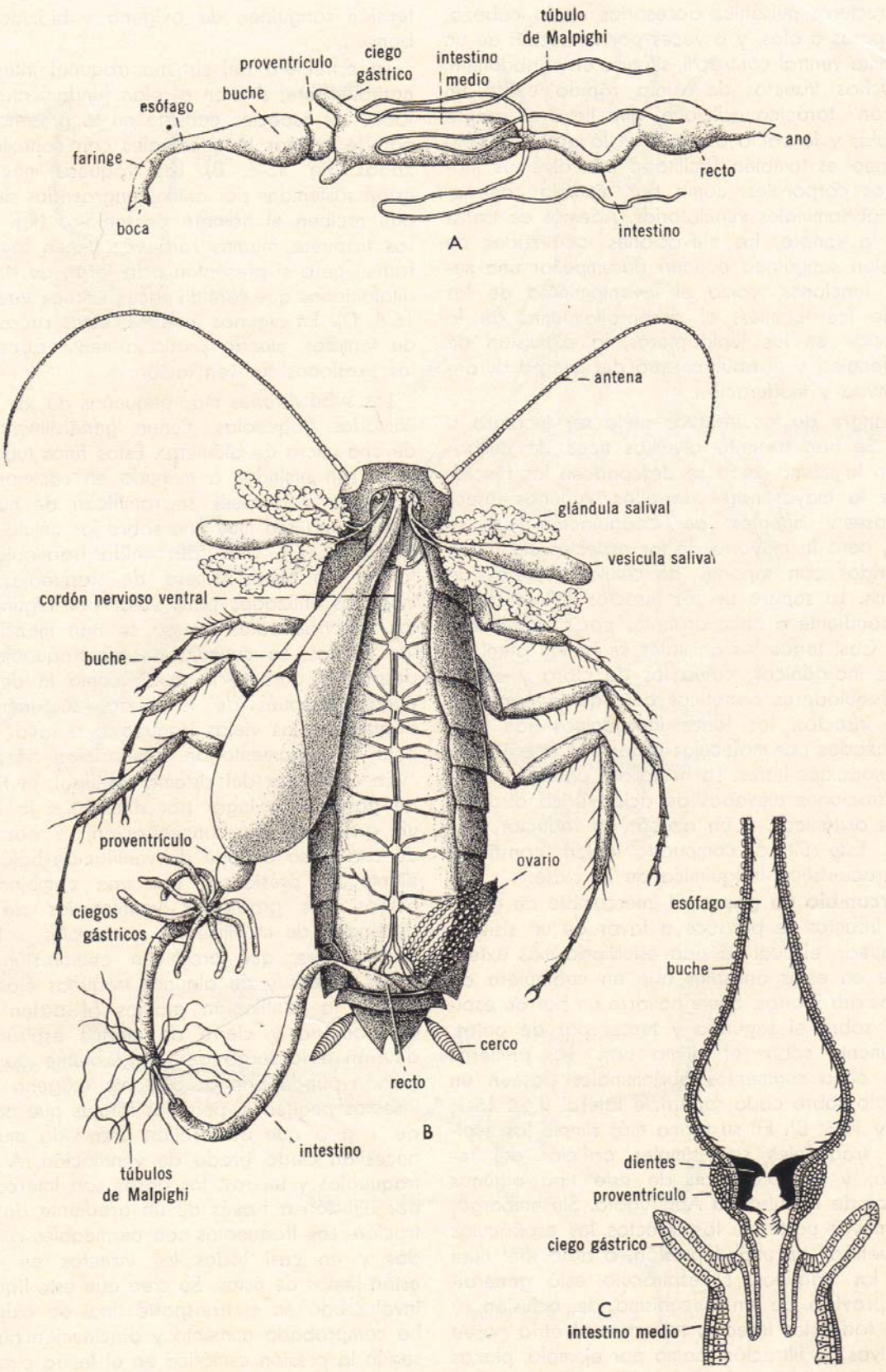


FIG. 15-5. A, Dibujo esquemático del aparato digestivo en el insecto. B, Estructura interna de una cucaracha. C, Corte longitudinal del intestino anterior y parte anterior del intestino medio de una cucaracha. (A y C, Según Snodgrass; B, según Rolleston.)

guíneo. Este flujo puede aumentar por la presencia de estructuras pulsátiles accesorias en la cabeza, tórax, patas o alas, y a veces por la acción de un diafragma ventral contráctil, situado en el abdomen. En muchos insectos de vuelo rápido existe un "corazón" torácico adicional que lleva la sangre a las alas y la vacía después en la aorta. El flujo sanguíneo es también facilitado por diversos movimientos corporales, como por ejemplo contracciones abdominales ventilatorias. Además de transportar la sangre, las elevaciones localizadas de la presión sanguínea pueden desempeñar una serie de funciones, como el levantamiento de las alas de los termites, el desenrollamiento de la probóscide en los lepidópteros, la expulsión de bolas fecales, y el abultamiento del cuerpo durante la muda y maduración.

La sangre de los insectos suele ser incolora o verde. Se han descrito diversos tipos de amibocitos en la misma, pero se desconocen las funciones de la mayor parte de ellos. Algunos insectos poseen agentes de coagulación en su sangre, pero la mayoría de las especies cicatrizan sus heridas con tapones de células repletos de fagocitos. La sangre de los insectos difiere de la correspondiente a otros animales por su contenido iónico. Casi todos los animales se hallan atenidos a iones inorgánicos, como los de cloro y sodio, como reguladores osmóticos del líquido corporal. En los insectos, los iones inorgánicos han sido reemplazados por moléculas orgánicas, sobre todo de aminoácidos libres. La hemolinfa posee también concentraciones elevadas de ácido úrico disuelto, fosfatos orgánicos, y un azúcar no reductor, trehalosa. Este último compuesto quizá constituya una característica bioquímica de la clase.

Intercambio de gases. El intercambio de gases en los insectos se produce a favor de un sistema de tráqueas, el cual ha sido estudiado más extensamente en estos animales que en cualquiera de los otros artrópodos. Suele hallarse un par de espiráculos sobre el segundo y tercer par de patas, o solamente sobre el último par. Los primeros siete a ocho segmentos abdominales poseen un espiráculo sobre cada superficie lateral (figs. 15-1, *C* y *E* y 15-6, *B*). En su forma más simple los espiráculos traqueales son simples orificios del tegumento, y los presentan de este tipo algunos miembros de la subclase Apterygota. Sin embargo, en la mayor parte de los insectos los espiráculos se encuentran en una depresión, o atrio, del cual parten las tráqueas. El espiráculo está generalmente provisto de un mecanismo de oclusión, y en casi todos los insectos terrestres el atrio posee dispositivos de filtración, como por ejemplo, placas cribosas y cojinetes de fieltro (fig. 15-6, *A*). Las estructuras filtrantes impiden la entrada de polvo y parásitos en las tráqueas. La abertura y oclusión de los espiráculos es controlada por inervación directa y por neurosecreción. La estimulación para abrir o cerrar guarda relación indudable con la tensión sanguínea de oxígeno y bióxido de carbono.

La estructura del sistema traqueal interno varía notablemente, si bien el plan fundamental de casi todas las especies consiste en la presencia de un par de troncos longitudinales con conexiones cruzadas (fig. 15-6, *B*). Las tráqueas más grandes están sostenidas por anillos engrosados de cutícula que reciben el nombre de tenidios (fig. 15-6, *A*). Las tráqueas mismas rara vez tienen tamaño uniforme, pero sí presentan a lo largo de su trayecto dilataciones que forman sacos aéreos internos (fig. 15-6, *D*). En algunos insectos, estos sacos carecen de tenidios, siendo particularmente susceptibles a las presiones de ventilación.

Las subdivisiones más pequeñas de las tráqueas, llamadas traqueolas, tienen generalmente menos de una micra de diámetro. Estos finos tubos cuticulares son emitidos a menudo en racimos por las tráqueas, y después se ramifican de nuevo formando una red muy fina sobre las células tisulares (fig. 15-6, *C*). Una sola celda traqueolar puede formar un buen número de traqueolas. En los músculos utilizados para volar por algunos insectos, las traqueolas incluso se han mezclado con las fibrillas. La cutícula de las traqueolas no se desprende durante la muda como la de las tráqueas. Después de la muda, se unen nuevas tráqueas a las viejas traqueolas a favor de "una cola" o pegamento de composición desconocida.

En el interior del sistema traqueal, el transporte de gases tiene lugar por difusión a lo largo de un gradiente de concentración, o por el flujo de una masa de aire de ventilación bajo un gradiente de presión o por una combinación de ambos. Los gradientes ventilatorios de presión dependen de movimientos corporales, sobre todo abdominales, que producen compresión de los sacos aéreos y de algunas tráqueas elásticas. Se facilita la ventilación gracias al orden sucesivo de abertura y cierre de ciertos espiráculos. La difusión a lo largo de un gradiente de concentración puede brindar bastante oxígeno para los insectos pequeños, pero las formas que pesan más de 1 g o que desarrollan una vida muy activa necesitan cierto grado de ventilación. A nivel de traqueolas y tejidos, los gases son intercambiados por difusión a través de un gradiente de concentración. Las traqueolas son permeables a los líquidos y en casi todos los insectos sus extremos están llenos de éstos. Se cree que este líquido está involucrado en el transporte final de oxígeno. Se ha comprobado aumento y disminución de líquido, según la presión osmótica en el tejido circundante. Es muy probable que se libere bióxido de carbono de los tejidos directamente en la hemolinfa y que se difunda a través del tegumento.

Los insectos muy pequeños, como colémbolos y proturos, que viven en medios húmedos, carecen

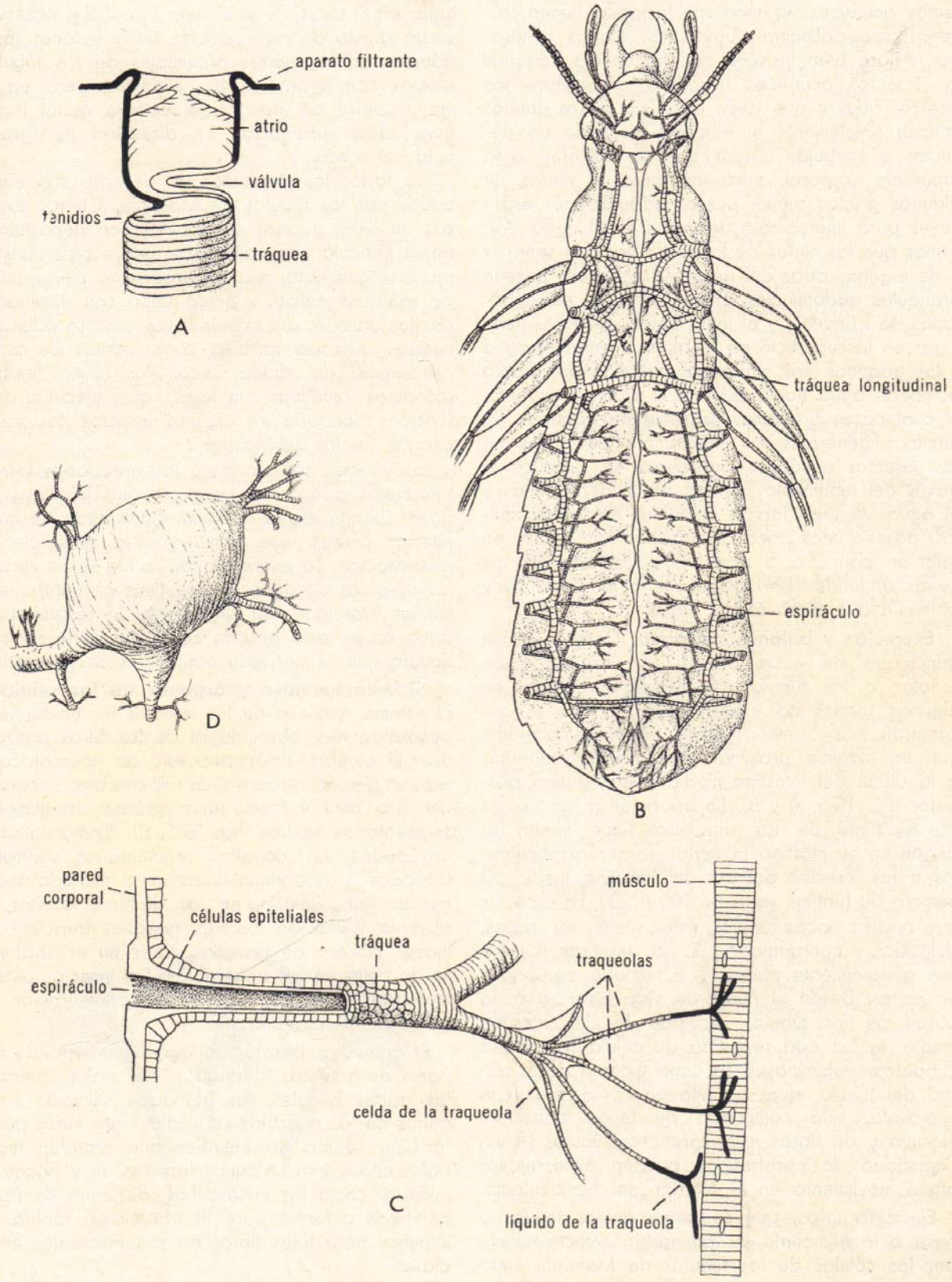


FIG. 15-6. A, Espiráculo con atrio, aparato de filtración y válvula. (Según Snodgrass.) B, Sistema traqueal de un insecto. (Según Ross.) C, Esquema que muestra la relación del espiráculo y las traqueolas con las tráqueas. (Modificado según Ross.) D, Saco aéreo. (Según Snodgrass.)

de tráqueas, y el intercambio de gases tiene lugar en la superficie general del cuerpo. Algunos insectos acuáticos no maduros tampoco tienen tráqueas, especialmente durante las etapas tempranas. Ahora bien, poseen con frecuencia tráqueas los insectos acuáticos inmaduros y siempre los insectos adultos que viven en el agua. Los adultos utilizan simplemente el aire que procede de películas o burbujas aéreas que se adhieren a la superficie corporal, pero las larvas y ninfas de algunos grupos suelen poseer adaptaciones especiales para intercambio de gases en el agua. Así, vemos que las ninfas de la mosca llamada señorita y de algunas otras del género Prectoptera poseen branquias abdominales. Estas branquias están dotadas de tráqueas, y el intercambio de gases tiene lugar en la superficie de las mismas entre el agua y las tráqueas. Las ninfas del caballito del diablo bombean agua hacia adentro y afuera del recto, el cual posee branquias provistas de tráqueas. En términos generales, el intercambio de gases en los insectos acuáticos inmaduros se produce a través del tegumento general entre las tráqueas y el agua. Algunas larvas, como las de los mosquitos, poseen unos pocos espiráculos funcionales en relación con uno o más tubos respiratorios. Las larvas ascienden periódicamente a la superficie y obtienen aire a través del tubo.

Excreción y balance del agua. Como órganos principales de excreción en los insectos cabe señalar a los túbulos de Malpighi, aunque en algunas formas no existen. Estos túbulos se encuentran más o menos libres en el hemoceloma con un extremo proximal generalmente adherido a la unión del intestino medio y el intestino posterior (fig. 15-5, *A* y *B*). En oposición a los túbulos de Malpighi de los arácnidos, que tienen su origen en el intestino posterior, los correspondientes a los insectos derivan del intestino medio. El número de túbulos varía de 100 a 200. En especies que poseen pocos túbulos, éstos suelen ser largos, delgados y contorneados. Si hay un gran número son generalmente cortos, y a menudo agrupados en haces. Desde el punto de vista histológico, la pared de los túbulos recuerda la del intestino medio; la luz está revestida de células epiteliales cuboideas voluminosas. La capa externa de la pared del túbulo, que se halla en contacto con la hemolinfa, está compuesta de tejido conectivo elástico y de fibras musculares. Los túbulos tienen capacidad de peristalsis y pueden experimentar algún movimiento en el interior del hemoceloma.

El ácido úrico, que se forma en los tejidos y pasa a la hemolinfa, es absorbido selectivamente por las células de los túbulos de Malpighi junto con aminoácidos, agua, y sales disueltas. Todas estas substancias reunidas forman un material de aspecto sedimentoso, que es eliminado en el intestino, donde finalmente es moldeado en pequeñas píldoras fecales, junto con otros desechos de la digestión. La resorción del agua, de algunas de las sales y de las substancias nutritivas tiene lugar en el curso de la eliminación. Cabe observar cierto grado de resorción de agua y iones inorgánicos en las partes proximales de los túbulos mismos con retorno a la hemolinfa, pero en la mayor parte de insectos, el epitelio rectal transfiere estas substancias en dirección retrógrada a la hemolinfa.

No todos los productos de desecho son eliminados por los túbulos de Malpighi. Ciertos excesos de sales y otras substancias son depositados en la cutícula para eliminarse por ecdisis. Existen pruebas que autorizan a pensar que cierta parte de sales de calcio y ácido úrico son eliminadas por las paredes del intestino. Los cuerpos adiposos pueden utilizarse también como puntos de almacenamiento del ácido úrico. Por último, existen glándulas cefálicas tubulares, que ejecutan una función excretoria en algunos insectos que carecen de túbulos de Malpighi.

Los insectos son sin duda los artrópodos terrestres mejor adaptados para prevenir pérdidas de agua. La epicutícula se halla impregnada de compuestos céreos, que disminuyen la superficie de evaporación. La excreción de ácido úrico reduce las pérdidas de agua consecutivas al metabolismo de las proteínas. Por otra parte, la resorción de agua en el recto permite conservar parte de este líquido que se perdería por excreción y egestión.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El sistema nervioso de los insectos es, en términos generales, muy parecido al de los otros artrópodos. El cerebro está compuesto de un protocerebro, un deuterocerebro y un tritocerebro. El cordón nervioso central forma una cadena de ganglios segmentarios medios (fig. 15-5, *B*). Como en otros artrópodos, los ganglios segmentarios ventrales, torácicos y abdominales están a menudo fusionados. Por ejemplo, en los dípteros adultos, se observa fusión de los tres ganglios torácicos; el mayor número de ganglios libres en el abdomen es de ocho en los apterigotos. Los insectos alados muestran todos los grados de concentración de ganglios abdominales.

El ganglio subesofágico está compuesto de tres pares de ganglios fusionados, los cuales controlan las partes bucales, las glándulas salivales y algunos de los músculos cervicales. Esta masa posee también células no neurales que secretan materiales endocrinos. Algunos insectos, muy pocos en número, como las cucarachas, disponen de fibras nerviosas gigantes para la transmisión rápida del impulso, pero tales fibras no son frecuentes en la clase.

Los órganos de los sentidos, aparte de los ojos y ocelos, se hallan distribuidos por todo el cuerpo, pero son especialmente abundantes en las alas y antenas. Los pelos sensoriales son sin duda los órganos de los sentidos más sencillos en los

insectos. Los órganos llamados campaniformes son esencialmente idénticos a los órganos de los sentidos en hendidura de los arácnidos. Las terminaciones nerviosas sensoriales se hallan en contacto con una capa delgada de cutícula en forma de cúpula o placa, la cual se altera por los cambios de tensión en la superficie del esqueleto circundante (fig. 15-7). Estos órganos de los sentidos valoran las vibraciones del substrato, corrientes de aire o agua, y la marcha del animal o su posición en el espacio. Los órganos de los sentidos son estimulados incluso por vibraciones ligeras de la cutícula periférica a nivel de la terminación nerviosa sensorial. Los quimiorreceptores se hallan a menudo dispuestos en una depresión cupuliforme de la epidermis. Estudios con microscopio electrónico han permitido comprobar que las dendritas de los quimiorreceptores se hallan libremente expuestas al aire a través de orificios en la cutícula circundantes. Las especies portadoras de órganos productores de sonido suelen poseer órganos auditivos sumamente desarrollados. Entre los órganos auditivos son sin duda los más especializados los llamados timpánicos, que pueden observarse en saltamontes, grillos y cigarras. Se desarrollan estos órganos por fusión de partes de una dilatación traqueal y la pared corporal. Los receptores son células provistas de un casquete quitinoso, adherido al tímpano. La presencia de un saco aéreo debajo del tímpano permite vibraciones que por vía nerviosa se transmiten a los receptores.

Ojos compuestos y ocelos integran los receptores visuales de los insectos. Muchas especies adultas carecen de ocelos, pero cuando existen, se hallan en número de tres sobre la superficie dorsal anterior de la cabeza (fig. 15-1, *A*). La principal función de los ocelos se cree sea la percepción de luz y obscuridad.

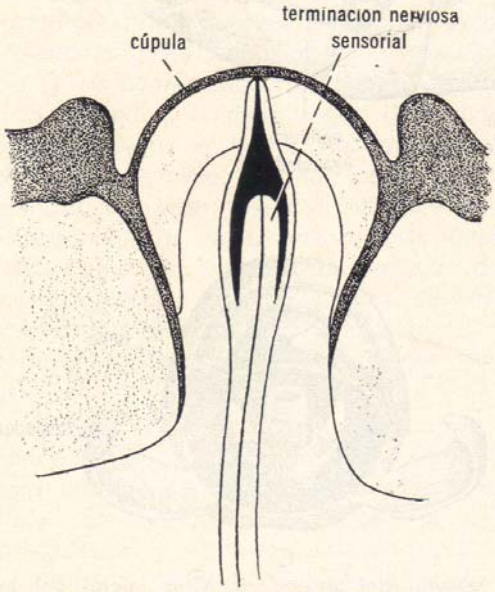


FIG. 15-7. Organo sensorial campaniforme en el insecto. (Según Snodgrass.)

Los ojos compuestos se encuentran situados lateralmente en la cabeza. El número de facetas es mayor en los insectos voladores que dependen de la visión para alimentarse. La reducción máxima de las facetas se observa en algunos insectos parásitos residentes en cuevas. Las facetas son más grandes en los insectos que llevan vida nocturna que en los que viven a la luz del día, y en algunos neurópteros voladores crepusculares los ojos se hallan divididos en dos áreas, una superior de facetas pequeñas y otra inferior de grandes facetas. Existen también algunos insectos como los escarabajos acuáticos girínidos, en los cuales los ojos compuestos están divididos en dos mitades, superior e inferior.

REPRODUCCION Y DESARROLLO

Reproducción. El sistema típico de reproducción femenino consta de dos ovarios, uno a cada lado, y dos oviductos laterales (fig. 15-8). Los oviductos apareados suelen unirse para formar un oviducto común que conduce a la vagina. Este último órgano se abre a su vez sobre la superficie ventral por detrás del séptimo, octavo o noveno segmentos, de los cuales el octavo es el lugar más frecuente. Los divertículos del oviducto común, o vagina, incluyen una espermateca, una bolsa copulatriz, y un par de glándulas accesorias. Cada ovario está formado por un grupo de túbulos, las ovariolas, que se unen posteriormente en un cáliz. El tercio o cuarto superior de la ovariola está compuesto de epitelio germinal en el cual se desarrollan células foliculares y huevos. El resto del túbulo se halla repleto de huevos maduros o casi maduros.

El sistema reproductor masculino incluye un par de testículos, un par de conductos laterales, y un conducto medio que se abre en un pene ventral relacionado con el octavo segmento (fig. 15-9, *A* y *B*). Cada testículo consta de un grupo de tubos espermáticos con espermatozoos en diversos grados de desarrollo. Estos tubos vacían en un conducto lateral, llamado deferente, que se une al del lado opuesto para formar un conducto eyaculador común. Una porción de cada conducto deferente suele dilatarse para formar una vesícula seminal que sirve de reservorio a los espermatozoos. Las glándulas accesorias, que secretan líquido seminal, suelen aparecer como bolsas derivadas del extremo superior del conducto eyaculador.

Durante la copulación, el pene extensible, o susceptible de eversión, se inserta en el orificio genital femenino. Los machos de muchos órdenes, caballitos del diablo, ciertos insectos dípteros de doble ala, mariposas y polillas, para citar sólo

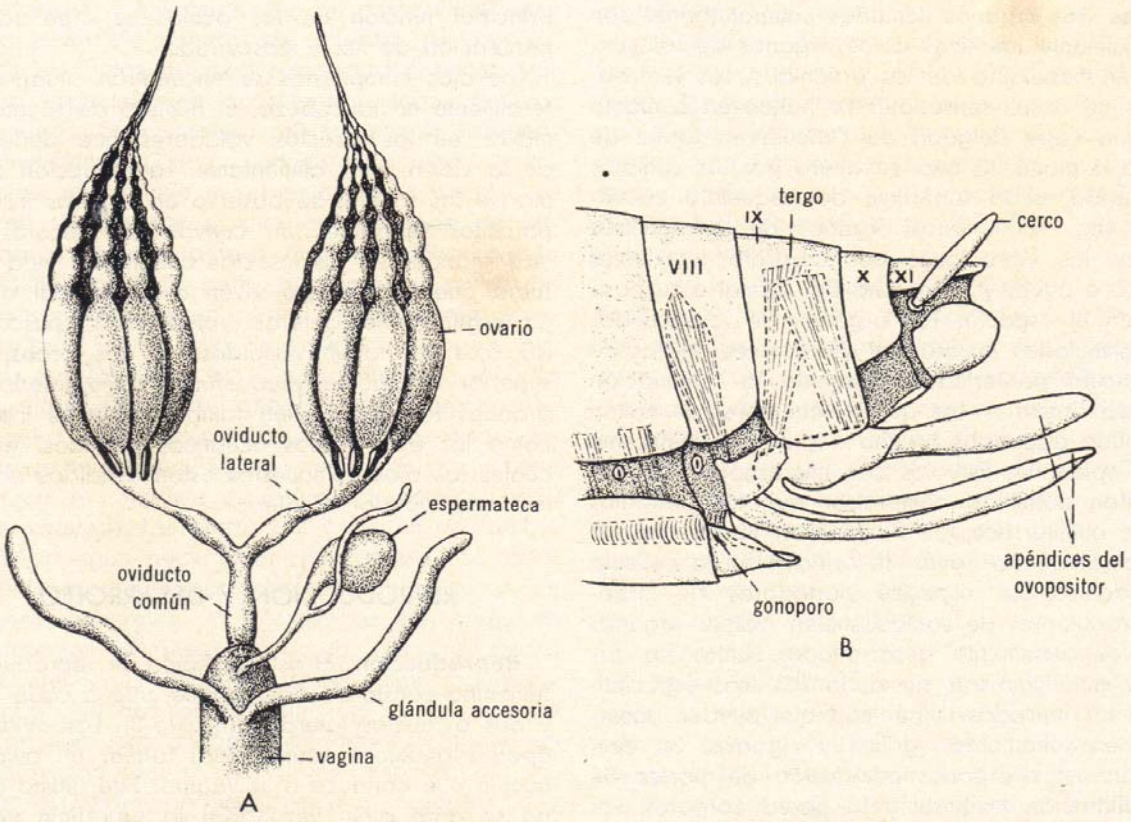


FIG. 15-8. A, Sistema reproductor en un insecto hembra. B, Vista lateral del extremo posterior del abdomen, en que se representa la abertura reproductora y los apéndices, formando el ovipositor. (Ambas según Snodgrass.)

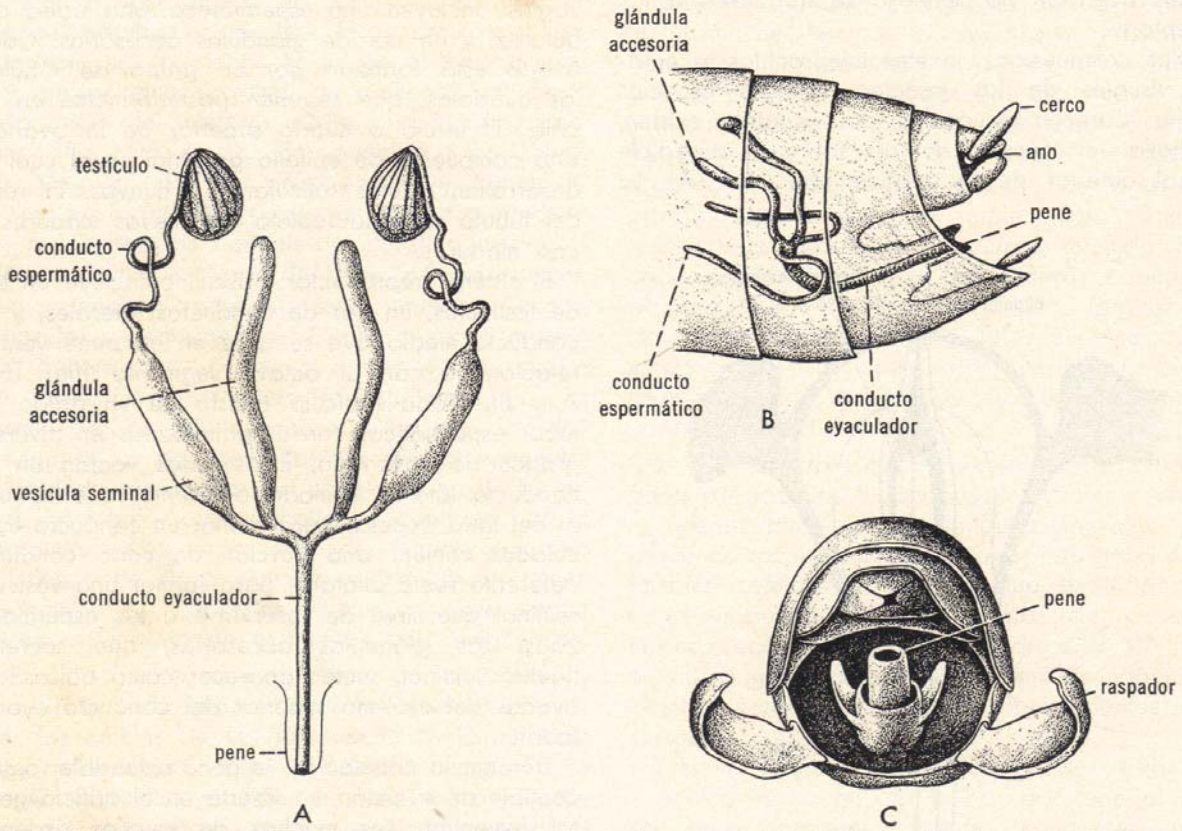


FIG. 15-9. Sistema reproductor en un insecto macho. A, Plan general del sistema. B, Vista lateral del extremo posterior del abdomen, en la que se advierte la abertura reproductora y otras estructuras. C, Vista posterior del abdomen, en la que cabe apreciar el pene y los raspadores. (Todas según Snodgrass.)

unos pocos, poseen órganos de fijación para sostener el abdomen de la hembra (fig. 15-9, *C*). Estos órganos derivan de parte de los segmentos terminales y su estructura es sumamente variable.

En muchos insectos los espermatozoos son transferidos en espermatóforos. Este tipo de transferencia es más común entre los órdenes más primitivos, como apterigotos y ortópteros, pero se observa también en algunos insectos superiores. El espermatóforo suele depositarse directamente en el sistema reproductor femenino, pero entre unos cuantos insectos primitivos sin alas, como tisanuros, la transferencia es indirecta. Como en muchos arácnidos, el espermatóforo es depositado en el suelo y tomado allí por la hembra.

En algunos miembros del orden Odonata (caballitos del diablo e insectos llamados señorita), tiene lugar también una forma de transferencia indirecta de espermatozoos enormemente parecida a la observada en algunos arácnidos, como las arañas. El órgano copulador del macho es un tubo ventral medio situado sobre el tercer esternón abdominal, que se proyecta hacia adelante en el interior de un surco sobre el segundo segmento. El órgano masculino posee un reservorio, que llena el animal antes de la copulación. Para transferir el semen al reservorio, el macho ondula el extremo del abdomen en sentido ventral. La copulación tiene lugar durante el vuelo, para lo cual el macho fija el tórax a la cabeza de la hembra con sus cercos abdominales. El gonoporo femenino en el extremo del abdomen se dirige entonces hacia adelante a la superficie inferior del macho para unirse con su órgano copulador.

Durante la inseminación se depositan espermatozoos en la bolsa copulatriz, la vagina, el oviducto común, o a veces en los oviductos laterales. Solamente en unos pocos grupos se colocan los espermatozoos directamente en las espermatecas. Sin embargo, poco después del apareamiento dichos espermatozoos se hallan en las espermatecas donde se almacenan hasta la puesta de los huevos. La fecundación tiene lugar a medida que pasan los huevos a través del oviducto en el momento de la puesta. En cada apareamiento son transferidos un gran número de espermatozoos a las espermatecas de la hembra. Este número es suficiente para la fecundación de más de una tanda de huevos. Muchos insectos se aparean solamente una vez en su vida, y en otros los apareamientos son siempre en números muy limitados.

Cuando los huevos llegan al oviducto, están ya rodeados de una membrana parecida a una cáscara (corion) secretada por células foliculares ováricas. Esta cáscara puede constar de siete capas gruesas, y se halla perforada por uno o más micrópilos, o aberturas diminutas a través de las cuales entran los espermatozoos. Casi todos los insectos depositan sus huevos valiéndose de un ovipositor, derivado de partes del octavo o noveno segmentos (fig. 15-8, *B*). En un número más pequeño de insectos, el extremo en forma de tubo en eversión del abdomen forma un ovipositor temporal, y en unos pocos, como por ejemplo los colémbolos, no existen modificaciones especiales para el depósito de huevos. El sitio de puesta de huevos varía notablemente y depende en gran parte del modo de existencia del adulto. Existen glándulas accesorias que producen materiales adhesivos para fijar los huevos al substrato o entre ellos. En las especies acuáticas, las glándulas accesorias proporcionan una capa gelatinosa que se hincha en el agua.

Uno de los tipos más interesantes de depósitos de huevos es el relacionado con la formación de agallas. Las hembras de los insectos productores de agallas (himenópteros y dípteros) depositan sus huevos en tejidos vegetales. El tejido de la planta que rodea los huevos experimenta crecimiento anormal y forma una agalla, que tiene forma característica según el insecto que la produce. Las agallas constituyen cámaras protectoras para las larvas y huevos en desarrollo, y a menudo incluso para las ninfas. Las larvas se alimentan del tejido de la agalla.

Desarrollo. La segmentación superficial es característica de los insectos; constituyen excepción a esta regla los colémbolos, en los que se advierte segmentación holoblástica. Es muy variable el grado de desarrollo de las crías de los insectos al llegar a la maduración. Las del grupo apterigotos son como los adultos, salvo en su tamaño y madurez sexual. Las especies recién maduras de saltamontes, cucarachas, chinches, y miembros del orden Lecoptera y de la familia Sicadellidae, se parecen a los adultos, excepto en que las alas y los órganos reproductores no están desarrollados. Las alas derivadas de la primera etapa peculiar de desarrollo son formaciones simples parecidas a almohadillas, que comienzan a adquirir aspecto de alas en el curso de la muda de la etapa preadulta (figura 15-10). Logra el animal la forma adulta gradualmente y en mudas sucesivas. Este tipo de desarrollo es llamado metamorfosis gradual, o incompleta (desarrollo hemimetabolo); todas las etapas inmaduras desde la maduración a la fase adulta se denominan ninfas o, cuando acuáticas, náyades.

En muchos insectos, incluyendo abejas, avispas, moscas y escarabajos, existen rudimentos de alas internas; las auténticas alas surgen en forma brusca en los adultos. Este tipo de desarrollo es una metamorfosis completa (desarrollo holometabolo) y consta de tres etapas (fig. 15-11). La etapa larvaria recién madurada, que carece de alas, es la oruga de las mariposas, la cresa de las moscas y la larva de los escarabajos. Se trata de una etapa alimenticia activa, aunque el alimento suele ser completamente distinto del consumido por el

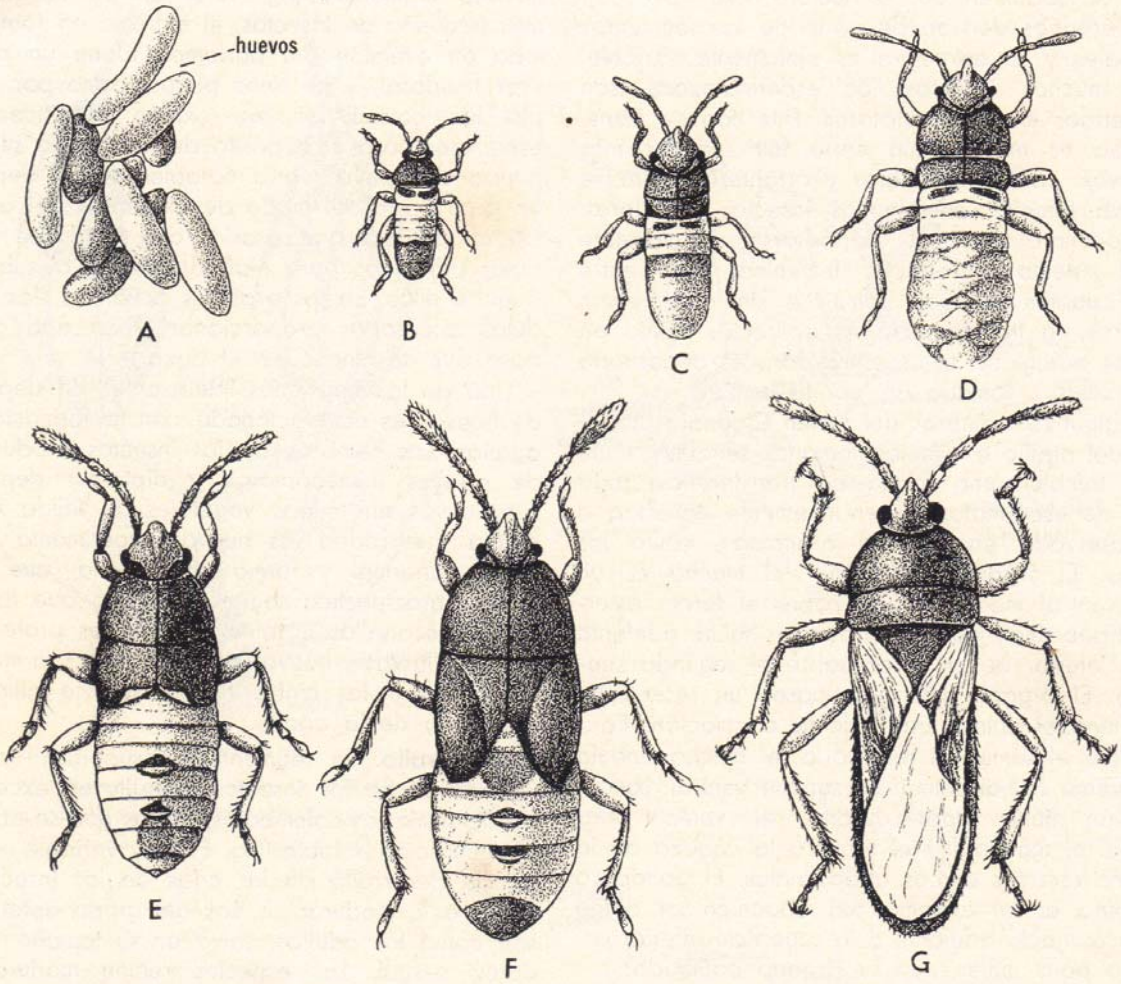


FIG. 15-10. Etapas en la metamorfosis gradual de una chinche parásita del trigo. (Según Ross.)

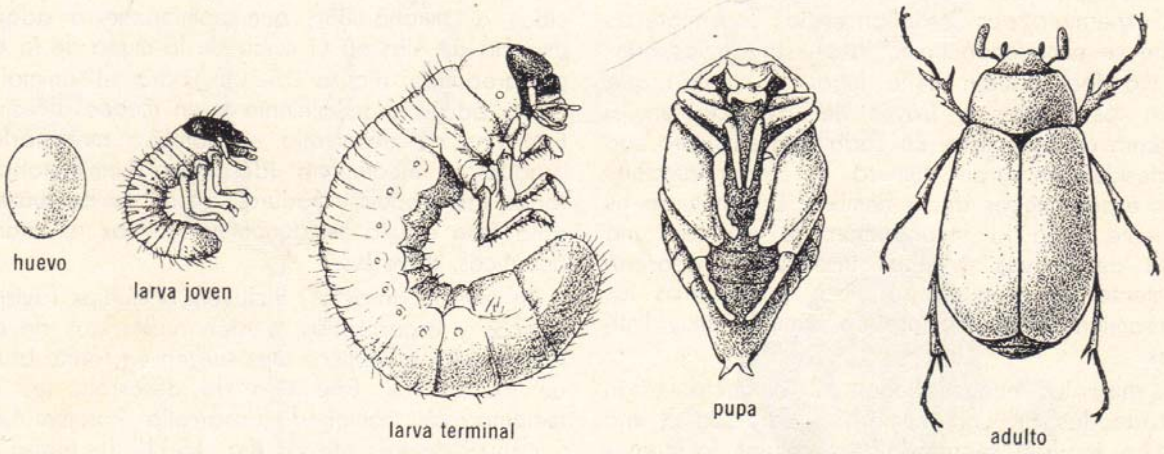


FIG. 15-11. Etapas en la metamorfosis completa de un escarabajo. (Según Ross.)

adulto. En algunas especies las larvas y adultos poseen diferentes tipos de partes bucales, por ejemplo, las larvas orugas están provistas de partes bucales masticatorias, mientras los adultos poseen órganos bucales de aspiración. Algunos grupos parasitarios pueden presentar dos o más estructuras y hábitos larvarios (hipermetamorfosis).

Al final del periodo larvario, la cría deja de alimentarse y queda en reposo. Esta etapa es llamada de ninfa o pupa, y suele transcurrir en lugares protegidos, como el terreno, un capullo o tejidos vegetales. En el curso de la misma van surgiendo estructuras adultas a partir de rudimentos embrionarios. Pocas estructuras larvarias llegan a la etapa adulta. El número de mudas necesarias para alcanzar dicha etapa fluctúa de tres a cuatro a más de 30, lo que depende en gran medida del tipo de desarrollo.

Es sabido que la transformación de los insectos inmaduros en adultos reproductores se halla bajo control endocrino. Una secreción hormonal derivada del cerebro estimula una glándula situada en el protórax, llamada protorácica, que produce ecdisonas A y B, hormonas que estimulan el crecimiento y la muda. Durante las etapas larvarias los cuerpos alados del cerebro producen otra hormona, conocida como juvenil, de la cual depende la conservación de las estructuras larvarias, ya que inhibe la metamorfosis. La hormona juvenil puede producir su efecto solamente después de iniciado el proceso de muda. En consecuencia, debe actuar en conjunción con las hormonas protorácicas. Cuando existe un nivel relativamente elevado de hormona juvenil en la sangre, se observa muda de larva a larva. Cuando la concentración de dicha hormona es inferior, la muda es de larva a ninfa, y en ausencia de hormona juvenil, la muda se caracteriza por el paso de ninfa a adulto.

Existen varios grupos de insectos en los cuales varias generaciones de los mismos viven en hábitat diferentes y presentan métodos también diferentes de reproducción. Cabe citar como ejemplo el ciclo vital de los áfidos en los cuales se registra una potencia inmejorable de reproducción. Los huevos puestos en otoño maduran en primavera y se desarrollan o convierten en hembras partenogenéticas carentes de alas. Las hembras, llamadas a veces troncos maternos, son ovovivíparas, y pueden dar nacimiento a cierto número de camadas de hembras partenogenéticas sin alas. Una de estas generaciones da finalmente origen a formas aladas, las cuales son todavía hembras partenogenéticas y ovovivíparas. Esta generación suele desplazarse a otras plantas, pero continúa produciendo hembras partenogenéticas con alas o sin ellas. A medida que se acerca el otoño, aparece una generación sexual de machos y hembras; los miembros integrantes de la misma ponen sus huevos, y el ciclo se repite. El ciclo vital de los áfidos se parece en muchos aspectos al de las pulgas acuáticas crustáceas.

La poliembrionía, caracterizada porque la masa inicial de células embrionarias da origen a más de un embrión, se halla muy desarrollada en algunos himenópteros parásitos y constituye un ejemplo clásico de este fenómeno del desarrollo. A partir de un huevo simple depositado en el cuerpo de otro huésped insecto se producen de dos a muchas larvas; se observa el caso extremo en el diminuto calcídido *Litomastix*. La hembra deposita unos cuantos huevos en el cuerpo de las grandes orugas. A partir de estos huevos se desarrollan más de 3 000 larvas calcídidas, las cuales devoran completamente al huésped oruga.

CONDUCTA DE LOS INSECTOS

Insectos sociales. Se registran en los insectos algunos de los ejemplos más desarrollados y clásicos de organización social entre especies animales. Aunque, como en otros animales, existen diversos grados de organización entre los diferentes insectos sociales, las sociedades de insectos más desarrolladas y evolucionadas, como las de termites, hormigas, abejas, y avispas, participan de buen número de caracteres en común. La estructura social es obligatoria y necesaria para la conservación de la especie. La sociedad no suele aceptar miembros procedentes de otras colonias de la misma especie. Todos los insectos en diferentes etapas del desarrollo son miembros de la colonia, y todas las actividades relacionadas con la existencia de la colonia son colectivas.

Los termites forman un nido, o colonia, en huecos de la madera, en los cuales se alimentan. Se registra gran variedad en la confección de nidos de termites que con frecuencia son simétricos. Casi siempre se observa algún tipo de sistema de ventilación que regula la temperatura y el aporte de oxígeno. Una especie de termite que vive en la Costa de Marfil de Africa construye un nido gigantesco (termitaria), que cubre con una capa aislante. El centro del nido posee hongos, que los termites conservan y utilizan como alimento, y una cámara real ocupada por la reina. El centro recibe aire fresco por medio de conductos procedentes de una cavidad inferior. Otros conductos llevan el aire viciado desde el centro del nido a la superficie del mismo.

En ciertas épocas del año se desarrollan y dispersan machos y hembras provistos de alas. Después de la dispersión y el apareamiento, caen las alas y un macho y una hembra comienzan a excavar un nuevo nido. Se trata de la pareja real, que actúan solamente como miembros reproductores de la colonia. Los huevos puestos por la hembra maduran convirtiéndose en ninfas, algunas de las cuales se transforman en obreras, y man-

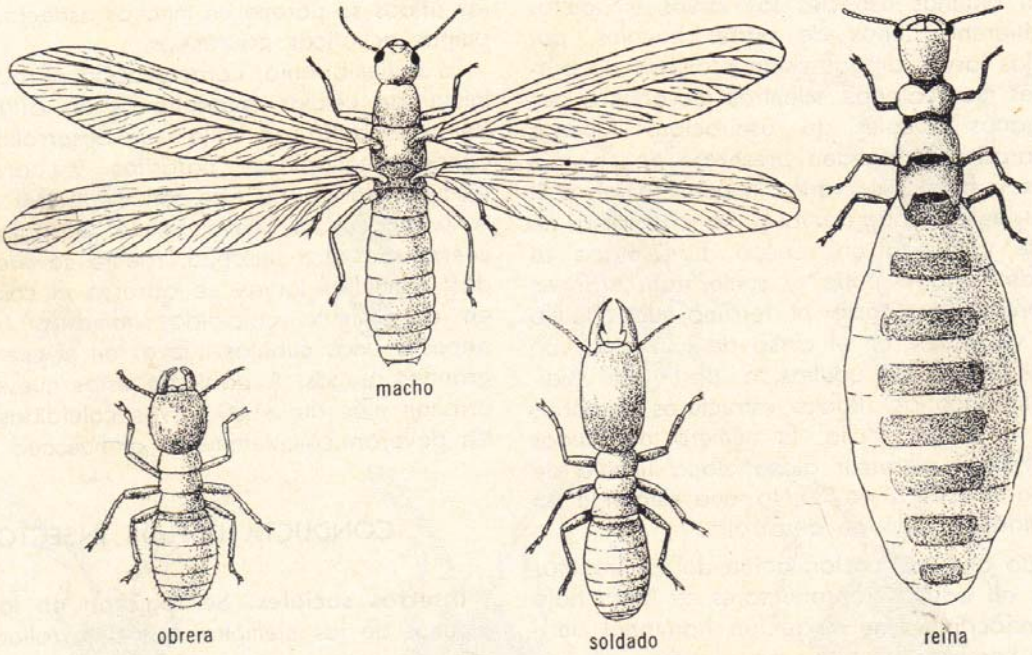


FIG. 15-12. Castas del termite norteamericano común, *Termes flavipes*. (Según Lutz.)

tienen la colonia. Otras, se tornan en soldados con cabezas grandes, que defienden el nido (fig. 15-12). Casi siempre cada nidada de ninfas posee también una pareja real substituta, que puede convertirse en fértil si muere la pareja original. Cuando la colonia prospera, se producen nidadas periódicas de formas fértiles con alas, que se dispersan y forman nuevas colonias. La grasa depositada y la resorción de los músculos de vuelo hacen posible que la pareja fundadora viva sin alimento hasta que comienzan a acumularlo las primeras obreras. Sin embargo, en ocasiones son consumidos por los progenitores algunos de los huevos o ninfas.

Las investigaciones al respecto no han podido todavía brindar respuesta convincente en cuanto a la forma de crearse las clases sociales o castas. Ninguno de los miembros de las tres castas desarrolla características adultas completas, lo que lleva a la conclusión de que quizá intervengan de algún modo las hormonas inhibidoras del crecimiento.

La vida social de las hormigas es parecida a la de los termites. Un macho y una hembra emigrantes provistos de alas se aparean en vuelo, sobre el terreno o entre matorrales; después del apareamiento el macho muere y la hembra desprende sus alas masticándolas. A continuación, esta hembra establece una colonia, que generalmente construye en el suelo. Los huevos maduran convirtiéndose en hembras obreras estériles y carentes de alas, las cuales se hacen cargo pronto del mantenimiento de la colonia. La reina asume entonces un papel consistente en forma exclusiva en la puesta de huevos. Las etapas larvarias inmaduras, completamente desvalidas, deben ser alimentadas hasta llegar a madurez. Muchas colonias de hormigas están compuestas de una reina y obreras. Otras, son mucho más complejas, y participan en ellas soldados e incluso especies "esclavas".

Entre las avispas sociales existe también una casta de obreras "estériles", pero éstas provistas de alas. Son un poco más pequeñas que la reina y su aspecto es parecido. Las larvas se desarrollan en celdas individuales en el interior del nido. Solamente las obreras, encargadas de alimentar a la colonia y de construir las celdas, son producidas en primavera y verano, surgiendo hembras y machos fértiles al comienzo del otoño. Después del apareamiento, el macho muere, y la hembra queda en estado de hibernación durante toda la época invernal. En la primavera una hembra fecundada comienza una nueva colonia; la vieja colonia no sobrevive al invierno en climas templados.

Las abejas sociales poseen las mismas castas que las avispas. Las obreras se encargan de mantener viva a la colonia durante el invierno mediante almacenamiento de productos alimenticios en cantidad suficiente para llegar a la primavera. El alimento es almacenado en forma de miel y se conserva en celdas céreas. Los huevos fecundados se convierten en reinas y obreras, según la dieta dada a las larvas. Las alimentadas con "jalea real" se convierten en reinas, y las que comieron néctar y polen son las futuras obreras. Las larvas procedentes de huevos no fecundados se alimentan como las obreras, y terminan convirtiéndose en zánganos. Las abejas obreras se dividen en

diversos grupos cuyo trabajo depende de la edad. Al salir por primera vez de la celda de incubación, y durante unas dos semanas, las obreras alimentan a la reina, a los zánganos, y a las larvas con el polen y la miel existente en las celdas de almacenamiento. Más tarde aparecen en las mismas glándulas de cera, y entonces la obrera construye celdas y recibe y almacena las cargas de polen y néctar que traen las abejas de campo, productoras de miel; además, limpian las celdas y actúan como centinelas a la entrada de la colmena.

Las obreras más viejas, que poseen grandes canastas para polen son las productoras de miel. Estas abejas han surgido unas tres semanas antes y pueden vivir solamente unas cuatro a cinco semanas si nacen durante la primavera o principio del verano. Aquellas abejas que nacen a fin de verano u otoño suelen vivir durante todo el invierno.

Se producen nuevas reinas mediante alimentación de algunas larvas femeninas con "jalea real". Se trata de una secreción procedente de las glándulas salivales de las obreras entre seis y catorce días de edad. El hecho de que las obreras alimenten o no con "jalea real" a las larvas depende en gran medida de la presencia de una reina. Si se hallan en contacto con la misma, las obreras están inhibidas para construir cámaras de incubación para una nueva reina. Este efecto depende de la carencia en las obreras de una feromona especial denominada "substancia para reina". Esta secreción es producida por la glándula mandibular de la reina y recogida directamente por unas cuantas obreras que la diseminan entre las demás. Cuando la vieja reina no puede secretar substancia suficiente para todas las obreras, se producen nuevas reinas y surge finalmente un enjambre. Cuando una reina es eliminada experimentalmente de una colonia, las obreras transfieren uno de los huevos más recientes de reina a una celda de reina y alimentan con "jalea real" a la larva que acaba de madurar.

Tan pronto como madura una nueva reina, una de las reinas, generalmente la más vieja, abandona el nido con parte de la colonia, y la reina joven hereda la colmena. Después de su partida, la nueva reina levanta su vuelo nupcial con una comitiva de zánganos que la siguen. No tarda en regresar a la vieja colmena y puede dejar huevos fértiles para los tres o cuatro años siguientes.

Comunicación. La comunicación entre los insectos implica la presencia de una gran variedad de estímulos y conductos sensoriales. Los estímulos auditivos, visuales, químicos, y el contacto mecánico pueden servir todos como señales para desencadenar respuestas de conducta. Aunque muchos insectos solitarios disponen de ciertas formas de comunicación, se observan los índices más elevados de desarrollo a este respecto entre las especies sociales.

Como en otros artrópodos, la mayor parte de ruidos de los insectos son producidos por el roce de una estructura esquelética sobre otra. Quizá el más sencillo sea el zumbido que producen las vibraciones sumamente rápidas de las alas durante el vuelo. Algunos saltamontes y grillos disponen de estructuras especiales productoras de ruidos parecidos al de una lima en movimiento. Por ejemplo, en algunos, el borde anterior del ala posterior roza con gruesas venas de la parte anterior del ala haciendo que esta última vibre. Otros saltamontes y grillos poseen una hilera de dientes en la cara interna del fémur posterior, que cuando roza con la parte anterior del ala produce vibraciones de las venas. Diversos grillos poseen hileras sobre una o ambas alas y producen sonidos que pueden percibirse a cerca de medio kilómetro de distancia.

Las cigarras originan ruidos por vibración de ciertas membranas quitinosas llamadas timbales. Estos órganos suelen encontrarse a pares sobre el abdomen y son controlados por músculos. Existen insectos que producen ruidos al golpear alguna parte de su cuerpo contra el substrato, y hay todavía otros que disponen de una faringe modificada, capaz de producir un sonido por expulsión y vibración directa del aire.

Se sabe hoy que la producción de sonidos interviene en las maniobras de cortejo, en señales de alarma, y para informar a algunos insectos de la misma especie de la presencia de otros; sin embargo, no se conoce todavía en muchas especies la significación de la producción de sonidos.

Constituyen otra forma de comunicación las secreciones corporales, que pueden actuar como atrayentes sexuales, como substancias que dejan rastro flamígero, y como irritantes. Se observa de nuevo este tipo de comunicación sobre todo en grupos sociales y desempeña un papel importante en la localización del alimento y del nido, en la atracción de las parejas, en la identificación de un miembro de la misma colonia y en la defensa. Los atrayentes sexuales de orden químico producidos por los insectos han concentrado la atención y el interés de los fisiólogos durante los últimos años. Algunos de estos productos químicos se han aislado e identificado, y se les conoce generalmente con el nombre de feromonas, habiendo sido utilizadas en campos aplicados de control de insectos para atraer a machos y hembras hacia su destrucción. Muchos de los insectos sociales dejan una huella luminosa que se extiende desde la fuente de alimento a la colonia. Se desconoce la naturaleza exacta de esta secreción química, pero se cree que guarda relación con los citrales. Otra secreción corporal producida por hormigas y abejas faculta a estos animales para reconocer a los miembros de sus propias comunidades.

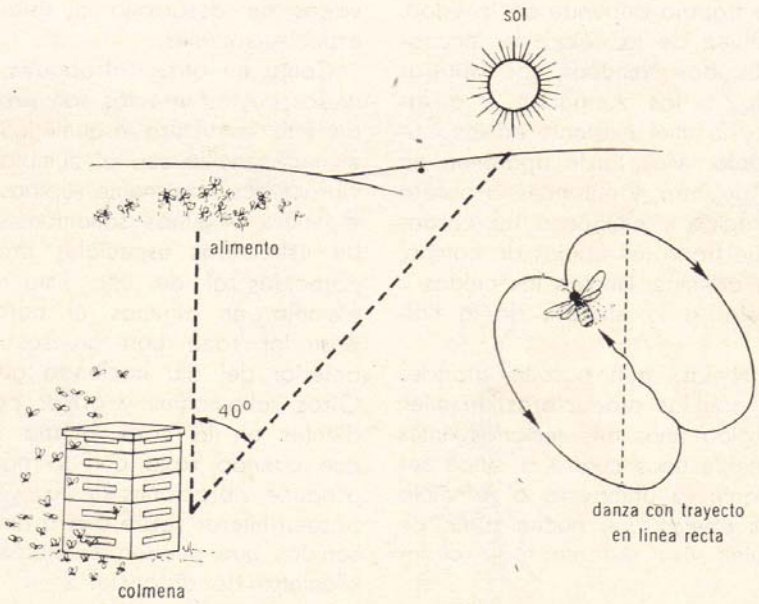


FIG. 15-13. Esquema que ilustra la inclinación del trayecto en línea recta recorrido por la abeja exploradora para indicar la localización de una fuente alimenticia con referencia al sol. La fuente se halla localizada en un ángulo de 40 grados a la izquierda del sol. El recorrido recto de la abeja exploradora se dirige por lo tanto hacia arriba (indicando que el alimento se encuentra hacia el sol) e inclinado 40 grados a la izquierda (indicando el ángulo de la fuente alimenticia con relación al sol). (Según Van Frisch.)

Corresponde a von Frisch el mérito de haber realizado en 1956 el primer estudio relativo a la comunicación entre insectos, al analizar con sumo cuidado el lenguaje de las abejas, y más tarde el trabajo de Wenner (1964) aumentó notablemente nuestros conocimientos sobre este interesante tema. Descifraron estos autores literalmente los mensajes de las abejas y comprobaron la precisión con que informan a las otras obreras de la colonia sobre la localización de una fuente de alimento. La danza y vibraciones de la abeja exploradora transmiten no sólo la localización de dicha fuente, sino su dirección y distancia de la colonia así como la riqueza de la misma. La abeja viajera regresa a la colmena, después de su feliz hallazgo, con néctar y polen que comparte con otras abejas de campo, y les comunica el tipo y cantidad de alimento que ha encontrado. La abeja exploradora inicia una agitada danza, describiendo durante la misma círculos de derecha a izquierda, y un recorrido en línea recta entre los dos semicírculos (fig. 15-13). En el curso de su camino en línea recta el animal agita el abdomen. Von Frisch descubrió que la orientación de los movimientos circulares indica la dirección del alimento, y la frecuencia de los trayectos rectos es índice de la distancia. Cuanto más cerca se halle el alimento de la colmena, mayor la frecuencia de los recorridos en línea recta. Las abejas utilizan el ángulo del sol y la polarización de la atmósfera como medio de orientación, y la danza de la abeja exploradora indica la localización del alimento con relación a la posición del sol. Si el trayecto en línea recta se dirige hacia arriba, el alimento se halla hacia el sol; si por el contrario se dirige hacia abajo, el alimento estará localizado en dirección opuesta a la del sol. La inclinación del recorrido a la derecha o a la izquierda de la vertical, indica el ángulo del sol a la derecha o la izquierda de la fuente de alimento (fig. 15-13). Un "reloj" interno compensa el paso del tiempo entre el descubrimiento del alimento y el comienzo de la danza, de manera que la información es correcta aun cuando el sol se haya movido durante este intervalo. En días nublados el tipo de polarización atmosférica actúa como punto de referencia en lugar del sol. Si la fuente alimenticia se halla a menos de 80 m, los datos proporcionados por la quimiorrecepción son suficientes para descubrir el alimento, en cuyo caso la abeja exploradora no ejecuta la danza en línea recta.

El trabajo de Wenner ha permitido comprobar que la abeja exploradora o forrajera se comunica con los otros miembros de la colmena no sólo por su danza sino también por medio del sonido. Durante su recorrido en línea recta la abeja produce vibraciones emitidas por una serie de latidos, que son producidos por el movimiento de las alas. Las abejas situadas en las cercanías perciben indudablemente las vibraciones de la danzadora por medio de sus antenas, las cuales se ponen en contacto con el tórax o con las extremidades de la abeja exploradora. Por medio del sonido la abeja forrajera indica la distancia de la fuente alimenticia con relación a la colmena. El número promedio de vibraciones es proporcional a la distancia en que se encuentra dicho alimento.

Existen pruebas en el sentido de que las señales de sonido de la abeja exploradora pueden proporcionar también datos acerca de la riqueza de la fuente alimenticia y alguna otra información.

La inspección visual debe implicar la presencia de órganos de luz, como se observa en las luciérnagas o cocuyos. Estos órganos pueden servir como atrayentes sexuales así como para reconocer un miembro de la misma especie. Suelen estar localizados cerca de la superficie corporal detrás de una ventana de cutícula transparente. En una especie de luciérnaga de Nueva Zelandia, los órganos luminosos son los extremos alargados de cuatro túbulos de Malpighi situados en el segmento terminal del abdomen. En la luciérnaga americana, estos órganos están representados por los cuerpos adiposos situados en el abdomen. Cuando estos órganos de luz aparecen como manchas sobre el cuerpo de un insecto suelen localizarse en los troncos traqueales.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE INSECTA O HEXAPODA

Los insectos vivientes pueden clasificarse en 26 órdenes, que incluyen cerca de 1 000 familias y muchos millares de géneros. Se han descrito en Norteamérica más de 84 000 insectos pertenecientes a los 26 órdenes, pero se calcula que faltan por describirse sólo en este continente cerca de 25 000 especies más. Cabe, pues, afirmar que existen en el mundo de uno a diez millones de especies de insectos no descritas todavía.

A continuación exponemos la clasificación de los insectos tomada de Borror y Delong (1964):

Subclase Apterygota. Insectos primariamente sin alas. Los miembros de los cinco órdenes siguientes se cree representan los insectos vivientes más primitivos.

Orden Protura. Insectos pequeños, ciegos, con cabeza en forma de cono. Viven en humus húmedo y en el suelo y se alimentan de materia orgánica descompuesta. Se considera a veces a los proturos como una subclase separada, a la que se denomina Myrientomata (fig. 15-14, *A*).

Orden Thysanura. Pez plateado, Lepisma. Insectos de marcha rápida con dos o tres apéndices estiliformes en el abdomen. Viven sobre hojas muertas, maderas y piedras. Algunas especies se encuentran en casas donde se alimentan de libros y ropas (fig. 15-14, *B*).

Orden Collembola. En cola de resorte. Pequeños insectos con órgano saltatorio abdominal, extremidades bien desarrolladas y antenas. Carecen estos animales de ojos o se hallan representados estos órganos por omatidios aislados. Se encuentran en grandes cantidades en tierra vegetal húmeda, suelo o maderas podridas. Se consideran a veces como una subclase separada a la que se denomina Oligoentomata (fig. 15-14, *C*).

Subclase Pterygota. Insectos sin alas o alados; en el primer caso la falta de alas es secundaria.

Orden Ephemeroptera. Efemeróptero. Insectos alargados con alas provistas de red venosa, de las cuales las primeras son más grandes que las segundas. Dos o tres apéndices caudales filiformes. Antenas pequeñas y partes bucales de adultos atróficas. Metamorfosis gradual (fig. 15-15, *A*).

Orden Odonata. Caballitos del diablo y moscas señorita. Insectos rapaces con alas largas estrechas con abundante red venosa, ojos grandes y partes bucales masticatorias. Metamorfosis gradual; ninfas acuáticas; los caballitos del diablo son fornidos, y las especies denominadas señorita se caracterizan por ser finas y delicadas (figura 15-15, *B*).

Orden Orthoptera. Saltamontes, chicharras, grillos, cucarachas, mántidos y bastones. Insectos de cabeza grande con fuertes partes bucales masticatorias y ojos compuestos. Muchas especies poseen alargado el fémur de la extremidad posterior con objeto de que sirva para saltar. Existen especies con alas y sin ellas. Casi todas las formas aladas poseen alas posteriores membranosas protegidas por alas anteriores de aspecto de cuero. Son estos animales fundamentalmente herbívoros, produciendo a veces grandes daños en las cosechas. Metamorfosis gradual (fig. 15-15, *C*).

Orden Isoptera. Termites. Insectos sociales. Integran la colonia individuos con alas y sin ellas. Cuerpo blando, con abdomen ampliamente unido al tórax. Metamorfosis gradual. Las formas americanas se alimentan de celulosa y poseen gran importancia económica (fig. 15-12).

Orden Plecoptera. Mosca de piedra. Los adultos tienen antenas largas, partes bucales masticatorias, y dos pares de alas membranosas bien desarrolladas; metamorfosis gradual; ninfas acuáticas. Los adultos surgen durante el invierno en algunos grupos (fig. 15-15, *D*).

Orden Dermaptera. Cortapicos. Insectos de cuerpo alargado parecidos a escarabajos, con partes bucales masticatorias, ojos compuestos, y grandes cercos parecidos a pinzas. Muchas especies tienen alas en forma de abanico y élitros. Animales de vida nocturna con hábitos alimenticios omnívoros. Metamorfosis gradual (ver la figura 15-15, *E*).

Orden Embioptera. Embióptero. Insectos de cuerpo blando, pequeño y delgado con grandes cabezas y ojos. Se alimentan de plantas y viven en túneles de seda, los cuales tejen delante de ellos para crear nuevas rutas. Presentan glándulas de seda y pelos filiformes en el tarso delantero. Son gregarios y viven en grandes colonias; tropicales y subtropicales; metamorfosis gradual (fig. 15-15, *F*).

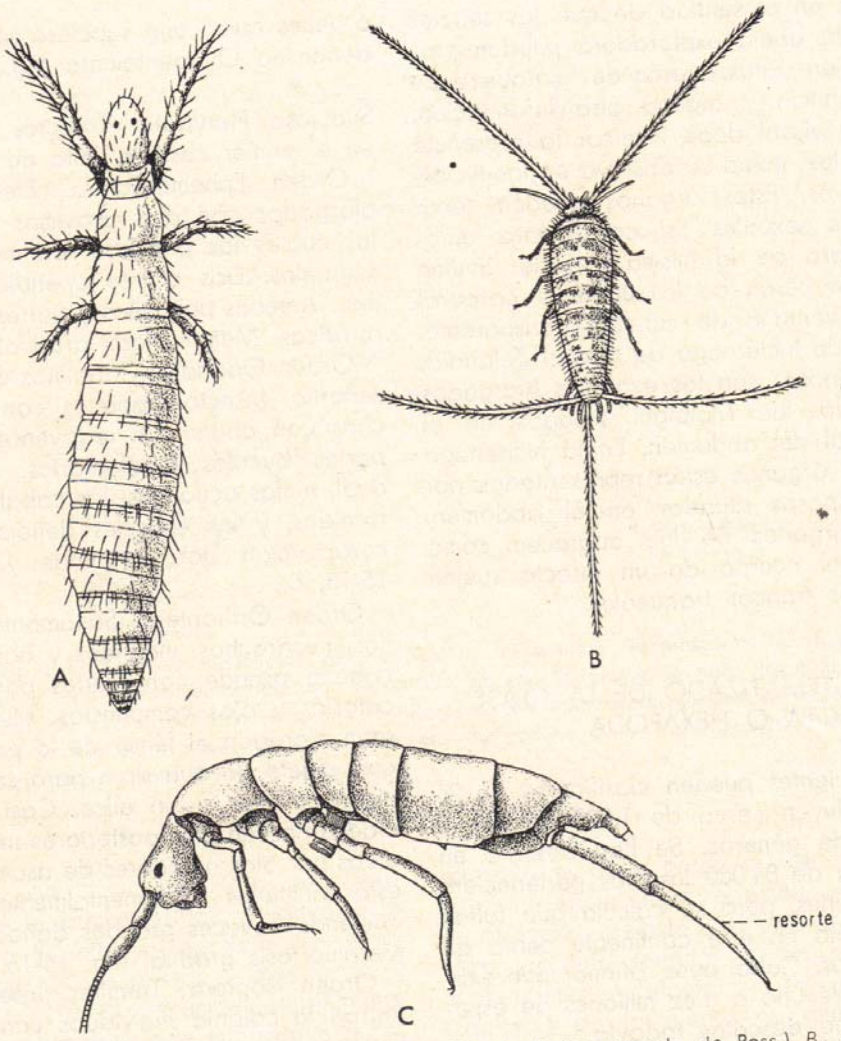


FIG. 15-14. Subclase Apterygota. A, Orden Protura: proturo. (Según Ewing, tomado de Ross.) B, Orden Thysanura: pez plateado. (Según Lutz.) C, Orden Collembola: cola de resorte. (Según Willem.)

Orden Psocoptera. Piojo de los libros. Insectos pálidos, frágiles, pequeños, con partes bucales masticatorias. Alados o sin alas; en el primer caso las alas son membranosas y el par delantero más grande que el posterior. Metamorfosis gradual. Viven en una gran variedad de hábitat, cortezas, follaje y bajo piedras. Algunas especies infestan los edificios y se encuentran entre los libros (fig. 15-15, *G*).

Orden Zoraptera. Insectos de cuerpo blando, pálidos, pequeños, parecidos a termites diminutos con partes bucales masticatorias; existen formas aladas y sin alas; metamorfosis gradual. Son insectos raros que viven en colonias debajo de maderas muertas en climas templados. Solamente se conocen veinte especies y un género (véase la fig. 15-15, *H*).

Orden Mallophaga. Piojo masticador. Insectos sin alas, aplanados, que viven como ectoparásitos en aves y mamíferos. Los ojos reducidos o ausentes; las extremidades cortas y el tórax pequeño; metamorfosis gradual. Se alimentan de escamas, plumas, pelos, piel, y algunos de sangre seca en torno a las heridas. Muchas especies infestan aves domésticas y ganado causando considerables daños (fig. 15-15, *I*).

Orden Anoplura. Parecido al piojo masticador, pero con partes bucales adaptadas para chupar. Ectoparásitos de aves y mamíferos. Buen número de especies son parásitos de animales domésticos, y el piojo de la cabeza y la ladilla lo son del hombre. Más grave que la irritación producida por estos parásitos es su papel como vectores de enfermedades, como por ejemplo el tifus exantemático (fig. 15-15, *J*).

Orden Thysanoptera. Tisanópteros. Insectos pequeños y delgados con partes bucales adaptadas para raspar y chupar; alados y sin alas; en el primer caso, las alas estrechas con pocas venas y con pelos provistos de flecos. Se caracteriza su desarrollo por la presencia de varias etapas peculiares de tipo ninfa y una sola etapa preadulta de pupa. Un gran número de especies se alimentan de flores, pero unos cuantos tisanuros

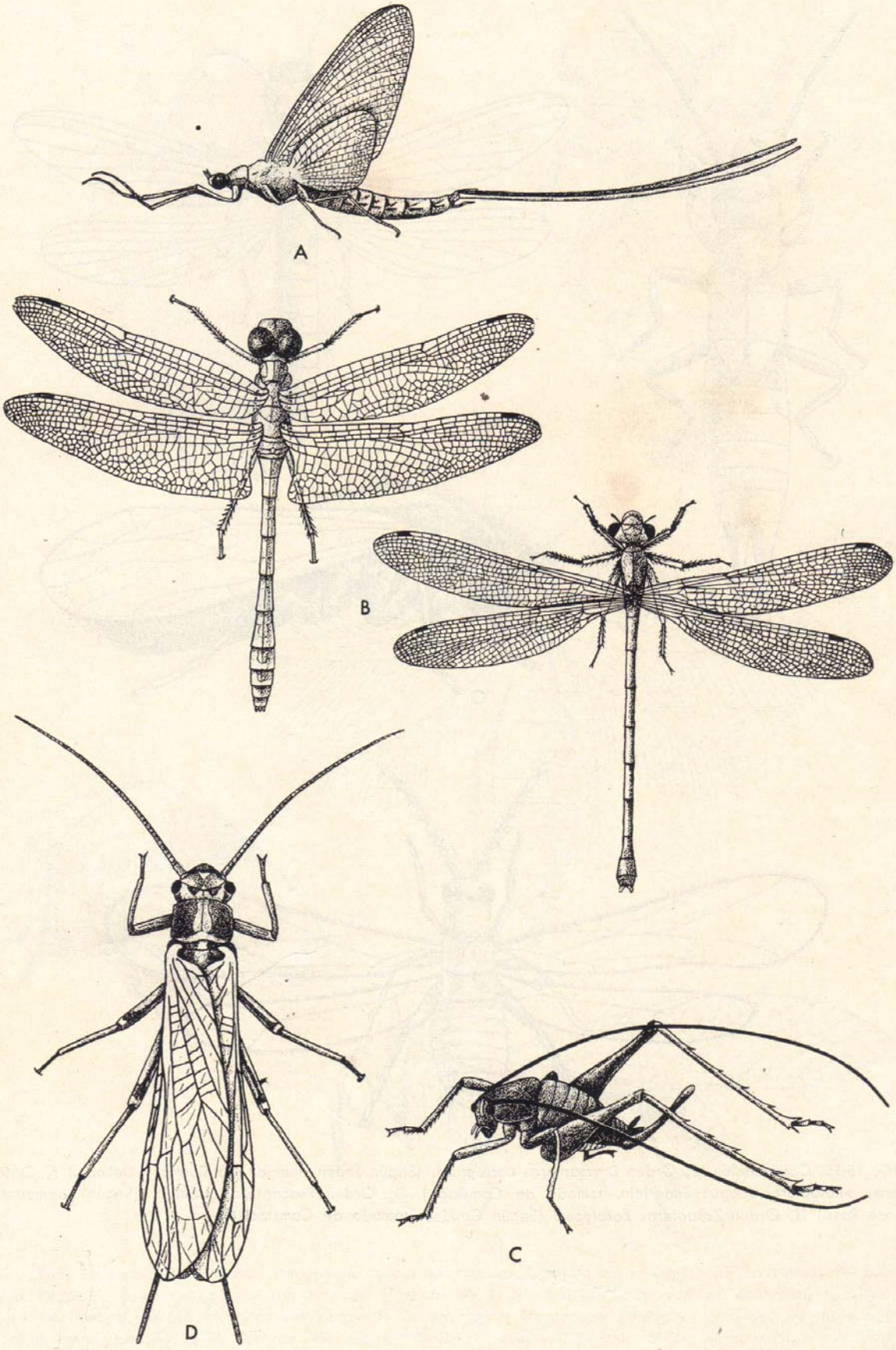


FIG. 15-15. *A*, Orden Ephemeroptera: efemeróptero. (Según Ross.) *B*, Orden Odonata: caballito del diablo (izquierda), y señorita (derecha). (Según Kennedy, tomada de Ross.) *C*, Orden Orthoptera: grillo camello. (Según Lutz.) *D*, Orden Plecoptera: mosca de piedra. (Según Ross, tomado de Illinois Nat. Hist. Survey.)

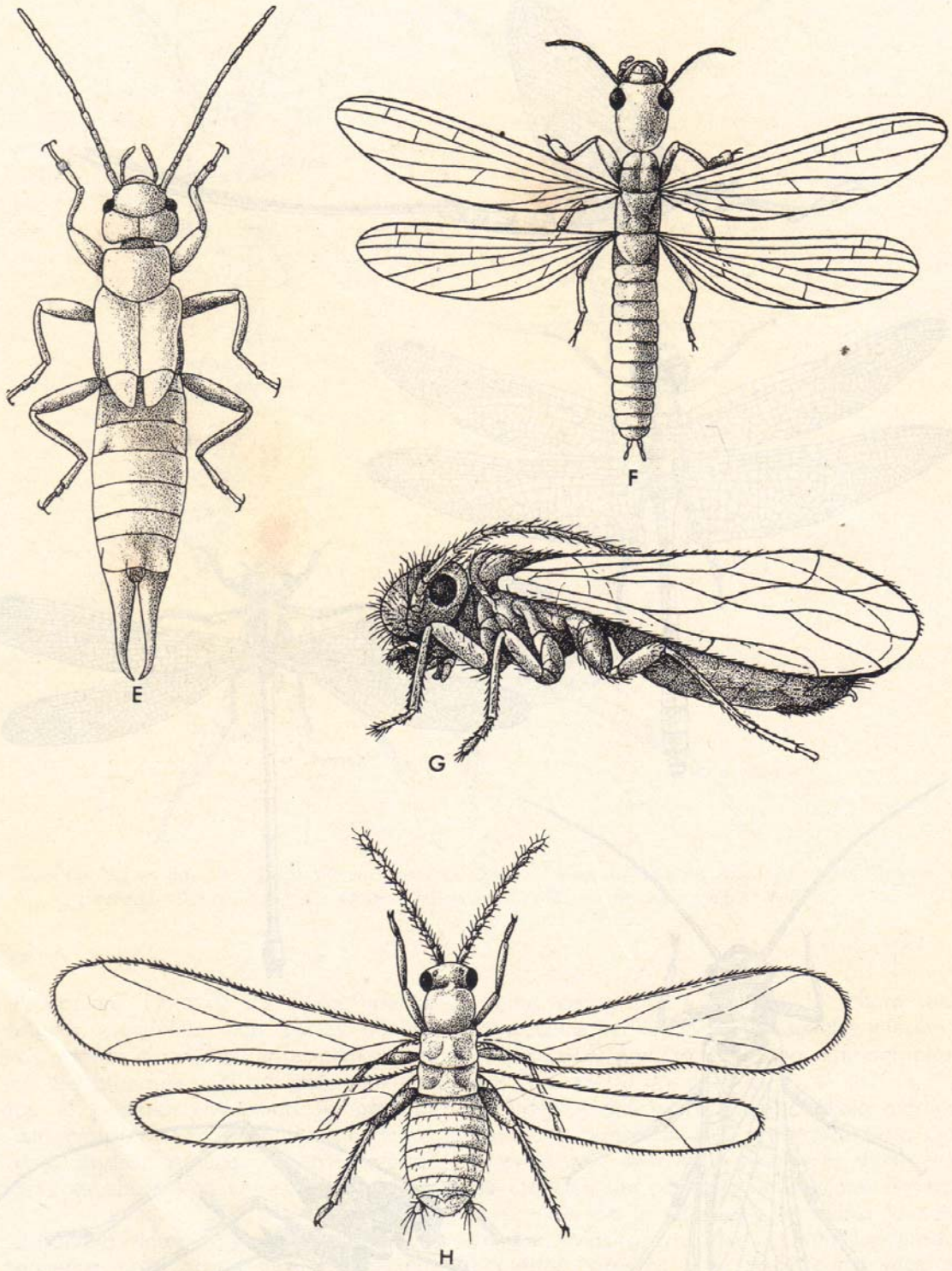


FIG. 15-15. *Continuación.* *E*, Orden Dermaptera: cortapicos. (Según Fulton, tomado de Borror y DeLong.) *F*, Orden Embioptera: embióptero. (Según Enderlein, tomado de Comstock.) *G*, Orden Psocoptera: psócido. (Según Sommerman, tomado de Ross.) *H*, Orden Zoraptera: *Zorotypus*. (Según Caudell, tomado de Comstock.)

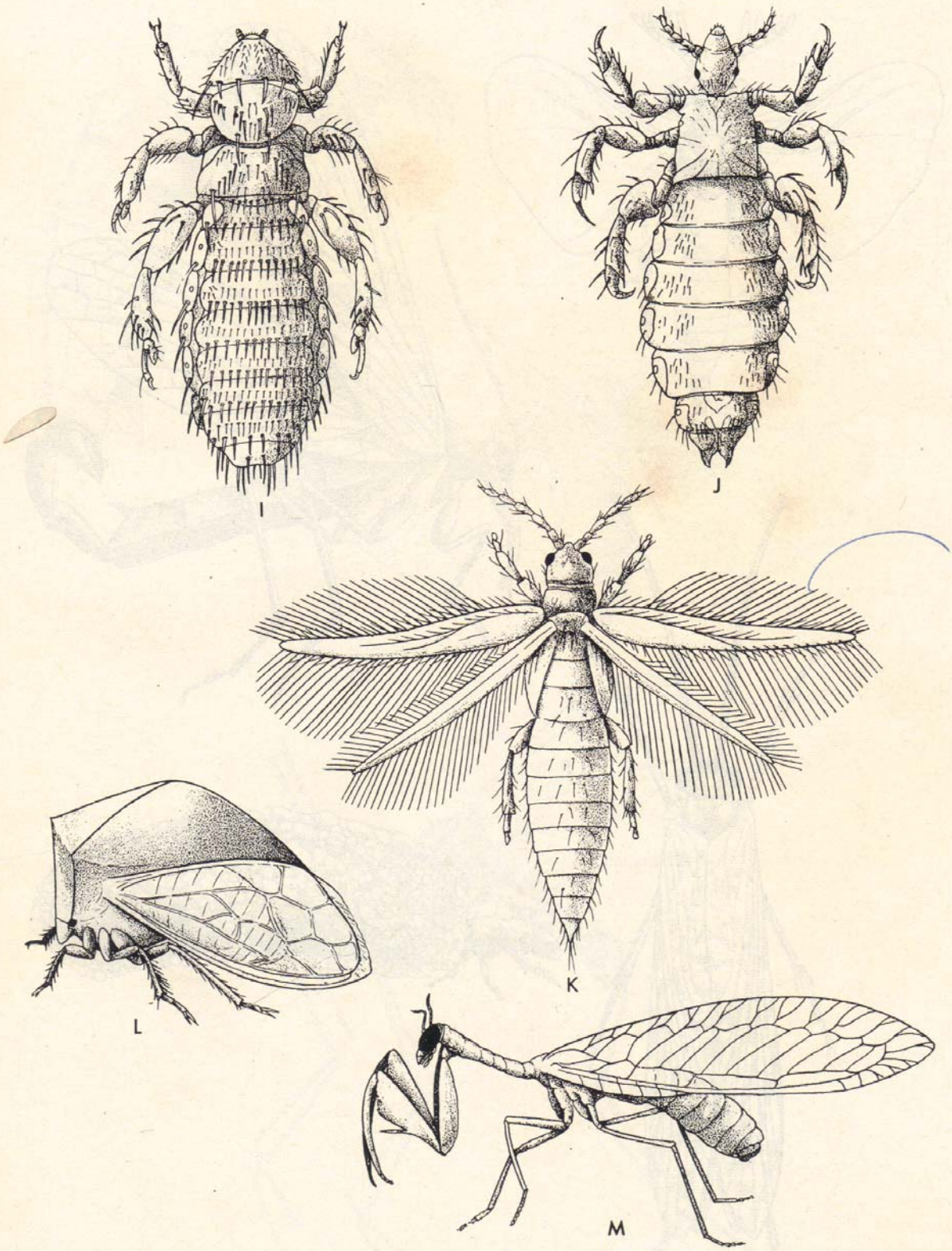


FIG. 15-15. *Continuación. I*, Orden Mallophaga: piojo del cobayo. (Tomado de P. Grassé (dir.): Tratado de Zoología.) *J*, Orden Anoplura: piojo del cuerpo del hombre. (Tomado de P. Grassé (dir.): Tratado de Zoología.) *K*, Orden Thysanoptera: tisanóptero. (Según Moulton, tomado de P. Grassé. (dir.): Tratado de Zoología.) *L*, Orden Homoptera: homóptero. (Según Irving, tomado de H. Curran, 1954: *Golden Playbook of Insect Stamps*. Simon & Schuster, New York.) *M*, Orden Neuroptera: mantíspido. (Según Banks, tomado de Borror y DeLong.)

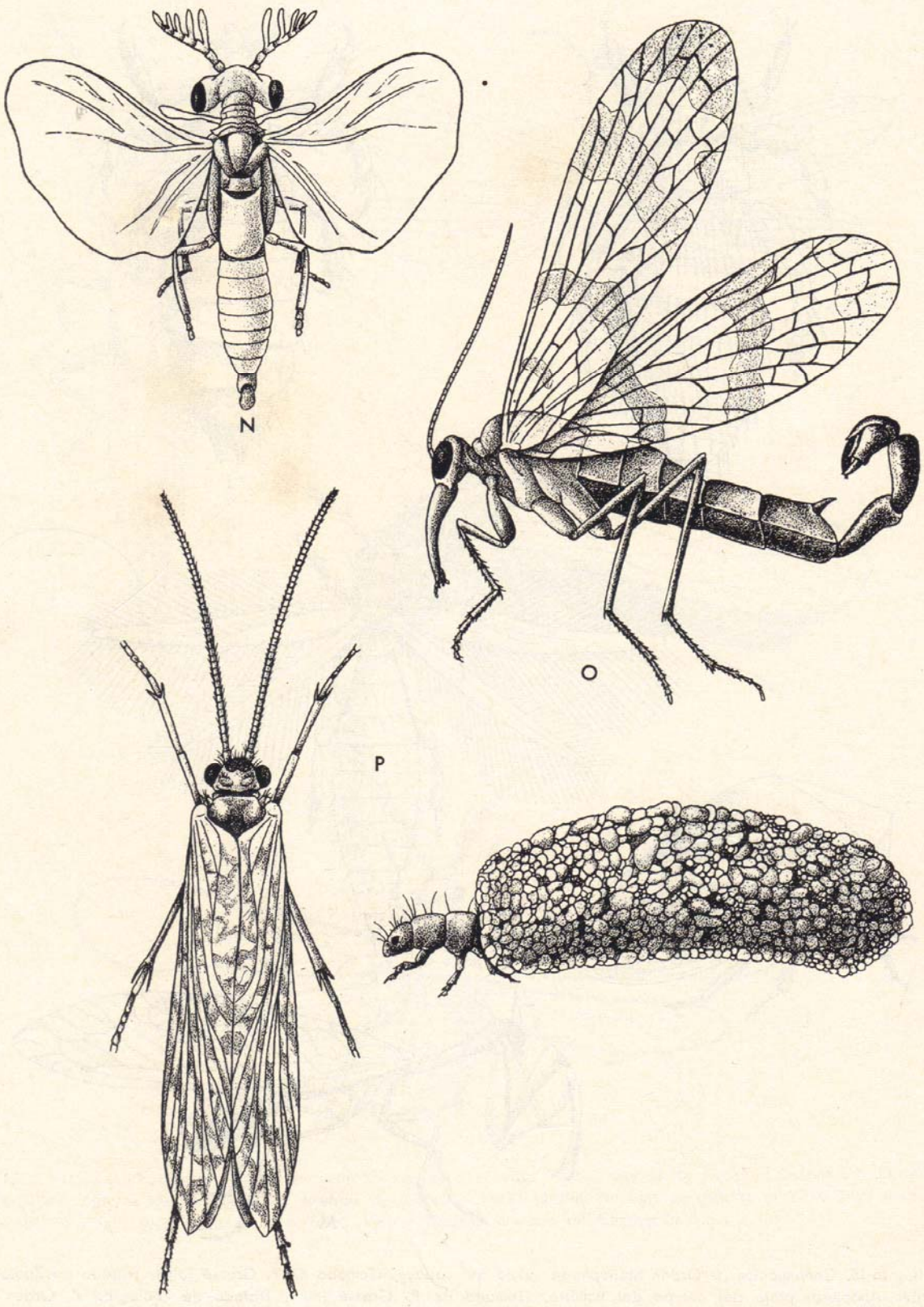


FIG. 15-15. *Continuación.* *N*, Orden Strepsiptera: parásito con alas en ligera torsión. (Según Bohart; Sociedad de Entomología de Norteamérica, según Borror y DeLong.) O, Orden Mecoptera: mosca escorpión. (Según Taft, tomado de Borror y DeLong.) *P*, Orden Trichoptera: trigámeo adulto y larva en su caja. (Según Mohr; Illinois Nat. Hist. Survey, tomado de Ross.)

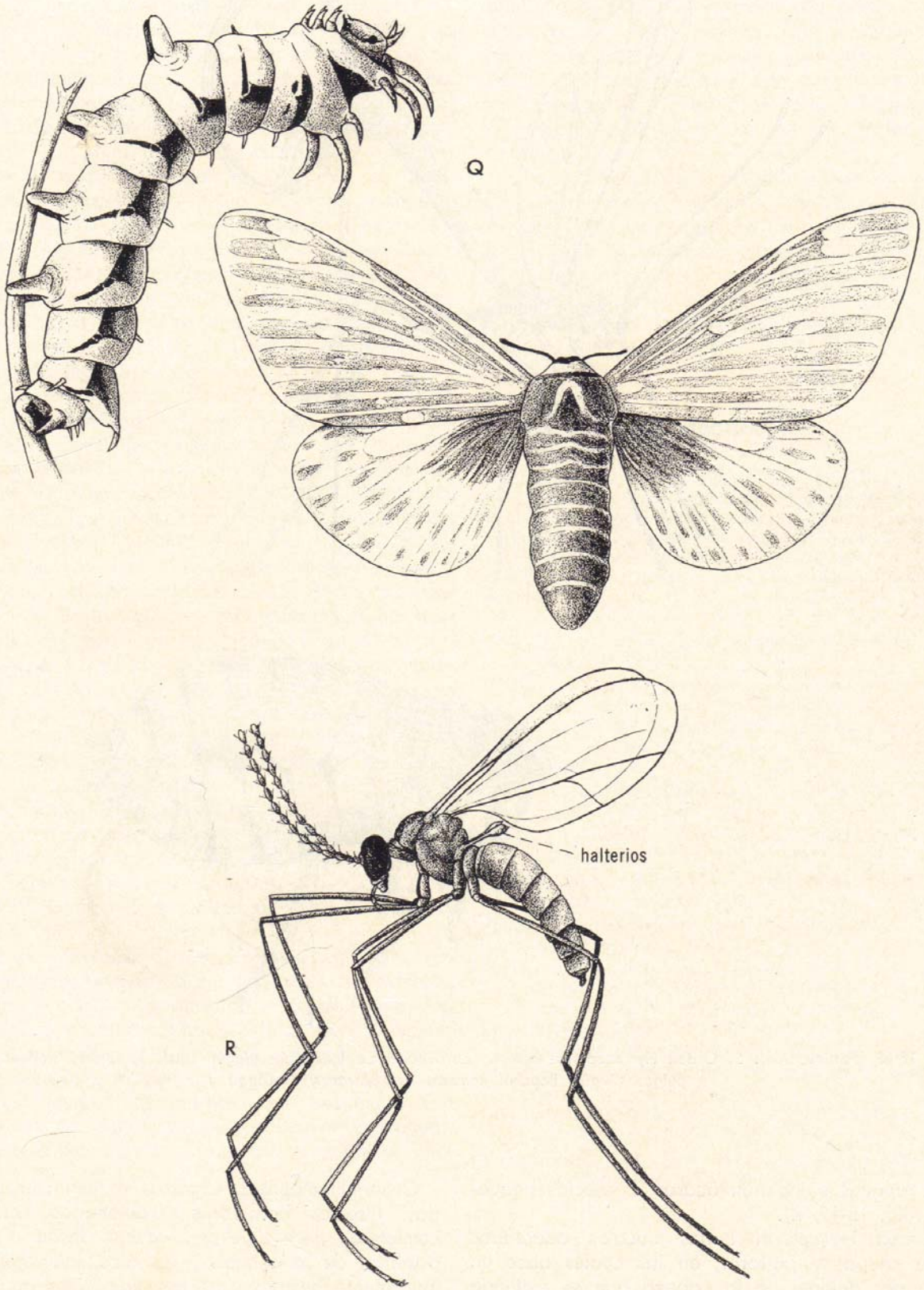


FIG. 15-15 *(continuación)*. Q, Orden Lepidoptera: polilla del nogal real y su oruga, llamada diablo encornado del nogal americano. (Según Lutz.) *R*, Orden Diptera: jején de la agalla. (Según Usda, tomado de Borror y DeLong.)

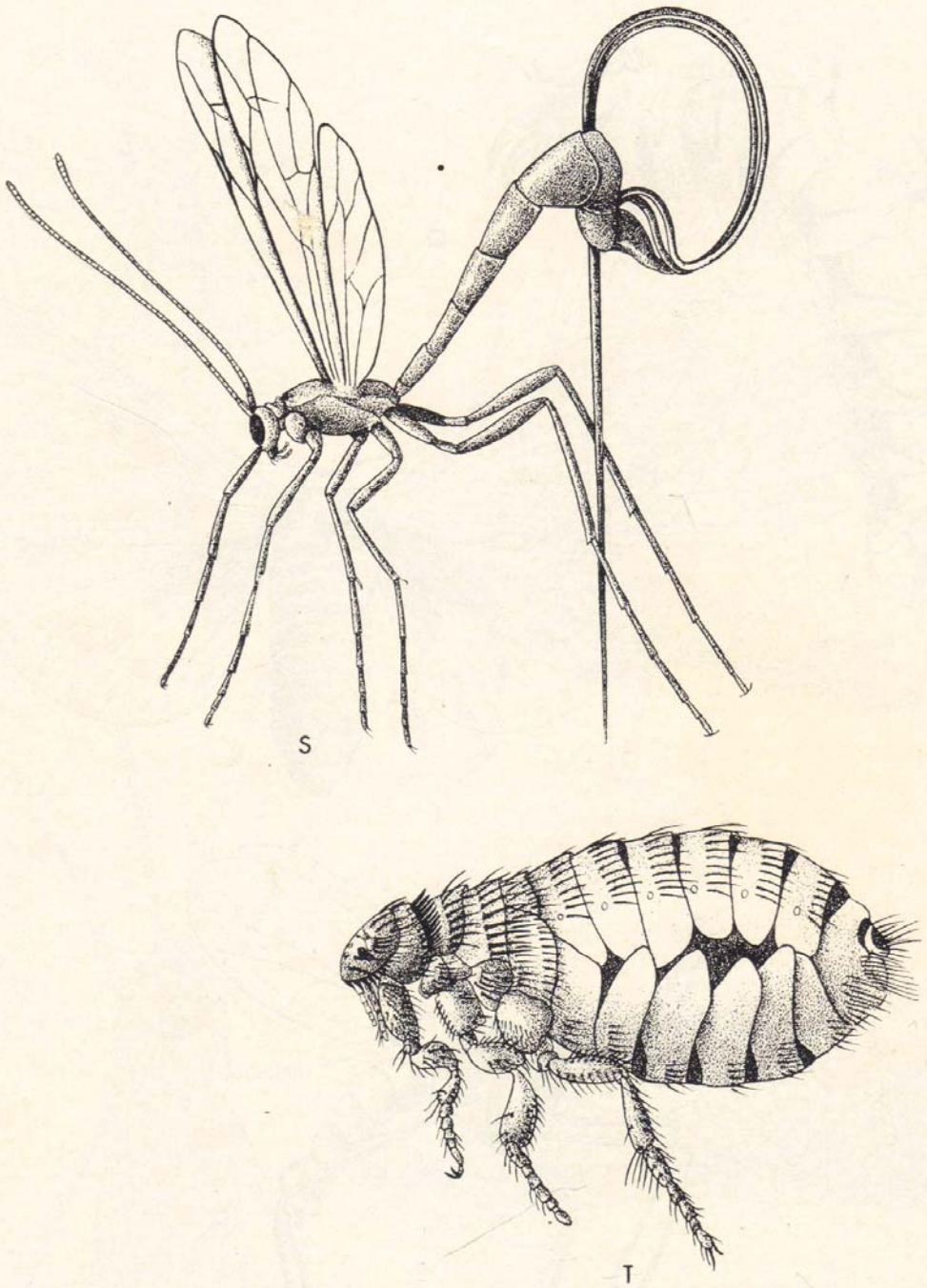


FIG. 15-15 *(continuación)*. S, Orden Hymenoptera: hembra parasitaria de icneumon. (Según Lutz). *T*, Orden Siphonaptera: pulga. (Según Bouché, tomado de Borror y DeLong.)

son rapaces e ingieren ácaros e insectos pequeños (fig. 15-15, *K*).

Orden Hemiptera. Partes bucales adaptadas para chupar y perforar, en las cuales nace un pico por delante de la cabeza que se extiende ventral y posteriormente. Alas posteriores con una sección membranosa distal engrosada. La porción membranosa de las alas anteriores se superpone cuando el animal reposa sobre el abdomen. Alas posteriores totalmente membranosas; metamorfosis gradual; herbívoros y predatores (fig. 15-10, *G*).

Orden Homoptera. Cigarras y homópteros áfidos. Insectos herbívoros relacionados con los hemípteros, pero cuyo pico emerge desde la parte posterior de la cabeza y las alas anteriores son típicamente membranosas. Las alas suelen aparecer sobre el cuerpo en posición de tienda de campaña; metamorfosis gradual (fig. 15-15, *L*).

Orden Neuroptera. Crisopos, hormiga león, y mantíspidos. Los adultos poseen partes bucales masticatorias y antenas largas. Los dos pares de alas membranosas tienen muchas venas y son simi-

lares; metamorfosis completa. Las larvas son rapaces y generalmente terrestres (fig. 15-15, *M*).

Orden Coleoptera. Escarabajos, gorgojos. Se trata del orden más nutrido de insectos (más de 300 000 especies), con cuerpos duros y partes bucales masticatorias. Los adultos suelen tener dos pares de alas, de los cuales el anterior está modificado en forma de fuertes cubiertas protectoras (élitros); el par posterior es membranoso. Metamorfosis completa. La mayor parte se alimentan de plantas o son rapaces atacando a otros insectos. Algunas especies son acuáticas (fig. 15-11).

Orden Strepsiptera. Insectos diminutos parecidos a escarabajos, casi todos parásitos sobre otros insectos. Las alas anteriores reducidas en forma de apéndices parecidos a mazas; metamorfosis completa (fig. 15-15, *N*).

Orden Mecoptera. Mosca escorpión. Insectos de cuerpo delgado, a menudo con vivos colores. Partes bucales prolongadas como un pico. La mayor parte de las especies provistas de alas largas y estrechas, con muchas venas. Metamorfosis completa. Los adultos son omnívoros y las larvas se alimentan de materias orgánicas (fig. 15-15, *O*).

Orden Trichoptera. Frigáneo. Insecto de cuerpo blando, con dos pares de alas peludas membranosas y partes bucales masticatorias poco desarrolladas; metamorfosis completa. Las larvas son acuáticas y construyen casas portátiles con materiales diversos (fig. 15-15, *P*).

Orden Lepidoptera. Mariposas y polillas. Insectos de cuerpo blando con alas, cuerpo y apéndices cubiertos de escamas pigmentadas. Las partes bucales están modificadas en forma de probóscide enrollada que emplea el animal para chupar el néctar de las flores; ojos grandes compuestos; metamorfosis completa. Las larvas son orugas y casi siempre ingieren vegetales. Los adultos se alimentan poco o en realidad no lo hacen (fig. 15-15, *Q*).

Orden Diptera. Orden bastante amplio cuyos integrantes poseen alas anteriores funcionales, mientras que las posteriores están reducidas en forma de protuberancias (alterios). Partes bucales variables como lo es la forma corporal; metamorfosis completa; incluye este grupo mosquitos, tábanos y jejenes. Los adultos con frecuencia son vectores de enfermedades; las larvas a menudo dañan a las plantas y animales domésticos (fig. 15-15, *R*).

Orden Hymenoptera. Hormigas, abejas, y avispas. Orden amplio y variado, con partes bucales masticatorias y en algunas formas modificadas para lamer o chupar. Especies con alas y sin ellas; en las primeras, las alas son muy transparentes con muy pocas venas o sin ellas; metamorfosis completa. Las larvas son orugas con partes masticatorias bucales (fig. 15-15, *S*).

Orden Siphonaptera. Pulgas. Insectos pequeños sin alas de cuerpo aplanado lateralmente. Las patas son largas con grandes coxas y están adaptadas para saltar. Estos insectos poseen partes bucales con capacidad para perforar y chupar y se alimentan de la sangre de mamíferos y aves. Con frecuencia son vectores de enfermedades; metamorfosis completa (fig. 15-15, *T*).

BIBLIOGRAFIA

Los volúmenes que se recomiendan a continuación son compendios de entomología que brindan descripciones generales adecuadas de los insectos. Varía su enfoque y extensión, pero todos poseen citas bibliográficas sobre los puntos más especializados. Un libro de este tipo es útil como punto de comienzo para el estudiante interesado en taxonomía.

Brian, M. V.: Social Insect Populations. Academic Press, New York, 1965.

Carthy, J. D.: The Behavior of Arthropods. Oliver and Boyd, Edinburgh and London, 1965.

Danilevskii, A. S.: Photoperiodism and Seasonal Development of Insects. Oliver and Boyd, Edinburgh and London, 1965.

Davey, K. G.: Reproduction in the Insects. W. H. Freeman, San Francisco, 1965.

Dethier, V. G.: The Physiology of Insect Senses. John Wiley and Sons, New York, 1963.

Gilmour, Darcy: The Metabolism of Insects. W. H. Freeman, San Francisco, 1965.

Patton, R. L.: Introductory Insect Physiology. W. B. Saunders, Philadelphia, 1963.

Rockstein, M. (dir.): The Physiology of Insecta. Vol. 1 (1964); Vol. 2 (1965); Vol. 3 (1964); (An extensive treatment of the physiology and behavior of insects. Well organized by topics contributed by many physiologists and entomologists), 1965.

von Frisch, K. y Lindauer, M.: The language of bees. Ann. Rev. Ent., *1*:45-58, 1956.

Wenner, A. M.: Sound communication in honeybees. Scientific American, *210(4)*:116-124, 1964.

Wigglesworth, V. B.: Insect Physiology. 6a. ed. John Wiley and Sons, New York, 1966.

UNIVERSIDAD DEL VALLE

Capítulo 16

ARTROPODOS MIRIAPODOS: ONICOFOROS; FILOGENIA DE LOS ARTROPODOS

Cuatro grupos de mandibulados: centípedos, milípedos, pauropódos y sínfilos, poseen un cuerpo compuesto de cabeza y de un tronco alargado con muchos segmentos provistos de patas. Este carácter común se consideró en un tiempo como motivo suficiente para unificar estos cuatro grupos en una sola clase, Myriapoda. Aunque estos artrópodos están quizá más íntimamente relacionados unos con otros que con los insectos y crustáceos, presentan sin embargo diferencias notables. Muchos zoólogos han abandonado por lo tanto el término Myriapoda, excepto como un nombre colectivo conveniente, y cada uno de los cuatro grupos se considera ahora como una clase separada. Manton (1964) cree que esta clase, Myriapoda, debe revivirse como un grupo taxonómico más elevado, susceptible de utilizarse para resaltar su afinidad entre las cuatro clases.

Todos los miriápodos son terrestres y de costumbres reservadas, viven debajo de piedras y maderas, en el suelo y en el humus, y se hallan ampliamente distribuidos en regiones templadas y tropicales.

En la cabeza se observa la presencia de un solo par de antenas y a veces ocelos, pero, salvo en algunos centípedos, nunca existen ojos compuestos verdaderos. Las partes bucales se hallan en el lado ventral de la cabeza y dirigidas hacia adelante. El labio superior y el techo de la cavidad preoral están formados por un epistoma y un labro; mientras que el labio inferior lo integran el primero o el segundo par de maxilas, o ambos.

El intercambio de gases se efectúa en forma típica por tráqueas, y la excreción a través de túbulos de Malpighi. El corazón es un tubo dorsal que se extiende por toda la longitud del tronco, con un par de aberturas (ostia) en cada segmento. El sistema arterial está poco desarrollado, o en definitiva no existe; el sistema nervioso no se halla concentrado, y el cordón nervioso ventral lleva un ganglio en cada segmento. Está muy desarrollada la transferencia indirecta de espermatozoos, y los miriápodos se parecen en muchos aspectos de este proceso a los correspondientes a los arácnidos.

Clase Diplopoda (diplópodos)

Los miembros de la clase Diplopoda se conocen generalmente con el nombre de milípedos o milpiés. Se trata de animales de hábitos secretos que huyen de la luz, y viven debajo de hojas, piedras, cortezas y palos. Unos pocos son comensales en nidos de hormigas. Las 8 000 especies, o más, descritas hasta la fecha viven en el mundo entero, pero sobre todo en los trópicos; la fauna mejor conocida es la correspondiente a Estados Unidos y Europa.

Un rasgo característico de la clase es la presencia de segmentos dobles en el tronco, o diplosegmentos, derivados de la fusión de dos somitas originalmente separados. Cada diplosegmento presenta dos pares de patas, de cuyo carácter deriva el nombre de la clase (figs. 16-1 y 16-2, *B*). La condición diplosegmentada es también evidente en las partes internas, ya que se observan dos pares de ganglios y dos pares de aberturas cardiacas en cada segmento.

La cabeza de los diplopódos es convexa en sentido dorsal y aplanada ventralmente, con el epistoma y labro dirigidos en dirección anterior delante de las antenas (fig. 16-3). Los lados de la cabeza están cubiertos por las bases convexas de mandíbulas muy grandes. Distalmente, la mandíbula sostiene un lóbulo gnatal movible, provisto de dientes y de una superficie raspante. El piso de la cavidad preoral está formado por un apéndice bucal peculiar llamado gnatoquilario (figs. 16-2, *A* y 16-3). Se trata de una placa ancha, aplanada, adherida a la superficie ventral posterior de la cabeza y ostentando distalmente unos

cuantos lóbulos pequeños. Aunque todavía se discute su origen, los estudios de Silvestri (1950) indican que el gnatoquilario deriva probablemente de las primeras maxilas y de los primeros esternitos maxilares, y que la cabeza de los diplópodos no posee un segundo segmento maxilar. La parte posterior del piso de la cavidad preoral es portadora de un lóbulo medio y dos laterales, de desarrollo variable en diferentes grupos de diplópodos y que representan la hipofaringe.

El tronco puede estar aplanado en sentido dorsoventral, como en el orden Polydesmoidea, milípedos de dorso plano (fig. 16-1, *C*); o puede ser esencialmente cilíndrico, como en los conocidos milípedos del orden Juliformia (fig. 16-1, *A*). El segmento típico (diplosegmento) está cubierto por un tergo convexo dorsal, en las formas de dorso plano y en algunas otras, que se extiende lateralmente como una repisa, llamada carina o paranoto (figura 16-2, *C*). Ventrolateralmente, existen dos placas pleurales, y ventralmente, dos placas esternales. También suele observarse una placa esternal media. Las placas esternales están provistas de patas. Primitivamente, las placas que componen un

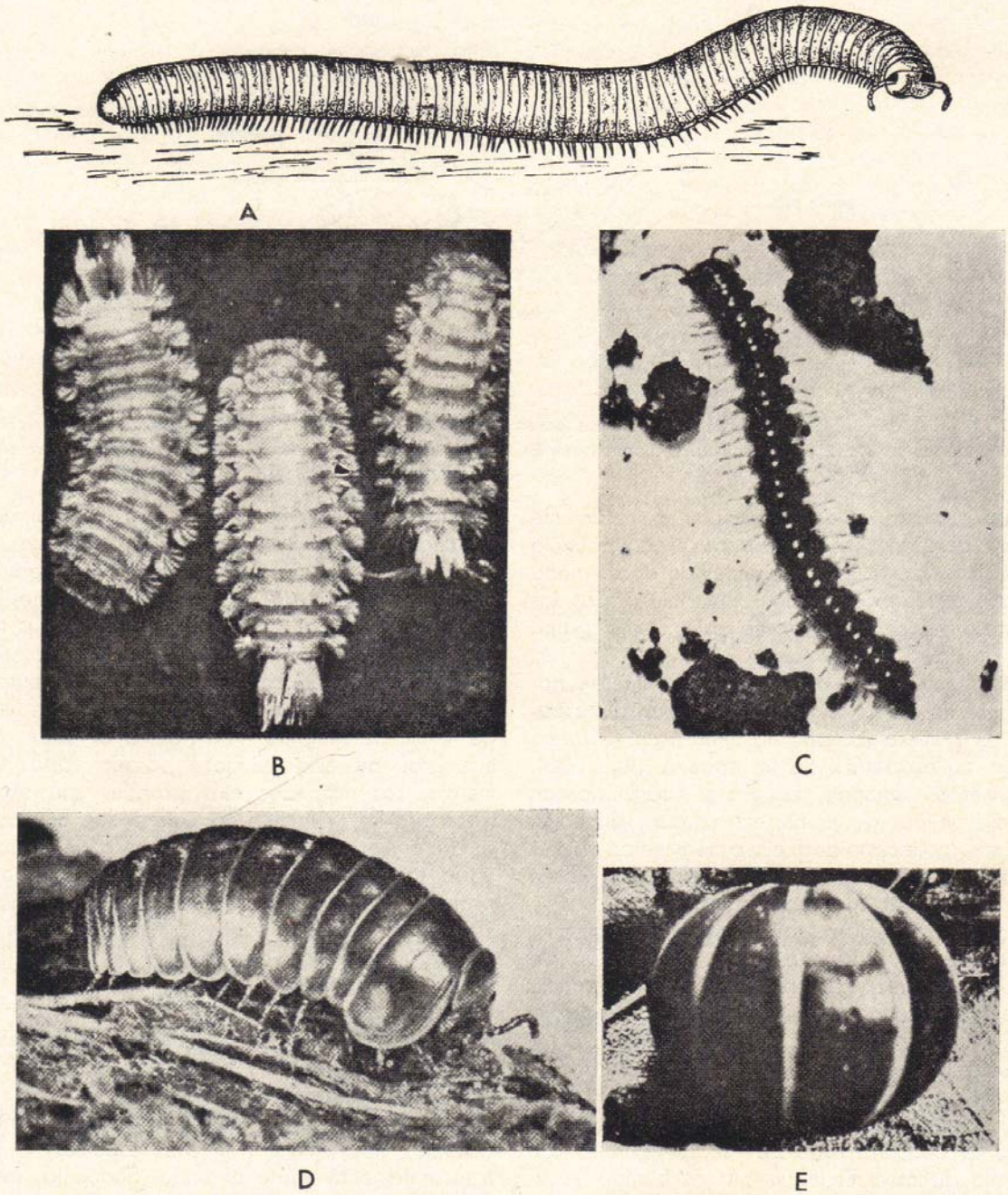


FIG. 16-1. Diplópodos. *A*, *Julus terrestris*, milípedo del orden Juliformia. (Según Koch, tomado de Borradaile y otros.) *B*, Milípedos pselafognatos del género *Polyxenus*. Estos pequeños milípedos miden solamente 4 mm de longitud. Las patas se hallan ocultas por espinas grandes parecidas a escamas. (Por K. H. Schömann.) *C*, Milípedos de dorso plano. *D*, Cochinilla milípeda *Glomeris*. *E*, *Glomeris* enrollada. (*D* y *E*, por F. Schaller.)

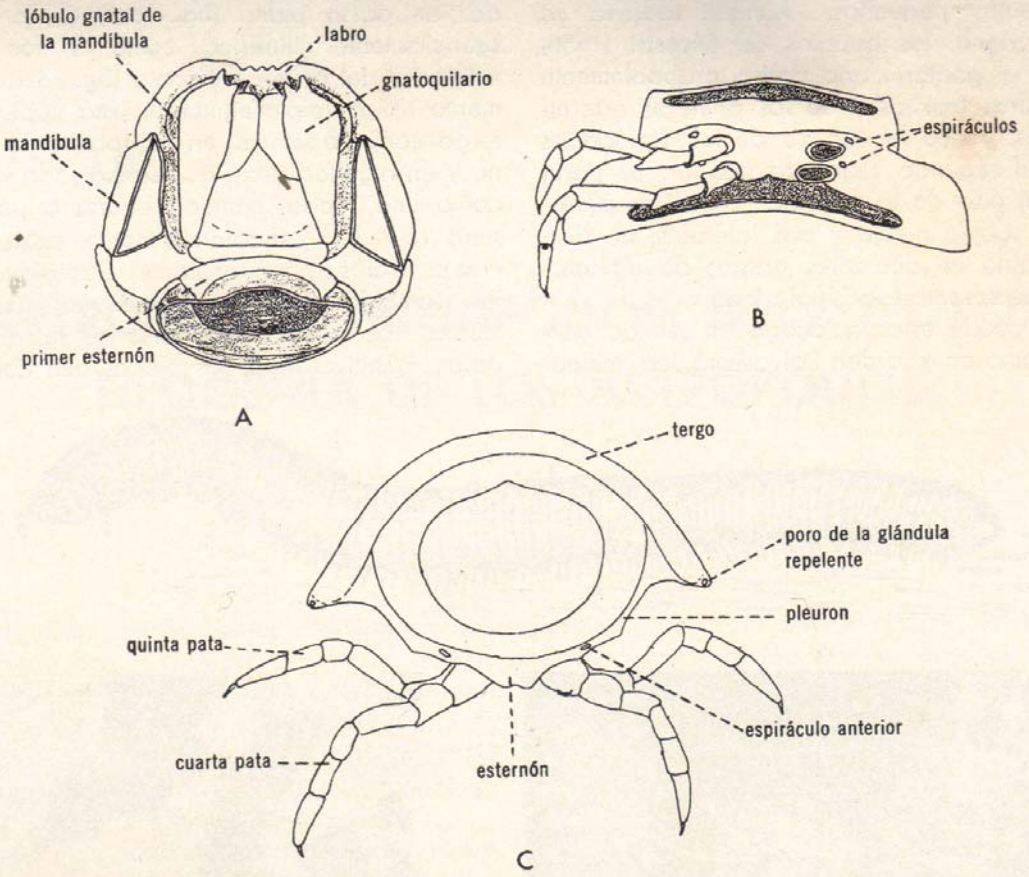


FIG. 16-2. A, Cabeza de *Habrostrepus*, milípedo del orden Juliformia (vista ventral). B, Diplosegmento de *Apheloria*, milípedo de dorso plano (vista ventral). Diplosegmento de *Apheloria* (corte transversal). (Todas según Snodgrass.)

segmento pueden estar separadas y netamente definidas, pero en general se produce coalescencia de diversos grados. En las especies de dorso plano y en los milípedos del orden Juliformia, todas las placas están fusionadas, y en este último grupo forman un anillo casi cilíndrico.

Los segmentos del extremo anterior difieren notablemente de los otros y quizá no sean diplosegmentos. El primero (collum) no tiene patas y forma un gran collar detrás de la cabeza (fig. 16-3). Los segmentos segundo, tercero y cuarto poseen solamente un par de patas; en algunos milípedos, los últimos (polidesmoides) cinco segmentos no tienen patas. El cuerpo termina en el telson, sobre el cual se abre el ano ventralmente.

El tegumento es duro, sobre todo los tergitos y, como el de los crustáceos, está impregnado de sales de calcio. La superficie es con frecuencia lisa, pero en algunos grupos los tergos presentan crestas, tubérculos, espinas o cerdas aisladas.

La anatomía externa que acabamos de describir se aplica a la subclase Chilognatha, la cual posee la gran mayoría de los milípedos. Los miembros de la pequeña subclase Pselaphognatha son totalmente distintos. El tegumento es blando y cubierto con penachos e hileras de espinas huecas parecidas a escamas (fig. 16-1, *B*). El gnatoquilario difiere del correspondiente a otros diplópodos; el tronco está compuesto de 11 a 13 segmentos, de los cuales los 4 primeros llevan un solo par de patas cada uno; los 2 últimos carecen de patas.

El tamaño de los diplópodos varía notablemente. Las especies de la subclase Pselaphognatha son muy pequeñas, y algunas de *Polyxenus* tienen solamente 2 mm de longitud. Hay también quilognatos diminutos, como las especies europeas *Adenomeris* y *Chamaesoma*, que tienen menos de 4 mm de longitud. Pero la mayor parte de los miembros de esta subclase poseen varios centímetros. Los milípedos más grandes son especies tropicales de la familia Spirostreptidae que pueden alcanzar 28 cm de largo. El número de segmentos varía también muchísimo, y fluctúa de 11 en los pselafognatos y en los oniscomorfos a más de 100 en los grupos juliformes. Sin embargo, en estos últimos el número varía dentro de ciertos límites incluso en una especie determinada.

Casi todos los diplópodos son negros con diferentes matices de pardo; algunas especies son rojas o anaranjadas, y no es rara la presencia de moteado o aparición de manchas.

Locomoción. En general, los diplópodos no son animales muy ágiles, y muchas especies se arrastran lentamente sobre el suelo. Según los amplios estudios de Manton (1954) sobre la locomoción de los artrópodos, la marcha de los diplópodos, aunque lenta, está adaptada para ejercer fuerza de impulsión intensa, capacitando al animal para

abrirse camino a través del humus, hojas y suelo suelto. La fuerza es ejercida enteramente por las patas, y con toda probabilidad esté relacionada con la evolución de tal marcha la estructura diplosegmentada de estos animales. El golpe de impulsión hacia atrás como el de un remo es activado en ondas que discurren a lo largo del cuerpo, y cuya duración es mayor que la correspondiente a la del movimiento de impulsión hacia adelante. El número de patas implicadas en una sola es proporcional a la cantidad de fuerza necesaria para la impulsión. Así, mientras el animal camina, una onda suele comprender solamente 12 patas o menos, pero cuando ejerce fuerza impulsora, tal onda puede implicar la intervención de 52 patas en algunos miembros del orden Juliformia.

El hábito de empujar con la cabeza ha adquirido enorme desarrollo en las especies juliformes, las cuales excavan en tierra vegetal relativamente compacta y en el suelo. Este hábito se refleja en la fusión laxa de los segmentos cilíndricos, en la cabeza redondeada y en la localización de las patas cerca de la línea media del cuerpo. Los milípedos de dorso plano, que son los más fuertes, abren rendijas y grietas empujando con toda la superficie del dorso de sus cuerpos. Las quillas laterales de estos milípedos brindan un espacio protector para las patas situadas más lateralmente. La capacidad para trepar es sobre todo notable en algunos colobognatos y nematomorfos, que habitan en rocas. Estos milípedos pueden subir por superficies lisas agarrándose con patas opuestas. Se incluyen también en este grupo de habitantes en rocas a los milípedos más rápidos, como algunas especies europeas de *Chordeuma*. La velocidad guarda relación con sus hábitos rapaces y de consumo de materias orgánicas descompuestas, y con la necesidad de cubrir grandes distancias en busca de alimento.

Dispositivos protectores. Para compensar la falta de velocidad al huir de sus enemigos, se han producido por evolución en los milípedos cierto número de mecanismos protectores. Así vemos que los miembros del orden Oniscomorpha, llamados cochinillas milpiés, pueden enrollarse formando una bola (fig. 16-1, *D* y *E*). El cuerpo es netamente convexo en sentido dorsal y aplanado ventralmente y posee sólo de 11 a 13 segmentos en el tronco. El segundo tergito está dilatado lateralmente y cubre la cabeza cuando el animal se enrolla. Algunas especies tropicales, cuando se enrollan, son más grandes que una pelota de golf. Los milípedos largos y multisegmentados, como los colobognatos y juliformes, enrollan el tronco en espirales protectoras cuando están en reposo.

En tres órdenes de milípedos: Colobognatha, Polydesmoidea y Juiformia, se observa la presencia de glándulas que elaboran secreciones repulsivas o repelentes. Existe un par de glándulas por segmento, aunque algunos segmentos carecen de ellas. Las aberturas se hallan localizadas a los lados de las placas del tergo, o (en los milípedos de dorso plano) en los bordes de los lóbulos del tergo (fig. 16-2, *C*). Cada glándula consta de un gran saco secretorio, que vacía en un conducto que a su vez se abre al exterior por un poro externo. La secreción posee ácido cianhídrico, yodo y quinona, su color es blanco o pardo y su olor a yodoformo. Esta secreción es probablemente tóxica para otros animales pequeños; en algunas especies tropicales parece ejercer efecto cáustico sobre la piel del hombre. El líquido suele ser expulsado lentamente, pero en algunas formas tropicales de Juliformia puede salir en forma de pulverización o de chorro a considerables distancias. Cloudsley-Thompson (1958) afirma que una especie haitiana, *Rhinocricus lethifer*, puede lanzar un chorro a distancias de 70 cm o más a cada lado del cuerpo. La expulsión probablemente depende de la contracción de los músculos del tronco vecinos al saco secretorio.

Nutrición. Los milípedos son primariamente herbívoros, y se alimentan de vegetales descompuestos o vivos. En ocasiones, consumen también caracoles muertos, lombrices e insectos. Los estudios de Lyford (1943) sobre la dieta del milípedo inglés *Diploiulus londinensis* demostraron que esta especie muestra preferencia decidida por las hojas que posean cierto contenido de calcio. El alimento suele ser humedecido por secreciones y masticado y desgarrado por las mandíbulas. Sin embargo, las familias del orden Colobognatha presentan un desarrollo progresivo de partes bucales capaces de aspirar o chupar con una degeneración correspondiente de las mandíbulas. Estos cambios culminan en el grupo tropical Siphonophoridae, en el cual el labro y el gnatoquilario están modificados para formar un largo pico perforante para ingerir jugo de plantas. El pico posee mandíbulas muy reducidas. En la familia Polyzoniidae, representada en regiones templadas *(Polyzonium)*, las partes bucales son semichupadoras.

Los miembros habitantes en rocas del orden Nematophora (Lysiopetaloida y Chordeumoidea) han adoptado una dieta carnívora u omnívora. Sabemos que las presas incluyen falángidos, insectos, centípedos y lombrices de tierra.

El aparato digestivo de estos animales presenta típicamente el aspecto de un tubo recto con un intestino medio, largo. En la superficie interna del gnatoquilario se abre un par de glándulas salivales (fig. 16-3). Como en los insectos, la luz del intestino medio posee un tubo cuticular separado, llamado membrana peritrófica, la cual representa una prolongación de la cutícula del extremo posterior del intestino posterior. El alimento no digerido se retiene siempre en el interior de la membrana peritrófica en forma de tubo, cuya función se cree consista en proteger las paredes del intestino medio. Una constricción señala el límite

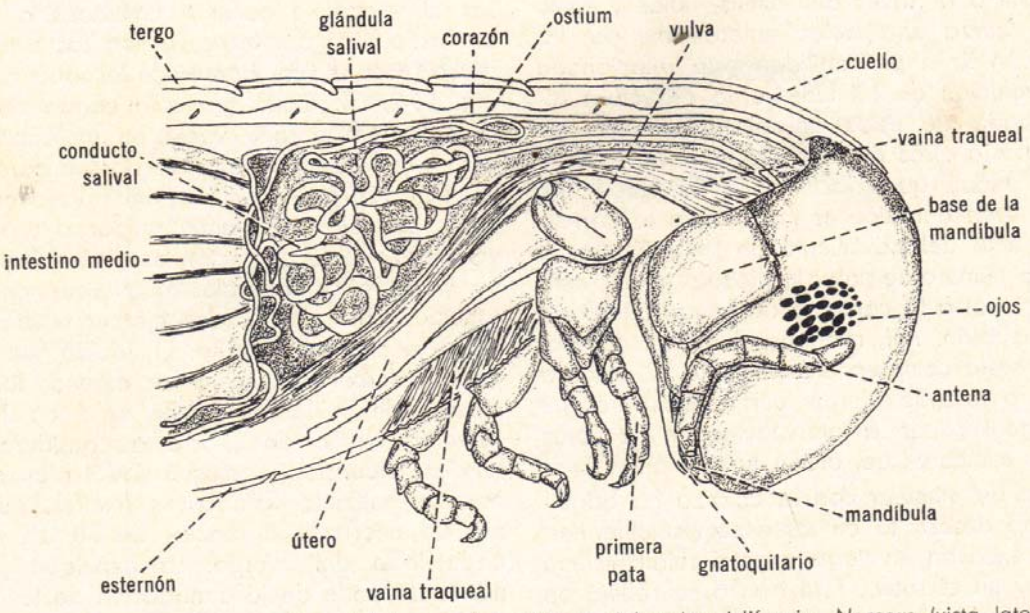


FIG. 16-3. Cabeza y segmentos anteriores del tronco del milípedo del orden Juliformia, *Narceus* (vista lateral). (Según Buck y Keister.)

entre el intestino medio y el intestino posterior (recto).

Intercambio de gases, circulación y excreción. Existen cuatro espiráculos por diplosegmento, situados inmediatamente por delante y a cada lado de las cuatro coxas (fig. 16-2, *B* y *C*). Cada espiráculo se abre en una bolsa traqueal interna de la cual parten abundantes tráqueas.

El corazón termina en fondo de saco en el extremo posterior del tronco, pero por su parte anterior se continúa con una aorta diminuta que entra en la cabeza (fig. 16-3). Se observan dos pares de aberturas laterales (ostia) por cada segmento, excepto en los anteriores, en los cuales existe solamente un par. A nivel de la unión entre el intestino medio y el intestino posterior nacen dos, y a veces cuatro túbulos de Malphighi, con frecuencia largos y en forma de asas. Por ejemplo, en la especie juliforme *Narceus* existen dos túbulos, cada uno de los cuales corre hasta el esófago, regresa y se extiende después hacia atrás hasta el segmento anal.

En oposición con la mayor parte de milípedos, los miembros del orden Colobognatha pueden tolerar medios áridos. Estos animales, así como los llamados lisiopetaloideos, poseen sacos coxales, que parecen funcionar como captadores de agua, por ejemplo, gotas de rocío.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El cerebro es bilobulado y da origen a un par de nervios de las antenas y a grupos de nervios para los ojos, cuando estos órganos existen. El cordón nervioso ventral se extiende por toda la longitud del tronco y posee dos ganglios en cada segmento, salvo en los anteriores. De cada uno de los dos ganglios parte un par de nervios laterales. Estos animales pueden carecer de ojos, como los miembros del grupo Limacomorpha y los milípedos de dorso plano, o pueden presentar de dos a ochenta ocelos, los cuales están dispuestos alrededor de las antenas, en una o varias hileras transversales o en dos racimos laterales (fig. 16-3). Cada ocelo tiene forma de copa cónica como un cristalino; los fotorreceptores están dirigidos hacia los ejes del cono. Cuando los ocelos están situados separadamente, el cristalino es a menudo convexo; pero cuando forman un grupo compacto, como en *Julus*, suele observarse una cubierta corneal común. La mayor parte de los milípedos son fototrópicamente negativos, e incluso cuando carecen de ojos presentan fotorreceptores tegumentarios. Las antenas poseen pelos táctiles y prolongaciones en forma de clavo y de cono bien provistas de terminaciones que probablemente son quimiorreceptores. El animal golpea continuamente el substrato con las antenas a medida que las mueve.

En los glomeroides, glomérido y quizá también en los correumoides, se observa la presencia de un par de fosas o depresiones sensoriales llamadas órganos de Tömösvary. Las células sensoriales se hallan debajo de la cutícula en el fondo de un surco o depresión circular situado detrás de la base de cada antena. Se desconoce hasta el presente la función de tales fosas.

Reproducción y desarrollo. Entre el intestino medio y el cordón nervioso ventral cabe apreciar la presencia de un ovario tubular largo y único que por su parte anterior se continúa con un oviducto estrecho y medio llegando después al útero. En la región del tercer segmento o genital, el útero se bifurca, y cada cuerno se convierte en una vulva (fig. 16-3). Las vulvas, susceptibles de prolongarse o extenderse, se abren sobre la super-

ficie ventral cerca de las coxas (fig. 16-4, C y *D*). Cuando se halla retraída, la vulva está cubierta externamente por una pieza esclerosada en forma de casquete, e internamente un pequeño opérculo cubre la abertura de comunicación con el útero. En el fondo de la vulva corre un surco que lleva a un receptáculo seminal.

Los testículos ocupan posiciones equivalentes a las del ovario, pero son tubos apareados con uniones transversales. En la parte anterior, cerca de la región del segmento genital (el tercero), cada testículo se continúa en un conducto espermático, que puede abrirse en un par de penes, o bien cerca de las coxas del segundo par de extremidades, o en un pene medio y único, o bien por fin en una depresión mediana en forma de surco detrás de las bases de las coxas.

La transferencia de espermatozoos en los milípedos es indirecta. Los órganos copulatorios reales suelen ser apéndices del tronco sumamente modificados (gonopodos), siendo estas estructuras de importancia primordial para la identificación de la especie. En los grupos Oniscomorpha y Limacomorpha, el último par de patas se ha modificado para convertirse en gonopodos, pero en otros milípedos uno o ambos pares de patas del séptimo segmento suelen desempeñar esta función. En los milípedos de dorso plano, *Apheloria*, por ejemplo, en que el primer par de patas sobre el séptimo segmento son gonopodos, cada gonopodo consta de un segmento coxal al cual se fijan unas pequeñas prolongaciones en forma de gancho y una pieza falciforme de gran tamaño (el telopodito) (fig. 16-4, *B*). El telopodito posee una depresión

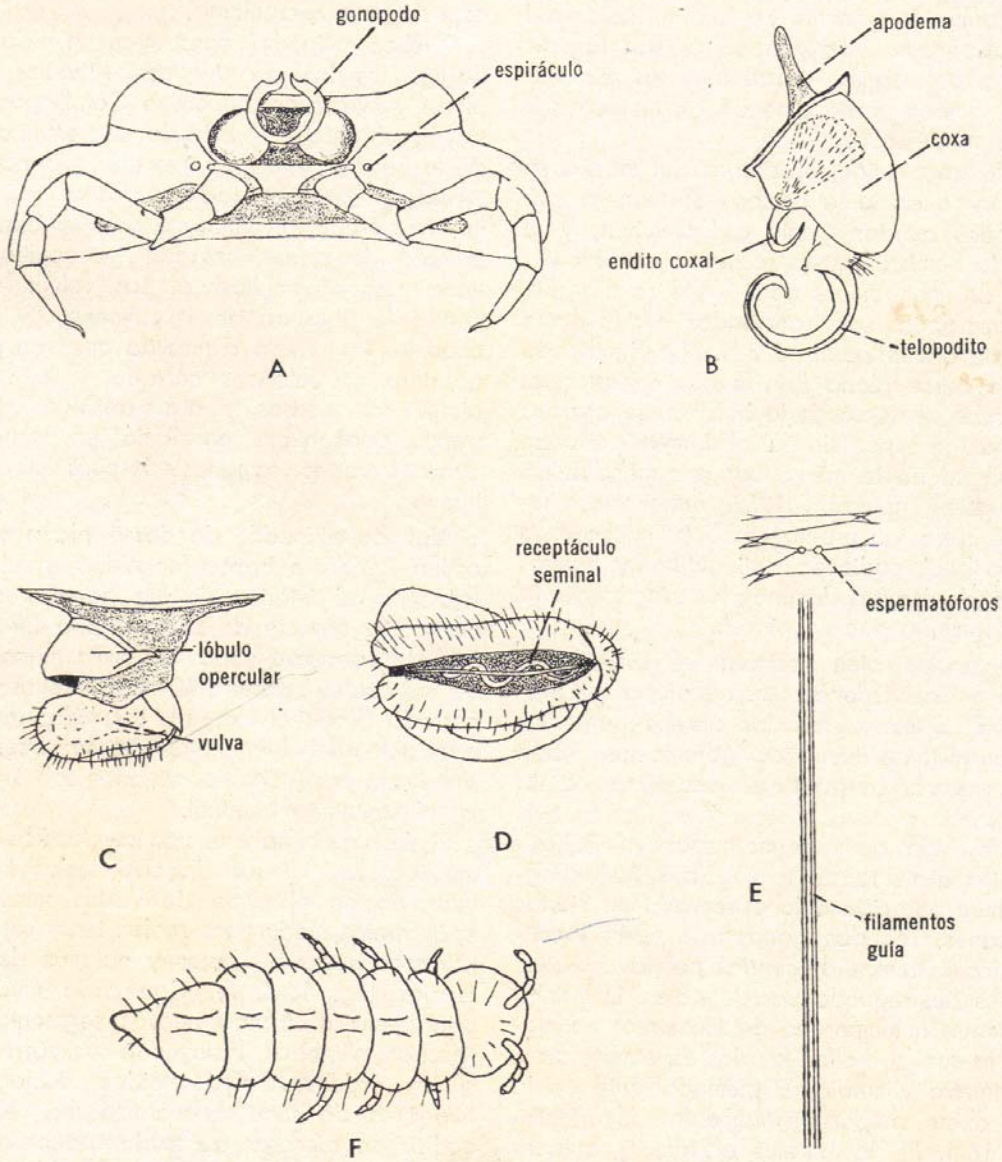


FIG. 16-4. *A, Séptimo diplosegmento* de un macho de *Apheloria*, en el que se advierten gonopodos y patas (vista ventral). *B*, Gonopodo izquierdo de *Apheloria*. *C*, Vulva derecha del tercer segmento de *Apheloria* (vista lateral). *D*, Vulva (vista ventral). (*A* a *D*, según Snodgrass.) *E*, Filamentos guía que llevan a la membrana del espermatóforo de *Polyxenus*. (Según Schömann.) *F*, Milípedo recién madurado. (Según Cloudsley-Thompson.)

en su base a partir de la cual sale un canal que se extiende hasta el extremo. Los dos gonopodos se hallan juntos en una depresión ventral común, y los telopoditos falciformes están orientados de tal manera que juntos forman una abertura mediana en forma de anillo (fig. 16-4, *A*). Cuando el macho carga los gonopodos con espermatozoos, dobla la parte anterior del cuerpo en sentido ventral y posterior, insertando los dos penes coxales situados en el tercer segmento a través del anillo formado por los telopoditos. En esta posición los espermatozoos son depositados en el interior de la depresión basal (reservorio) de los telopoditos. En la especie del orden Juliformia *Arctobolus*, ambos pares de patas del séptimo segmento son gonopodos, pero solamente el segundo par posee reservorios y conductos espermáticos. El telopodito parece un brazo corto, no existiendo prolongaciones en forma de gancho. En los individuos del orden Colobognatha, los gonopodos son las segundas patas del séptimo segmento y las primeras del octavo; ambos pares parecen extremidades y están poco modificados.

Durante la copulación, el cuerpo del macho se enrolla en torno al de la hembra de manera que los gonopodos quedan frente a las vulvas, y el cuerpo de la hembra queda sostenido por las extremidades del macho. Los gonopodos se alargan, y los espermatozoos son transferidos por la punta del telopodito al interior de la vulva. En el milípedo europeo de dorso plano *Polydesmus angustus*, el macho se sube al dorso de la hembra; se arrastra después sobre la superficie del abdomen y afianza el gnatoquilario de la misma con sus mandíbulas. Según Cloudsley-Thompson (1958), una hembra fecundada se aleja tan pronto como el macho toca su segmento anal, pudiendo distinguirse los huevos fecundados de los no fecundados por contacto de dicho segmento con un pincel.

No se conoce bien todavía el sistema de copulación en los órdenes Limacomorpha y Oniscomorpha. El último o los dos últimos pares de patas, generalmente llamados gonopodos, están modificados para asegurar e inmovilizar a la hembra.

La transferencia de espermatozoos en *Polyxenus*, miembro diminuto de la subclase Pselaphognatha, es muy parecida a la observada en ciertos seudoalacranes. Los dos gonoporos están localizados en los extremos de sendas papilas situadas en las bases del segundo par de patas. El macho hila una pequeña membrana de filamentos en zigzag sobre la cual se hallan los dos espermatóforos. A un centímetro y medio aproximadamente de la membrana existe un par de filamentos de orientación (fig. 16-4, *E*), los cuales al tomar contacto con la hembra la guían a los espermatóforos, que ingresan entonces en el interior de las aberturas reproductoras de la misma. Si por acaso otro macho cruza los filamentos guía, será también llevado a los espermatóforos, y al llegar a ellos se los come, depositando una nueva serie de los mismos. Semejante conducta por parte de los machos se ha interpretado como una adaptación para asegurar la presencia de espermatóforos frescos disponibles para las hembras.

Los huevos de los diplópodos son fecundados en el momento de la puesta, produciéndose de 10 a 300 de una vez, según las especies. Algunos depositan sus huevos libremente en el suelo; otros, como *Spirobolus*, regurgitan un material que moldean en forma de copa con la cabeza y patas anteriores. Se pone en la copa un solo huevo, y ésta es después cerrada y pulida. La cápsula que así se forma es depositada en humus y grietas, siendo más tarde ingerida por la cría del milípedo al madurar. La cochinilla milpies europea *Glomeris* posee hábitos similares pero forma la cápsula con excremento.

Muchos milípedos construyen un nido para depositar los huevos. Algunas especies de dorso plano y miembros del orden Colobognatha, construyen el nido a partir de excremento. El recto de la hembra entra en eversión y deposita excremento que se seca rápidamente a medida que se mueve en círculo. En forma gradual construye una cámara de pared delgada y copuliforme coronada por una chimenea. Las vulvas se aplican contra la abertura de la chimenea, y los huevos caen en la cámara a medida que son puestos. La abertura es entonces cerrada, y la cámara cubierta con yerbas y otros residuos. La hembra puede permanecer enrollada en torno al nido durante varias semanas después de poner los huevos.

Algunos milípedos de dorso plano y otros del orden Juliformia hacen los nidos en el suelo, reforzando el interior de las paredes con excremento. La especie de dorso plano *Strongylosoma pallipes* construye varios de estos nidos, cada uno de los cuales contiene 40 a 50 huevos. El nido es cerrado desde el exterior. Los nidos de los miembros del orden Nematomorpha se hacen con seda secretada por glándulas situadas sobre dos papilas en el segmento terminal.

El desarrollo de este tipo se clasifica como anamórfico. Los huevos de casi todas las especies maduran en el curso de varias semanas, y las crías recién maduradas suelen tener solamente dos primeros pares de patas y no más de siete segmentos (fig. 16-4, *F*). Con cada muda, se van añadiendo al tronco nuevos segmentos y patas. Muchos milípedos, incluyendo los correspondientes a los órdenes Polydesmoidea, Juliformia, y los hiladores de seda Nematomorpha, experimentan ecdisis en cámaras de muda especialmente construidas parecidas a los nidos de huevos. El exosqueleto que se desprende suele ser ingerido, a menudo quizá como ayuda para la renovación de calcio.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE DIPLOPODA

Subclase Pselaphognatha. Milípedos diminutos con tegumento blando en el que se aprecian penachos e hileras de cerdas dentelladas. El gnatoquilario lleva un par de palpos. Tronco compuesto de 11 a 13 segmentos; no gonopodos; no glándulas productoras de secreciones repelentes. Muy diseminados en la naturaleza. *Polyxenus, Lophoproctus.*

Subclase Chilognatha. Tegumento duro; cerdas no dentelladas; glándulas con secreciones de mal olor presentes a menudo. Algunas patas del macho están modificadas para actuar como gonopodos.

Superorden Opisthandria. El último o los dos últimos pares de patas del macho modificadas como gonopodos.

Orden Oniscomorpha. Cochinillas milpies. Tronco cubierto con 11 a 13 tergitos arqueados, de los cuales el segundo y el último son grandes, haciendo posible que el cuerpo del animal se enrolle en una pelota firme que oculta cabeza y extremidades. No se observan glándulas repelentes. Casi todos tropicales; raro en Norteamérica *(Onomeris);* frecuente en Europa *(Glomeris).*

Orden Limacomorpha. Milípedos tropicales, pequeños y sin ojos. Tronco compuesto de 20 a 22 segmentos arqueados. No puede enrollarse en forma de bola. Carece de glándulas de mal olor. *Glomeridesmus.*

Superorden Proterandria. Uno o dos pares de patas de los segmentos séptimo (casi siempre) u octavo están modificados como gonopodos.

Orden Colobognatha. Tronco compuesto de 30 a 192 segmentos deprimidos; a menudo con quillas tergales laterales anchas. Esternitos no fusionados con el arco pleurotergal. Cabeza y partes bucales pequeñas, que forman a menudo una especie de hocico. Existen casi siempre glándulas de secreciones repelentes. Tropicales. *Polyzonium, Brachycybe, Siphonophora.*

Orden Nematophora. Casi siempre con ojos. Tronco compuesto de 28 a 60 segmentos, cilíndricos o con quillas laterales en el tergo. Los esternitos no fusionados con arco pleurotergal. De uno a tres pares de espineretas sobre la última placa del tergo. A veces existen glándulas de mal olor. Distribuidos ampliamente. *Cleidogono, Chordeuma, Abacion, Stemmiulus.*

Orden Polydesmida. Milípedos de dorso plano, carentes de ojos, cuyo tronco se compone de 20 segmentos con quillas laterales prominentes en el tergo. Esternitos fusionados con el arco pleurotergal; muchos segmentos poseen glándulas con secreciones malolientes. Distribución amplia en la naturaleza; muchas especies. *Polydesmus, Oxidus, Apheloria.*

Orden Juliformia. Casi siempre poseen ojos. Tronco compuesto de 40 o más segmentos cilíndricos; esternitos fusionados con el arco pleurotergal; glándulas de mal olor sobre la mayor parte de los segmentos del tronco; ampliamente distribuidos. Muchas especies. *Julus, Diploiulus, Narceus, Rhinocricus, Orthoporus, Cambala.*

Clase Pauropoda (paurópodos)

Los paurópodos constituyen una pequeña clase de animales de cuerpo blando, que habitan en la tierra vegetal y el suelo (fig. 16-5). Todos son pequeños, de longitud que varía de 0.5 a 2 milímetros. Aunque considerados raros en un tiempo, sabemos hoy que se encuentran con frecuencia y abundancia en camadas en los bosques. Se han descrito unas 360 especies, que se hallan ampliamente distribuidas en regiones tropicales y templadas.

El tronco de los paurópodos posee 11 segmentos, de los cuales nueve llevan un par de patas cada uno. El primer segmento (cuello) y el undécimo y telson carecen de patas. Seis de las placas dorsales del tergo son muy grandes y se superponen a los segmentos vecinos. Como en algunos centípedos, estos tergos grandes representan una adaptación para impedir ondulaciones laterales durante el movimiento rápido. Todos los tergos salvo el primero son portadores de largas cerdas situadas lateralmente. A diferencia del cuello de los diplópodos, el de los paurópodos es poco visible sobre el dorso mientras que se dilata en sentido ventral. Las patas presentan seis articulaciones y terminan en un lóbulo ventral acojinado (empodio), una pinza media, y a veces dos pinzas laterales.

Cada lado de la cabeza está cubierto por un órgano sensorial característico de significación todavía desconocida. Un gran disco convexo parecido a una córnea cubre una cámara llena de

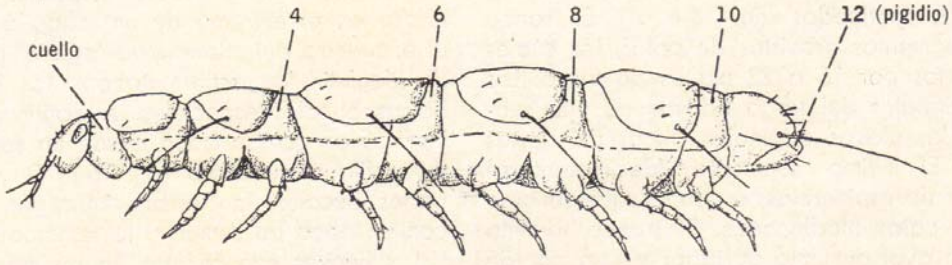


FIG. 16-5. El paurópodo, *Pauropus silvaticus* (vista lateral). (Según Tiegs, tomado de Snodgrass.)

líquido. El piso epidérmico de la cámara posee receptores sensoriales procedentes del protocerebro. Las antenas son birrámeas; una de las ramas termina en un solo flagelo, la otra en dos flagelos y una estructura sensorial peculiar en forma de maza. Cada mandíbula es en esencia una sola pieza alargada portadora de un peine de dientes curvos. El labio inferior es probablemente homólogo del gnatoquilario de los diplópodos, pues evidentemente representa las primeras maxilas, todavía separadas distalmente, pero fusionadas por delante a un primer esternito maxilar triangular.

No se conoce bien la dieta y hábitos alimenticios de los paurópodos. Sabemos de diferentes especies que ingieren hongos, humus, y cuerpos de animales muertos. Carecen de tráquea y corazón, y probablemente la ausencia de semejantes órganos guarde relación con el pequeño tamaño de estos animales.

Como en los diplópodos, en el tercer segmento del tronco radica la función genital. Los ovarios apareados se hallan debajo del intestino, y los oviductos confluyen y desembocan en una depresión entre las patas. Un receptáculo seminal también se abre en la depresión. Los testículos se encuentran encima del intestino, y los conductos espermáticos vacían por penes apareados situados entre las coxas de las extremidades. Poco se sabe respecto al mecanismo de la copulación. Los huevos son puestos en el humus, ya en forma aislada o en racimos. El desarrollo es anamórfico, y como en los diplópodos, las crías maduran con tres pares de patas solamente. Tiegs (1947) afirma que en *Pauropus sylvaticus* el desarrollo hasta madurez sexual dura alrededor de 14 semanas.

Clase Symphyla (sínfilos)

Incluye esta pequeña clase unas 120 especies conocidas, que viven en el suelo y en tierra vegetal. Han despertado estos animales gran interés entre algunos zoólogos por ser los miriápodos más estrechamente relacionados con los insectos. Se encuentran los sínfilos en la mayor parte del mundo, aunque su límite septentrional de distribución está determinado por su incapacidad para tolerar temperaturas inferiores a —9.44°C.

El tamaño de los sínfilos fluctúa de 2 a 10 mm de longitud, presentando cierto parecido superficial con los centípedos (fig. 16-6, *A*). El tronco posee 12 segmentos provistos de patas, los cuales están cubiertos por 15 a 22 placas de tergo. Las placas adicionales del tergo derivan de una subdivisión de las placas originales únicas de ciertos segmentos. El último segmento (decimotercero) lleva un par de espineretas, o cercos, que se cree representan patas modificadas. El tronco termina en un telson oval diminuto portador de un par de pelos sensoriales largos.

Delante de las antenas situadas lateralmente se proyectan un epistoma y un labro bien desarrollados (fig. 16-6, *B*). Cada mandíbula sostiene un lóbulo gnatal movible, dentellado e independiente que se encuentra debajo del epistoma y el labro. Las mandíbulas están cubiertas ventralmente por un par de largas primeras maxilas. El segundo par de maxilas está fusionado, formando un labio (fig. 16-6, *C*). La similitud evidente de las partes bucales de los sínfilos y las correspondientes de los insectos se ha citado a menudo como prueba de la supuesta afinidad entre los dos grupos. Sin embargo, Manton y otros estiman que las partes bucales se parecen sólo de manera superficial, y que desde el punto de vista funcional son completamente distintas.

La estructura del tronco, sobre todo la presencia de placas adicionales del tergo, guarda relación indudable con los hábitos locomotores de estos animales. La mayor parte de los sínfilos pueden correr muy rápidamente y contorsionarse, voltearse y adoptar sus cuerpos forma de asa cuando se arrastran por las grietas en el interior del humus. Esta capacidad es probablemente una adaptación para escapar de sus enemigos, pues los sínfilos se alimentan de vegetación descompuesta. *Scutigerella immaculata* puede atacar vegetales vivos y representar una grave plaga de plantas y flores, sobre todo en un invernadero. El sistema traqueal está limitado a la parte anterior del cuerpo. Existe un solo par de espiráculos que se abren sobre los lados de la cabeza, y las tráqueas solamente llegan a los tres primeros segmentos del tronco. Adherido a la pared corporal debajo de la base de cada extremidad existe un saco coxal susceptible de eversión y un pequeño apéndice (el estilo). Los sacos coxales captan humedad. La función del estilo o punzón es desconocida, aunque probablemente sea de índole sensorial. Estos animales carecen de ojos, pero los dos órganos de Tömösvary están bien desarrollados (fig. 16-6, *B*). Cada uno de ellos es en esencia una vesícula invaginada que se abre sobre la superficie de la cabeza a través de la membrana articular y la base de las antenas.

Como en los diplópodos y paurópodos, las aberturas genitales están localizadas en el lado ventral del tercer segmento del tronco. La conducta copulatoria de *Scutigerella* es bien conocida y por demás extraña. El macho deposita un espermatóforo en el extremo de un tallo; la hembra sale al encuentro del mismo y lo ingiere, pero en lugar de deglutir los espermatozoos los almacena en bolsas bucales especiales. A continuación elimina los huevos con su boca desde un solo gonoporo, y los fija al substrato (fig. 16-6, *D* y *E*). Con sus partes bucales, la hembra impregna cada huevo con un poco de semen y lo fecunda.

Los huevos son puestos en racimos de unos 35 y fijados a las grietas o hendiduras de paredes,

al musgo ♂ al liquen. La partenogénesis es frecuente. Se desconoce el papel de los órganos hilvadores en la reproducción. El desarrollo es anamórfico; la cría al madurar tiene seis o siete pares de patas. *Scutigerella immaculata* vive unos cuatro años y las mudas se repiten en la misma durante toda su vida.

Clase Chilopoda (quilópodos)

Los miembros de la clase Chilopoda, conocidos como centípedos, son quizá los más populares de los artrópodos miriápodos. Se distribuyen estos animales por el mundo entero en regiones tropicales y templadas, donde viven en el suelo, humus, y debajo de piedras, cortezas y leños. Las especies descritas, 3 000, aproximadamente, se distribuyen en cuatro órdenes principales. El orden Geophilomorpha está compuesto de centípedos vermiformes largos adaptados para vivir en el suelo (figura 16-7, *B*). Los órdenes Scolopendromorpha (figura 16-7, *A*) y Lithobiomorpha (fig. 16-7, *D*) incluyen ambos centípedos de cuerpo fuerte que viven debajo de piedras, cortezas y palos. Los miembros de Scutigeromorpha son especies de patas largas, algunas de las cuales residen en las habitaciones del hombre o en torno a las mismas (fig. 16-7, *C*). *Scutigera coleoptrata* se encuentra en Europa y América del Norte, y se la captura con frecuencia en bañeras o tinas y en lavabos.

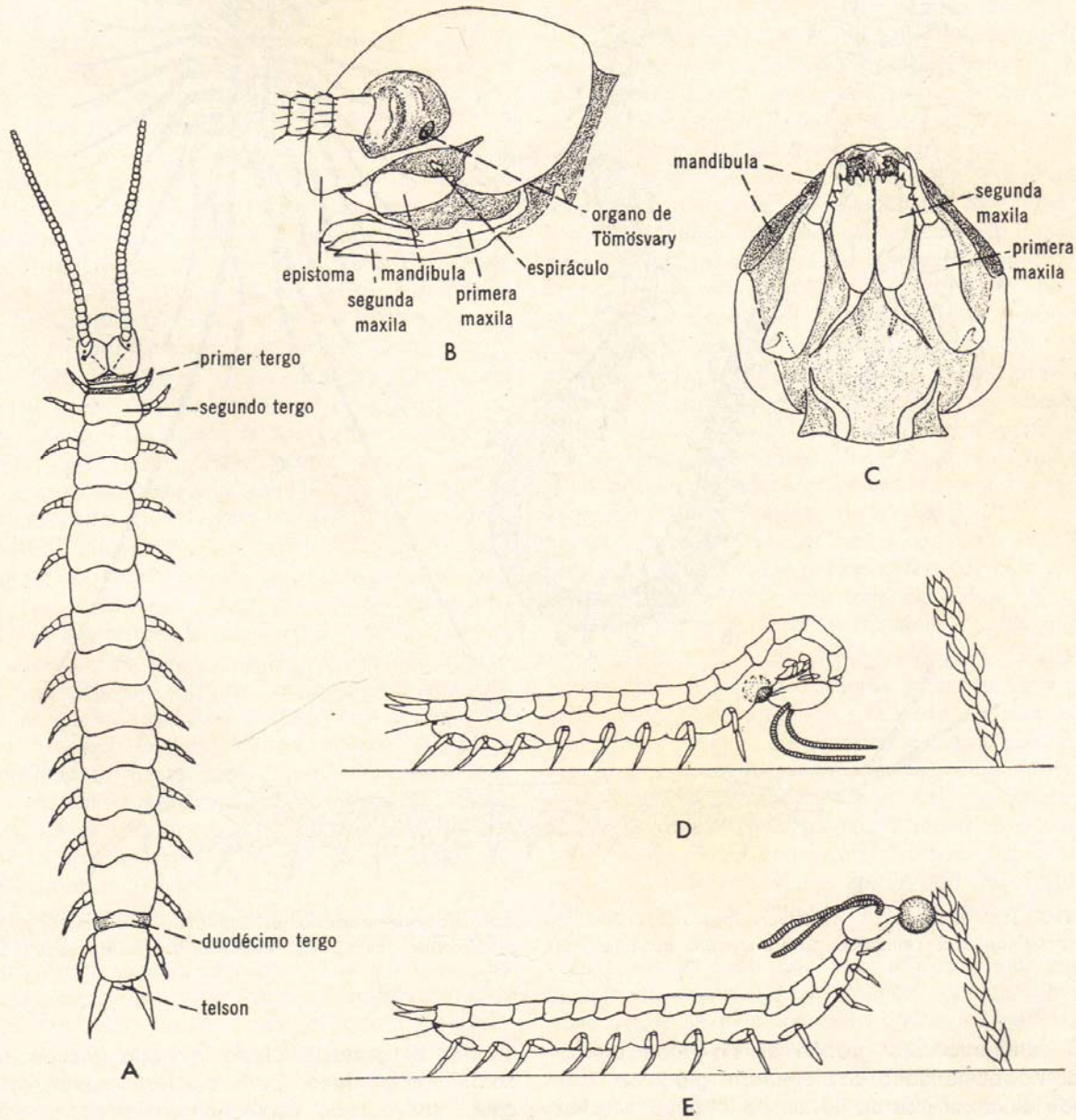


FIG. 16-6. Sínfilos. *A*, *Scutigerella immaculata* (vista dorsal). *B*, Cabeza de *Hanseniella* (vista lateral). *C*, Cabeza de *Scutigerella immaculata* (vista ventral). (Todos según Snodgrass.) *D* y *E*, Hembra de *Scutigerella* extrayendo un huevo del gonoporo con sus partes bucales y fijándolo al musgo. El huevo al ser transportado por las partes bucales es impregnado del semen almacenado en las bolsas de la boca. (Según Juberthie-Jupeau.)

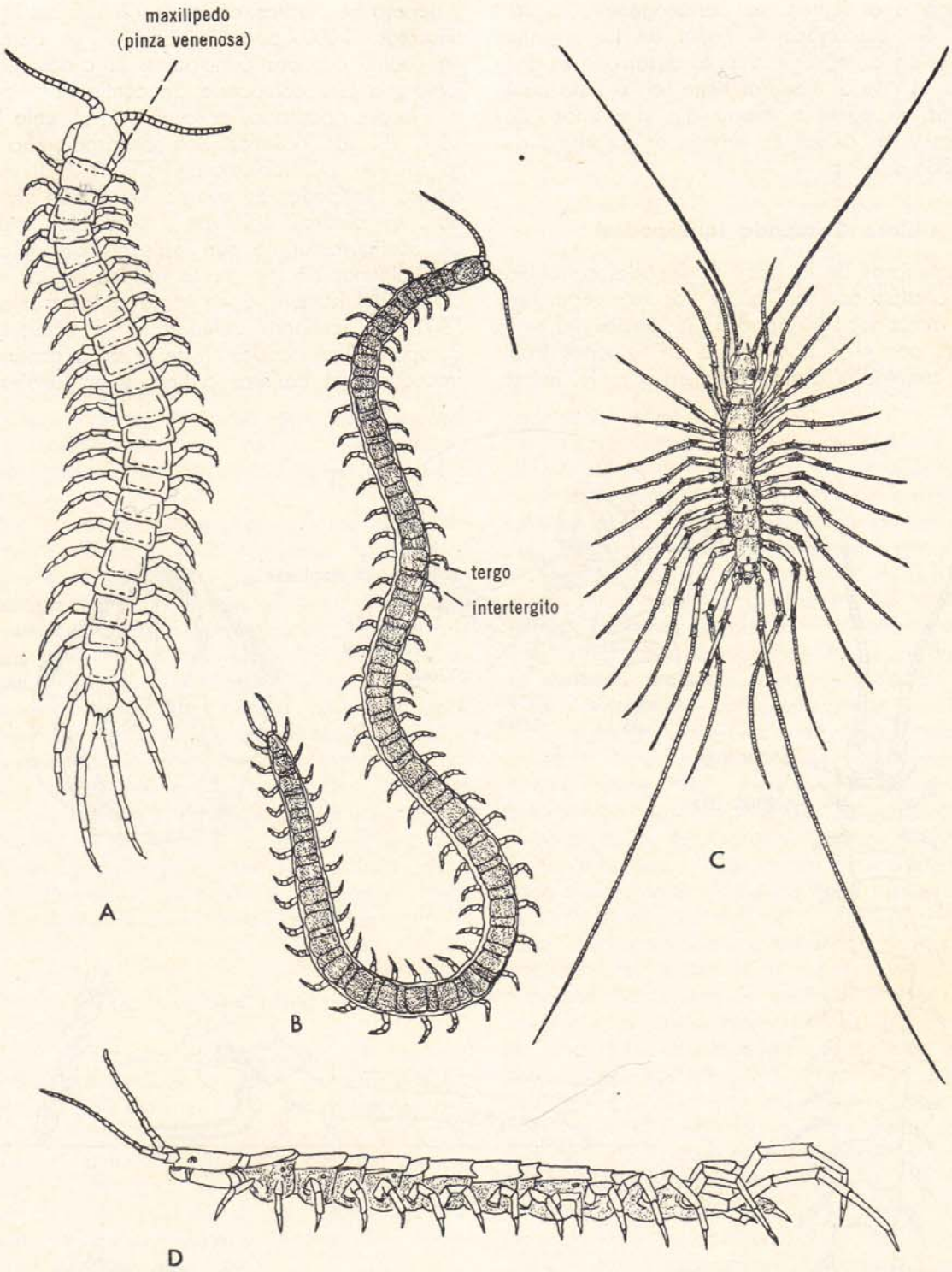


FIG. 16-7. Quilópodos. A, *Otocryptops sexspinnosa*, centípedo escolopendromorfo. B, Centípedo geofilomorfo. C, *Scutigera coleoptrata*, centípedo casero común, escutigeromorfo. D, *Lithobius*, centípedo litobiomorfo. (Todas según Snodgrass.)

El centípedo más grande es sin duda el tropical norteamericano *Scolopendra gigantea*, que puede alcanzar más de 30 cm de longitud. Muchas otras formas tropicales, sobre todo escolopéndridos, fluctúan de 15 a 20 cm de longitud, pero la mayor parte de las especies norteamericanas y europeas miden solamente de 3 a 6 cm. Los centípedos de zona templada son con frecuencia de color pardo rojizo, pero muchas especies tropicales, sobre todo escolopendromorfos, presentan color rojo, verde, amarillo, azul o combinaciones de todos ellos, por ejemplo, con patas posteriores azules o bien, algunas veces con barras cruzadas verdes.

La cabeza de los escutigeromorfos es convexa, el epistoma y el labro se extienden por delante de las antenas como en los milípedos (fig. 16-8, *A*). En otros centípedos, la cabeza tiende a ser más aplanada, y las antenas están situadas en el borde anterior de la misma (fig. 16-7, *A*). Como en los milípedos, las mandíbulas constan de una porción basal y de un lóbulo gnatal anterior no fusionado, salvo en los geofilomorfos, en los cuales la mandíbula es de una sola pieza (fig. 16-8, *C*. La parte basal de la mandíbula es alargada y se encuentra debajo de la superficie ventrolateral de la cabeza. Los lóbulos mandibulares llevan varios dientes grandes y un borde tupido de cerdas. Debajo de las mandíbulas se observa un par de primeras maxilas, que forma un labio inferior funcional; sobre este primer par destaca la presencia de un par de segundas maxilas. En los escutigeromorfos, las segundas maxilas son delgadas y parecidas a patas, pero en otros centípedos son cortas, pesadas y en forma de palpos.

Cubriendo todos los demás apéndices bucales se observa un gran par de pinzas de veneno, llamadas a veces maxilípedos, ya que son en realidad apéndices del primer segmento del tronco, pero involucrados en la alimentación (fig. 16-8, *A*, *B* y *D*). Las coxas, que se hallan fusionadas para formar una placa única en los escolopendromorfos y geofilomorfos, cubren el lado ventral posterior de la cabeza. Cada pinza está incurvada hacia la línea ventral media y se compone de cuatro piezas, la última de las cuales parece un colmillo puntiagudo. Generalmente en el interior de cada pinza existe una glándula de veneno que drena por un conducto que se abre en el extremo del último segmento.

Detrás del primer segmento del tronco, el cual lleva los maxilípedos, hay 15 o más segmentos provistos de patas. El número y tamaño de las placas del tergo varía considerablemente, dependiendo la diferencia de los hábitos de locomoción. Entre el último segmento portador de patas y el telson terminal existen dos pequeños segmentos sin miembros, denominados genital y pregenital. Las coxas de las extremidades se adhieren lateralmente a cada lado de las placas esternales, en contraste con la posición media de las patas de los diplópodos.

Locomoción. Si exceptuamos a los miembros integrantes del orden Geophilomorpha, los centípedos están adaptados para correr y muchas de sus peculiaridades estructurales están relacionadas con la evolución de una marcha rápida (Manton, 1952). A este respecto, los escutigeromorfos son los más desarrollados, y son especialmente activos en maniobras defensivas donde su velocidad puede constituir una gran ventaja.

Las patas de los centípedos corredores son largas, especialmente en los escutigeromorfos, lo que capacita al animal para dar mayores zancadas. Sin embargo, se observa aumento progresivo en la longitud de las patas desde la parte anterior a la posterior. Por ejemplo, en *Scutigera* las patas posteriores tienen doble longitud que el primer par (fig. 16-7, *C*). Este aumento progresivo de la longitud de las patas hacia el extremo posterior disminuye la interferencia con el movimiento de las mismas. Para vencer la tendencia a la ondulación, el tronco está reforzado por placas tergales cortas y largas en forma alternativa en los litobiomorfos, y por un número reducido de placas tergales grandes superpuestas en los escutigeromorfos. Por último, los segmentos distales anulares de las extremidades de los escutigeromorfos capacitan al animal para colocar una porción considerable del extremo de la pata contra el substrato, en forma parecida a un pie, para evitar resbalamientos.

En oposición con otros centípedos, los geofilomorfos vermiformes están adaptados para excavar en el suelo blando o en el humus. Ahora bien, estos animales no empujan con las patas como hacen los milípedos, sino que su fuerza impulsora es proporcionada por la contracción y extensión del tronco, como se observa en las lombrices de tierra. Así, vemos que una especie inglesa de *Stigmogaster* puede aumentar la longitud de su cuerpo hasta en un 68 por 100. Se facilita la mayor extensión y contracción del tronco en las especies excavadoras por la presencia de músculos longitudinales muy desarrollados de la pared corporal, de una pared pleural elástica, de un pequeño interesternito y de un intertergito entre cada una de las placas esternales y del tergo más grandes e importantes, y por el aumento en el número de segmentos sin incremento en la longitud total del cuerpo (fig. 16-7, *B*). Las patas son cortas y fijan el cuerpo a modo de anclas como las cerdas de una lombriz de tierra. Al caminar, existe una pequeña superposición del movimiento de las patas.

Nutrición. Considerada la clase en conjunto parece ser que posee hábitos rapaces. La parte más importante de la dieta consiste en pequeños artrópodos, especialmente de los escutigeromorfos, pero se han observado también algunos escolopendromorfos tropicales que se alimentan de sapos y pequeñas serpientes. Según Cloudsley-Thompson (1958), una gran *Scolopendra* procedente de Trinidad en el zoológico de Londres fue alimentada durante un año con pequeños ratones.

La presa es capturada y aturdida o muerta con las pinzas venenosas, y algunos escolopéndridos parece que se empinan para capturar insectos en vuelo. Aunque los grandes centípedos tropicales suelen ser muy temidos, el veneno que producen hasta las formas más voluminosas no es bastante tóxico para matar a un hombre o incluso a un niño pequeño. El efecto del ataque de tales formas suele ser parecido a una picadura intensa de moscardón o de una especie de avispa de pinzas

amarillas. Se sabe que *Scolopendra gigantea* puede producir la muerte en el hombre, pero solamente cuando el estado de la víctima se complica por la presencia de una enfermedad intercurrente. *Scolopendra heros* de América sudoccidental se caracteriza no sólo por producir una picadura dolorosa, sino por hacer incisiones diminutas con sus patas al caminar. Cuando se hostiga al animal, éste produce un veneno cerca de las coxas con el que impregna las heridas produciendo un estado de inflamación e irritación.

Después de la captura, la presa es sostenida por las segundas maxilas y por las pinzas venenosas, mientras las mandíbulas y primeras maxilas ejecutan las manipulaciones necesarias para la ingestión. El aparato digestivo posee cinco pares de glándulas de varios tipos, siendo esencialmente similar al de los diplópodos, con un par de glándulas salivales en la región del esófago.

Intercambio de gases, circulación y excreción. Salvo en los escutigeromorfos, los espiráculos del sistema traqueal se encuentran en la región de la pleura membranosa inmediatamente por encima y detrás de las coxas (fig. 16-8, *D*). Existen básicamente un par de espiráculos por segmento, pero algunos segmentos carecen de ellos, y el tipo de distribución varía en los diferentes grupos.

Unos pocos centípedos geofilomorfos habitan en la zona intermedia entre mareas a lo largo de las costas de Europa, Bermuda, Florida y otras partes del mundo. Estas especies marinas viven en algas, debajo de piedras y valvas, en viejas conchas de percebes y en otros lugares protegidos. Es probable que el aire retenido en el interior del sistema traqueal dure el tiempo suficiente para la sumersión durante la marea alta, si bien en la especie india *Myxophilus indicus* y quizá en otras especies, sea atrapado aire adicional sobre la superficie de las coxas y como burbujas alojadas en el extremo enrollado del tronco.

Quizá asociado con sus hábitos más activos y con un índice metabólico más elevado, el sistema traqueal de los escutigeromorfos es de tipo pulmonar y probablemente evolucionó con independencia del de los otros centípedos. Los espiráculos están localizados en la región dorsal media cerca del borde posterior de las ocho placas tergales, salvo de la última, cubriendo el segmento portador de patas (fig. 16-8, *E*). Cada espiráculo se abre en un atrio del cual parten dos largos tubos traqueales cortos en forma de abanico. Las tráqueas están bañadas por la sangre de la cavidad pericárdica.

Suele observarse un solo par de túbulos de Malpighi. Como los diplópodos, los centípedos necesitan de ambiente húmedo para conservar un balance de agua adecuado, pues el tegumento carece de la cutícula córnea de los insectos y los arácnidos y no está impregnado de sales de calcio como en los diplópodos. Así, pues, muchos centípedos quedan restringidos a medios húmedos debajo de piedras y maderas y en el suelo, y solamente muestran actividad en la superficie del terreno durante la noche.

Organos de los sentidos. Todos los geofilomorfos y escolopendromorfos criptópidos, y algunos litobiomorfos residentes en cuevas carecen de ojos. Sin embargo, los escolopéndridos poseen cuatro pequeños ocelos en cada lado de la cabeza. Los miembros de los órdenes Lithobiomorpha y Scutigeromorpha poseen ojos parecidos a los ojos compuestos; las unidades ópticas, de las cuales existen unas 30 en los litobiomorfos y alrededor de doscientas en los escutigeromorfos, forman un grupo compacto a cada lado de la cabeza y tienden a prolongarse en los bastones ópticos convergentes. En *Scutigera*, la superficie corneal es muy convexa, como lo son los ojos compuestos de los insectos y crustáceos, y cada unidad es netamente similar a un omatidio (fig. 16-8, *A*). El ojo muy probablemente funcione en calidad de ojo compuesto aposicional (Snodgrass, 1952).

En todos los escutigeromorfos y litobiomorfos cabe observar la presencia en la cabeza a nivel de la base de las antenas de un par de órganos de Tömösvary; los otros órdenes de quilópodos carecen de ellos. En los escutigeromorfos, el último par de patas está modificado, para formar un par de apéndices parecidos a antenas largas y dirigidas posteriormente.

Reproducción y desarrollo. El ovario es un órgano tubular único situado encima del intestino, y el oviducto se abre por una abertura media sobre la superficie ventral del segmento genital posterior carente de patas. La abertura femenina está flanqueada por un par de apéndices diminutos llamados a veces gonopodos. En el macho, cabe apreciar la presencia de uno a 24 testículos sobre el intestino medio. Estos órganos están unidos a un solo par de conductos espermáticos, que desembocan por un gonoporo medio sobre el lado ventral del segmento genital. En todos los centípedos, la abertura masculina se halla situada sobre un pene medio de desarrollo variable. El segmento genital es portador de pequeños gonopodos.

La transmisión de espermatozoos es indirecta en los centípedos como en otros miriápodos. El macho construye en forma típica una pequeña membrana de filamentos de seda secretada por glándulas situadas en el extremo posterior del cuerpo. A continuación es emitido un gran espermatóforo de varios milímetros y colocado sobre la membrana. La hembra recoge el espermatóforo y lo lleva a su abertura reproductora. Los gonopodos de cada sexo ayudan en la manipulación del espermatóforo. En los centípedos el macho generalmente no produce el espermatóforo hasta que encuentra una hembra. Sin embargo, suele haber con frecuencia maniobras de cortejo preliminares. Los dos

sexos pueden palpar mutuamente su extremo posterior con sus antenas mientras se mueven en círculo (fig. 16-9, *A*). Esta conducta puede durar hasta una hora antes de que el macho hile una membrana de espermatóforo y lo deposite en la misma, después de lo cual el macho "guía" a la hembra de varios modos. Por ejemplo, en especies de *Lithobius*, el macho conserva su par de patas posteriores a cada lado del espermatóforo y la membrana, mientras voltea la parte anterior de su cuerpo y frota suavemente las antenas de la hembra; ella responde deslizándose con delicadeza sobre el extremo posterior del cuerpo del macho, y recogiendo el espermatóforo.

Los escolopendromorfos y geofilomorfos ponen sus huevos y después los incuban. Los escolopén-

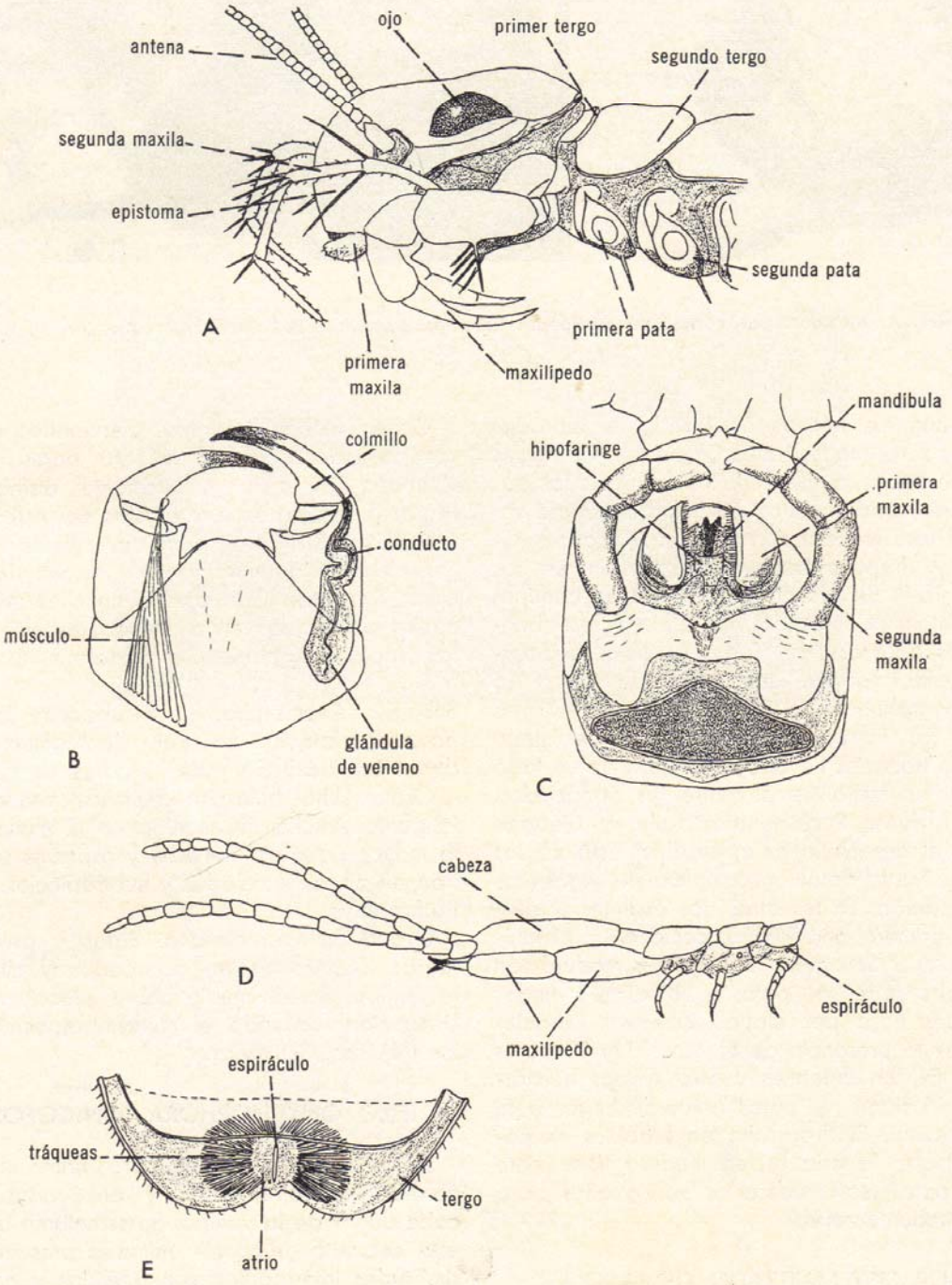
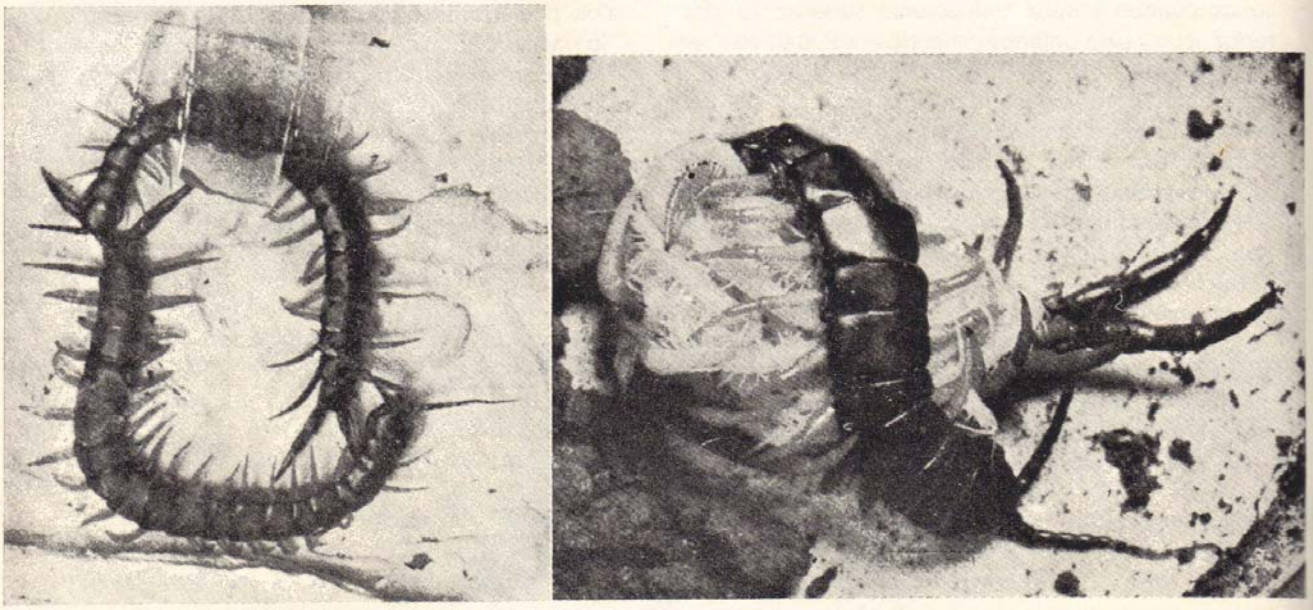


FIG. 16-8. A, Cabeza de *Scutigera coleoptrata* (vista lateral). Maxilípedos, o pinzas venenosas, de *Otocryptops* (vista ventral). *C*, Cabeza de *Otocryptops* (vista ventral). *D*, Cabeza y segmentos anteriores del tronco de un geofílido (vista lateral). *E*, Parte posterior de un tergo de *Scutigera* en el que se advierte un par de pulmones traqueales. (Todas según Snodgrass.)



A B

FIG. 16-9. A, Maniobras de cortejo en centípedos escolopendromorfos. B, Hembra con crías. (Por H. Klingel.)

dridos ponen los huevos en cavidades labradas en un trozo de madera descompuesta y después se enrollan sobre la masa de huevos con las patas dirigidas hacia adentro. La hembra guarda los huevos de esta manera durante el periodo de maduración y después hasta la dispersión de las crías (fig. 16-9, *B*). Los demás órdenes de centípedos depositan los huevos en el suelo y los abandonan. Los geofilomorfos y los escolopendromorfos criptópidos ponen una masa de 15 a 35 huevos. Los miembros de los dos órdenes restantes depositan los huevos aisladamente en el suelo después de haberlos llevado la hembra de un lado a otro por un corto tiempo entre sus gonopodos.

En los órdenes Scolopendromorpha y Geophilomorpha, el desarrollo es epimórfico, esto es, las crías posee ya la dotación completa de segmentos cuando maduran. En los otros dos órdenes el desarrollo es primero anamórfico, como en los diplópodos. La cría *Scutigera* al llegar a maduración posee cuatro pares de patas y en las seis mudas subsiguientes pasa por etapas sucesivas caracterizadas por la presencia de 5, 7, 9, 11 y 13 pares de patas. Existen entonces cuatro etapas epimórficas con 15 pares de patas antes de llegar a la madurez sexual. El desarrollo en *Lithobius* es parecido, aunque la cría recién madura tiene siete pares de patas; son necesarios varios años para alcanzar madurez sexual.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE CHILOPODA

Subclase Epimorpha. Incubación típica; las crías poseen todos los segmentos al madurar.

Orden Geophilomorpha. Centípedos excavadores delgados, con 31 a 170 pares de patas. Carecen de ojos. Ampliamente distribuidos en regiones templadas y tropicales del mundo entero. *Geophilus, Strigamia, Mecistocephalus.*

Orden Scolopendromorpha. Poseen de 21 a 23 pares de patas. Con ojos o sin ellos. Muchas especies distribuidas en el mundo, especialmente en los trópicos. *Scolopendra, Theatops, Otocryptops.*

Subclase Anamorpha. Sin incubación; la cría no posee la dotación completa de segmentos al madurar. Los adultos tienen 15 pares de patas.

Orden Lithobiomorpha. Espiráculos apareados y laterales. Amplia distribución en el mundo si bien la mayor parte de géneros y especies se encuentran en zonas templadas y subtropicales. *Lithobius, Bothropolys.*

Orden Scutigeromorpha. Patas y antenas muy largas. Espiráculos no apareados y situados en la región dorsal media sobre placas del tergo. Distribuidas en todo el mundo, especialmente en los trópicos. *Scutigera.*

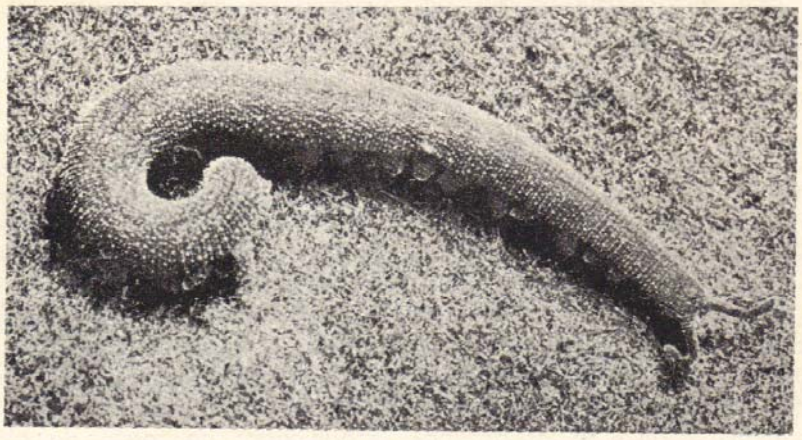
FILO ONYCHOPHORA (ONICOFOROS)

Se han descrito los onicóforos como el "eslabón perdido" entre anélidos y artrópodos. Si bien cabe dudar de la validez de semejante afirmación, este pequeño grupo de animales presenta muchas similitudes interesantes con anélidos y artrópodos. Se ha incluido el filo en este lugar con fines de comparación y para brindar un beneficio a la exposición final relativa a la evolución de los artrópodos.

Existen tan sólo 65 especies de onicóforos vivientes, pero el filo es antiguo y no parece haber cambiado mucho desde el periodo cámbrico, del cual procede el único ejemplar fósil descubierto. La distribución geográfica de las formas vivientes es relativamente restringida. Todos los onicóforos viven en regiones tropicales (Indonesia, Himalayas, Congo, Antillas y norte de América del Sur), o en regiones templadas meridionales (Australia, Nueva Zelandia, Africa del Sur y Andes). No se encuentran especies al norte del Trópico de Cáncer.

Casi todos los onicóforos prefieren medios húmedos, como bosques tropicales de lluvias abundantes, debajo de palos, piedras y hojas, o en las orillas de los ríos. Durante las nieves invernales y bajas temperaturas, o en periodos secos, permanecen inactivos y se refugian en albergues protegidos.

Estructura externa. Los onicóforos parecen babosas con patas; de hecho, fueron considerados como moluscos cuando los descubrió Guilding en 1825 (fig. 16-10, *A*). El cuerpo es más o menos cilíndrico y su longitud fluctúa de 1.4 a 15 cm. En la parte anterior lleva un par de antenas anulares grandes y una boca ventral, flanqueada por papilas orales cónicas cortas. El número de patas varía de 14 a 43, según la especie y el sexo. Cada pata es una protuberancia grande y cónica, portadora de un par de pinzas o uñas terminales (fig. 16-10, *B*). En el extremo distal de la pata en el lado ventral se observan de tres a seis cojinetes transversales, sobre los cuales descansan las extremidades al caminar. La superficie total del cuerpo está cubierta por tubérculos grandes y pequeños, dispuestos en bandas o anillos alrededor de las patas y el tronco. Los tubérculos más grandes terminan en una cerda sensorial, y están cubier-



A

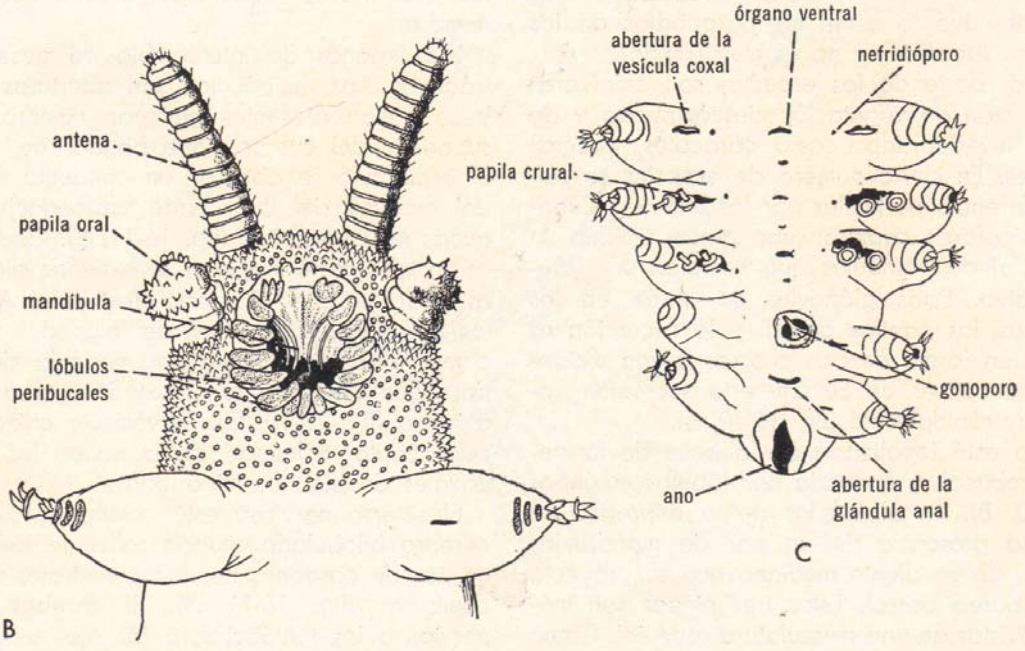


FIG. 16-10. Onicóforos. *A*, *Peripatus*. (Por H. Sturm.) *B*, Parte anterior de *Peripatopsis capensis* (vista ventral). (Según Cuénot. *C*, Parte posterior de un macho de *Peripatus corradoi* (vista ventral). (Según Bouvier, tomado de Cuénot.)

tos por pequeñísimas escamas. El color de los onicóforos es azul, verde, anaranjado o negro, y las papilas y escamas prestan a la superficie corporal un aspecto aterciopelado o iridiscente.

Estructura interna y fisiología. La superficie corporal está cubierta por una cutícula quitinosa, pero a diferencia del exosqueleto de los artrópodos, la cutícula de los onicóforos es delgada, flexible y muy permeable, y además no se halla dividida en placas articuladas. La ausencia de un exosqueleto rígido capacita a los onicóforos para comprimir sus cuerpos cuando penetran en lugares muy estrechos. Debajo de la cutícula hay una capa única de epidermis, que cubre a su vez a una dermis delgada de tejido conectivo y a tres capas de fibras musculares: circulares, diagonales y longitudinales. La pared corporal está así organizada según el plan típico de los anélidos. Sin embargo, el celoma se halla reducido a las cavidades gonadales y a pequeños sacos relacionados con los nefridios, y la cavidad corporal es un hemoceloma. Ahora bien, este hemoceloma es muy parecido al de los artrópodos por estar dividido en un seno dorsal pericárdico, un seno periintestinal medio, otro perineural ventral medio y dos senos ventrolaterales.

Los onicóforos se desplazan por extensión y contracción del cuerpo en forma muy parecida a como lo hacen las lombrices de tierra, salvo que el cuerpo es levantado del terreno por las patas. Las ondas de contracción afectan ambos lados del cuerpo simultáneamente, y sólo unos pocos segmentos a la vez progresan de la parte anterior a la posterior. Cuando se extiende un segmento las patas se levantan del terreno y se desplazan hacia adelante. Como en los artrópodos, las extremidades se hallan localizadas más ventralmente que lo están los parapodios de los anélidos. La locomoción no es muy rápida.

La mayor parte de las especies son omnívoras y se alimentan de vegetación descompuesta y de pequeños invertebrados como caracoles, insectos y lombrices. En cierto número de especies se observa preferencia particular por los termites. Cuando los onicóforos capturan una presa, utilizan un par especial de glándulas que secretan un material adhesivo. Estas glándulas se abren en los extremos de las papilas orales, y la secreción es expulsada en forma de dos chorros a una distancia que puede ser de 50 cm; esta secreción endurece muy rápidamente (fig. 16-10, *B*).

La boca está localizada en la base de la depresión prebucal, y rodeada por lóbulos cutáneos (fig. 16-10, *B*). En el interior de la depresión se advierte la presencia de un par de mandíbulas laterales y de un diente mediano que se proyecta desde la pared dorsal. Estas tres piezas son móviles y provistas de una musculatura especial. Como en los artrópodos, las mandíbulas constan de un par de apéndices modificados y son homólogas de las patas. En un surco dorsal medio que se extiende en dirección posterior por detrás del diente dorsal se abren un par de glándulas salivales que representan nefridios modificados.

La depresión prebucal desemboca en un intestino anterior revestido de quitina, compuesto de una faringe y un esófago (fig. 16-11, *A*). La función digestiva y de absorción radica en un gran intestino recto situado inmediatamente detrás del esófago. El intestino posterior (recto) es tubular y forma asas hacia adelante sobre el intestino antes de dirigirse hacia atrás al ano, el cual se abre en el lado ventral en el extremo del cuerpo.

El aparato circulatorio es parecido al de los artrópodos (fig. 16-11, *A*). En el interior del seno pericárdico destaca la presencia de un corazón tubular, abierto en cada extremo y provisto de un par de aberturas laterales (ostia) en cada segmento, el cual impulsa la sangre hacia el hemoceloma general. Las tabicaciones entre los senos se hallan perforadas por orificios que facilitan la circulación de la sangre, la cual es incolora y posee amibocitos fagocitarios.

Cada segmento posee un par de nefridos situados en los senos ventrolaterales (fig. 16-11, *A*). El nefridio es tubular y se abre en una pequeña vesícula que representa un saco celómico reducido. Antes de abrirse al exterior, el túbulo se alarga para formar una vejiga contráctil. El nefridióporo está localizado en la parte interna de la base de cada extremidad, salvo para los segmentos cuarto y quinto en los cuales se halla situado sobre un tubérculo más distal (fig. 16-10, *C*). Se desconoce todavía la naturaleza de los desechos excretorios. Los nefridios anteriores están modificados en forma de glándulas salivales, y los posteriores representan gonoductos en la hembra.

Los órganos de intercambio de gases son las tráqueas. Los espiráculos son aberturas diminutas y se hallan presentes en gran número sobre la superficie del cuerpo entre bandas de tubérculos. El espiráculo se abre en un conducto muy corto, del extremo del cual parte un penacho de tráqueas muy pequeñas (fig. 16-11, *B*). Cada tráquea es un tubo recto simple, y se extiende directamente al tejido para el cual está destinada. Además de las tráqueas, las patas de algunos onicóforos, como *Peripatus*, poseen una vesícula de paredes delgadas que se abre al exterior cerca del nefridióporo (fig. 16-10, *C*). La vesícula quizá funcione para captar humedad como hacen las glándulas coxales de algunos miriápodos.

El sistema nervioso está compuesto de un gran cerebro bilobulado situado sobre la faringe y de un par de cordones nerviosos ventrales unidos por comisuras (fig. 16-11, *A*). El cerebro suministra nervios a los tentáculos, a los ojos y a las mandíbulas. En cada segmento, los cordones nerviosos ventrales poseen una dilatación o protuberancia

ganglionar que da origen a cierto número de pares nerviosos destinados a las extremidades y a la pared corporal.

Existe un pequeño ojo en la base de cada antena. Los ojos son de tipo directo con un gran cristalino quitinoso y una capa retiniana relativamente bien desarrollada. Estos animales evitan la luz y llevan casi siempre hábitos nocturnos. Los tubérculos grandes están provistos de un receptor sensorial terminal y son sobre todo abundantes en las papilas orales y en las patas.

Reproducción. Los sexos están siempre separados; los machos son un poco más pequeños que las hembras y a menudo tienen menos patas. Ambos sexos suelen estar provistos de glándulas especiales llamadas crurales, que se cree desempeñan alguna función sexual. Estas glándulas se alojan en alguna de las patas, o en todas, y se abren cerca del nefridióporo en el extremo de una papila prominente (fig. 16-10, *C*).

Los ovarios son un par de órganos alargados y fusionados, situados en la parte posterior del cuerpo (fig. 16-11, *A*). Cada ovario está unido a un nefridio que se ha modificado para formar una vía genital complicada que posee un receptáculo seminal y un útero. Los extremos de cada útero se unen y comunican con el exterior por un poro genital común, situado ventralmente cerca de la parte posterior del cuerpo.

El sistema masculino posee dos testículos alargados no fusionados y vías genitales apareadas relativamente complejas. Antes de llegar al exterior, las dos vías se unen para formar un tubo único en el cual se forman los espermatozoos en el interior de los espermatóforos. Estos últimos, de 1 mm de longitud, se hallan encerrados en una envoltura quitinosa. El gonoporo del macho es ventral y posterior, exactamente igual que el de la hembra (fig. 16-10, *C*).

El apareamiento ocurre probablemente una sola vez en la vida de la hembra, pues el proceso no ha sido observado nunca, aunque los receptáculos seminales de las hembras adultas están siempre llenos de espermatozoos.

En la forma *Peripatopsis* de Africa del Sur, no se advierten receptáculos seminales. El macho en

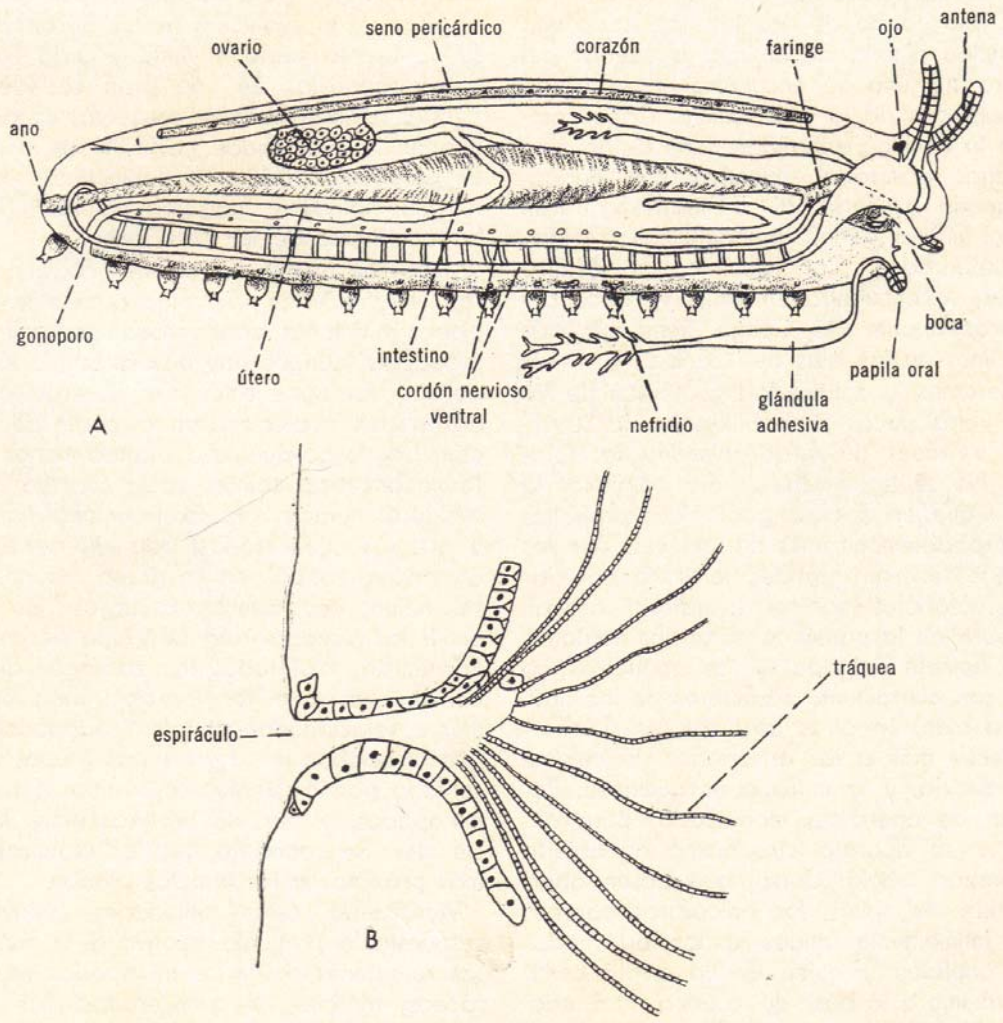


FIG. 16-11. *A*, Estructura interna de un onicóforo (vista lateral). (Según Cuénot.) *B*, Corte de un espiráculo y de las tráqueas asociadas de *Peripatopsis capensis*. (Según Balfour, tomado de Borradaile y otros.)

estas especies inyecta el espermatóforo en la piel de la hembra, y los espermatozoos llegan a los ovarios siguiendo la vía del hemoceloma.

Los onicóforos son ovíparos, ovovivíparos o vivíparos, y en casi todas las especies la reproducción es continua. Las formas ovíparas se hallan limitadas a los géneros australianos *Ooperipatus* y *Symperipatus*. La hembra de estos géneros se halla dotada de un ovopositor, y los grandes huevos ricos en vitelo son puestos en medios húmedos y encerrados en una concha de quitina. Como en casi todos los artrópodos, la segmentación es superficial.

Todos los demás onicóforos son ovovivíparos o vivíparos, y los huevos se desarrollan en el interior del útero. Los huevos de los onicóforos vivíparos son pequeños y poseen poco vitelo, y la segmentación es superficial u holoblástica. Las secreciones uterinas brindan sustento para la nutrición del embrión, y el material nutritivo es obtenido por éste mediante una membrana embrionaria especial o valiéndose de una conexión "placentaria" con la pared uterina.

Distribución geográfica. La distribución de los onicóforos es característica en buen número de aspectos. El filo consta de dos familias; cada una con distribución amplia discontinua alrededor del mundo, pero ninguna se encuentra en la misma zona con especies de la otra familia. Cabe comprobar que la familia Peripatidae tiene distribución más o menos ecuatorial, mientras que Peripatopsidae queda limitada al hemisferio austral. Especies del mismo género pueden hallarse ampliamente separadas. Por ejemplo, el género *Opisthopatus*, se encuentra en Chile y Africa del Sur, y *Mesoperipatus* del Congo tiene sus más cercanos afines en las islas del Caribe.

Si consideramos la antigüedad geológica de los onicóforos y las pocas probabilidades de su diseminación a través de otros animales, la distribución del filo se ha utilizado para confirmar la creencia de que en épocas geológicas pretéritas existieron, probablemente más de una vez, puentes terrestres que unieron grandes territorios de las regiones ecuatoriales con el hemisferio austral.

La estructura de la pared corporal, los nefridios, la cutícula flexible delgada, y los apéndices no articulados son ciertamente caracteres de los anélidos. Ahora bien, en otros aspectos los onicóforos se parecen más a los artrópodos. El celoma se halla reducido, y la cutícula es quitinosa. Poseen un par de apéndices modificados para alimentación, y su aparato circulatorio es abierto con un corazón tubular dorsal que posee aberturas u ostias. Así, pues, los onicóforos parecen estar más íntimamente unidos a los artrópodos que a los anélidos, y quizá el filo surgió como un ramal próximo a la base de la línea artrópodo.

Algunos zoólogos contemporáneos, especialmente Manton (1958), han incluido a los onicóforos en el filo Arthropoda. Semejante clasificación se basa ampliamente en puntos de vista filogenéticos. La falta de un exosqueleto y de apéndices articulados entre otros caracteres de los anélidos, los cuales son ciertamente primarios, plantean problemas graves, y el considerar a los onicóforos como artrópodos exige una revisión fundamental de la definición del filo Arthropoda, y es sumamente dudoso que pueda justificarse tal revisión. La posible posición filogenética de los onicóforos se estudia en la sección siguiente.

Filogenia de los artrópodos

Aunque los artrópodos constituyen un conjunto bien definido, las relaciones filogenéticas dentro del filo distan muchos de ser claras. Hay en primer término una carencia de formas fósiles que sirvan de puente para llenar importantes vacíos, y la anatomía comparada y la embriología con más frecuencia brindan combustible para la argumentación que para la resolución de los problemas. Sin embargo, la escasez de pruebas no ha sido obstáculo para las especulaciones referentes al origen y la evolución de los artrópodos. Mucho se ha escrito sobre el tema y sería ocioso decir que disponemos de una gran variedad de respuestas a un número de preguntas importantes que pueden ser planteadas: ¿Constituyen los artrópodos un grupo monofilético o polifilético? ¿Representan los mandibulados un grupo natural? ¿Cuáles son las afinidades de los crustáceos?

Antes de intentar el examen de algunas de las respuestas a estas preguntas, podría ser útil indicar ciertas relaciones, consideradas generalmente como probables (aunque hay disidentes). La mayor parte de los zoólogos están de acuerdo en que los artrópodos evolucionaron a partir de un tronco primitivo de poliquetos o cuando menos de alguna forma ancestral común, en la cual ya había aparecido el mètamerismo. Existe unanimidad en cuanto a que los quelicerados, esto es, merostomados y arácnidos, constituyen un grupo natural. Como ya se indicó, hay muchos zoólogos que preferirían omitir los picnogónidos del grupo de quelicerados. Por último, casi todos los zoólogos deberían ya convenir en que los insectos están muy íntimamente relacionados con los miriápodos. Se cree que el eslabón entre estos dos grupos está representado por los sínfilos en cuanto se refiere a los miriápodos, y por los proturos entre los insectos sin alas. Se considera que los tisanuros se hallan más próximos a los insectos alados.

Aceptando estas afinidades, permanece sin respuesta la pregunta relativa a la naturaleza de las relaciones entre los miriápodos-insectos, crustáceos, trilobites y quelicerados. Los puntos de vista contemporáneos referentes a estas relaciones más difíciles dependen en gran medida de una

pregunta fundamental ya planteada: ¿Han evolucionado estos grupos a partir de un ancestro artrópodo común o lo han hecho independientemente?; en otras palabras, ¿constituyen los artrópodos un filo monofilético o polifilético?

El origen polifilético de los artrópodos ha sido sostenido recientemente con firmeza por Manton (Tiegs y Manton, 1958; Manton, 1964), y sus puntos de vista han recibido relativa aceptación. Según esta teoría, el animal metamérico evolucionó a partir de algún grupo de anélidos poliquetos primitivos o de un grupo filogenéticamente cercano a los anélidos. A partir de semejante tronco "protonicóforo", algún grupo invadió la tierra dando origen a los onicóforos, todavía hoy representados, reflejando el comienzo de un proceso de transformación en artrópodos o "artropodización". Los onicóforos están considerados como ascendentes del grupo miriápodo-insecto de artrópodos. La "artropodización" en esta línea guardaba relación con la vida en la tierra.

También, desde el tronco de protonicóforos una segunda línea llevó a los otros artrópodos, marinos o que lo fueran al menos inicialmente. La evolución de la conversión en artrópodos quizá resultó de las presiones de selección relacionadas con la existencia en el fondo del mar. En la base de esta *línea había un pretrilobite, que dio lugar a una* rama que llevó a los crustáceos, y otra que condujo a los trilobites y quelicerados.

El origen polifilético de los artrópodos explicaría la carencia total de pruebas que permitiera establecer un eslabonamiento entre el grupo insecto-miriápodo y los otros artrópodos. Es precisamente esta carencia la que brinda el argumento más importante en favor del punto de vista difilético. Son muchas las deducciones que se derivan de la filogenia postulada por Manton. Los mandibulados constituyen un grupo artificial en oposición con los quelicerados. Los crustáceos no están en modo alguno relacionados con los otros mandibulados, miriápodos e insectos. De hecho, los onicóforos guardan relación más estrecha con los insectos que estos últimos con los crustáceos.

Una importante objeción y además blanco de críticas de una teoría difilética como la de Manton es el grado de evolución paralela que implica. Aun aceptando que los sistemas de tráqueas y túbulos de Malpighi pudieran haber evolucionado, y probablemente evolucionaron, más de una vez en el filo Arthropoda, e incluso que el exosqueleto y cambios asociados en la musculatura y el celoma evolucionaron con entera independencia, es difícil aceptar la evolución paralela con respecto a ciertas estructuras complejas, como los ojos compuestos *muy parecidos de insectos y crustáceos.*

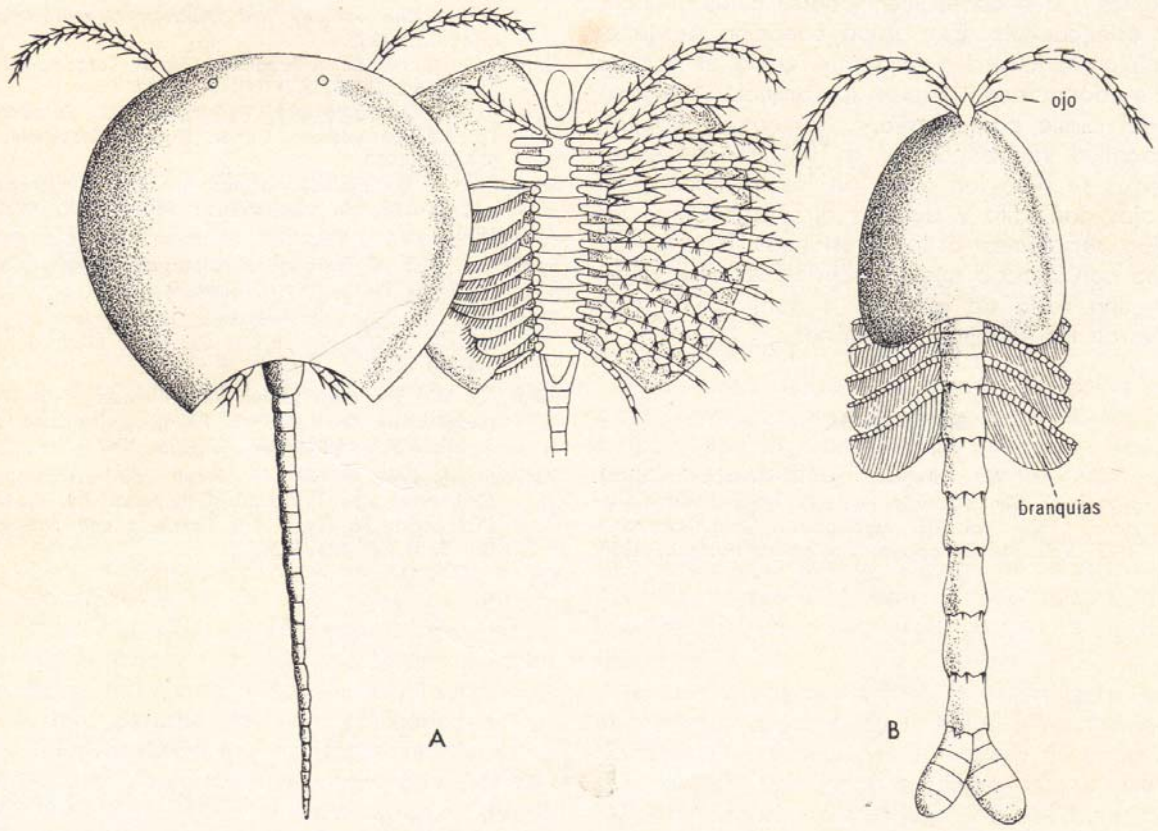


FIG. 16-12. Dos seudocrustáceos del periodo cámbrico. A, Vistas dorsal y ventral de *Burgessia*. B, Vista dorsal de *Waptia*. (Ambas según Walcott.)

La teoría monofilética relativa al origen de los artrópodos tropezó con no menos dificultades que la correspondiente a su origen polifilético. La divergencia entre miriápodos e insectos por una parte, y los otros artrópodos, especialmente crustáceos, por otra, constituye un obstáculo importante que viene a ser el mismo que se opone a la aceptación del punto de vista polifilético. El concepto de un origen monofilético es antiguo, y ha sido descrito con diversas variaciones por buen número de autores. Durante este siglo, ha sido estudiado por algunos zoólogos como Handlirsch (1937), Snodgrass (1938), y recientemente por el zoólogo ruso Sharov (1966). Todos estos autores situarían a los trilobites o a un prototrilobite cerca de la base del tronco de los artrópodos. A partir de los trilobites o de sus antecesores inmediatos evolucionó una línea que llegó a los artrópodos mandibulados, crustáceos, miriápodos e insectos, y otra que culminó en los quelicerados. Se considera, pues, que los mandibulados representan un grupo natural y que ciertas formaciones como antenas, mandíbulas y ojos compuestos reflejan no una evolución paralela, sino estructuras que poseen un origen evolutivo común.

Si bien la paleontología arroja poca luz relativamente en las controversias que acabamos de bosquejar, existe un grupo de artrópodos fósiles de interés que, aunque todavía no bien conocidos, han suscitado estudios y reflexiones teóricas importantes y que deben mencionarse antes de concluir este capítulo. Este grupo conocido desde el principio de la era paleozoica recibe el nombre de Pseudocrustacea. Fueron los animales integrantes del mismo parecidos a crustáceos y trilobites; su longitud variaba de 10 a 105 mm. Las extremidades se parecían a las de los trilobites, pero los ojos con tallo y algunos otros caracteres los hacían semejantes a los crustáceos (fig. 16-12). Se ha considerado que los seudocrustáceos quizá sean una rama de la línea a partir de la cual derivaron los trilobites y crustáceos.

BIBLIOGRAFIA

Attems, G.: *En* W. Kukenthal y T. Krumbach (dirs.): Handbuch der Zoologie. Vol. 4, Progoneata, Chilopoda, 1926; Vol. 52, Myriapoda, Geophilomorpha, 1929; Vol. 54, Chilopoda, Scolopendromorpha, 1930: Vols. 68-70, Diplopoda, Polydesmoidea, 1937-40. W. de Gruyter, Berlin and Leipzig.

Brolemann, H. W.: Chilopodes. Faune de France, Vol. 25, 1932.

Brolemann, H. W.: Myriapodes. Diplopodes: Chilognathes 1. Faune de France, Vol. 29, 1935.

Buck, J. B. y Keister, M. L.: *Spirobolus marginatus*. *En* F. A. Brown (dir.): Selected invertebrate Types. John Wiley, New York, pp. 462-475, 1950.

Cloudsley-Thompson, J. L.: *Hydroschendyla submarina* in Yorkshire: with an historical review of the marine Myriapoda. Naturalist, pp. 149-152, 1948.

Cloudsley-Thompson, J. L.: Spiders, Scorpions, Centipedes, and Mites. Pergamon Press, New York.

Cuénot, L.: Les Onychophores. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, Vol. 6. Masson et Cie, Paris, pp. 3-75. 1949.

Handlirsch, A.: Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten. Ann. Naturh. (Mus.) Hofmus, Wien, *48*:1, 1937.

Manton, S. M.: The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. J. Linn. Soc. (Zool.), 1952, pt. 3. The locomotion of the Chilopoda and Pauropoda. *42*: 118-167; 1954, pt. 4. The structure, habits, and evolution of the Diplopoda. *42*:229-368; 1956, pt. 5. The structure, habits, and evolution of the Pselaphognatha (Diplopoda). *43*:153-187; 1958, pt. 6. Habits and evolution of the Lysiopetaloidea (Diplopoda), some principles of the leg design in Diplopoda and Chilopoda, and limb structure in Diplopoda. *43*:487-556; 1961, pt. 8. Functional requirements and body design in Colobognatha (Diplopoda), together with a comparative account of diplopod burrowing techniques, trunk musculature, and segmentation. *44*:483-461, 1952-1961.

Manton, S. M.: Mandibular mechanisms and the evolution of Arthropods. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, *247*:5-183, 1964.

Schaller, F.: *Die Unterwelt des Tierreiches*. Springer-Verlag, Berlin. (The ecology and behavior of soil-inhabiting animals.), 1962.

Sharov, A. G.: Basic Arthropodan Stock. Pergamon Press, New York, 1966.

Silvestri, F.: Segmentazione del capo dei Colobognati. Proc. Eighth Internat. Congr. Entomol, Stockholm, pp. 371-576, 1950.

Snodgrass, R. E.: Evolution of the Annelida, Onychophora, and Arthropoda. Smithsonian Misc. Coll. *97*:1-159, 1930.

Snodgrass, R. E.: A Textbook of Arthropod Anatomy. Cornell University Press, Ithaca, New York.

Tiegs, O. W.: The postembryonic development of *Hanseniella agilis* (Symphyla). Quart. J. Micr. Sci., *85*: 191-328, 1945.

Tiegs, O. W.: The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus*. Quart. J. Micr. Sci., *88*:165-267, 275-336, 1947.

Verhoeff, K. W.: *En* H. G. Bronn (dir.): Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Chilopoda. Bd. 5, II (1); Diplopoda. Bd. 5, II (2); Symphyla and Pauropoda. Bd. 5, II (3), 1926-1934.

Capítulo 17

PROTOSTOMADOS MENORES

Se dedica esta exposición al estudio de cinco pequeños filos de celomados, que probablemente deriven de diversos puntos a lo largo de la línea protostomada. Tres de estos grupos, sipuncúlidos, equiúridos y priapúlidos, fueron unificados en un tiempo como miembros del filo Gephyrea. Pronto se advirtió lo artificial de semejante inclusión, y se procedió en consecuencia a separar estos tres grupos. Los sipuncúlidos y equiúridos están relacionados con los anélidos; las afinidades de los priapúlidos son un enigma. Los otros dos filos considerados en este capítulo, Tardigrada y Pentastomida, guardan probablemente relación muy estrecha con los artrópodos.

FILO SIPUNCULIDA (SIPUNCULIDOS)

Los sipuncúlidos forman un grupo de unas 250 especies de animales marinos, llamados a veces gusanos en cacahuete. Presentan estos animales color pardusco y un tamaño que fluctúa de 2 mm hasta más de 60 cm, aunque sus dimensiones más frecuentes sean de 15 a 30 cm de longitud. Son todos residentes en el fondo del mar, y viven desde la línea de marea alta hasta profundidades de 4 600 metros, y se caracterizan por sus hábitos sedentarios. Algunos residen en la arena o en el lodo donde, como *Sipunculus*, son excavadores activos; algunos de ellos viven en excavaciones revestidas de moco. Otros en rocas o en grietas de coral, en conchas vacías de caracol o en tubos de anélidos, y en otros tipos de refugios protegidos (fig. 17-1, *B*). Aunque la excavación puede estar revestida de secreciones mucosas, los sipuncúlidos no construyen tubos verdaderos.

Estructura externa. El cuerpo cilíndrico de los sipuncúlidos se divide en una parte anterior estrecha, llamada introverso, y un tronco posterior más ancho (fig. 17-1, *A*). El introverso puede hallarse retraído en el extremo anterior del tronco, pero en esencia representa a la cabeza y a la parte anterior del cuerpo, no tratándose por lo tanto de una simple probóscide. En el extremo anterior del introverso se encuentra la boca rodeada por un borde festoneado, lóbulos, tentáculos o por lóbulos tentaculados. Todas estas prolongaciones poseen cilios y llevan sobre su lado interno un surco ciliado profundo. Detrás del extremo anterior, la superficie del introverso está típicamente cubierta de espinas, tubérculos y otros ornamentos.

El tronco es un cilindro simple, y su superficie no está ornamentada excepto en algunas formas, como *Aspidosiphon*, que habitan en grietas del coral. En estos sipuncúlidos residentes en grietas o rendijas, la superficie del tronco está engrosada en el extremo anterior para formar un escudo a modo de collar dorsal, probablemente utizado para bloquear la abertura del refugio cuando el introverso se halla invaginado.

Estructura interna y fisiología. La pared corporal está organizada en forma casi idéntica a la de los anélidos. En consecuencia, posee una cutícula externa secretada por una capa simple de epidermis, una dermis de tejido conectivo fino, una capa de fibras musculares circulares y otra de músculo longitudinal, esta última cubierta en su lado interno por el peritoneo.

A lo largo de todo el cuerpo se extiende un gran celoma; la presión elevada del líquido celómico origina la protrusión del introverso. La presión está controlada por la contracción de la pared corporal. La retracción del introverso es llevada a cabo por la acción de músculos retractores especiales que se originan en la pared corporal del tronco y corren en dirección anterior. Se insertan estos músculos en el extremo del esófago (fig. 17-2, *A*).

Los tentáculos del introverso son huecos, pero no conectados al celoma. Antes al contrario, la luz tentacular se une por un sistema de conductos con uno o dos sacos tubulares ciegos que se hallan unidos al esófago (fig. 17-2, *A*). Estos sacos son contráctiles y reciben líquido de los tentáculos, o lo envían a los mismos cuando éstos se contraen o dilatan.

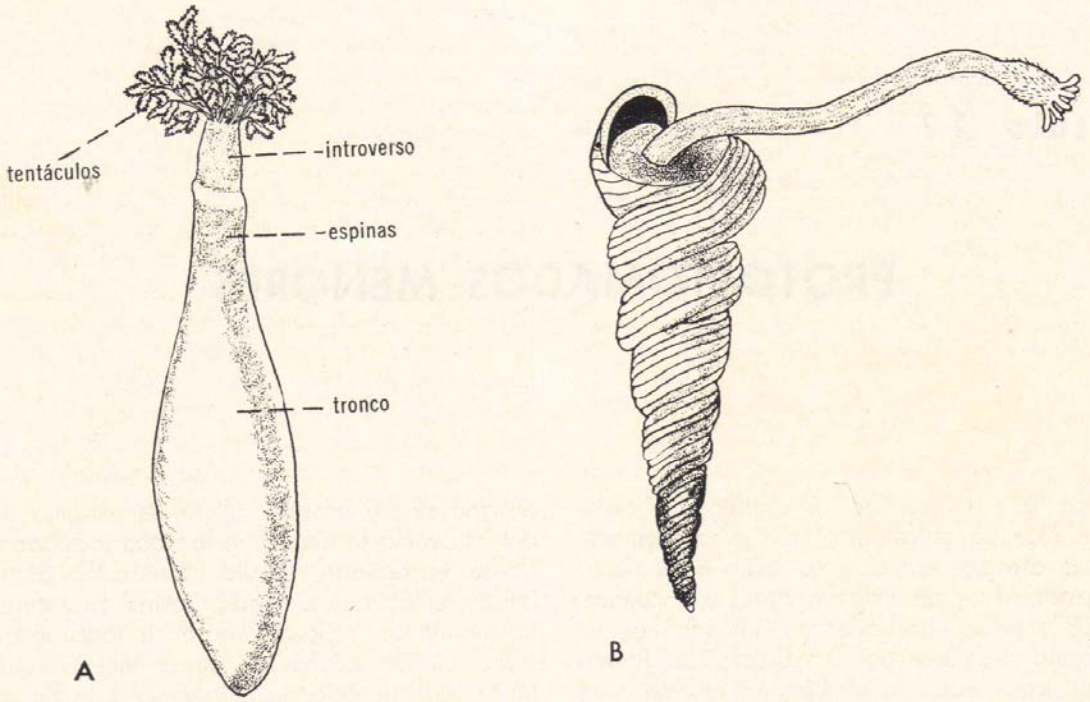


FIG. 17-1. Sipuncúlidos. *A, Dendrostomum pyroides*, sipuncúlido excavador (3/5 del tamaño natural). (Según Fisher, tomado de Tétry.) *B. Phascolion* en una concha de caracol. Adviértase cómo el introverso sale por la abertura. (Según Cuénot, tomado de Tétry.)

Los sipuncúlidos son en su mayor parte alimentadores de depósito. El introverso y los tentáculos se extienden durante la alimentación, pero el modo exacto de alimentación es todavía desconocido y quizá varía en las diferentes especies. En las formas excavadoras, como *Sipunculus*, el verme ingiere arena y sedimento a medida que excava. Las especies no excavadoras utilizan sin duda un transporte ciliado para su alimentación. Los tentáculos dilatados se colocan contra el substrato, y los detritos superficiales son atrapados en el moco y dirigidos a la boca por movimientos ciliares. Una vez que el introverso reúne el material, se invagina para proceder a su ingestión. *Golfingia procera* del Mar del Norte, captura al ratón marino *Aphrodite*. El sipuncúlido penetra la pared corporal del anélido con su introverso y aspira su contenido.

El aparato digestivo se halla enrollado y en forma de **U** (fig. 17-2, *A*). La boca se abre en un esófago, que conduce a su vez a un largo intestino. Este último desciende hasta el extremo del tronco, donde describe una curva para ascender en dirección anterior. El asa intestinal en su totalidad está enrollada en una sola espira. En la parte anterior el intestino desemboca en un recto corto, que comunica al exterior por el ano, el cual se halla localizado en el extremo anterior del tronco en la región dorsal media, salvo en un solo género, *Onchnesoma*, en el cual desagua en el introverso.

El aparato digestivo en su totalidad está revestido de epitelio ciliado, observándose un surco ciliado bien desarrollado que corre a lo largo de todo el aparato digestivo o sólo sobre una parte de la región intestinal. Es frecuente la presencia de células glandulares en el epitelio del brazo descendente del intestino, y quizá sea en esta zona donde tienen lugar la digestión y absorción de los alimentos. Es muy probable que el intestino ascendente se halle involucrado en la formación de las heces.

No existe en estos animales sistema vascular sanguíneo ni órganos para intercambio de gases, pero el líquido celómico actúa en la circulación y posee abundantes corpúsculos portadores de hemeritrina, esto es, un pigmento respiratorio de estructura similar a la hemocianina, si bien los átomos metálicos a los cuales se unen las moléculas de oxígeno son de hierro en lugar de cobre.

Los sipuncúlidos poseen un solo par de metanefridios grandes en forma de saco, y los nefridióporos desembocan en la parte anterior y ventral casi al mismo nivel que el ano (fig. 17-2, *A*). Asociada con la excreción en los sipuncúlidos existen grupos de células peculiares llamadas urnas libres y fijas. Estas últimas son en esencia acúmulos de células peritoneales, cada una de las cuales tiene aspecto de jarrón y se halla cubierta a modo de casquete por una célula ciliada (fig. 17-2, *B*). La localización sobre el peritoneo varía en diferentes especies. Las urnas libres son urnas fijas que se

desprendieron del peritoneo y fueron a parar al líquido celómico. Estas urnas libres recogen partículas de desechos, formando un agregado parecido a una cola que es finalmente depositado en diversos lugares del celoma o eliminado por los nefridios. Los amibocitos celómicos actúan también en la acumulación de materiales de desecho, que son asimismo expulsados por los nefridios.

El sistema nervioso es en esencia idéntico al de los anélidos. El cerebro se encuentra sobre el extremo anterior del esófago, y un par de cordones conectivos circunesofágicos se unen ventralmente con el cordón nervioso ventral único, que discurre a lo largo del cuerpo (fig. 17-2, *A*). El cordón nervioso no es en modo alguno metamérico. No existen dilataciones ganglionares a lo largo del cordón, y en algunas especies los nervios laterales surgen como pares opuestos, mientras que en otras estos nervios laterales alternan o salen en forma irregular.

Es muy notoria la presencia de células sensoriales en gran número a nivel del extremo del introverso, utilizadas para explorar el medio circundante. En *Golfingia, Phascolosoma* y algunos otros géneros, el extremo dorsal del introverso lleva un par de depresiones ciliadas, llamadas órganos nucales, que pueden ser quimiorreceptores. También en el cerebro de muchas especies se halla enclavado un par de ocelos de tipo de copa pigmentaria.

Reproducción. Los sipuncúlidos son dioicos, y las células sexuales se originan a partir del epitelio celómico que cubre el origen de los músculos retractores de la pared corporal. Los gametos inmaduros son desprendidos en el celoma, donde se completa la maduración; los espermatozoos o huevos maduros abandonan el cuerpo siguiendo la vía de los nefridios. La fecundación tiene lugar en el agua del mar, y la emisión de los espermatozoos por los machos induce a las hembras próximas a desprender sus huevos.

Los huevos fecundados experimentan segmentación espiral y se desarrollan en larvas trocóforas. En *Golfingia*, la trocófora es típica, pero en *Si-*

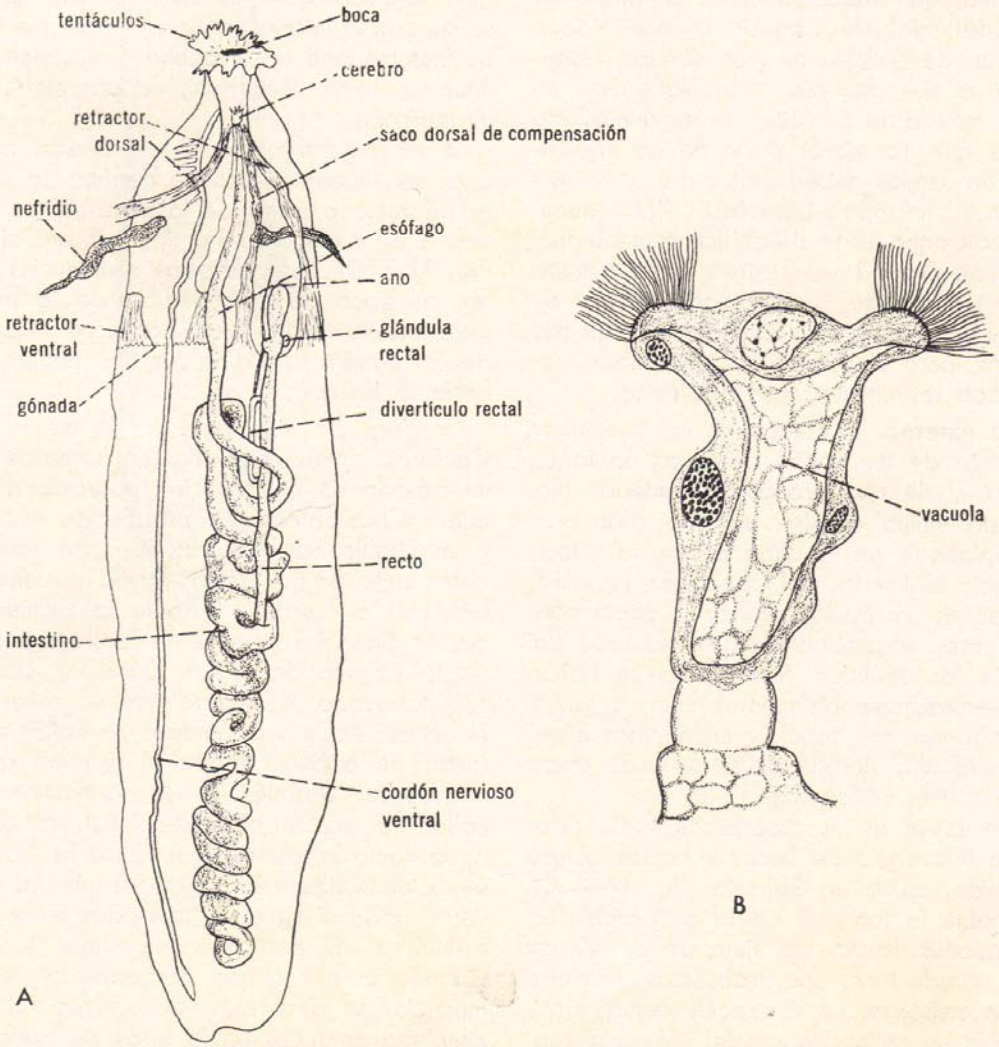


FIG. 17-2. A, Disección de *Sipunculus nudus*. (Según Metalnikoff, tomado de Hyman.) B, Urna fija de *Sipunculus nudus*. (Según Selensky, tomado de Hyman.)

punculus es alargada. Después de una existencia de nado libre cuya duración varía de un día (en *Golfingia*) a un mes (en *Sipunculus*), se produce la metamorfosis, y la cría se sumerge en el fondo. No hay indicios de metamerismo durante el curso del desarrollo embrionario.

Aunque los sipuncúlidos no son animales metaméricos, es evidente su íntima relación con los anélidos. La organización de la pared corporal, la naturaleza del sistema nervioso y la embriología son todos caracteres típicos de los anélidos. Los sipuncúlidos probablemente divergieron de la línea que llevó a los anélidos en algún punto inmediatamente anterior al desarrollo del metamerismo.

FILO ECHIURIDA (EQUIURIDOS)

Los equiúridos son vermes marinos parecidos a los sipuncúlidos en tamaño y hábitos generales. Muchas especies, como *Echiurus*, *Urechis* e *Ikeda*, viven en excavaciones de la arena y el lodo; otras en rocas y grietas de corales (fig. 17-3, *D*). *Thalassema mellita*, que reside a cierta distancia de la costa sudoriental de Estados Unidos, habita en las conchas de galletas de mar muertas. Cuando el verme es muy pequeño, entra fácilmente en la concha y más tarde se convierte en demasiado grande para salir. La mayor parte de los equiúridos viven en aguas superficiales, pero existen también formas profundas. Durante el último decenio, las expediciones rusas al Pacífico septentrional obtuvieron por dragado y rastreo buen número de nuevos géneros de profundidades hasta de 8 200 metros. En 1928 se conocían 60 especies de equiúridos, pero el número ha aumentado notablemente con los últimos descubrimientos.

Estructura externa. El cuerpo de los equiúridos está compuesto de un tronco cilíndrico en forma de salchicha, y de una probóscide anterior (fig. 17-3, *A*). Esta última consiste en una gran prolongación aplanada de la cabeza que no puede retraerse hacia el interior del tronco. En realidad, la probóscide es un lóbulo cefálico y, como contiene el cerebro, es probablemente homóloga del prostomio de los anélidos. Sus bordes se hallan enrollados ventralmente de manera que la superficie inferior forma una canal, y en algunas especies los bordes muy enrollados se fusionan cerca de la unión con el tronco (fig. 17-3).

El extremo distal de la probóscide suele estar provisto con frecuencia de flecos y puede incluso estar bifucardo, como en *Bonellia* (fig. 17-3, *C*). Es muy variable la longitud de la probóscide. El equiúrido japonés *Ikeda*, un ejemplar de 40 cm de longitud, puede tener una probóscide de metro y medio. Sin embargo, en la especie común *Echiurus*, que vive en ambos lados del Atlántico septentrional, la probóscide es mucho más corta que el tronco. Utilizan este órgano para obtener alimento, siendo muy extensible en algunos equiúridos. Por ejemplo, un individuo de *Bonellia*, de 8 cm de largo, puede extender su probóscide en una longitud de un metro.

El tronco es un cilindro relativamente uniforme. La superficie puede ser lisa u ornamentada con papilas distribuidas irregularmente o dispersas en anillos alrededor del cuerpo. Sobre el lado inferior, inmediatamente detrás del extremo anterior, existe un par de grandes cerdas muy próximas entre sí (fig. 17-3, *A*), quitinosas, y curvas o en forma de gancho. Como en los anélidos, cada cerda tiene su origen en un saco, y está provista de una musculatura especial para facilitar el movimiento. Además de las cerdas anteriores, *Urechis* y *Echiurus* poseen uno o dos círculos de cerdas alrededor del extremo posterior del tronco.

Los equiúridos tienen color pardo o grisáceo, pero algunos son verdes como *Bonellia*, y otros rojos o de color rosado. Unos pocos son transparentes.

Estructura interna y fisiología. La pared corporal es parecida a la de los sipuncúlidos y anélidos. La probóscide es especialmente glandular y su superficie inferior ciliada. No existe indicación de metamerismo en el adulto, y el celoma se continúa en forma ininterrumpida por el tronco y no es tabicado.

La mayor parte de los equiúridos, como *Echiurus*, son alimentadores de detritos. La probóscide se proyecta a partir de la madriguera, y su cara ventral se extiende para llegar hasta el substrato (fig. 17-3, *D*). Las partículas alimenticias se adhieren al moco de la superficie de la probóscide, para pasar desde allí a un surco ciliado medio, desde donde son dirigidas en sentido posterior hasta la boca.

Urechis, que vive a lo largo de la costa de California en excavaciones en forma de **U**, posee un método de alimentación parecido al del poliqueto *Chaetopterus*. La probóscide es muy corta, y un círculo de glándulas mucosas rodea el extremo anterior del tronco inmediatamente por detrás de las cerdas. Durante la alimentación, el círculo glandular se pone en contacto con la pared de la excavación, y las glándulas comienzan a secretar moco. A medida que va saliendo moco, el verme recula y finalmente un collar mucoso en forma de embudo rodea el extremo anterior de su cuerpo. Después de la formación de dicho collar, la acción peristáltica del tronco bombea agua hacia la madriguera. Como la "red" mucosa se extiende desde la pared del tubo al cuerpo del verme, toda el agua del mar pasa a través de ella, e incluso las partículas más finas son filtradas. Cuando la red queda cargada del material alimenticio, se desprende del cuerpo. El verme se desplaza entonces hacia atrás, se apodera de la masa alimenticia acumulada valiéndose de su corta probóscide y procede a su deglución.

El aparato digestivo es sumamente largo y enrollado (fig. 17-4). La boca se halla situada en la base de la probóscide, y desemboca en una faringe muscular corta. Un largo esófago enrollado conecta la faringe con una molleja bulbosa, y en algunas especies existe un estómago interpuesto. El resto del aparato digestivo está formado por un intestino largo y muy enrollado. El revestimiento de dicho aparato no es completamente ciliado, pero existe un surco ciliado, como en los sipuncúlidos.

Un rasgo peculiar de la región intestinal es un tubo pequeño, llamado sifón, que discurre paralelo al intestino inmediatamente por fuera del surco ciliado pero envuelto en el peritoneo intestinal. Cada extremo del sifón desemboca en el surco

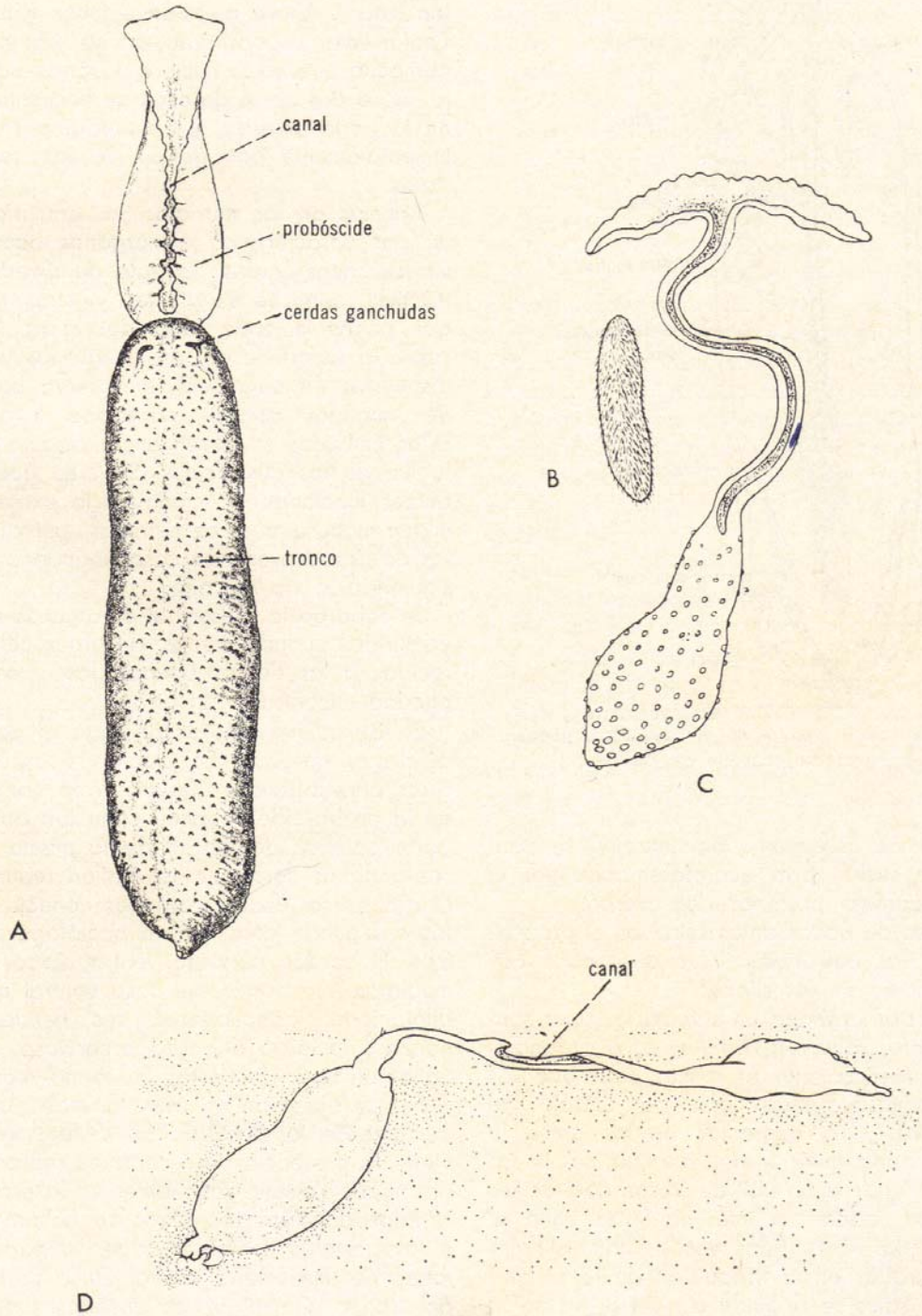


FIG. 17-3. Equiúridos. A, *Echiurus* tomado del natural (vista ventral). B y C, Macho pigmeo (B) y hembra (C) de *Bonellia viridis*, en la que puede advertirse el gran dimorfismo sexual de estas especies. (Según MacGinitie y MacGinitie.) D, *Tatjanellia grandis* en posición de alimentación con el tronco enterrado y la probóscide dirigida hacia afuera sobre la superficie del substrato. (Según Zenkevitch, tomado de Dawydoff.)

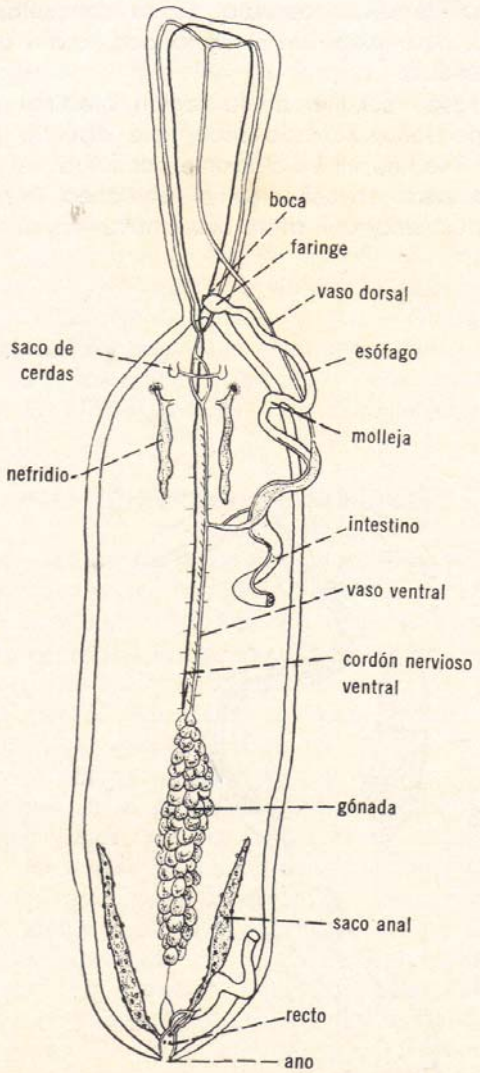


FIG. 17-4. Estructura interna de un equiúrido. (Según Delage y Hérourard, tomado de Dawydoff.)

ciliado intestinal. El extremo del intestino se continúa con un recto corto que desemboca por el ano en el extremo posterior del cuerpo.

Se disponen de pocos datos relativos al proceso digestivo de los equiúridos, y se desconoce asimismo la función de los sifones.

Existe en estos animales un sistema vascular sanguíneo cerrado, salvo en *Urechis*, cuya organización sigue prácticamente el mismo plan que los anélidos. Un vaso ventral corre por debajo del tubo digestivo y, a diferentes niveles entre la faringe y la parte anterior del intestino, según las especies, da lugar a un par de vasos contráctiles dilatados que rodean el intestino y se unen al vaso dorsal (fig. 17-4). Estos vasos periintestinales están involucrados en la propulsión de la sangre. Los vasos dorsales se originan a nivel de la unión de los vasos periintestinales y corren hacia adelante sobre la porción anterior del aparato digestivo. La sangre es incolora y posee algunos amibocitos.

El líquido celómico probablemente ayude en la circulación, ya que, entre las muchas células que contiene, hay algunas con hemoglobina. No existen órganos para intercambio de gases.

Los órganos excretorios son metanefridios, y constan de grandes sacos parecidos a los observados en los sipuncúlidos (fig. 17-4). Sin embargo, mientras en estos últimos existe solamente un par de nefridios, los equiúridos poseen uno (en *Bonellia*), dos (en *Echiurus*), o centenares de pares (en *Ikeda*). Ahora bien, en algunos géneros, como *Thalassema*, se observan mucho más nefridios en el macho que en la hembra. Cuando hay solamente uno o dos pares de ellos, se encuentran situados en la parte anterior, y los nefridióporos se abren inmediatamente por detrás de las cerdas anteriores.

Además de los nefridios, los equiúridos poseen un par característico de órganos accesorios llamados sacos anales. Se trata de divertículos contráctiles, unas veces simples y otras ramificados, que nacen a cada lado del recto. Distribuidos sobre la superficie de los divertículos y a menudo dispuestos en penachos se observa buen número de embudos ciliados parecidos a nefrostomas. Estos embudos se abren en el celoma y llevan a la luz de los divertículos. Se cree que los sacos anales funcionan o actúan en la excreción de la misma manera que los nefridios, pero los productos de desecho en este caso abandonan el cuerpo siguiendo la vía del ano.

Se sabe de la presencia, en algunas especies de equiúridos cuando menos, de urnas celómicas parecidas a las de los sipuncúlidos, y se cree que puedan encontrarse en otras.

El sistema nervioso es análogo al de los sipuncúlidos y anélidos. En efecto, se aprecian comisuras periesofágicas que discurren hacia adelante en la probóscide y hacen conexión dorsal con la parte anterior del borde de la misma (fig. 17-4). Los ganglios cerebrales se hallan reducidos, pero el asa dorsal de los cordones conectivos periesofágicos puede considerarse homóloga de los mismos. El cordón nervioso ventral único situado inmediatamente detrás del vaso ventral no presenta dilataciones ganglionares. Los nervios laterales nacen a lo largo del cordón nervioso, pero no se hallan siempre dispuestos en forma regular.

No se observan en estos animales órganos especiales de los sentidos. En el tegumento se advierte la presencia de receptores sensoriales aislados especialmente abundantes en la probóscide.

Reproducción. Los sexos se hallan separados, y los gametos tienen su origen a partir del peritoneo del mesenterio ventral en la parte posterior del tronco. Como en los anélidos y sipuncúlidos, los gametos se hallan libres en el interior del celoma, donde se completa la maduración, y los espermatozoos o huevos maduros son liberados por los nefridios. Los sacos anales nunca actúan

como gonoductos. La fecundación es externa en el agua del mar, salvo en *Bonellia*, en la cual los huevos son fecundados en los sacos nefridiales, que actúan como úteros.

En algunas especies de *Bonellia* se advierte intenso dimorfismo sexual. Los machos de tales especies son diminutos. En *Bonellia viridis*, las hembras pueden tener 1 m de largo, mientras que los machos solamente alcanzan de 1 a 3 mm de longitud (fig. 17-3, *B*). Además de su tamaño reducido, el macho se halla estructuralmente modificado en muchos aspectos. No posee probóscide ni sistema circulatorio, y el aparato digestivo está sumamente reducido. La superficie corporal total es ciliada, y se observa un sistema de conductos genitales. Estos machos pigmeos entran al cuerpo de la hembra y viven en sus úteros o celomas. Posee especial interés el mecanismo de la determinación sexual en *Bonellia*. Cualquier larva que se ponga en contacto con la hembra y entre en su cuerpo, es inducida por una hormona femenina a convertirse en un macho enano. Las larvas que no se ponen en contacto con hembras se desarrollan como hembras.

La segmentación espiral y la larva trocófora de nado libre caracteriza la embriología de los equiúridos. Durante el curso del desarrollo, las bandas mesodérmicas en algunos equiúridos, como *Echiurus*, son segmentadas y se convierten en 10 pares de bolsas celómicas rudimentarias, las cuales coinciden con un metamerismo transitorio similar del cordón nervioso.

El sistema circulatorio, las cerdas, la presencia de nefridios múltiples en algunas especies, y el metamerismo transitorio que surge durante el curso del desarrollo embrionario, además del carácter anélido de la pared corporal y del sistema nervioso, todo indica una relación filogenética estrecha entre equiúridos y anélidos, probablemente más manifiesta que la existente entre sipuncúlidos y anélidos.

Parece probable que los equiúridos representen un grupo de vermes que derivaron de poliquetos ancestrales tempranos, o cuando menos de la línea que condujo a los poliquetos. Es muy probable que en el grupo ancestral del cual derivaron los equiúridos existiera cierto grado de metamerismo.

FILO PRIAPULIDA (PRIAPULIDOS)

El filo Priapulida consta solamente de ocho especies conocidas y de dos géneros de animales en forma de pepinos, que viven enterrados en la arena y el lodo del fondo, en las aguas litorales de los océanos más fríos. A cierta distancia de la costa norteamericana pululan hacia el norte desde Massachusetts y California. Se encuentran también en el Mar Báltico y no lejos de Siberia; se han obtenido algunas especies en aguas del Antártico.

La historia de este grupo ha sido en realidad muy inestable. Después del desmembramiento del viejo filo Gephyrea, se consideró a los priapúlidos como seudocelomados, y Hyman (1951) los incluyó en el filo Aschelminthes. Estudios recientes indican que la cavidad corporal de estos animales es un celoma y no un seudoceloma, por lo que, en consecuencia, deben ser eliminados del filo Aschelminthes.

Estructura externa. El cuerpo cilíndrico de los priapúlidos tiene una longitud de varios centímetros y se divide en una región proboscídea anterior y otra posterior del tronco (fig. 17-5). La probóscide, que incluye el tercio anterior del animal, tiene forma de barril y se halla ornamentada con papilas longitudinales en forma de cintas o listones. La boca se invagina en la parte anterior de la probóscide. El tronco está cubierto de pequeñas espinas y tubérculos y se divide superficialmente en 30 a 100 segmentos. En el género *Priapulus*, que posee la mayor parte de las especies, el extremo terminal del tronco lleva uno o dos apéndices caudales, cada uno compuesto de un tallo hueco al cual se fijan muchas vesículas esféricas. Se ha sugerido que tales estructuras pudieran intervenir en el intercambio de gases o que tuvieran una función quimiorreceptora, pero no se ha demostrado ninguna de estas suposiciones.

La pared corporal está compuesta de una capa de células epiteliales situadas debajo de la cutícula, y de dos capas de células musculares, longitudinal y circular, relativamente bien desarrolladas. La cutícula posee quitina y muda periódicamente.

Estructura interna y fisiología. Se sabe que la cavidad corporal está limitada por una membrana, la cual forma también mesenterios para los órganos internos. Ahora bien, se pensó que esta membrana era "acelular" y que la cavidad corporal era por lo tanto un seudoceloma. Los estudios histológicos de Shapeero (1961) permitieron comprobar que la membrana que separa la pared corporal posee núcleos y que su estructura es en realidad celular (fig. 17-5, *D*). La presencia de células en esta membrana sugeriría que el revestimiento de la cavidad corporal es peritoneo y que dicha cavidad es un celoma. Por desgracia, la embriología de los priapúlidos no es todavía bien conocida, por lo que no puede aportar pruebas confirmatorias.

El celoma posee amibocitos y, cuando menos en *Priapulus caudatus*, gran número de corpúsculos portadores de hemeritrina.

Los priapúlidos se orientan normalmente en dirección vertical en el substrato, de manera que la boca se halla situada en la superficie. Por otra parte, están capacitados para excavar en el cieno del fondo por extensión y contracción del cuerpo. Los priapúlidos son rapaces y se alimentan de cuerpos blandos, e invertebrados de movimientos

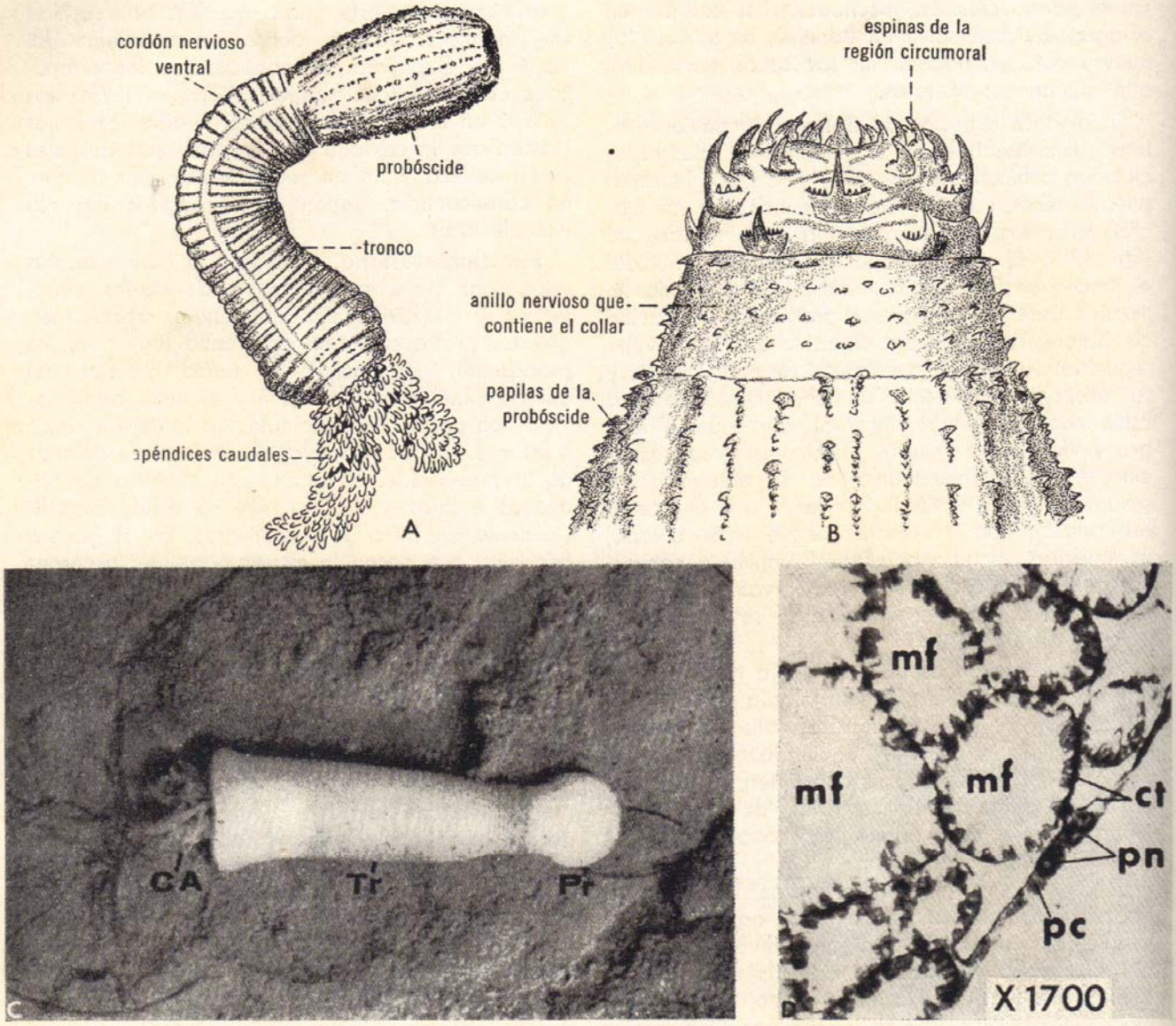


FIG. 17-5. A, *Priapulus bicaudatus* (vista ventral). B, *Priapulus*; extremo anterior, con región bucal en eversión. (Ambas según Theel, tomado de Hyman.) C, Ejemplar de *Priapulus caudatus* contraído después de muda reciente. La dilatación en forma de bola representa la probóscide retraída. El apéndice caudal retraído parcialmente se proyecta desde el extremo posterior del tronco. (Según Shapeero, W. L., 1962: *The American Midland Naturalist*, 68:237.) D, Fotografía de un corte de peritoneo y fibras musculares vecinas; *mf*, fibras musculares; *ct*, tejido conectivo; *pn*, núcleo peritoneal; *pc*, citoplasma peritoneal. (Tomado de Shapeero, W. L., Science, 133:879-880. Copyright 1961 por *The American Association for the Advancement of Science.*)

lentos, especialmente vermes poliquetos. La región de la boca se halla invaginada y rodeada de varios círculos de espinas curvas dirigidas hacia adelante; entra en eversión mientras el animal se alimenta (fig. 17-5). Las espinas se utilizan para agarrar la presa. El alimento pasa a una faringe muscular, revestida de cutícula y provista de dientes.

Un intestino tubular recto une la faringe con un recto terminal muy corto; el ano está situado en un extremo posterior del tronco. Se desconocen hasta la fecha los procesos que presiden la digestión en estos animales.

El sistema nervioso de los priapúlidos guarda relación estrecha con la epidermis de la pared corporal y consta de un anillo nervioso que rodea el extremo anterior de la faringe, y de un cordón ganglionado medioventral único. No se observan ojos en estas especies, pero es muy probable que las papilas situadas en la probóscide y el tronco desempeñen una función sensorial.

Los órganos excretorios y genitales están íntimamente asociados en estas especies. A cada lado del intestino se observa un cuerpo alargado que posee un túbulo protonefridial central. A un lado de dicho túbulo se hallan conectadas masas

de solenocitos, mientras que en el lado opuesto del mismo se fija una gónada única. Esta gónada es tubular y se une al túbulo protonefridial, el cual funciona así como conducto excretor y como conducto genital. Cada túbulo protonefridial se abre separadamente por un nefridióporo en el extremo del fondo. Los protonefridios parecen órganos excretorios verdaderos en los priapúlidos.

Embriogenia y filogenia. Los sexos están separados, pero todavía son muy limitados nuestros conocimientos respecto a la reproducción de estos animales. El huevo experimenta segmentación radial y se desarrolla o convierte en estereoblástula. La gastrulación es por epibolia y la estereogástrula es la etapa de maduración. Aunque la etapa larvaria es conocida, carecemos de una descripción del periodo intermedio de desarrollo entre la gástrula y la larva. Sólo se ha observado en la gástrula el aspecto de las bandas mesodérmicas. El origen del celoma sigue sin conocerse. La larva es muy parecida a la de los rotíferos. La larva priapúlida posee una cubierta protectora bien definida, así como un pie y dedos con glándulas adhesivas, y habita en el lodo de las profundidades como los adultos.

Cabe observar en los priapúlidos buen número de similitudes con los filos seudocelomados. Existe en los mismos una cutícula con mudas periódicas. La probóscide es análoga a la de los quinorrincos y acantocéfalos, y la etapa larvaria recuerda la de los rotíferos. Sin embargo, si la cavidad corporal es un celoma, como parecen indicar las pruebas, estos caracteres seudocelomados representan en suma una evolución convergente. Ahora bien, se registra una ausencia significativa de buen número de caracteres distintivos del filo Aschelminthes. Las capas musculares y los protonefridios están compuestos de células definidas y no de sincitios como en los seudocelomados. No se observa en los priapúlidos constancia celular, y la probóscide de los mismos sólo recuerda superficialmente la de los quinorrincos y acantocéfalos.

Considerando que los priapúlidos son celomados, son muy obscuras las relaciones filogenéticas con los otros celomados. Shapeero cree que representan el resto de un antiguo grupo, que ha conservado ciertos caracteres primitivos. Solamente podrá lograrse una mejor comprensión de su posición filogenética adecuada cuando se adquieran más conocimientos sobre su filogenia.

Su inclusión aquí con los sipuncúlidos y equiúridos obedece en gran medida a razones de comodidad.

FILO TARDIGRADA (TARDIGRADOS)

Los tardígrados forman un grupo de animales pequeñísimos, pero muy especializados que reciben el nombre de osos de agua. Si bien algunos alcanzan 1 200 micras, la mayor parte tienen menos de medio milímetro de longitud. Aunque no son raros, no es frecuente encontrar tardígrados por virtud de los hábitat tan restringidos en que viven. Se sabe de la existencia de unos cuantos tardígrados marinos por haber sido recogidos entre granos de arena en aguas superficiales y también en profundidades de 5 000 metros. Existen también algunas especies dulceacuícolas que viven en los detritos del fondo, sobre algas acuáticas y en musgos. Sin embargo, casi todos los tardígrados viven en las películas de agua que cubren las hojas de líquenes y musgos terrestres. Este hábitat muy restringido es compartido primariamente con algunos rotíferos de la clase Bdelloidea, presentando los dos grupos muchas adaptaciones paralelas. Se han descrito unas 180 especies de tardígrados, pero la fauna norteamericana ha recibido escasa atención y es muy poco conocida. Sólo se ha informado de 40 especies en este continente.

Estructura externa. Los cuerpos de los tardígrados son cortos, rollizos y cilíndricos, y ventralmente presentan cuatro pares de patas cubiertas de cerdas (fig. 17-6). Los extremos anterior y posterior son más o menos redondeados y lisos, y la cabeza y tronco no están bien delimitados. Las patas son prolongaciones cortas y cilíndricas de la pared corporal ventrolateral, y cada una de ellas termina en cuatro a ocho pinzas o uñas. El cuerpo está cubierto por una cutícula lisa u ornamentada, que en algunos tardígrados, como *Echiniscus*, se divide en placas dispersas simétricamente (fig. 17-6, *A*). Con frecuencia se observa un número limitado de espinas o cerdas.

La cutícula no contiene quitina, pero su composición es por otra parte desconocida. Dicha cutícula es secretada por una epidermis subyacente compuesta de un número constante de células, según las especies. Esta constancia, como la observada en los rotíferos, guarda relación probable con el tamaño tan pequeño de estos animales. De manera periódica se desprende la vieja cutícula y la epidermis secreta otra nueva. Unos seis días antes de la ecdisis, las piezas cuticulares que forman el aparato bucal se desprenden y son renovadas. También se forman nuevas pinzas o uñas debajo de las antiguas. Durante la muda, el cuerpo se contrae, desprendiéndose de la vieja cutícula, la cual se desliza y separa quedando abandonada como una envoltura relativamente indemne.

Estructura interna y fisiología. La musculatura no está dispuesta en estos animales en capas longitudinal y circular, sino en bandas musculares separadas, cada una de las cuales se compone de una célula muscular lisa única, que se extiende desde un punto subcuticular de inserción a otro (fig. 17-6, *B*). Los tardígrados se mueven con len-

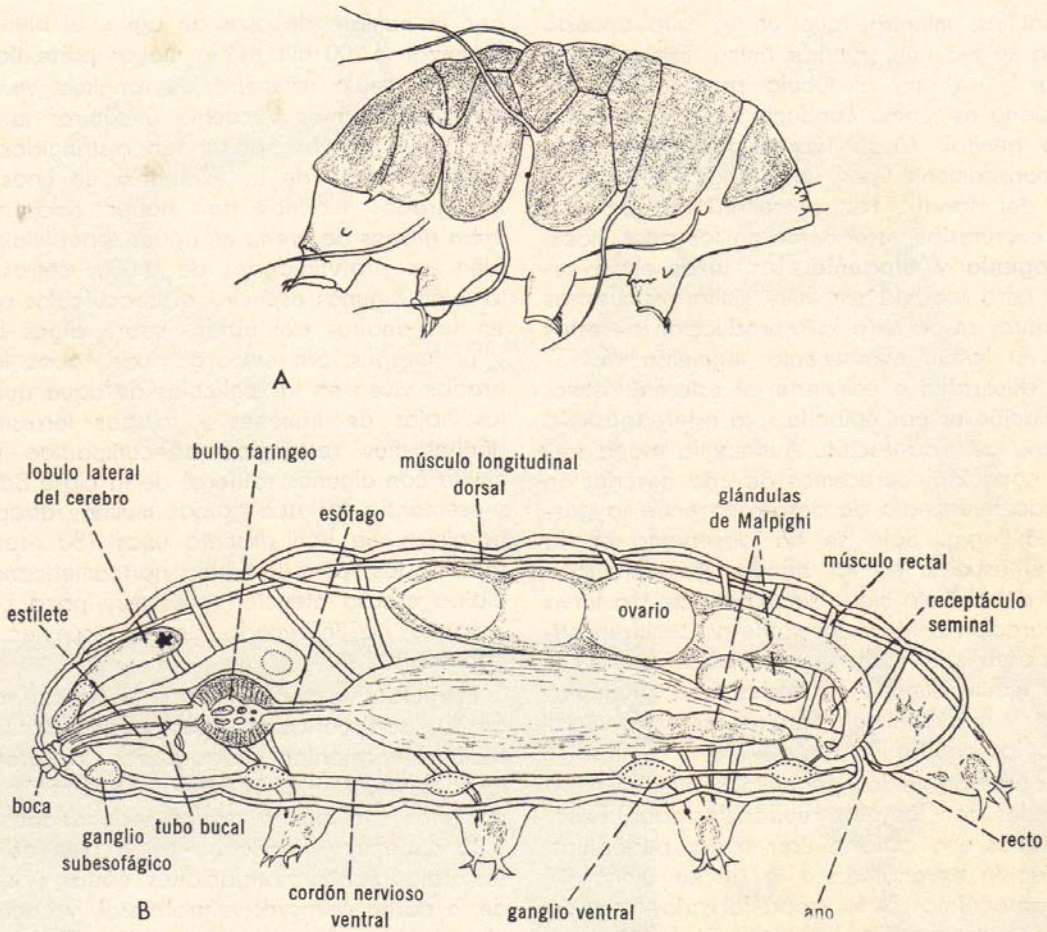


FIG. 17-6. Tardígrados. *A*, *Echiniscus*, mostrando placas cuticulares (vista lateral). (Según Pennak.) *B*, Estructura interna de *Macrobiotus hufelandi* (vista lateral). (Según Cuénot.)

titud, arrastrándose sobre sus patas y utilizando los ganchos en los extremos de las mismas para fijarse al substrato.

El celoma se halla restringido a la cavidad gonadal, pero un hemoceloma repleto de líquido se extiende entre las bandas musculares y los otros órganos internos. Carecen estos animales de sistema especial para intercambio de gases y de sistema circulatorio.

Casi todos los tardígrados se alimentan del contenido de células vegetales, las cuales perforan con un aparato especial de alimentación parecido al de los nematodos herbívoros y rotíferos (figs. 17-6, *B* y 17-7). La boca, situada en la parte anterior, se abre en el tubo bucal, al cual sigue una faringe muscular bulbosa. Estas dos divisiones integran el intestino anterior y están revestidas de cutícula. Cabe observar la presencia de un estilete en cada lado del tubo bucal. Los extremos puntiagudos de cada estilete se proyectan en el extremo anterior del tubo bucal, y sus extremos posteriores son sostenidos por dos piezas transversales, que se extienden desde la pared del tubo bucal a la base del estilete. Este tubo bucal es también flanqueado por un par de grandes glándulas, cada una de las cuales desemboca en el tubo bucal cerca de las puntas en proyección de los estiletes. Estas glándulas secretan los estiletes antes de cada muda.

Durante la alimentación, la boca se aplica contra las células vegetales, y los estiletes se proyectan para puncionar la pared celular. El contenido de la célula es entonces aspirado por el bulbo faríngeo. Se ha observado que algunos tardígrados atacan a rotíferos, nematodos y a otros tardígrados, pero no se sabe si tales especies son estrictamente carnívoras.

El bulbo faríngeo se continúa con un esófago tubular, que se abre a su vez en un gran intestino o intestino medio (fig. 17-6, *B*), donde tiene lugar la absorción y digestión. El extremo del intestino conduce a un intestino posterior corto (recto), que se abre al exterior por un ano terminal. En algunos tardígrados como *Echiniscus*, la expulsión de productos de desecho se acompaña de muda, y las heces son abandonadas en la vieja cutícula. En estas formas, la expulsión de los productos excrementicios ayuda en la contracción del cuerpo y también en la separación de la vieja cutícula.

En la unión del intestino y el recto destaca la presencia de tres grandes glándulas, llamadas a veces túbulos de Malpighi, que se cree actúan como órganos excretorios (fig. 17-6, *B*). Se ha sugerido que las glándulas bucales y el epitelio intestinal quizá desempeñen un papel en la excreción, y hay pruebas en el sentido de que los desechos acumulados en la epidermis son abandonados en la vieja cutícula durante la muda.

El sistema nervioso es netamente metamérico (fig. 17-6, *B*). El cerebro está compuesto de tres lóbulos medios y dos grandes lóbulos laterales incurvados. Un par de comisuras rodean el tubo bucal y se unen ventralmente con un ganglio subfaríngeo, del cual parte un cordón nervioso ventral doble posterior, que conecta con una cadena de cuatro ganglios, el primero de los cuales se halla también conectado dorsalmente con los lóbulos laterales del cerebro por un par de cordones conectivos. De cada ganglio parten varios pares de nervios laterales, uno de los cuales termina en un ganglio pedal en cada par de patas. Algunas de las cerdas y espinas tienen función sensorial, sobre todo las de la región cefálica. La mayor parte de tardígrados poseen también un par de manchas oculares simples, cada una conteniendo una célula pigmentaria negra o roja única.

Reproducción. Los tardígrados son todos dioicos, y poseen una sola gónada sacular, testículo u ovario, situada encima del intestino. En el macho, los dos conductos espermáticos abandonan el testículo en dirección posterior, rodean el recto, y desembocan por un gonoporo mediano único inmediatamente por delante del ano. En la hembra, existe solamente un oviducto, el cual pasa a un lado o al otro del recto y se abre por un gonoporo femenino encima del ano o en el lado ventral del recto (fig. 17-6, *B*). En el último caso un pequeño receptáculo seminal adyacente también se abre en el recto.

Con frecuencia existe mayor número de hembras que de machos, y en algunos géneros, como *Echiniscus*, los machos son desconocidos. En muchos tardígrados, sobre todo en especies terrestres, la fecundación se produce en el interior del ovario. En semejantes casos, los espermatozoos son unas veces depositados en la cloaca, donde se almacenan temporalmente en receptáculos seminales, y otros en el hemoceloma por impregnación a través de la cutícula. En muchas especies acuáticas, los espermatozoos quedan depositados debajo de la vieja cutícula de la hembra inmediatamente antes de la muda. Cuando la hembra muda, los huevos son depositados también en la vieja cutícula, donde son fecundados.

Según las especies, se depositan de uno a 30 huevos cada vez. En los tardígrados acuáticos, pueden ser depositados en la vieja cutícula, o adheridos uno a uno o en grupo a diferentes objetos. Como los rotíferos y gastrotricos, algunos tardígrados acuáticos producen huevos de cáscara delgada cuando las condiciones del ambiente son favorables, y de cáscara gruesa cuando éstas son adversas. Los huevos de las especies terrestres poseen en forma típica una cáscara muy gruesa con dibujos esculpidos, que puede resistir los frecuentes periodos de desecación a que están expuestos los musgos. Es frecuente la partenogénesis.

El desarrollo siempre es directo. La segmentación es holoblástica, pero no sigue ninguno de los tipos descritos previamente. Una vez formado el intestino, aparecen cinco pares de bolsas celómicas (fig. 17-7, *B*). Estas bolsas se disponen metaméri-

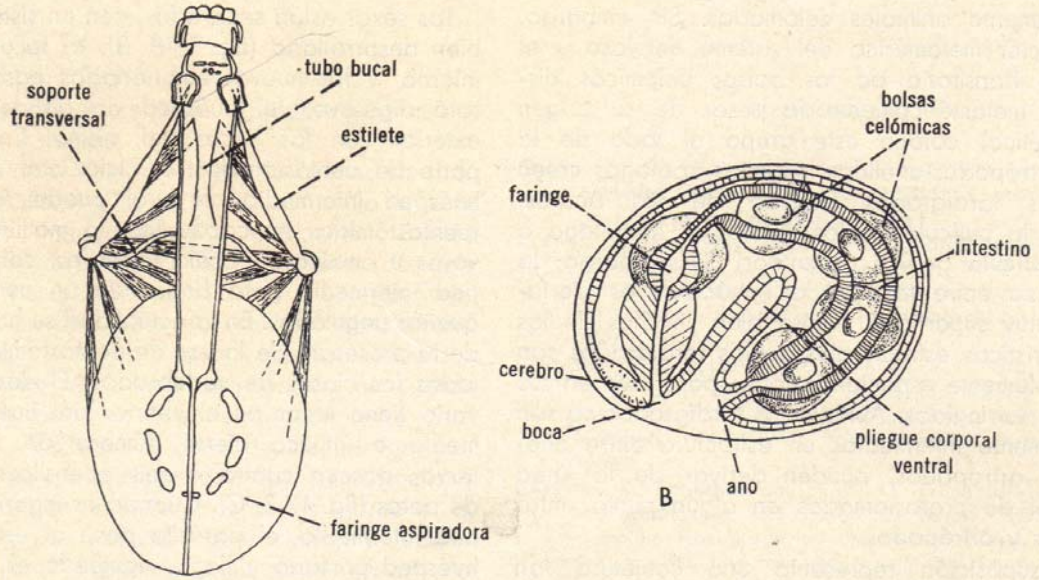


FIG. 17-7. A, Faringe y aparato bucal de un tardígrado (vista dorsal). (Según Pennak.) *B*, Embrión de *Hypsibius*. (Según Marcus, tomado de Cuénot.)

camente, pero es más característico que se originen como evaginaciones del intestino. Tal modo de formación del mesodermo (enterocele) es característico de los deuterostomados pero no de los protostomados. El último par de sacos celómicos se fusiona para formar la gónada; las otras bolsas celómicas se desintegran, y sus células forman la musculatura corporal. El desarrollo se completa en unos 14 días más o menos, y los pequeños tardígrados maduran por rotura de la cáscara con sus estiletes. El crecimiento posterior se logra por aumento del tamaño de las células y no por adición de las mismas.

Anabiosis. Los tardígrados, como casi todos los rotíferos habitantes en el musgo, presentan notable capacidad para resistir desecaciones extremas y exposición a bajas temperaturas. Así, durante los periodos de sequía cuando los musgos experimentan desecación, los tardígrados que habitan en el agua que se pierde por evaporación, se contraen y arrugan, pasando a un estado anabiótico o criptobiótico. En semejante estado, el metabolismo es muy lento, y el animal puede resistir condiciones ambientales absolutamente anormales. Por ejemplo, algunos ejemplares se han recobrado después de sumersión en helio líquido (—272°C), salmuera, éter, alcohol absoluto y otras substancias.

Cuando hay agua de nuevo, el animal se hincha o dilata y recupera su actividad en pocas horas. Existen registros de tardígrados que salieron de un estado de anabiosis después de siete años. En condiciones naturales, la vida de los tardígrados habitantes en musgos es sin duda interrumpida con frecuencia por anabiosis, la cual puede muy bien alargar la vida de estos animales durante años.

A pesar de las similitudes con los asquelmintos, especialmente rotíferos, los tardígrados son indudablemente animales celomados. Sin embargo, el carácter metamérico del sistema nervioso y el aspecto transitorio de las bolsas celómicas dispuestas metaméricamente (a pesar de su origen enterocélico) coloca este grupo al lado de la línea artrópodos-anélidos. Algunos zoólogos creen que los tardígrados derivan de los ácaros, ya que la cutícula de los mismos es homóloga a la epicutícula de los arácnidos. Sin embargo, la semejanza entre tardígrados y ácaros es ciertamente muy superficial. Ahora bien, muchas de las características estructurales de los tardígrados son indudablemente especializaciones para vivir en sus hábitat restringidos. Aunque los tardígrados no son precisamente intermedios en estructura entre anélidos y artrópodos, pueden derivar de la línea principal de protostomados en algún punto entre anélidos y artrópodos.

Tal suposición representa una conjetura tan buena como cualquiera otra si nos basamos en nuestros actuales conocimientos.

FILO PENTASTOMIDA O LINGUATULIDA (PENTASTOMIDOS, LINGUATULIDOS)

Los pentastómidos constituyen un pequeño filo de unas 70 especies, llamados gusanos linguiformes, relacionados con los artrópodos. Todos los miembros del filo son parásitos y viven en los pulmones o vías nasales de vertebrados. Los huéspedes más importantes son reptiles tropicales, como serpientes y cocodrilos, pero algunas especies parasitan aves y mamíferos. Se ha informado de la presencia de pentastómidos en América del Norte, Europa, Australia e incluso en aves árticas.

El cuerpo de estos animales tiene de 2 a 13 cm de longitud y llevan en la parte anterior cinco protuberancias cortas, de las cuales deriva el nombre pentastómidos (fig. 17-8, *A*). Cuatro de estas prolongaciones tienen aspecto de patas, presentan pinzas o uñas, y están localizadas a cada lado del cuerpo. La quinta prolongación es un proceso anterior y medio parecido a un hocico en el que asienta la boca. No es raro que las patas queden reducidas a simples pinzas, las cuales utiliza el animal para adherirse a los tejidos del huésped.

El cuerpo está cubierto por una cutícula espinosa espesa que se muda periódicamente durante el desarrollo larvario. Los músculos de la pared corporal son estriados y dispuestos en capas. El aparato digestivo consiste en un tubo recto relativamente sencillo con su extremo anterior modificado para bombear la sangre del huésped, a cuyas expensas vive el parásito (fig. 17-8, *B*). El sistema nervioso es parecido al de los anélidos y artrópodos, con tres pares de ganglios dispuestos metaméricamente situados a lo largo del cordón nervioso ventral. No existen en estos animales aparatos respiratorio y circulatorio ni órganos de excreción.

Los sexos están separados, con un sistema genital bien desarrollado (fig. 17-8, *B*). La fecundación es interna, y los huevos embrionados pasan al aparato digestivo del huésped de donde llegan al exterior con las heces del mismo. En la mayor parte de pentastómidos, el ciclo vital necesita un huésped intermedio, el cual puede ser un pez (pentastómidos en cocodrilos), o mamíferos herbívoros u omnívoros, como roedores, conejos (huésped intermedio para *Linguatula* en perros) o pequeños ungulados. En la actualidad se ha informado de la presencia de larvas de pentastómidos en casi todas las clases de vertebrados. El desarrollo larvario tiene lugar en el interior del huésped intermedio e implica cierto número de mudas. Las larvas poseen cuatro a seis apéndices en forma de patas (fig. 17-8, *C*). Cuando es ingerido el huésped intermedio, el parásito pasa al estómago del huésped primario y llega, siguiendo el esófago, a los pulmones y vías nasales. Se ha informado de la presencia de larvas de pentastómidos en el

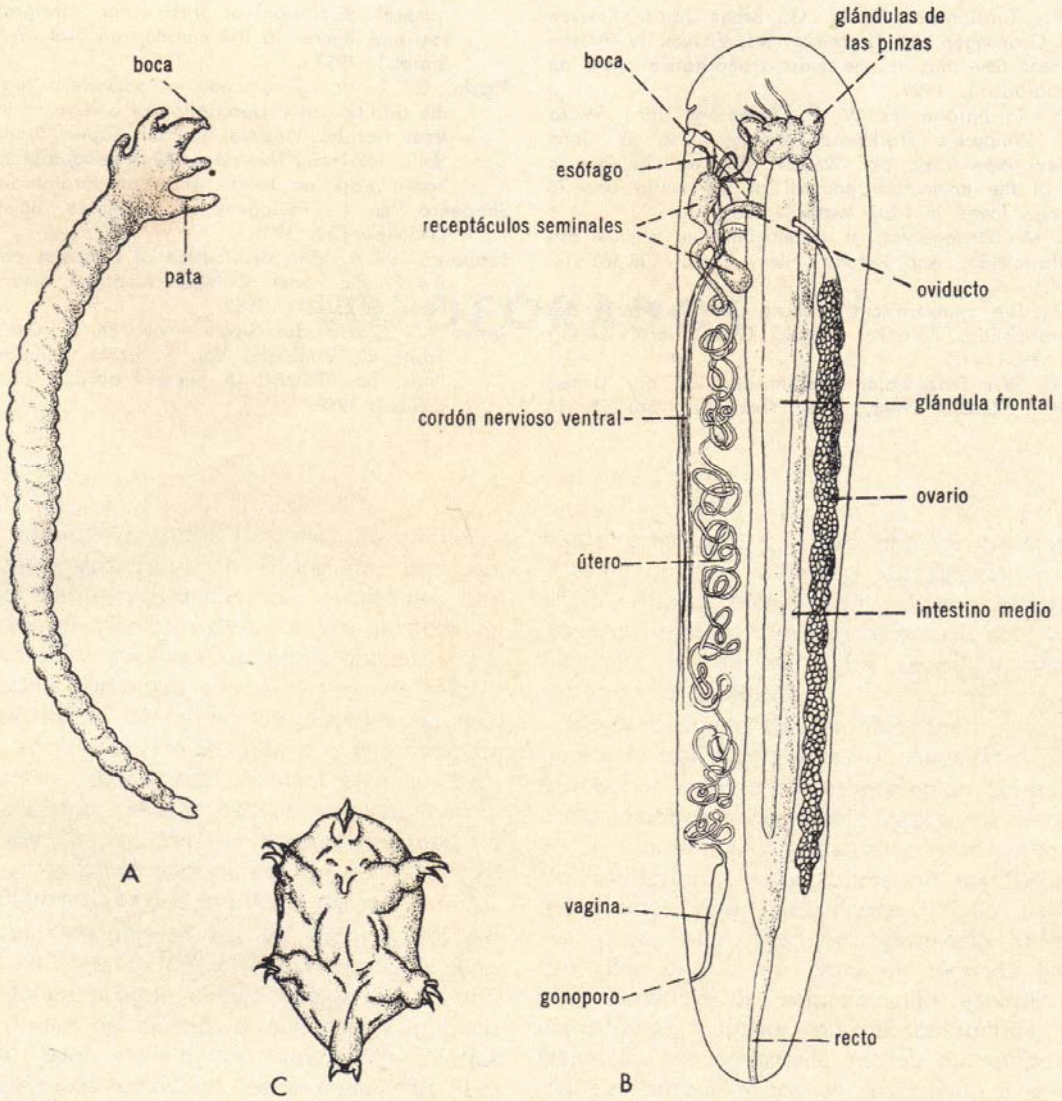


FIG. 17-8. Pentastómidos. *A*, *Cephalobaena tetrapoda* procedente del pulmón de una serpiente. (Según Heymons, tomado de Cuénot.) *B*, Estructura interna de una hembra de *Waddycephalus teretiusculus*, parásito de ciertas serpientes australianas. (Según Spencer, tomado de Cuénot.) *C*, Larva de *Porocephalus crotali*. (Según Penn.)

hombre, las cuales perecen rápidamente por encapsulación calcárea.

Es en verdad incierto el estado taxonómico de los pentastómidos, y su inclusión como filo en este capítulo es indudablemente arbitraria. Existen pocas dudas respecto a las relaciones de este grupo con los artrópodos, y quizá debieran considerarse como una clase de este filo. Ahora bien, no se ha logrado llegar a un acuerdo entre los autores que los consideran artrópodos, en cuanto se refiere al lugar en que deben colocarse dentro del filo. Como en el caso de los tardígrados, algunos zoólogos estiman que los pentastómidos tienen un origen acarino, pero las pruebas al respecto son en realidad superficiales, y probablemente influidas por la naturaleza parasitaria de los pentastómidos. Se ha sugerido también su posible relación con los miriápodos.

BIBLIOGRAFIA

Cheng, T. C.: The Biology of Animal Parasites. W. B. Saunders, Philadelphia. pp. 549-555. (A good account of pentastomid parasitism.), 1964.

Cuénot, L.: Les Onychophores, Les Tardigrades, et Les Pentastomides. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, Vol. 6. Masson et Cie, Paris, pp. 3-75. (A general account of these three phyla; excellent figures.), 1949.

Dawydoff, C.: Classe des Echiuriens. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, Vol. 5, pt. 1. Masson et Cie, Paris, pp. 855-907. (A good general account of the echiurids with figures and extensive bibliography.), 1959.

Heymons, R.: Pentastomida. *En* H. G. Bronn (dir.): Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, Abt. IV. (A complete monograph on the pentastomids.), 1935.

Hyman, L. H.: The Invertebrates. Vol. 5. The Smaller Coelomate Groups. McGraw-Hill, New York, pp. 610-696. (An excellent general treatment of the sipunculids with an extensive bibliography.), 1959.

Marcus, E.: Tardigrada. *En* H. G. Bronn (dir.): Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. V, Abt. IV (At the present time this is the most authoritative work on tardigrades.), 1929.

Marcus, E.: Tardigrada. *En* W. T. Edmondson (dir.): Ward and Whipple's Freshwater Biology. 2a. ed. John Wiley, New York, pp. 508-521. (Figures and key to all of the nonmarine general of the world and 76 species found in fresh water.), 1959.

Nicoli, R. M.: Phylogenèse et systématique le phylum des Pentastomida. Ann Parasit. Hum. Comp., 38:483-516, 1964.

Osche, G.: Die systematische Stellung und Phylogenie der Pentastomida. Zeitschr. Morph. Okol. Tiere. 52:487-596. 1963.

Pennak, R. W.: Fresh-water Invertebrates of the United States. Ronald Press, New York, pp. 240-255. (A general discussion of fresh-water tardigrades, with key and figures to the common general in the United States.), 1953.

Riggin, G. T., Jr.: Tardigrada of southwest Virginia, with the addition of a description of a new marine species from Florida. Virginia Agricult. Exper. Station Techn. Bull., 152:1-45. (This paper is a good source for taxonomic work on North American tardigrades.), 1962.

Shapeero, W. L.: Phylogeny of Priapulida. Science, 1333 (3456):879-880, 1961.

Shapeero, W. L.: The distribution of *Priapulus caudatus* on the Pacific coast of North America. Amer. Midland Nat., 68:237-241, 1962.

Tétry, A.: Classe des Sipunculiens. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, Vol. 5, pt. 1. Masson et Cie, Paris, pp. 785-854. (A general account of the sipunculids.), 1959.

Capítulo 18

LOFOFORADOS

Procede considerar ahora tres filos de protostomados celomados; a saber: Phoronida; Bryozoa, o animales musgo; y Brachiopoda, o animales lámpara. Todos los miembros de estos tres filos poseen un órgano para capturar alimentos llamado lofóforo y suelen agruparse con el término de lofoforados celomados. El hecho de estudiar en este punto los lofoforados no se debe a que constituyan o representen una posición terminal entre los protostomados, sino porque poseen algunas características en común con los deuterostomados, la otra línea evolutiva importante del reino animal que estudiaremos en los capítulos siguientes.

El órgano encargado de la captura del alimento, o lofóforo, es característico de estos filos; se trata de un pliegue circular de la pared corporal en forma de herradura que rodea la boca y sostiene buen número de tentáculos ciliados (fig. 18-1, *A*). Los tentáculos son excrecencias huecas de la pared corporal, y cada uno de ellos posee una prolongación del celoma. Las vías ciliadas situadas en los tentáculos llevan una corriente de agua por el lofóforo, reteniendo plancton durante el proceso.

En muchos deuterostomados, como equinodermos y hemicordados, el cuerpo está dividido, por lo menos en la etapa larvaria, en tres regiones, un protosoma, un mesosoma y un metasoma; y cada región posee un compartimiento celómico, un protoceloma, un mesoceloma y un metaceloma. Estos animales son llamados a veces oligómeros, refiriéndose a esta organización tripartita de su cuerpo. Aunque en los lofoforados no se observa protoceloma bien desarrollado, quizá como consecuencia de la reducción de la cabeza, el celoma existente se halla dividido en forma clara por un tabique transversal en mesoceloma y metaceloma. El mesoceloma se encuentra en el extremo anterior del cuerpo, y el lofóforo y el metaceloma ocupan la región del tronco.

Además de poseer un lofóforo y un celoma dividido, casi todos los miembros de estos filos son sésiles, tienen cabeza reducida, secretan una cubierta protectora y, salvo algunos braquiópodos, poseen aparato digestivo en forma de **U** (fig. 18-4). Ahora bien, todas estas características guardan relación con una existencia sésil y probablemente no se les debe conceder demasiada importancia evolutiva.

Desde el punto de vista filogenético, la embriogenia de los lofoforados es sumamente interesante, ya que estos animales presentan caracteres de protostomados y deuterostomados. Así, vemos que en los forónidos y braquiópodos la boca deriva del blastoporo, y las larvas de los forónidos y ectoproctos están modificadas como trocóforas. Así, pues, estos filos son claramente protostomados. Por otra parte, sólo en algunos forónidos hay evidencia de segmentación espiral; en los ectoproctos, y sobre todo braquiópodos, la segmentación es netamente radial. Sin embargo, en algunos braquiópodos el mesodermo y el celoma se originan por formación de una bolsa enterocelómica, carácter este último de deuterostomados.

FILO PHORONIDA (FORONIDOS)

Los forónidos forman un pequeño grupo compuesto de dos géneros y unas 15 especies de animales vermiformes. Todos los miembros son marinos y viven en el interior de tubos quitinosos que entierran en la arena o fijan a rocas, conchas y otros objetos de aguas superficiales (fig. 18-1, *B*). Unas cuantas especies labran su morada en conchas de moluscos. Aunque el cuerpo es libre en el interior del tubo, solamente sale por la abertura del mismo la parte anterior del animal.

El cuerpo cilíndrico, que en la mayor parte de las especies no mide más de 20 cm de longitud, es algo alargado hacia atrás y carece de apéndices y de diferenciación regional excepto en su extremo anterior (fig. 18-1, *A*). En dicho extremo destaca el lofóforo como carácter más llamativo. Consta este lofóforo de dos rebordes paralelos curvos en forma de herradura o media luna (fig.

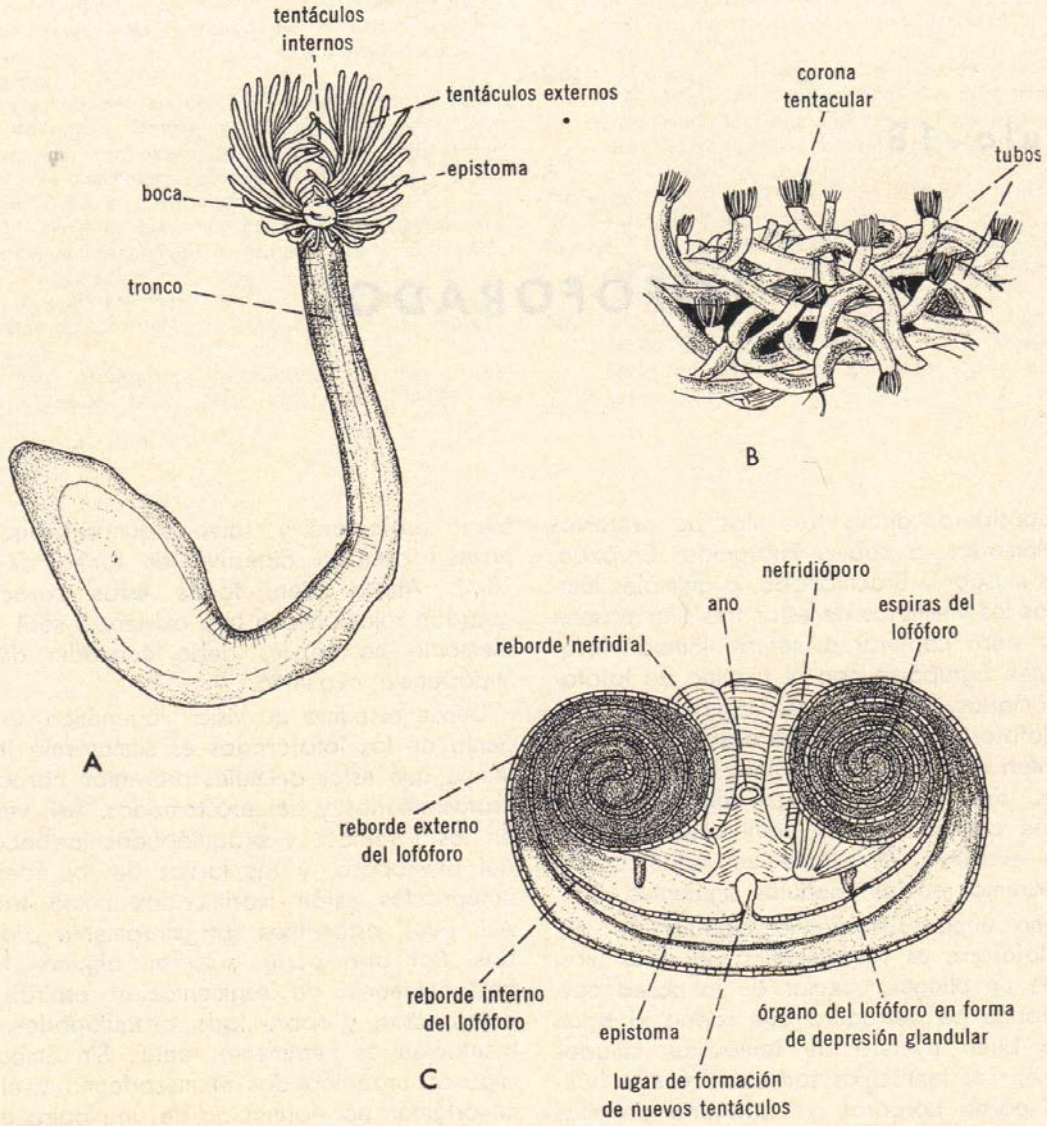


FIG. 18-1. A, *Phoronis architecta*. (Según Wilson, tomado de Hyman.) B, Parte de una colonia de *Phoronis hippocrepia*. (Según Shipley, tomado de Hyman.) C, Parte anterior de Phoronis *australis*. Sólo se representa la base de un lofóforo enrollado. (Según Benham, tomado de Hyman.)

18-1, C). La parte cóncava de la media luna es ventral con un reborde que pasa por encima de la boca, y otro que pasa por debajo. Los tentáculos de los rebordes se hallan dirigidos dorsalmente y pueden enrollarse en espiral.

Cada reborde del lofóforo lleva un gran número de tentáculos huecos que son en esencia prolongaciones delgadas provistas de cilios de la pared corporal (fig. 18-1, A). Un pliegue semilunar largo y estrecho, llamado epistoma, cuelga de la boca. El ano se abre encima de la boca pero por fuera del reborde superior del lofóforo, y se halla flanqueado a cada lado por un nefridióporo. El lofóforo está separado del tronco por un surco en *Phoronis* y por un pliegue en forma de collar en *Phoronopsis*.

La pared corporal está compuesta de un epitelio externo, debajo del cual existe una delgada capa de fibras musculares circulares y otra de fibras longitudinales. En el extremo anterior del cuerpo abundan células glandulares, sobre todo en el lofóforo.

El celoma está dividido en un metaceloma posterior, que ocupa la región del tronco, y un mesoceloma anterior, que se extiende hasta el interior del lofóforo y de cada uno de sus tentáculos. Las dos divisiones están separadas por un tabique peritoneal. El líquido celómico posee corpúsculos rojos y celomocitos.

Como todos los lofoforados, los forónidos son alimentadores de filtro. Los cilios tentaculares se mueven en dirección descendente, creando una corriente acuosa dirigida hacia un surco situado entre los dos rebordes del lofóforo. Esta corriente sigue después los surcos dirigidos hacia adentro de cada lado hacia la boca y sale dorsalmente

sobre el ano y los nefridióporos. El plancton y detritos suspendidos son atrapados en la corriente del lofóforo donde se mezclan con moco al tomar contacto con los tentáculos y el surco basal. Los cilios del surco basal llevan las partículas alimenticias hacia la boca, cuyos ángulos laterales se continúan con el surco del lofóforo.

El aparato digestivo tiene forma de U (fig. 18-2, *A*). La boca se abre en una región bucal continuándose después en un esófago tubular largo, el cual pasa gradualmente a un estómago alargado en la parte posterior del animal. El estómago se continúa asimismo con un intestino tubular de gran longitud, pero en el punto de unión entre los dos órganos, el aparato digestivo ejecuta un giro de 180 grados de manera que el intestino se dirige entonces hacia adelante y dorsalmente a la mitad anterior del aparato digestivo. Un recto terminal comunica con el exterior por medio de un ano dorsal situado en la línea media encima del lofó-

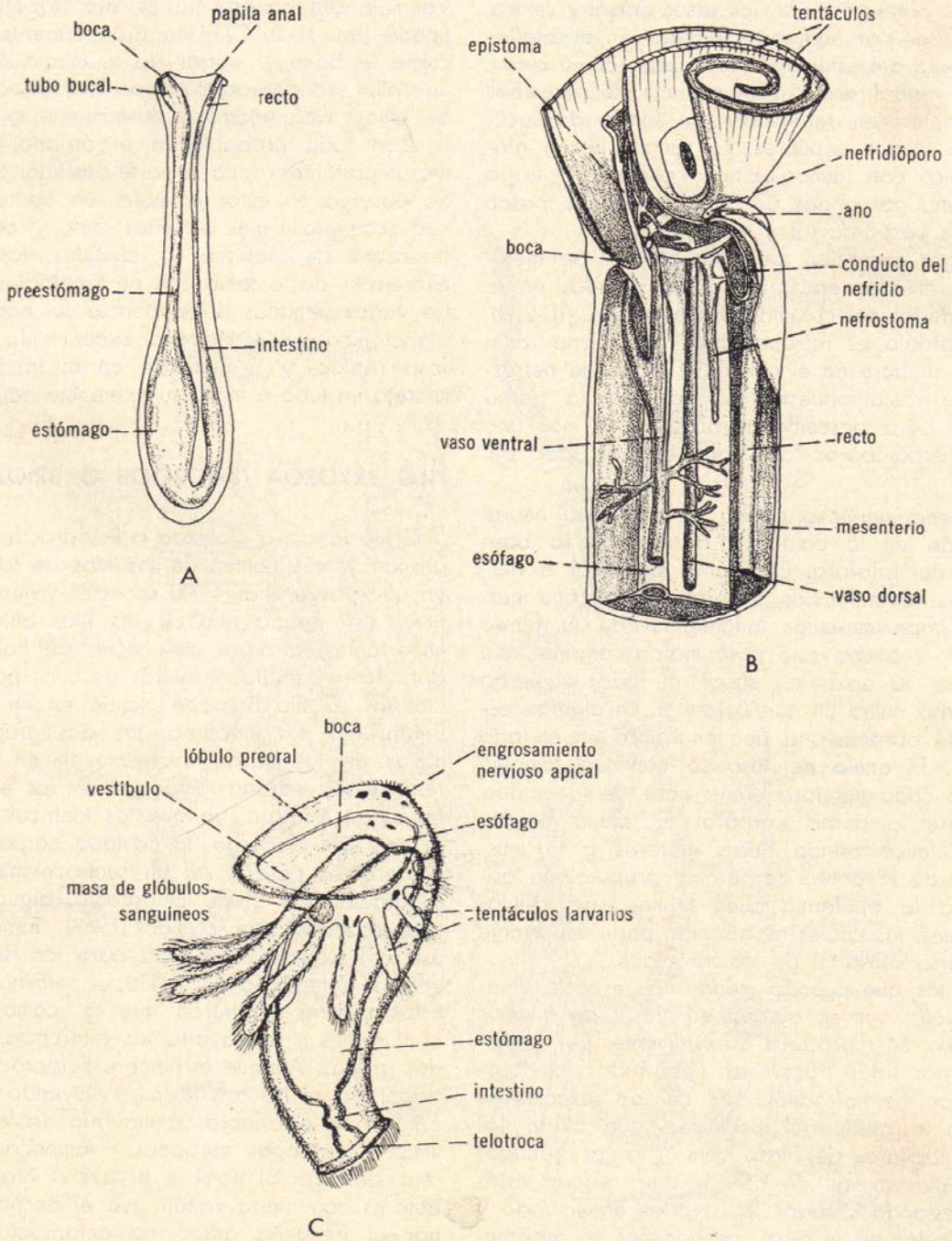


FIG. 18-2. *A*, Aparato digestivo de un forónido. (Según Hyman.) *B*, Estructura interna de la parte anterior de *Phoronis australis*. (Según Benham, tomado de Parker y Hahwell.) *C*, Larva actinotroca de *Phoronis*. (Según Wilson, tomado de Hyman.)

foro. La digestión probablemente se efectúe en el estómago y quizá sea intracelular.

Destaca en los forónidos la presencia de un sistema vascular sanguíneo bien definido; en efecto, existen dos vasos principales, uno dorsal entre las dos ramas del intestino que lleva la sangre en dirección anterior, y otro ventral a la izquierda del esófago a cuyo cargo corre el riego de la parte posterior del animal (figura 18-2, *B*). En la parte anterior el vaso dorsal proporciona sangre con un pequeño vaso a cada uno de los tentáculos. El lofóforo es drenado por el vaso ventral. En la parte posterior, los vasos dorsal y ventral están unidos por una red de senos en el interior de la pared del estómago. A lo largo de su curso, el vaso ventral emite gran número de pequeños vasos contráctiles terminados en fondo de saco, llamados ciegos capilares. La sangre posee glóbulos rojos con hemoglobina y corre a lo largo del sistema por ondas de contracción que pasan sobre los vasos dorsal y ventral.

Se logra excreción mediante un par de metanefridios ciliados en forma de **U** situados en la parte anterior del celoma del tronco (fig. 18-2, *B*). Cada nefridio es retroperitoneal, pero una rama de la **U** se abre en el celoma a modo de nefrostoma. La rama opuesta asciende por la pared corporal para desembocar dorsalmente por uno de los nefridióporos localizado a cada lado del ano.

El sistema nervioso consta de un anillo neural localizado en la epidermis a nivel de la base externa del lofóforo. Este anillo da lugar a nervios para los tentáculos, a fibras motoras que inervan la capa muscular longitudinal de la pared corporal, y a una sola fibra motora gigante que corre por la epidermis sobre el lado izquierdo del cuerpo como un nervio lateral. En algunas especies se observa una pequeña fibra en el lado derecho. El anillo nervioso se continúa también con una capa nerviosa en la base de la epidermis sobre la pared corporal. El plexo nervioso epidérmico brinda fibras motoras a la musculatura de la pared corporal y proporciona asimismo a la epidermis buen número de células sensoriales, las cuales representan parte importante del sistema sensorial de los forónidos.

Sabemos que cuando menos una especie, *Phoronis ovalis*, que se agrupa en masas de muchos individuos, se reproduce asexualmente, por gemación y por fisión transversa. Casi todos los forónidos son hermafroditas. Las células sexuales se originan a partir del peritoneo que cubre los ciegos capilares del vaso ventral, y las gónadas son simples masas de células que rodean estos vasos, estando situados los ovarios en un lado y los testículos en el otro. Los gametos se desprenden para caer al celoma del tronco y escapan al exterior siguiendo la vía de los nefridios. Los huevos de la mayor parte de las especies son fecundados externamente y ya son planctónicos, o se incuban en la concavidad formada por las dos ramas del lofóforo. En las especies que incuban, los huevos son conservados en su lugar por tentáculos interiores y probablemente por secreciones procedentes de los órganos lofoforales, zona glandular localizada a cada lado de la concavidad del lofóforo.

La embriogenia temprana de algunas especies muestra indicios de segmentación espiral. La gástrula se convierte al desarrollarse en una larva ciliada alargada que recibe el nombre de actinotroca, y que en esencia es una trocófora modificada (fig. 18-2, *C*). Una gran caperuza preoral cubre la boca, y detrás de la misma se aprecia un collar oblicuo portador de tentáculos provistos de cilios. Una telotroca densamente ciliada, que es con toda probabilidad el órgano locomotor más importante, rodea la parte posterior del tronco. Se observa en estos animales un aparato digestivo completo y más o menos recto y, como en la trocófora de moluscos y anélidos, los órganos excretores de la larva son protonefridios. Después de varias semanas de existencia de nado libre y planctónico, la actinotroca experimenta metamorfosis rápida, y se sumerge en el fondo, donde secreta un tubo e inicia su existencia adulta.

FILO BRYOZOA (BRIOZOOS O BRIOZOARIOS)

El filo Bryozoa, Polyzoa o Ectoprocta, es el más grande y más común de los filos de lofoforados, ya que posee unas 4 000 especies vivientes. Constituye este grupo uno de los filos animales más importantes, a pesar del hecho de haber abandonado su estudio al interés de unos pocos especialistas. El filo Bryozoa incluía en un tiempo al Entoprocta; sin embargo, los dos grupos en el mejor de los casos solamente tienen relaciones remotas. La corona tentacular de los entoproctos no es un lofóforo, ya que los tentáculos incluyen al ano. Sin embargo, la cavidad corporal de los entoproctos parece ser un seudoceloma. Con la separación del grupo Entoprocta, algunos zoólogos, especialmente Hyman (1959), fomentaron el uso del término Ectoprocta para los demás briozoarios relegando al olvido el término Bryozoa. Estos autores sugirieron que tal cambio evitaría confusiones y subrayaría las diferencias entre los dos grupos. Aunque el nombre Ectoprocta ha sido adoptado en muchos textos, incluyendo la primera edición de esta obra, la mayoría de los especialistas y zoólogos europeos y americanos prefieren conservar el nombre Bryozoa. Arguyen estos autores con cierta razón que el hecho de eliminar al pequeño grupo de entoproctos del filo Bryozoa no justifica cambiar un nombre bien arraigado para los demás miembros predominantes del filo.

Con pocas excepciones, los briozoarios son animales coloniales y sésiles, y los individuos (zooides) que componen las colonias suelen tener menos de 0.5 mm de longitud. Los zooides de casi todas las especies se hallan encerrados en una cubierta inerte que posee una abertura para la protrusión del lofóforo. El interior del cuerpo está ocupado en gran parte por un celoma voluminoso y un aparato digestivo en forma de **U**. No existen en estos animales órganos excretorios, circulatorios, ni para intercambio de gases, probablemente debido a su pequeño tamaño.

Se divide este filo en dos clases: Gymnolaemata y Phylactolaemata. La primera de estas clases es casi exclusivamente marina e incluye la mayor parte de las especies de briozoarios. Por otra parte, la clase Phylactolaemata, netamente dulceacuícola, aunque ampliamente distribuida, posee tan sólo 50 especies.

Estructura del zooide. El individuo briozoario (zooide) tiene forma ovalada, de vaso, o tubular, o de caja (figs. 18-3 y 18-5). Es muy variable la composición de la cubierta externa carente de vida (zoecio). Algunas formas de agua dulce, como por ejemplo *Pectinatella*, poseen una cubierta externa gelatinosa, pero en casi todos los briozoarios dicha cubierta está compuesta por lo menos en parte de quitina.

En buen número de gimnolemados, la capa quitinosa externa cubre a otra capa gruesa de carbonato de calcio, formando un esqueleto externo rígido. Una abertura (el orificio) hace posible que el lofóforo entre en protrusión, y en un considerable número de briozoarios marinos este

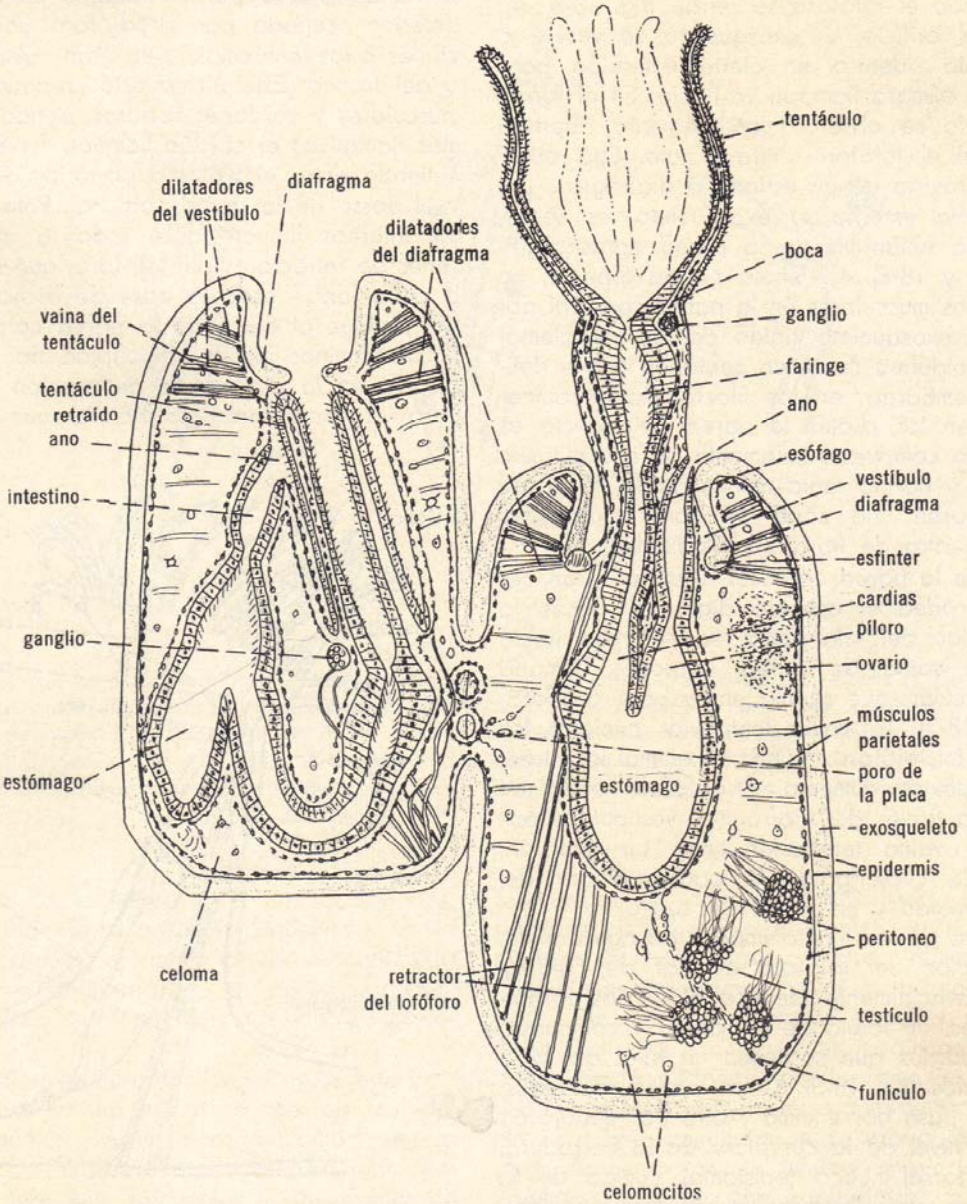


FIG. 18-3. Estructura de dos zooides de un briozoario gimnolemado. (Según Marcus, tomado de Hyman.)

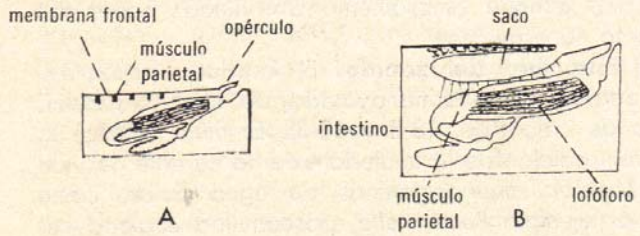


FIG. 18-4. A y B, Mecanismos de expulsión del lofóforo. A, Zooide en el cual el aumento de la presión del líquido celómico es producida por arqueamiento de la membrana frontal (vista lateral). B, Zooide en el cual la elevación de la presión del líquido celómico es producida por repleción de un saco con agua de mar. (Ambas según Härmer y Silén, tomado de Hyman.)

orificio cuenta con una tapa (opérculo), que se cierra cuando el lofóforo se retrae (fig. 18-8, *A*). A nivel del orificio, el exosqueleto se vuelve o voltea hacia adentro en cierta extensión para formar una cámara llamada vestíbulo. En el fondo del vestíbulo se observa una pequeña abertura por la cual el lofóforo entra y sale. Esta abertura está provista de un esfínter o diafragma.

La cubierta externa, o exosqueleto, es secretada por la epidermis de la pared corporal (figuras 18-3 y 18-8, *A*). Como cabría esperar, no existen capas musculares en la pared corporal por debajo del exosqueleto rígido de los gimnolemados, y la epidermis cubre un peritoneo fino y delicado. Sin embargo, en los filactolemados dulceacuícolas, en los cuales la pared del zoecio es gelatinosa o compuesta solamente de una cutícula de quitina, y por lo tanto menos rígida, la pared corporal posee una capa de fibras musculares circulares y otra de fibras longitudinales.

Dentro de la pared corporal existe un gran celoma que rodea el aparato digestivo. Desde la parte inferior del diafragma se extiende hacia abajo una vaina de pared corporal, llamada vaina tentacular, que se fija en la base del lofóforo (fig. 18-3). La vaina tentacular encierra los tentáculos del lofóforo cuando el animal lo retrae. Cuando éste se alimenta, el lofóforo entra en protrusión a través del diafragma, vestíbulo y orificio, y la vaina tentacular entra en eversión, formando la cubierta de la parte anterior del tronco extendida y en forma de cuello.

El lofóforo de los filactolemados de agua dulce, con excepción del lofóforo circular de *Fredericella*, es esencialmente idéntico al de los forónidos, esto, es, en forma de herradura y compuesto de dos rebordes que sostienen un total de 16 a 106 tentáculos (fig. 18-5). Como en los forónidos, un reborde pasa por encima y otro por debajo de la boca a nivel de la curvatura de la herradura. Un labio dorsal hueco (epistoma) cuelga de la boca. En los gimnolemados, el lofóforo es circular y consta de un reborde simple portador de ocho a 34 tentáculos; no hay en estos animales epistoma (fig. 18-3). Cuando están retraídos, los tentáculos se agrupan formando un haz en el interior de la vaina. Durante la protrusión del mismo los tentáculos en abanico forman un embudo con la boca como base.

La superficie externa de cada tentáculo carece de cilios, pero en ambas superficies, externa e interna se aprecia la presencia de una serie de cilios longitudinales. Dentro de la capa epidérmica existen fibras musculares longitudinales y por el centro de cada tentáculo corre una prolongación del celoma.

La boca situada en el centro del lofóforo comunica con un aparato digestivo en forma de **U**, los detalles del cual se estudiarán al ocuparnos de la nutrición (figs. 18-3 y 18-5). El ano se abre en el lado dorsal de la vaina tentacular; el celoma se halla dividido por un tabique en una porción anterior ocupada por el lofóforo con prolongaciones a los tentáculos, y un gran celoma posterior o del tronco. Este último está cruzado por fibras musculares y cordones tisulares, siendo uno de los más llamativos el cordón llamado funículo, que se extiende entre el extremo posterior del estómago y el dorso de la pared corporal. Entre los músculos internos llaman sobre todo la atención dos series de retractores del lofóforo, que se extienden a cada lado desde la base de dicho lofóforo o del tabique al dorso de la pared corporal.

Los términos cístido y polípido no se han empleado en la precedente descripción del zooide, pero los encontrarán los lectores que profundicen

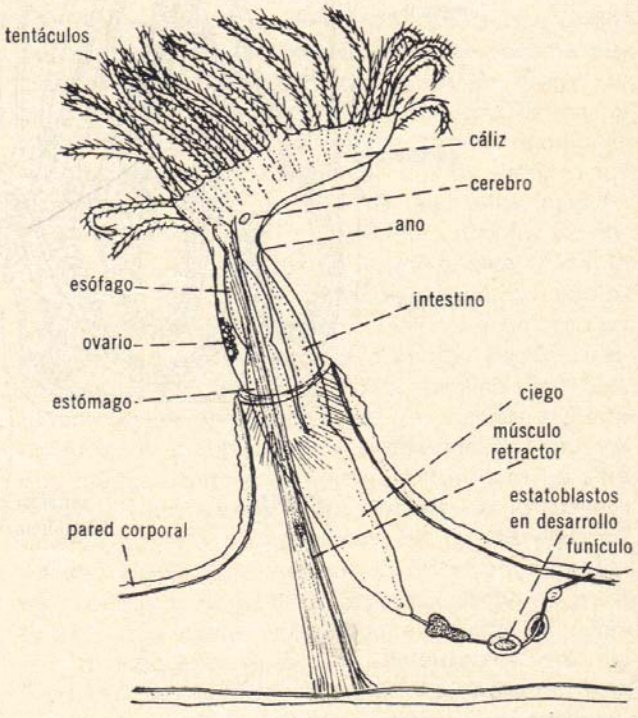


FIG. 18-5. Estructura de *Plumatella*, briozoario filactolemado. (Según Pennak.)

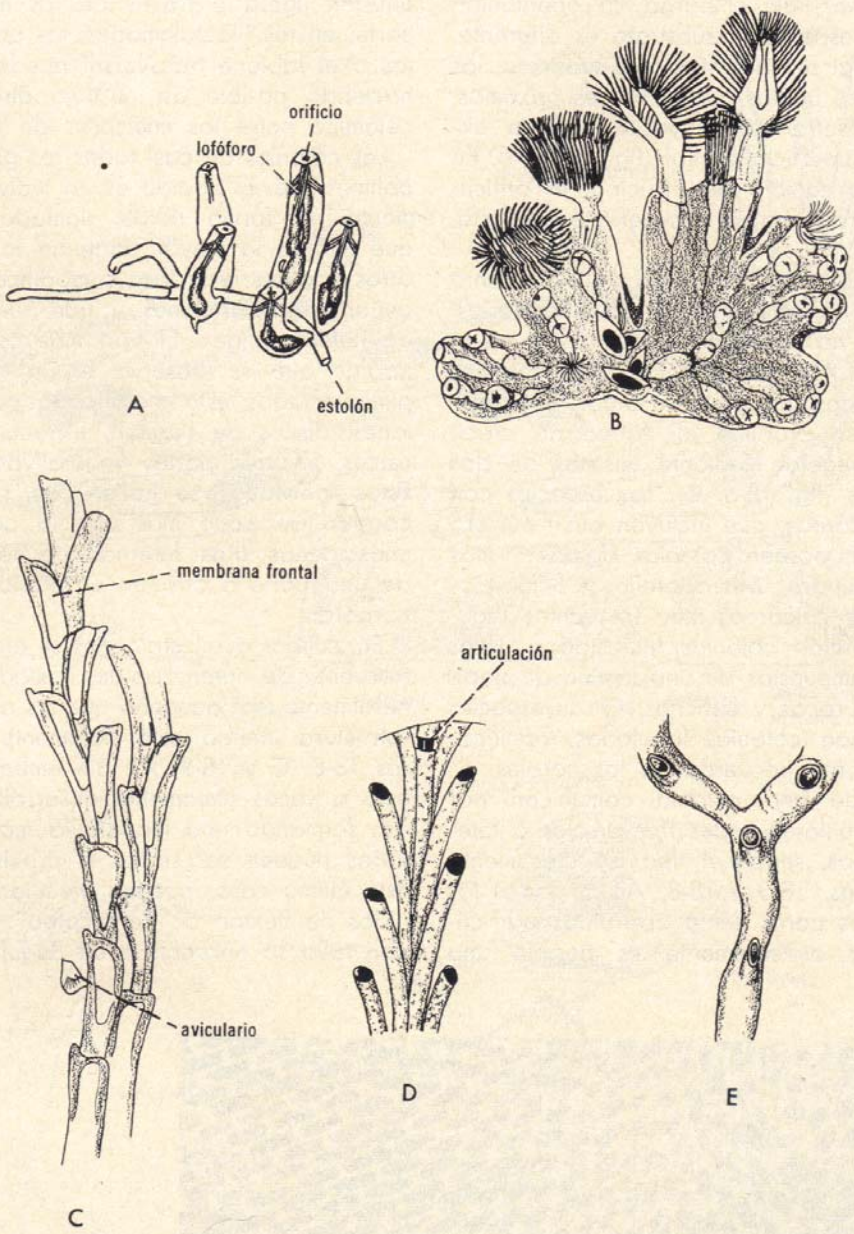


FIG. 18-6. Colonias de briozoarios. *A*, Colonia estolonífera simple del ctenostomado, *Bowerbankia*. (Según Maturo.) *B*, *Lophopus crystallinus*, filactolemado; los zooides de la colonia se hallan situados en una masa agelatinosa. (Según Kraepelin, tomado de Pennak.) *C*, Disposición en doble serie de zooides en la colonia erecta de *Bugula*, un queilostomado. (Según Hyman.) *D*, Sección de la colonia erecta del ciclostomado, *Crisia*. (Según Rogick y Croasdale.) *E*, Disposición en serie única de zooides en una colonia del ciclostomado, *Stomatopora*. (Según Hincks, tomado de Hyman.)

en el estudio de la literatura de los briozoarios. El término *cístido* se refiere al exosqueleto y pared corporal; el término *polípido* alude al contenido del zooide en el interior de la pared corporal, esto es, lofóforo, intestino, músculos y otras estructuras.

Organización en colonias. Después de esta breve exposición de la estructura de un zooide, podemos estudiar ahora la organización de las colonias de briozoarios. Los gimnolemados son animales marinos muy frecuentes y abundantes. Si bien algunas especies se han registrado a profundidades de más de 5 500 metros, la mayor parte de ellas viven en el litoral y se fijan a rocas, pilotes, conchas, algas y otros animales. Unas pocas especies forman colonias estoloníferas (figura 18-6, *A*). Los estolones erguidos o rastreros están compuestos de zooides modificados que les dan aspecto nudoso. Aquellos zooides no modificados se fijan por el extremo posterior del zooecio, y están completamente separados unos de otros. Sin embargo, la inmensa mayoría de briozoarios marinos no son estoloníferos, y la colonia está formada por fusión y fijación más directa de

los zooides vecinos. Sin embargo, la orientación del cuerpo con respecto al substrato es diferente. La superficie dorsal se halla fijada al substrato, las superficies laterales unidas a los zooides próximos, y la superficie ventral constituye la porción expuesta, llamada superficie frontal (fig. 18-8, *A*). En relación con este cambio de posición, el orificio suele haber emigrado hacia la superficie expuesta, ventral, o frontal.

Varía notablemente la modalidad de crecimiento de las colonias no estoloníferas de briozoarios. Muchas especies no calcificadas, como por ejemplo, la común del Atlántico *Bugula*, forma colonias ramificadas erguidas que parecen algas. En *Bugula*, verbigracia, se produce tal forma de crecimiento de tipo vegetal mediante uniones de dos series de zooides (fig. 18-6, *C*). Las especies con exosqueletos calcáreos, que incluyen buen número de gimnolemados, poseen colonias rígidas y más sólidas. *Membranipora*, *Microporella* y *Schizoporella* son géneros calcáreos muy frecuentes (figura 18-7), que forman colonias incrustadas. Tales colonias están compuestas de una lámina de zooides unidos a las rocas y conchas. Otras especies calcificadas forman colonias lobuladas, ramificadas, o erguidas, que recuerdan a los corales.

Los zooides de una colonia comunican por poros a través de las paredes trasversales o laterales, o de ambas, según el tipo de crecimiento de la colonia (figs. 18-3 y 18-8, *A*). En todos los gimnolemados, los poros están obstruidos por células epidérmicas, y solamente es posible una difusión ligera a través de los mismos; por otra parte, en los filactolemados, los poros están abiertos o el tabique transversal puede ser incompleto, haciendo posible así el flujo directo del líquido celómico entre los miembros de la colonia.

Las colonias de casi todos los gimnolemados son polimórficas. El zooide es un individuo que se alimenta en forma típica, llamada autozooide, y que integra la mayor parte de la colonia. Existen otros zooides reducidos o modificados que desempeñan otras funciones y que reciben el nombre de heterozooides. El tipo más común de heterozooide que se observa en la mayor parte de gimnolemados está modificado para formar estolones, discos de fijación, estructuras parecidas a raíces, y otras partes vegetativas de la colonia. Estos individuos se hallan tan simplificados que constan de poco más que la pared corporal y unas pocas tiras internas de tejido que pasan de una parte a otra en el interior de la cavidad corporal.

En muchos queilostomados se encuentra otro tipo frecuente de heterozooide, llamado avicularío, generalmente más pequeño que los autozooides, cuya estructura interna está netamente reducida (figuras 18-8, C y 18-9, *A*). Sin embargo, el opérculo está a veces sumamente desarrollado y modificado, formando una mandíbula movible. Los avicularios pueden ser sésiles o provistos de tallo; en este último caso, pueden ejecutar movimientos rápidos de flexión o "de picoteo". Estos avicularios con tallo se encuentran en *Bugula* y parecen pe-

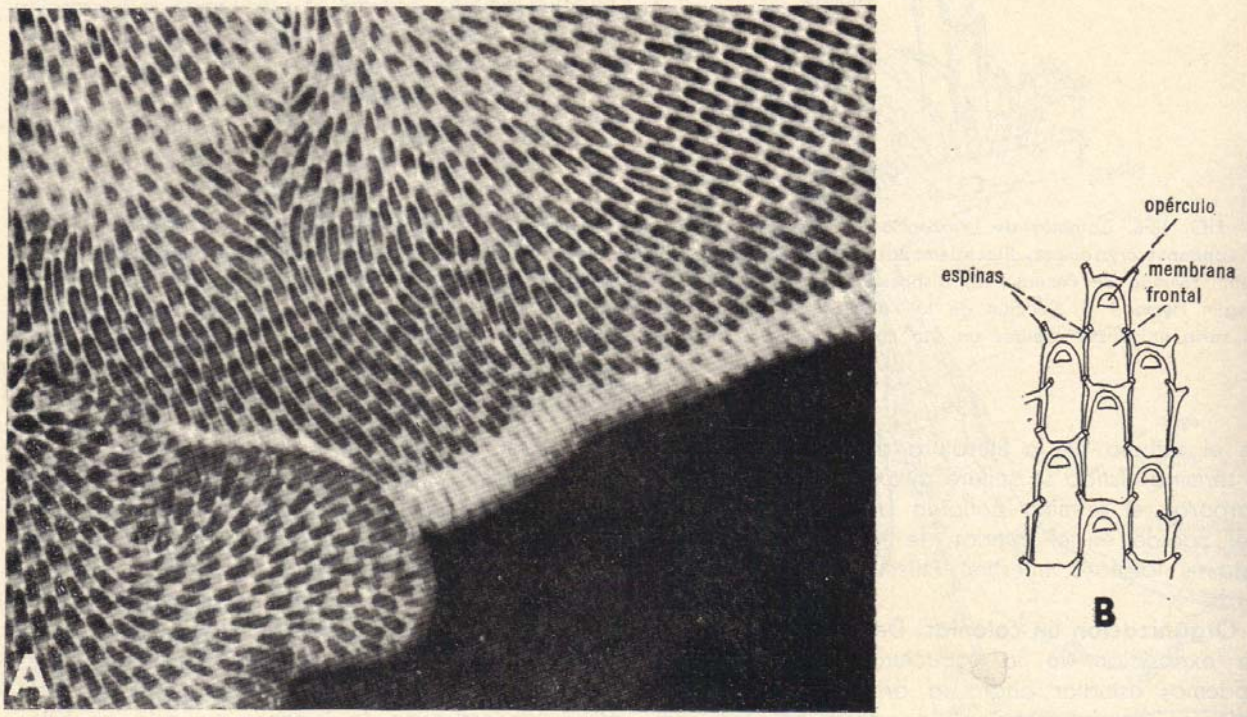


FIG. 18-7. El gimnolemado incrustante, *Membranipora membranacea*. A, Parte de una colonia en crecimiento sobre algas. (Por D. P. Wilson.) B, Vista frontal de algunos zooides. (Según Hincks, tomado de Hyman.)

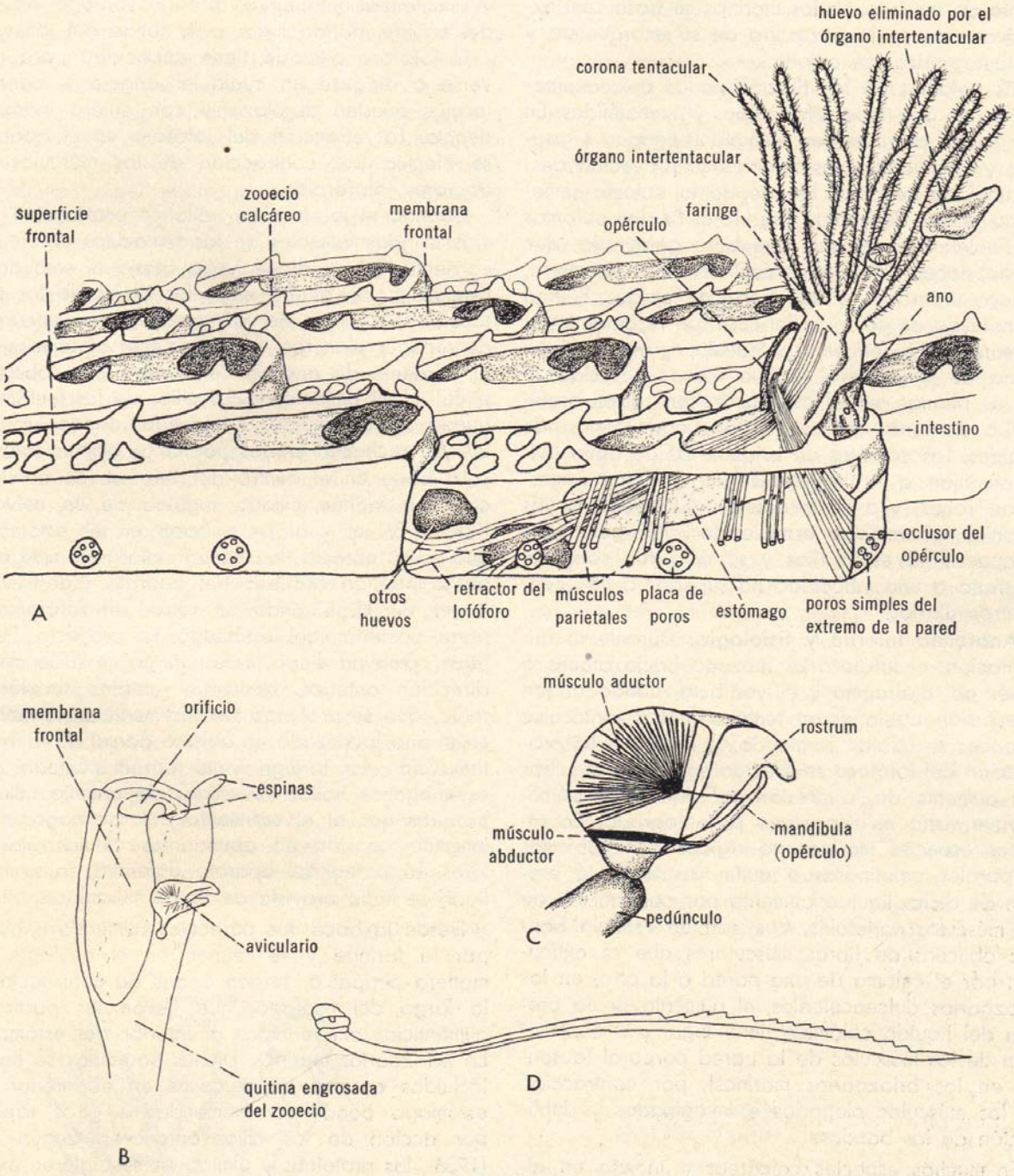


FIG. 18-8. A, Parte de una colonia del queilostomado incrustante, *Electra*. Modificado según Marcus.) *B*, Exosqueleto de *Bugula*. (Según Hyman.) C, Avicularia de *Bugula*. (Según Maturo.) D, Cerda de vibráculo. (Según Härmer.)

queñas cabezas de aves unidas a la colonia. Los avicularios capturan o rechazan pequeños organismos, especialmente larvas de otros animales sésiles.

En algunas especies de briozoarios queilostomados es posible observar otro tipo de heterozooide, llamado vibráculo. El opérculo en estos casos está modificado para formar una cerda larga, que puede moverse de un lado a otro y que se utiliza sin duda para retirar detritos y otros sedimentos larvarios (fig. 18-8, *D*). Más tarde estudiaremos la modificación de los zooides con fines reproductivos.

Aunque los zooides son microscópicos, las colonias tienen de uno a varios centímetros de diámetro y muchas llegan a alcanzar grandes dimensiones. Algunas especies erguidas tienen una altura de más de treinta centímetros, y otras colonias incrustadas pueden alcanzan un diámetro de varios centímetros. La mayor parte de las colonias son blancas o de tonos pálidos, aunque se pueden observar también colores obscuros. La taxo-

nomía de los briozoarios marinos se basa casi exclusivamente en la estructura de su exosqueleto y en la organización colonial.

Las colonias de los filactolemados dulceacuícolas son de dos tipos, lofopódidas y plumatélidas. En la primera, del cual son ejemplo *Lophopus*, *Cristatella* y *Pectinatella*, los zooides se proyectan desde un lado del saco blando de la colonia semejando dedos de guante (fig. 18-6, *B*). Las colonias de *Pectinatella* secretan una base gelatinosa, que en ocasiones tiene varios centímetros de diámetro, a cuya superficie se adhieren los zooides. El tipo plumatélido de colonia, del cual son representantes *Plumatella*, *Fredericella* y *Stolella*, presentan una forma de crecimiento más o menos parecido al de las plantas, en el cual aparecen ramas erguidas o rastreras compuestas de una sucesión de zooides. Las colonias de briozoarios de agua dulce se fijan a la vegetación, a maderas sumergidas, rocas, y a otros objetos. *Cristatella*, cuyas colonias forman una especie de cinta gelatinosa aplanada, no están fijas y se arrastran sobre el substrato a una velocidad no superior a tres centímetros diarios.

Anatomía interna y fisiología. Durante la alimentación, el lofóforo es lanzado hacia afuera a través del diafragma y el vestíbulo, dando origen a eversión de la vaina tentacular. Los tentáculos entonces se dilatan formando un embudo. La protracción del lofóforo se efectúa en todos los casos por aumento de la presión del líquido celómico, aunque varía el mecanismo para lograrlo. En algunas especies marinas no rígidas con cubiertas corporales gelatinosas o quitinosas finas, la presión de dicho líquido aumenta por contracción de los músculos parietales, que son en esencia bandas oblicuas de fibras musculares que se extienden por el celoma de una pared a la otra; en los briozoarios dulceacuícolas, el aumento de la presión del líquido celómico tiene lugar por contracción de los músculos de la pared corporal (ausentes en los briozoarios marinos), por contracción de los músculos plegados e invaginados y duplicación de las bandas.

En muchas especies calcáreas e incluso en algunas formas con exosqueletos quitinosos rígidos, la superficie frontal expuesta posee una ventana cubierta por una delgada membrana quitinosa (membrana frontal) (figs. 18-4, *A*, y 18-8, *A* y *B*). Los músculos parietales se insertan en el lado interno de la membrana, y al contraerse dicha membrana flexible se incurva hacia adentro aumentando la presión celómica. En algunos gimnolemados en los cuales incluso la pared frontal se halla completamente calcificada, existe un saco debajo de esta pared que se abre sobre la superficie frontal inmediatamente debajo del orificio (fig. 18-4, *B*). Los músculos parietales se insertan en la pared del saco y al contraerse producen la dilatación de éste. El agua se precipita en el saco llenándolo y simultáneamente ejerce presión sobre el interior del zooide, dando lugar a la salida del lofóforo.

El lofóforo dilatado tiene capacidad para moverse o dirigirse en cualquier ángulo y los tentáculos pueden desplazarse con entera independencia. La retracción del lofóforo en el zooecio se efectúa por contracción de los músculos retractores lofoforales.

Cuando el lofóforo se halla en protracción, las vías ciliadas laterales de los tentáculos crean una corriente que se dirige hacia abajo al embudo, y después hacia afuera entre las bases de los tentáculos. Los cilios de los tentáculos se encargan de recoger plancton, principalmente diatomeas, de la corriente de agua y de llevarlo a la abertura bucal. El movimiento de los cilios de los tentáculos puede ser disminuido o invertido, dando lugar a que se rechacen ciertas partículas alimenticias.

La boca en el centro del lofóforo se continúa con una faringe ciliada seguida de un esófago (fig. 18-3), el cual desemboca en el estómago, que es en esencia una cámara alargada que ocupa la porción cóncava del aparato digestivo en forma de **U**. Cuando se retrae el lofóforo, la parte posterior del estómago se proyecta hacia atrás como un ciego. El estómago se extiende en dirección anterior, hasta un intestino tubular, o recto, que se prolonga anteriormente para abrirse en el ano localizado en el lado dorsal de la vaina tentacular. La faringe y la pared posterior del estómago se hallan revestidas de epitelio ciliado, mientras que el revestimiento del estómago y del intestino consiste en abundantes células glandulares. La pared del aparato digestivo en su totalidad se halla provista de fibras musculares.

Desde la boca, las partículas alimenticias pasan por la faringe y se reúnen en el esófago. De manera periódica, surgen ondas de contracción a lo largo del esófago, que llevan las partículas alimenticias allí reunidas al interior del estómago. En briozoarios marinos, dichas partículas se hallan incluidas en cuerdas mucosas en el interior del estómago donde son sometidas a giros rápidos por acción de los cilios anteriores. Según Ries (1936), las proteínas y almidones se digieren extracelularmente, mientras que la digestión de las grasas es intracelular. Las partículas no digeridas pasan al intestino, en el cual son moldeadas en forma de pequeñas bolas fecales y expulsadas cuando se produce protracción del lofóforo. En los filactolemados, las partículas alimenticias son sometidas a un movimiento de vaivén en el estómago, y la digestión es sin duda enteramente extracelular. El intestino puede desempeñar un papel en la absorción. En todos los briozoarios, el revestimiento epitelial del aparato digestivo es el lugar primario para el almacenamiento de reservas alimenticias.

Carecen los briozoarios de sistemas vascular sanguíneo, respiratorio o excretorio. La difusión

general de gases a través de la superficie corporal expuesta y el transporte de alimentos, gases, y desechos por el líquido celómico son suficientemente eficaces en animales de tamaño tan pequeño. El líquido celómico posee celomocitos, que engloban y almacenan materiales de desecho. Estos materiales son recogidos por células de los tentáculos y del estómago y dirigidos al exterior.

En los briozoarios marinos, el sistema nervioso está compuesto de una masa ganglionar situada en el lado dorsal de la faringe, a partir de la cual salen nervios para cada lado que rodean la faringe como un anillo nervioso (fig. 18-3). El ganglio y el anillo nervioso dan lugar a nervios destinados a cada uno de los tentáculos, a la vaina tentacular, al diafragma, y al aparato digestivo. En la pared corporal y en la vaina tentacular existe un plexo nervioso subepitelial. El sistema nervioso de los briozoarios dulceacuícolas es parecido, salvo que algunos ganglios dorsales voluminosos dan origen a dos grandes nervios ganglionares, llamados vías lofoforales, que se extienden por el interior de los brazos del lofóforo y se convierten en un anillo de epistoma cuando esta estructura existe; estas vías inervan a su vez los tentáculos. No existen en los briozoarios órganos de los sentidos especializados.

Reproducción. Todos los briozoarios de agua dulce y la mayor parte de las especies marinas son hermafroditas. Puede ocurrir producción simultánea de huevos y espermatozoos, y no es rara la tendencia a la protandria. Se observan uno o dos ovarios y uno a muchos testículos en forma de masas productoras de gametos cubiertas por peritoneo; estas masas hacen prominencia en el celoma. Los ovarios quedan situados en el extremo distal del animal y los testículos en el basal (fig. 18-3). En las especies dioicas, la colonia en su totalidad puede estar compuesta de zooide del mismo sexo, o de individuos masculinos y femeninos. No existen conductos genitales, y los huevos y espermatozoos se rompen en el celoma.

Algunas especies marinas dejan sus huevos directamente en el agua del mar. La gran mayoría de briozoarios incuban sus huevos utilizando para ello mecanismos diversos. Los huevos, siempre escasos en número, pueden ser incubados en el celoma, o en algunos géneros, como *Tendra*, pueden quedar retenidos en la membrana frontal, donde son conservados en su lugar por espinas en forma de arco. En *Bugula* y muchos otros gimnolemados, los huevos son incubados en una cámara externa especial llamada ovicelo (fig. 18-9). La pared corporal en el extremo distal del zooide crece hacia afuera formando un gran casquete (el ovicelo). Una segunda evaginación más pequeña hace saliente en el espacio formado por el ovicelo. En el espacio entre las dos evaginaciones es incubado un solo huevo. La segunda evaginación, unida directamente al celoma, proporciona materiales alimenticios al huevo.

El método de incubación celómica es sin duda alguna frecuente. Los huevos entran de algún modo en invaginaciones especiales de la pared corporal, llamadas sacos embrionarios, que hacen saliente en el celoma. Semejantes sacos embrionarios son característicos de muchos briozoarios marinos y de todas las especies dulceacuícolas conocidas. En términos generales, el embrión aumenta de tamaño en el interior del saco embrionario a expensas de los otros órganos internos, que gradualmente degeneran. Los zooides que se

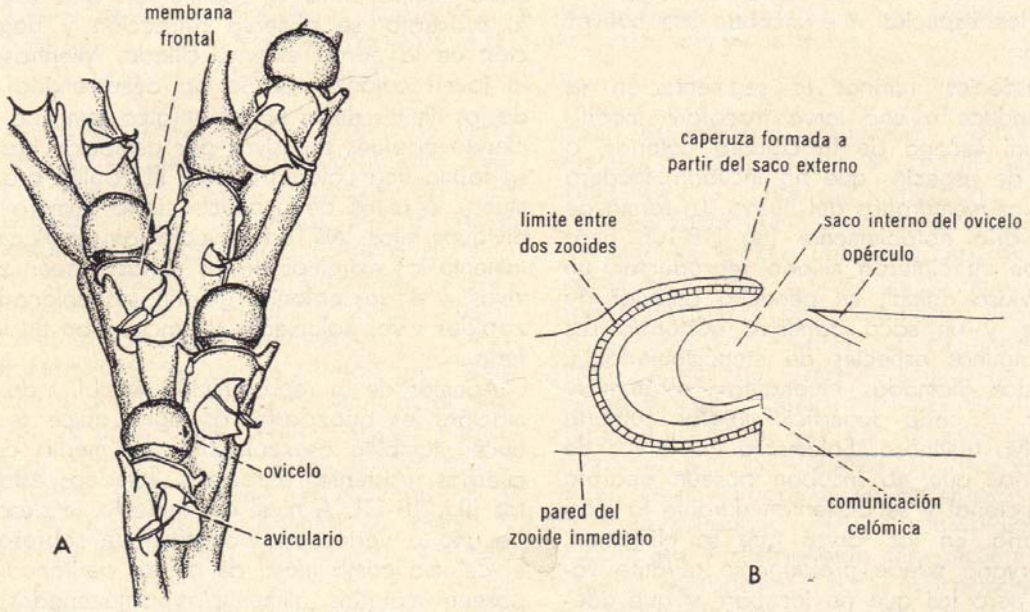


FIG. 18-9. A, Parte de una colonia de *Bugula* con ovicelos. (Según Maturo.) B, Ovicelo (corte sagital.) (Según Silén, tomado de Hyman.)

modifican notablemente durante el curso de la producción y maduración de los huevos son considerados individuos reproductores y contribuyen a la naturaleza polimórfica de la colonia.

Cuando los huevos son depositados en el agua del mar o incubados externamente, escapan del celoma por medio de una abertura especial en la región del lofóforo. Este celomóporo es unas veces una simple abertura, y otras se halla situado en el extremo de una proyección llamada órgano intertentacular (fig. 18-8, *A*). En *Bugula*, los huevos son fecundados en el celoma por espermatozoos producidos en el mismo zooide. La presencia simultánea de huevos y espermatozoos, y la falta de conocimiento relativa a la liberación de esos espermatozoos, condujo a muchos zoólogos a la creencia de que entre los briozoarios existía autofecundación. Silén, basándose en la genética, dudó de la existencia general de autofecundación, y sus estudios de *Electra* (1966) revelaron el mecanismo de la fecundación cruzada en este género. En la especie estudiada por Silén, los espermatozoos se desarrollaron antes de la maduración completa de los huevos, siendo depositados mediante dos tentáculos del lofóforo y diseminados en el agua del mar. Los espermatozoos liberados, cuando llegan a las corrientes alimenticias de otros individuos, se adhieren a las superficies tentaculares del lofóforo o ingresan en el órgano intertentacular. En el primer caso, los huevos son fecundados a medida que abandonan dicho órgano. En aquellas especies en que los espermatozoos entran al órgano intertentacular, esta estructura es el lugar de la fecundación. Silén sugiere que puede ocurrir un mecanismo similar de fecundación cruzada en otros briozoarios marinos y que el celomóporo puede ser el medio mediante el cual los espermatozoos llegan al celoma en las especies que incuban sus huevos internamente.

En las especies marinas la segmentación es radial y conduce a una larva trocófora modificada, la cual escapa de la cámara anterior, o en el caso de especies que no incuban, madura a partir de las membranas del huevo. La forma de las larvas varía notablemente (fig. 18-10), pero todas poseen un cinturón ciliado reproductor, un órgano nervioso apical, un penacho anterior de largos cilios, y un saco adhesivo posterior. Las larvas de algunas especies de ctenostomados y queilostomados, llamadas ciconautas, están muy comprimidas, y cada superficie lateral cubierta por una valva quitinosa. Solamente las larvas de los briozoarios que no incuban poseen aparato digestivo funcional y se alimentan durante la existencia larvaria. En las larvas que se alimentan, la etapa larvaria puede prolongarse durante varios meses, pero las que no incuban, y que además no se alimentan, viven una existencia larvaria muy breve, antes de sedimentar.

Durante la fase de sedimentación el saco adhesivo experimenta eversión y se fija por medio de secreciones al substrato. Las estructuras larvarias de la larva fijada o adherida experimentan retracción e histólisis, seguidas de la transformación de la larva en adulto. El primer zooide se llama ancéstrula y por gemación da lugar a otros varios zooides. Estos zooides, a su vez, producen nuevos individuos por gemación, y así por reproducción asexual subsiguiente se origina una nueva colonia que en forma gradual aumenta de tamaño. La gemación implica la separación de una parte del zooide progenitor por formación de particiones en la pared corporal que pueden ser precedidas de evaginación de dicha pared en el progenitor en esta región. La nueva cámara se evagina ya antes o después de su formación y se desarrolla un nuevo zooide a partir del ectodermo y peritoneo de la pared corporal. El tipo exacto de gemación determina la modalidad de crecimiento de la colonia.

En la forma dendrítica erguida *Bugula*, el crecimiento ocurre en los extremos de cada rama (Schneider, 1963). En esta especie las yemas apicales dan origen continuamente a nuevos zooides, cada uno de los cuales se separa de la yema apical terminal permanente mediante una placa transversal. Las yemas apicales presentan fototropismo positivo y las rizoides negativo.

El desarrollo en los filactolemados dulceacuícolas tiene lugar en el interior de un saco embrionario que hace saliente en el celoma. Dicho desarrollo conduce a la formación de un saco quístico, que progresa hasta la formación de uno o más zooides por gemación. Esta "larva" o joven colonia ciliada es liberada de la colonia parenteral, y nada de un lado para otro durante un corto tiempo antes de sedimentar. Una vez fijada al substrato, se observa retracción y degeneración de la pared externa ciliada. Mientras tanto, la joven colonia que se ha desarrollado dentro de los límites de la pared quística continúa produciendo zooides sucesivos por gemación hasta que se forma una colonia adulta. El zooide progenitor muere después de producir cierto número de individuos hijos. Así, en las colonias ramificadas solamente los extremos de las ramas poseen zooides vivos; y en las colonias gelatinosas aplanadas, los zooides vivos solamente se encuentran en la periferia.

Además de la reproducción sexual y de la gemación, los briozoarios de agua dulce se reproducen también asexualmente por medio de unos cuerpos resistentes especiales llamados estatoblastos (fig. 18-11). A nivel del funículo se desarrollan de uno a varios estatoblastos que sobresalen en el celoma como masa de celdas peritoneales que poseen materias alimenticias almacenadas, y de celdas epidérmicas que han emigrado al lugar de la formación del estatoblasto. Después de orga-

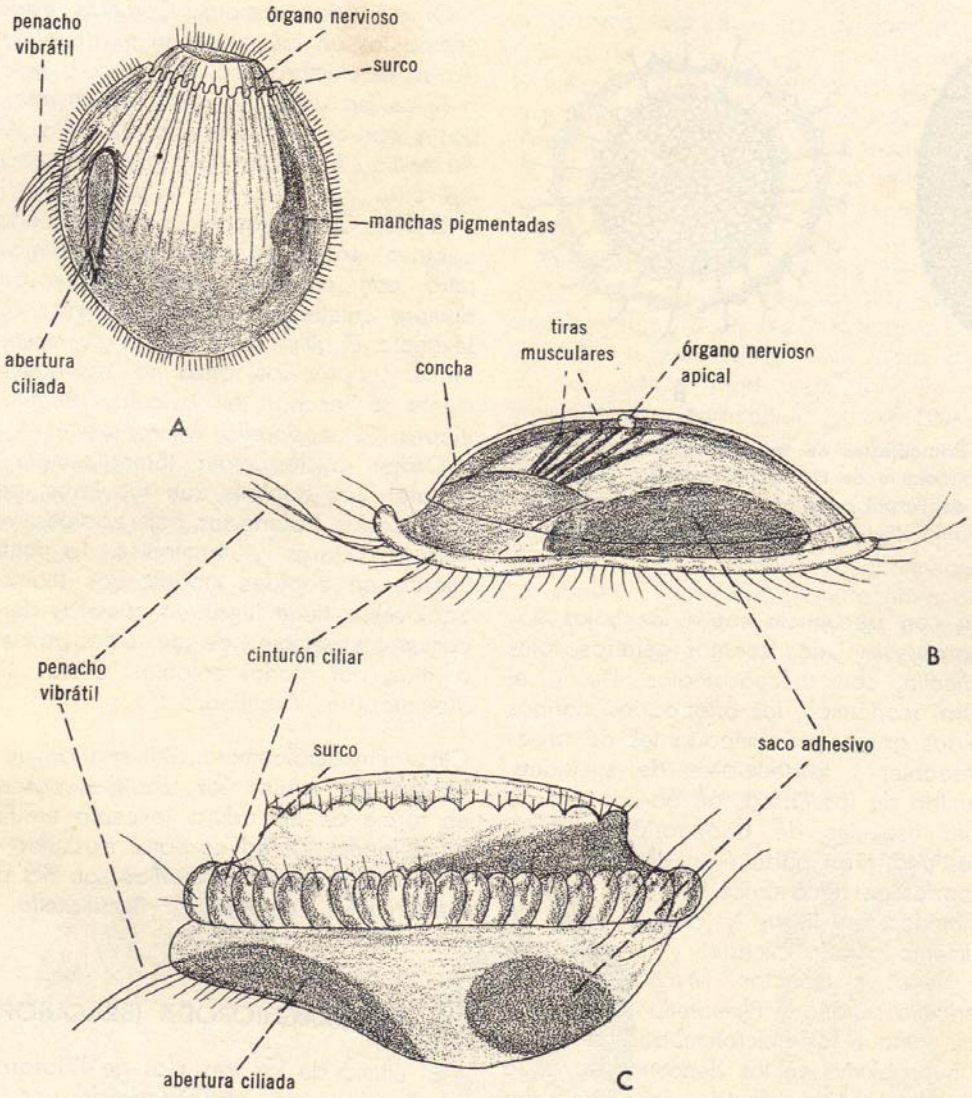


FIG. 18-10. Larvas de briozoario. A, *Bugula*. (Según Cavel, tomado de Hyman.) B, Larva cifonauta de *Flustrellidra hispida*. C, *Alcyonidium mytili*. (B y C, según Barrois, tomado de Hyman.)

nizarse en celdas como hemos visto, cada masa secreta una valva quitinosa superior y otra inferior que forman una cubierta protectora para las celdas internas. Como los anillos de las valvas se proyectan a menudo periféricamente en una extensión considerable, los estatoblastos suelen tener forma de discos. En verano y otoño se están formando continuamente estatoblastos.

La estructura y forma de los estatoblastos tiene importancia indudable en la taxonomía de los briozoarios de agua dulce. Algunos tipos de estatoblastos se adhieren a la colonia progenitora o caen al fondo; otros poseen espacios aéreos y flotan. Estos estatoblastos flotantes se hallan a veces armados de ganchos alrededor de sus bordes.

Los estatoblastos permanecen en estado inactivo durante periodos de duración variable, en cuyo curso se diseminan a considerables distancias por medio de animales, vegetación flotante, u otros agentes, siendo capaces de resistir desecación o congelación. Cuando las condiciones ambientales son favorables, como en primavera, tiene lugar la germinación, las dos valvas se separan, y se desarrolla un zooide a partir de la masa interna de celdas. El número de estatoblastos producido por un briozoario dulceacuícola es enorme. Brown (1933) informó de restos de valvas de estatoblastos de treinta a ciento veinte centímetros de anchura en las costas del Lago Douglas en Michigan, y calculó que las colonias de *Plumatella repens* en un metro cuadrado de vegetación del litoral del lago producen 800 000 estatoblastos.

Ecología y distribución. Se encuentran gimnolemados en todos los mares del mundo y son los animales sésiles más frecuentes de las aguas costeras. Se adhieren a cualquier substrato firme, y unas pocas especies, como *Membranipora tuber-*

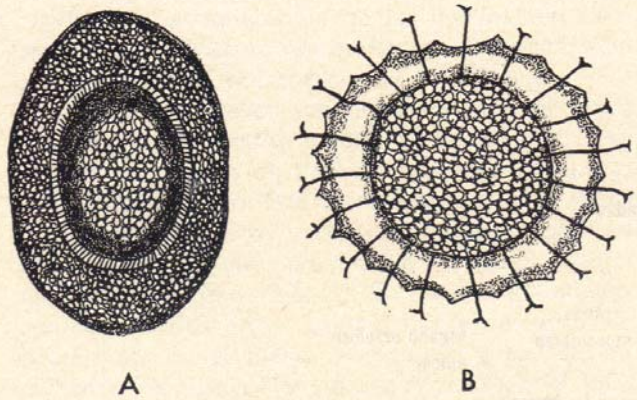


FIG. 18-11. Estatoblastos de briozoarios de agua dulce. *A*, Estatoblasto flotante de *Hyalinella punctata*. (Según Rogick, tomado de Pennak.) *B*, Estatoblasto con ganchos de *Cristatella mucedo*. (Según Allman, tomado de Rogick.)

culata, viven con frecuencia sobre las hojas flotantes de *Sargassum*. Unos cuantos géneros, tales como *Paludicella*, son dulceacuícolas. Desde el punto de vista económico, los briozoarios marinos son uno de los grupos más importantes de organismos indeseables y productores de suciedad. Se han obtenido de los cascos de barcos más de ciento treinta especies de briozoarios marinos, de las cuales una gran parte eran de *Bugula*.

Los briozoarios de agua dulce se hallan ampliamente distribuidos en lagos y arroyos que no poseen sedimento o lodo excesivo y que son suficientemente ricos en plancton. Muchas especies, como *Fredericella sultana* y *Plumatella repens*, son cosmopolitas. Aunque los filactolemados fueron en un tiempo un problema en los depósitos de agua y en la purificación de plantas, estos animales poseen menor importancia económica en la actualidad.

Los briozoarios marinos aparecieron en el periodo ordovícico y fueron muy abundantes en la era mesozoica. Se han descrito unas quince mil especies fósiles, pero para algunos especialistas este número quizá sea excesivo. Es muy probable que los briozoarios sean más abundantes y diversificados hoy que en cualquier otra época del pasado. De las dos clases de briozoarios vivientes, los filactolemados se consideran más primitivos. Se estiman como caracteres primitivos la localización anterior del orificio, el lofóforo en forma de herradura, la presencia de un protostoma y la colonia no polimórfica.

RESUMEN SISTEMATIZADO DEL FILO BRYOZOA

Clase Gymnolaemata. Briozoarios marinos primariamente, con colonias polimórficas. Los zooides poseen lofóforo circular; no se observa en estos animales epistoma, ni músculos de la pared corporal.

Orden Ctenostomata. Colonias estoloníferas o compactas en las cuales el exosqueleto no calcificado es membranoso, quitinoso, o gelatinoso. Los orificios próximos no son visiblemente redondeados y carecen de opérculo. *Amathia, Alcyonidium, Aeverillia, Bowerbankia;* y el dulceacuícola *Paludicella*.

Orden Cheilostomata. Colonias compuestas de zooides en forma de caja próximos entre sí, pero con paredes separadas. Exosqueleto casi siempre calcificado. Orificio provisto de opérculo (excepto *Bugula*). Unas veces se observan avicularios y vibráculos, otras no. Los huevos generalmente se incuban en ovicelos. *Bugula, Membranipora, Schizoporella, Microporella*.

Orden Cyclostomata (Stenolaemata o Stenostomata). Los zooides son tubulares, con paredes calcificadas fusionadas con zooides vecinos; orificios circulares y terminales. La incubación es interna en zooides modificados (llamados gonozooides) o tiene lugar en cámaras de incubación comunes especiales, de las cuales puede haber una o más por cada colonia. *Crisia, Lichenopora, Stomatopora, Tubulipora*.

Clase Phylactolaemata. Briozoarios de agua dulce en los cuales los zooides poseen lofóforo en forma de herradura (excepto en *Fredericella*), un epistoma, pared corporal muscular, y zooecios no calcificados. Las colonias son no polimórficas. *Fredericella, Plumatella, Pectinatella, Lophopus, Cristatella*.

FILO BRACHIOPODA (BRAQUIOPODOS)

El último de los tres filos de lofoforados, llamado Brachiopoda, está integrado por las conchas denominadas lámpara. Estos animales parecen moluscos bivalvos porque poseen un manto y concha calcárea de dos valvas que se aproximan en tamaño a las de los moluscos. De hecho, el filo no fue separado del de los moluscos hasta mediados del siglo xix. Sin embargo, el parecido con los moluscos es superficial, ya que en los braquiópodos las dos valvas circundan el cuerpo dorsal y ventralmente en lugar de lateralmente, y la valva ventral es típicamente más grande que la dorsal (fig. 18-12, *A* y *B*). Sin embargo, la valva ventral suele adherirse al substrato directamente o por medio de un tallo en forma de cordón (fig. 18-12, *C*). Los lóbulos del manto secretan la concha y encierran el lofóforo.

Todos los braquiópodos son marinos, y muy pocas especies se encuentran a profundidades superiores al borde de la plataforma continental. Casi todas las especies viven adheridas a rocas o a otros substratos firmes, pero algunas formas, como *Lingula*, pasan su existencia en galerías verticales excavadas en la arena y lodo de las profundidades (fig. 18-12, *D*).

Las 260 especies, aproximadamente, de braquiópodos vivos son únicamente una parte de las 30 000 especies fósiles descritas que florecieron en los mares de las eras paleozoica y mesozoica. El filo apareció en el periodo cámbrico y alcanzó su apogeo de desarrollo evolutivo durante el ordovícico. Después de la era mesozoica, el grupo entró en rápida decadencia, su número disminuyó hasta el existente en la actualidad, y entró probablemente en el camino de su desaparición definitiva. El género *Lingula* (pero ninguna de las especies actualmente vivas) se remonta a una época con toda probabilidad anterior al periodo ordovícico.

Anatomía externa. Cada una de las dos valvas es bilateralmente simétrica y casi siempre convexa. La más pequeña dorsal se adapta sobre la más voluminosa ventral, cuyo vértice en algunos grupos está dirigido hacia afuera, atrás y arriba como un pico o boquilla, parecida a una lámpara romana, de aquí el origen del nombre *concha lámpara* (fig. 18-12, *B*). En los lingúlidos excavadores, las valvas son aplanadas y de tamaño casi igual. Dichas valvas pueden estar ornamentadas con líneas concéntricas de crecimiento y una superficie formando reborde, canales o espinas. El color de las conchas en la mayor parte de los braquiópodos vivos es amarillo o gris perla, pero en algunas especies es anaranjado o rojo.

Las dos valvas se articulan entre sí a lo largo de la línea posterior de contacto, llamada línea de charnela (fig. 18-12, *A*), y la naturaleza de la articulación constituye la base para dividir el filo en dos clases: Inarticulata y Articulata. En los braquiópodos inarticulados, como *Lingula* y *Glottidia*, las dos valvas están unidas solamente por músculos, y pueden abrirse muy ampliamente.

Por otra parte, en los braquiópodos articulados, las valvas son portadoras de prolongaciones de engranaje que restringen notablemente el grado de abertura. A lo largo de la línea de charnela, la valva ventral lleva un par de dientes en gozne que se adaptan a los alveolos opuestos situados

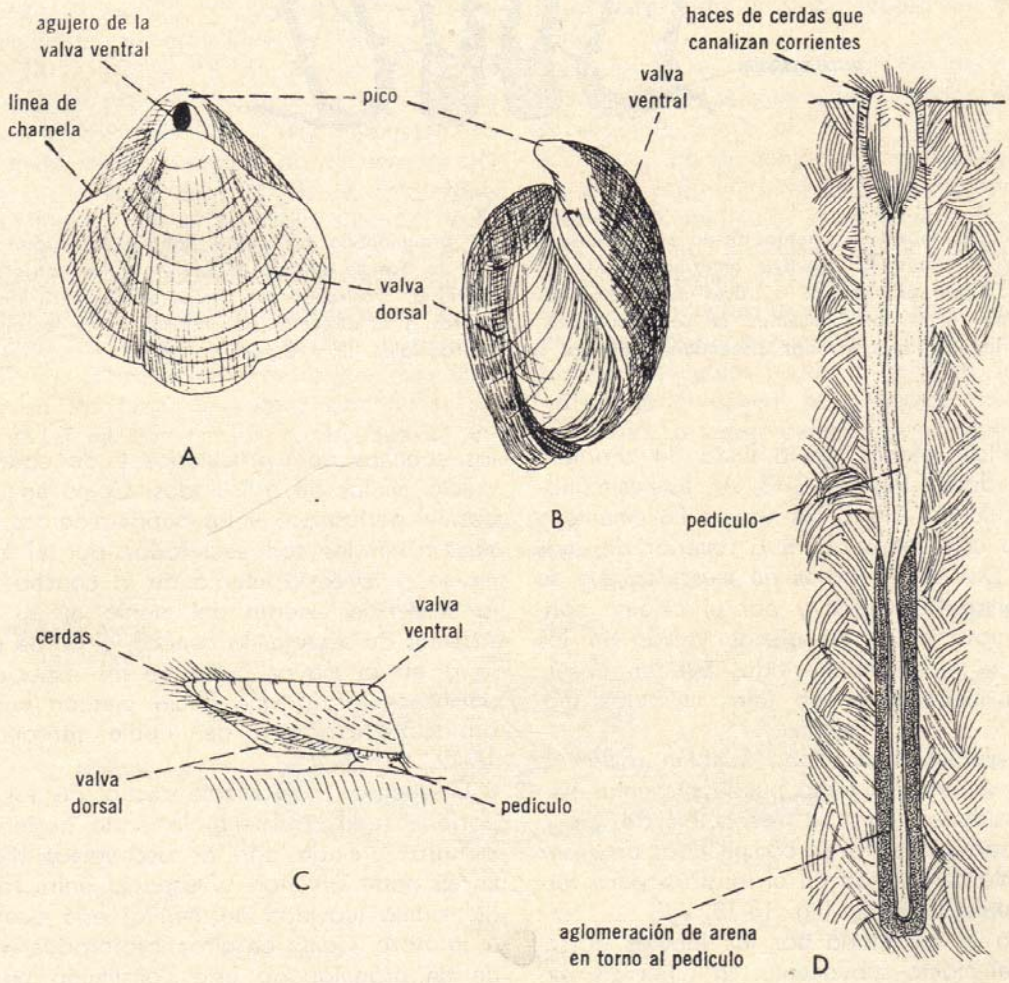


FIG. 18-12. A, Braquiópodo articulado, *Hemithyris* (vista dorsal). B, *Hemithyris* (vista lateral). (Ambas según Blachmann, tomado de Hyman.) C, *Discinisca* adherida al substrato (vista lateral). (Según Morse, tomado de Hyman.) D, El inarticulado, *Lingula*, en posición alimenticia en el interior de su madriguera. (Según Francois, tomado de Hyman.)

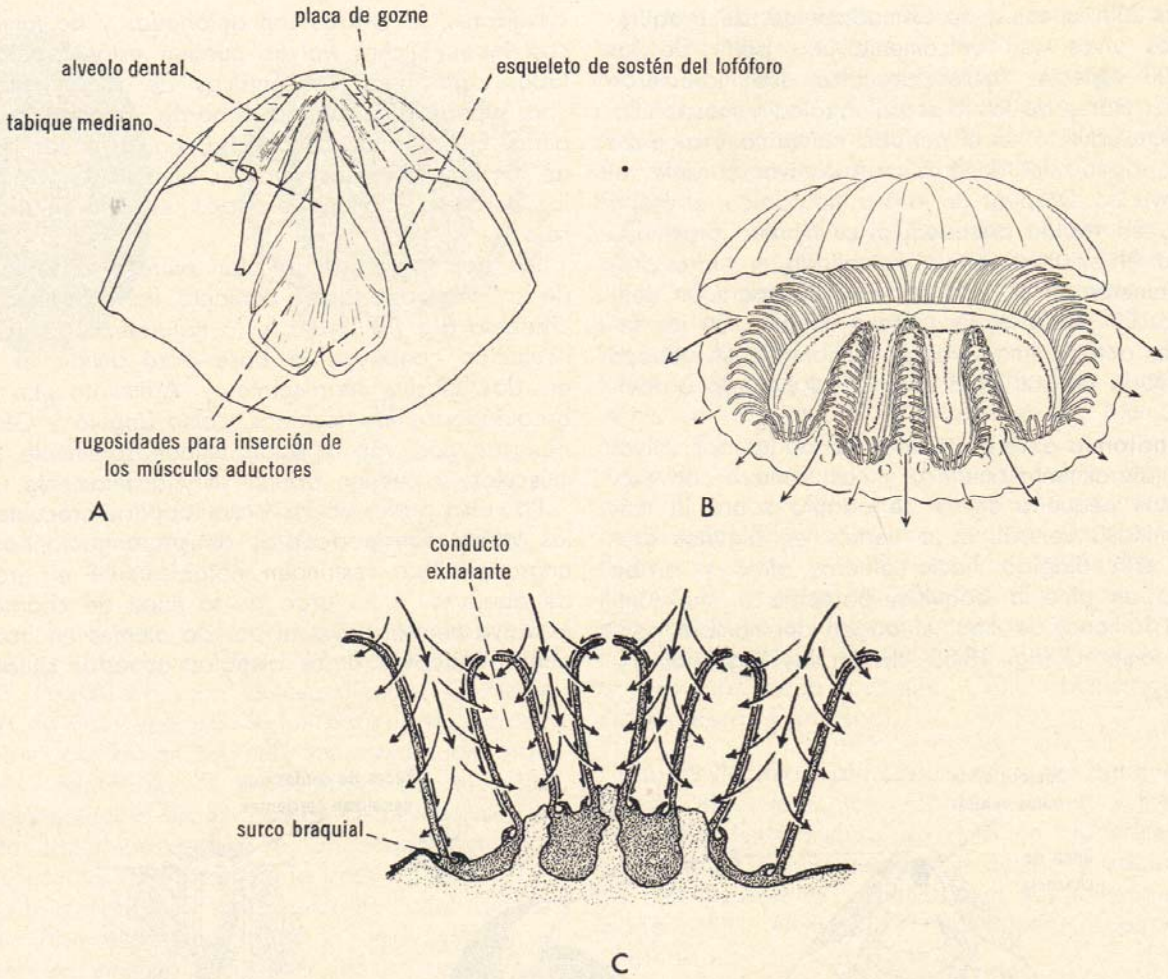


FIG. 18-13. A, Superficie interna de la valva dorsal de un braquiópodo articulado. (Según Davidson, tomado de Hyman.) B, Vista desde la abertura anterior de *Megathyris*, en la que se aprecia el lofóforo y las corrientes acuosas exhalantes. C, Corte esquemático a través del lofóforo de *Megathyris*, mostrando las corrientes de agua (flechas grandes) que pasan entre los filamentos en los conductos exhalantes, y la dirección del movimiento de los cilios (flechas pequeñas) portadores de partículas alimenticias para los surcos braquiales. (B y C, según Atkins.)

en la superficie inferior de la línea de charnela de la valva dorsal (figura 18-13, *A*). Este mecanismo de articulación cierra las valvas firmemente y permite sólo una ligera abertura anterior de unos 10 grados. Dos o tres pares de músculos que se extienden entre las valvas y por el celoma controlan los movimientos de dichas valvas en los articulados; y en los inarticulados pueden observarse hasta cinco pares de tales músculos (fig. 18-14).

La valva dorsal proporciona también sostén al lofóforo; su superficie interna puede presentar surcos y rugosidades para la recepción de dicho lofóforo, o ser portadora de complicados procesos que realmente se insertan en el lofóforo para formar un esqueleto interno (fig. 18-13, *A*).

La concha es secretada por los lóbulos dorsal y ventral del manto subyacente. La superficie externa de la concha está cubierta por un periostraco quitinoso debajo del cual se observan capas minerales, principalmente de fosfato de calcio en las conchas de inarticulados y de carbonato de calcio en las de articulados. Como en los moluscos, el periostraco y las capas externas de depósitos minerales son secretadas por el borde del manto, y la capa interna de la concha lo es por la superficie externa del manto en su totalidad. Además de secretar la concha, el borde del manto lleva en la mayor parte de los especies cerdas quitinosas largas que quizá ejerzan una función protectora o quizá de índole sensorial (figura 18-12, *C*).

El cuerpo propiamente dicho de los braquiópodos ocupa solamente la parte posterior de la cámara formada por las dos valvas (fig. 18-14). En la parte anterior, el espacio entre los lóbulos del manto (cavidad del manto) está ocupado por el lofóforo. Como en otros lofoforados, el lofóforo de un braquiópodo está constituido básicamente por una corona de tentáculos que rodea la boca, pero como medio para aumentar el área de superficie el borde del lofóforo está formado por

lóbulos o ramas anteriores, que pueden estar enrolladas (fig. 18-13, *B*). En los brazos pueden advertirse una o dos hileras de tentáculos. El borde portador de los tentáculos se halla flanqueado por un surco braquial en su base. Dicho surco conduce partículas alimenticias y se continúa con los bordes mediales de la boca.

La mayor parte de los braquiópodos se fijan al substrato por una prolongación cilíndrica de la pared corporal ventral llamada pedículo. Dicho pedículo en los lingúlidos inarticulados (*Lingula* y *Glottidia*) es largo, provisto de músculos, y surge de la parte posterior del animal entre las dos valvas (fig. 18-12, *D*). Los lingúlidos viven en galerías verticales excavadas en la arena y el lodo. Los extremos anteriores de las valvas se hallan dirigidos hacia la abertura de la galería, y los pedículos se extienden hacia abajo, al fondo de la excavación y se encajan en la arena. Cuando el animal se alimenta, las valvas abiertas se hallan parcialmente extendidas a nivel de la abertura en hendidura de la galería; cuando se les hostiga, el pedículo se contrae y empuja al animal hacia abajo al interior de su refugio.

El pedículo en la mayor parte de los demás braquiópodos es muy corto, carece de músculos, y está compuesto primariamente de tejido conectivo (figs. 18-12, *C*, y 18-14). Sin embargo, el pedículo sale ya de una muesca en la línea de charnela de la valva ventral, o por un agujero situado a nivel de la porción no incurvada del vértice de dicha valva (fig. 18-12, *A*). Esto significa, desde luego, que el pedículo sale del lado dorsal de la valva ventral, la cual se extiende posteriormente mucho más allá de la valva dorsal. Estos braquiópodos se fijan al substrato en forma invertida con las valvas en posición horizontal (fig. 18-12, *C*). El movimiento es mucho más limitado que en los lingúlidos, pero dos pares de músculos en el interior de las valvas que se insertan sobre los lados de la base del pedículo permiten la erección o flexión del animal sobre dicho pedículo (e incluso rotación hasta cierto grado). El extremo del pedículo se adhiere al substrato por medio de prolongaciones en forma de raíces o de cortas papilas.

Algunos braquiópodos de ambas clases, como *Crania* (Inarticulata) y *Lacazella* (Articulata), han perdido por completo el pedículo. Estas especies se fijan directamente al substrato por la superficie de la valva ventral y de esta forma se encuentran orientadas de manera normal con la valva dorsal hacia arriba.

Anatomía interna y fisiología. El epitelio externo de la pared corporal se halla adherido dorsal y ventralmente a la superficie externa de las valvas. Debajo del epitelio existe una capa de tejido conectivo, y donde el cuerpo se libera de la concha, cabe apreciar la presencia de una capa de fibras musculares longitudinales. Internamente la pared corporal está revestida de peritoneo. Como los lóbulos del manto son prolongaciones de la pared corporal anterior, cada uno de ellos está compuesto de una doble pared con celoma intermedio. La epidermis de la superficie interna expuesta de cada lóbulo del manto es ciliada.

El celoma es parecido al de los otros lofoforados. El mesoceloma anterior rodea el esófago y se extiende hasta el interior de los brazos del lofóforo y de los tentáculos; el metaceloma rodea los otros órganos internos y se prolonga hacia el interior del pedículo, cuando éste existe, y también al manto. Por fusión de las dos paredes del manto, el celoma del mismo ha quedado dividido en dos conductos separados. En el líquido celómico se observan celomocitos de diversos tipos, uno de los cuales posee hemeritrina.

Cuando el animal se alimenta, las válvulas se abren en su parte anterior para permitir el flujo

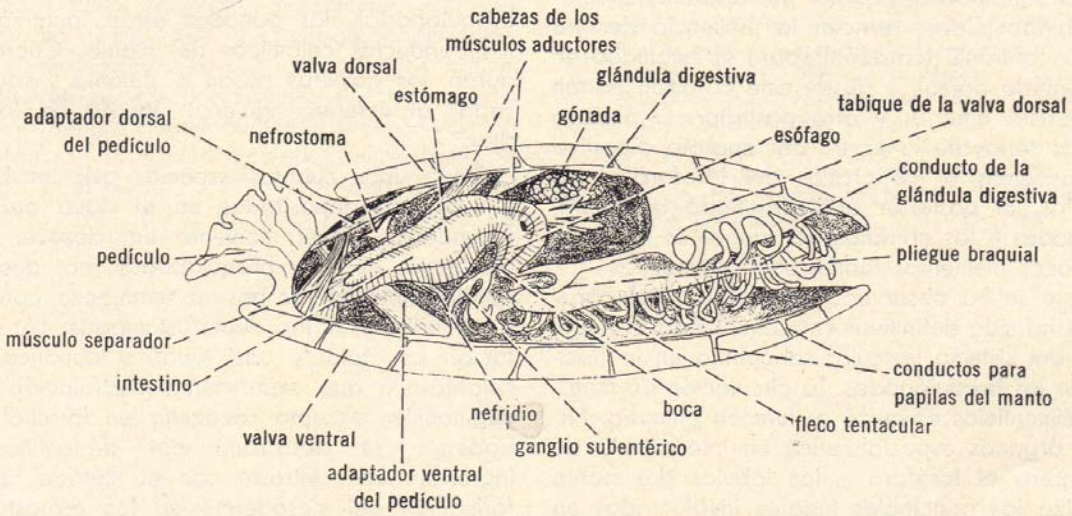


FIG. 18-14. Corte de un braquiópodo articulado. (Según Shipley, tomado de Hyman.)

de agua sobre el lofóforo. Los tentáculos se extienden hasta el borde de las valvas y se mantienen cerca de la dorsal. Series laterales de cilios tentaculares se mueven en ángulo recto a lo largo del eje de los tentáculos y crean corrientes de agua que entran por la abertura anterior. Estas corrientes pasan entre los filamentos y luego se desvían para dirigirse hacia afuera e incorporarse a los conductos exhalantes (fig. 18-13, *B*).

La superficie interna de los tentáculos que mira hacia el surco braquial en la base del lofóforo posee glándulas mucosas y serie de cilios frontales que se mueven en dirección proximal hacia el surco. El plancton, primariamente diatomeas en los braquiópodos no lingúlidos, es atrapado en el moco y conducido por los cilios frontales en dirección descendente hasta el surco braquial. Los cilios del surco transportan entonces las partículas alimenticias a la boca (fig. 18-13, *C*). Las partículas rechazadas son alejadas por medio de la corriente que fluye hacia afuera. Algunas especies pueden invertir la corriente de agua e incluso la dirección de los latidos de los cilios frontales cuando es demasiado grande la acumulación de partículas en el interior del lofóforo.

La boca se continúa con un esófago que se extiende dorsalmente y por una corta distancia hacia adelante antes de desviarse hacia atrás y unirse a un estómago dilatado (fig. 18-14), al cual rodea una glándula digestiva que se abre en la pared del estómago por medio de uno a tres conductos en cada lado. En los articulados, un intestino ciego se extiende posteriormente a partir del estómago, pero en los inarticulados el intestino comunica con el exterior por medio de un recto y un ano. Este último consiste en una abertura posterior media entre las valvas en *Crania;* en *Lingula* y otras, se abre en la cavidad del manto en el lado derecho. Según Chuang (1959), la digestión en *Lingula* es principalmente intracelular en el interior de la glándula digestiva.

Los braquiópodos poseen un aparato circulatorio abierto. Cabe apreciar la presencia de una vesícula contráctil (corazón) sobre el estómago en el mesenterio dorsal, y desde este corazón parten un conducto anterior y otro posterior. El primero riega los senos de la pared del aparato digestivo y envía ramas a los brazos del lofóforo y los tentáculos. El posterior está destinado al manto, las gónadas y los nefridios. La sangre es incolora, y los pocos elementos formes son celomocitos.

Aunque se ha observado contracción del corazón, no ha sido definitivamente dilucidado el papel exacto del sistema vascular sanguíneo en la fisiología de los braquiópodos. La circulación de materiales alimenticios es quizá su función primaria. No existen órganos especializados en intercambio de gases, pero el lofóforo y los lóbulos del manto son quizá los principales lugares involucrados en dicho intercambio. El transporte de oxígeno es probablemente proporcionado por el líquido celómico, ya que existe una circulación definida de dicho líquido a través de los conductos del manto, y este gas, al menos en parte, es llevado por la hemeritrina en los celomocitos.

Cabe observar en los braquiópodos uno o dos pares de metanefridios. Los nefrostomas se abren en el metaceloma a cada lado del extremo posterior del estómago, y los túbulos se extienden en dirección anterior para abrirse en la cavidad del manto por un nefridióporo situado posteriormente y a cada lado de la boca (fig. 18-14). El revestimiento de los nefridios es glandular y ciliado. Los celomocitos despliegan actividad en la ingestión de partículas de desecho, y tales células cargadas de partículas excrementicias, así como las partículas libres, son recogidas por el nefrostoma del líquido celómico y llevadas al exterior.

El centro nervioso de los braquiópodos (fig. 18-14) está formado por un anillo nervioso esofágico con un pequeño ganglio sobre su lado dorsal, y otro más voluminoso sobre el ventral. De los ganglios y de sus cordones conectivos parten nervios que se extienden en dirección anterior y posterior para inervar el lofóforo, los lóbulos del manto, y los músculos de las valvas. En los inarticulados, el sistema nervioso guarda relación muy estrecha con la epidermis, y en todos los braquiópodos existe probablemente un plexo nervioso subepidérmico.

Los únicos órganos especializados de los sentidos que se conocen son un par de estatocistos cerca de los músculos aductores anteriores en una especie japonesa de *Lingula*.

Reproducción y embriogenia. Con unas pocas excepciones, los braquiópodos son dioicos, y las gónadas, casi siempre en número de cuatro, son masas de gametos en desarrollo en el peritoneo del metaceloma (fig. 18-14). En casi todos los inarticulados, incluyendo *Lingula,* las gónadas se hallan situadas en el peritoneo de los mesenterios asociadas con las vísceras. En todos los demás braquiópodos, las gónadas están localizadas en los conductos celómicos del manto. Cuando maduran, los gametos pasan al celoma y son expulsados al exterior siguiendo la vía de los nefridios.

Salvo unas cuantas especies que incuban, los huevos son depositados en el agua del mar y fecundados en el momento del desove. La embriogenia de los braquiópodos ha despertado considerable interés por su semejanza con la correspondiente a los deuterostomados. La segmentación es radial y casi igual, y conduce a una celoblástula que experimenta gastrulación por invaginación, excepto *Lacazella* en la cual el endodermo se desarrolla por deslaminación o ingresión. En contraste con el método típico de formación del mesodermo en los protostomados, el mesodermo en los braquiópodos parece ser

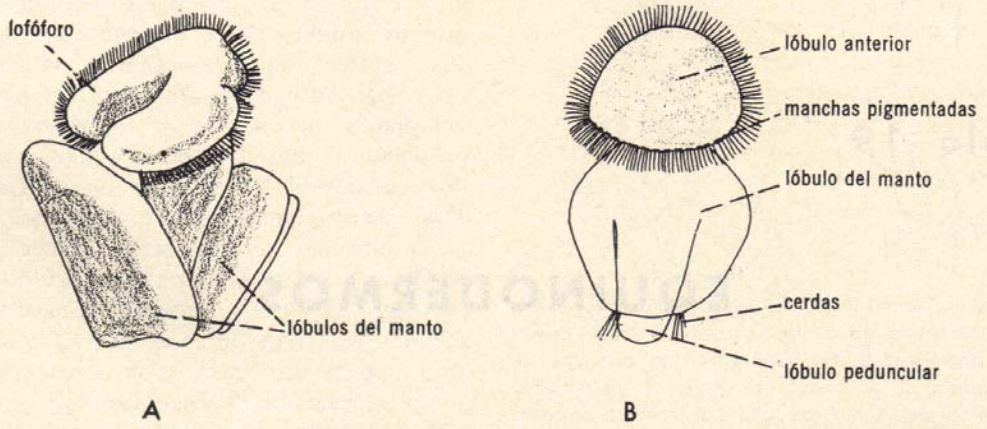


FIG. 18-15. A, Larva del inarticulado, *Lingula*. (Según Yatsu, tomado de Hyman.) *B*, Larva del articulado, *Terebratella inconspicua*. (Según Percival, tomado de Hyman.)

enterocélico, esto es, que se origina a partir del arquenteron. Las masas de células mesodérmicas pueden experimentar proliferación lateralmente desde el arquenteron, como en *Lingula*, y formar más tarde una cavidad celómica interna; o también puede originarse el mesodermo por embolsamientos para formar el arquenteron. En *Terebratulina*, el extremo anterior del arquenteron se separa como saco celómico primordial, y subsecuentemente se divide. Este método de formación del celoma se observa en muchos de los equinodermos.

Por último, el embrión se desarrolla convirtiéndose en larva que se alimenta y nada libremente. La larva de los inarticulados parece un braquiópodo diminuto (fig. 18-15, *A*). El par de lóbulos del manto y las valvas de la larva encierran el cuerpo y el lofóforo ciliado, el cual actúa como órgano locomotor de la larva. El pedículo está enrollado en la parte posterior de la cavidad del manto. A medida que se forma concha adicional, la larva se torna más pesada y se sumerge en el fondo. En *Lingula* no existe metamorfosis; el pedículo se fija al substrato, y el braquiópodo joven adopta existencia adulta. Las larvas de los articulados difieren de las precedentes en que poseen un lóbulo anterior ciliado que representa al cuerpo y al lofóforo, un lóbulo posterior que forma el pedículo, y un lóbulo del manto que se dirige hacia atrás (fig. 18-15, *B*). En *Terebratulina*, las larvas sedimentan después de una corta existencia de nado libre de unas 24 a 30 horas, y entonces experimentan metamorfosis. El lóbulo del manto invierte su posición y comienza la secreción de las valvas, y las estructuras adultas se desarrollan a partir de sus precursoras larvarias.

BIBLIOGRAFIA

Chuang, S. H.: Structure and function of the alimentary canal in *Lingula unguis*. Proc. Zool. Soc. London, 132:293-311, 1959.

Hyman, L. H.: The Invertebrates. Vol. 5. Smaller Coelomate Groups. McGraw-Hill, New York, pp. 228-609. (An excellent general treatment of the lophophorate phyla. An extensive bibliography.), 1959.

MacGinitie, G. E. y MacGinitie, N.: Natural History of Marine Animals. McGraw-Hill, New York, 1967.

Pennak, R. W.: Fresh-water Invertebrates of the United States. Ronald Press, New York, pp. 256-277. (A general discussion of the fresh-water bryozoans and key to the species of the United States.), 1953.

Rogick, M. D.: Bryozoa. *En* W. T. Edmondson (dir.): Ward and Whipple's Freshwater Biology. 2a. ed. John Wiley, New York, pp. 495-507, 1959.

Schneider, D.: Normal and phototropic growth reactions in the marine bryozoan *Bugula avicularia*. *En* E. C. Dougherty (dir.): The Lower Metazoa. University of California Press, Berkeley, pp. 357-371, 1963.

Shipley, A. E.: Brachiopods (Recent). *En* S. F. Harmer and A. E. Shipley (dir.): The Cambridge Natural History, Vol. 3. Macmillan, New York. pp. 463-488, 1927.

Silen, L.: On the fertilization problem in the gymnolaematous Bryozoa. Ophelia, 3:113-140, 1966.

Capítulo 19

EQUINODERMOS

Los miembros del filo Echinodermata figuran entre los invertebrados marinos más conocidos y algunas formas como las estrellas de mar se han convertido virtualmente en símbolo de la vida marina. Posee este filo unas 5 300 especies conocidas y constituye el único grupo importante de invertebrados deuterostomados.

Los equinodermos son exclusivamente marinos y residen en las profundidades. Todos son animales relativamente grandes, ya que los más pequeños tienen más de un centímetro de diámetro. La característica más notable del grupo es su simetría radial pentámera, esto es, que el cuerpo puede dividirse en cinco partes dispuestas alrededor de un eje central. Sin embargo, esta simetría radial ha derivado secundariamente de una forma ancestral bilateral, y los equinodermos no guardan en modo alguno relación con los otros tres filos de radiados, esponjas, celentéreos y ctenóforos. Además, los equinodermos son animales celomados auténticos que poseen un nivel de estructura mucho más elevado que el de otros grupos de radiados.

Constituye también característica de todos los equinodermos la presencia de un esqueleto interno, compuesto de osículos calcáreos, que pueden articularse entre sí, como en las estrellas de mar y estrellas frágiles, o fusionarse para formar una concha esquelética rígida, como en los erizos de mar y en otros erizos más pequeños. En su forma típica el esqueleto posee tubérculos o espinas que se proyectan dando a la superficie corporal un aspecto rugoso o espinoso, de aquí el nombre de equinodermo, que quiere decir piel espinosa.

El rasgo más distintivo de los equinodermos es la presencia de un sistema peculiar de canales celómicos y apéndices superficiales que incluyen el sistema vascular acuífero, o sistema ambulacral, que por otra parte no se encuentra en ningún otro tipo de animales. En etapas primitivas, el sistema vascular acuífero probablemente tuvo por función recoger y transportar alimentos, pero en la mayor parte de equinodermos ha asumido una función locomotora.

Poseen los equinodermos un celoma espacioso en el cual se halla suspendido un aparato digestivo bien desarrollado; carecen estos animales de sistema excretorio, y las estructuras para intercambio de gases varían notablemente de un grupo a otro y parecen originarse con independencia en las diferentes clases. Todos los miembros del filo son dioicos. Las vías reproductoras son muy sencillas, pues no existe copulación, y la fecundación es externa en el agua del mar.

Los huevos son típicamente homolécitos, y la embriogenia temprana es relativamente uniforme para todo el filo mostrando los caracteres básicos del desarrollo deuterostomado. En oposición a lo observado en los protostomados, la segmentación en los equinodermos es radial e indeterminada en lugar de espiral y determinada (fig. 3-3).

A medida que progresa la segmentación, las blastómeras disminuyen de tamaño, aparece una cavidad segmentaria en la parte media de la masa de células, y por último se forma una blástula con un gran blastocele. Se produce la gastrulación primariamente por invaginación formando un arquenteron tubular, estrecho (intestino primitivo). El arquenteron crece hacia adelante y al final se une con el estomodeo anterior, el cual formará la boca. El blastoporo persiste como ano larvario. Así, el origen de la boca en relación con el blastoporo es diferente de lo observado en los protostomados. En los deuterostomados, el ano deriva del blastoporo, o se forma secundariamente cerca del blastoporo ocluido. La boca se forma como una abertura secundaria (deuterostoma —segunda boca) en el extremo opuesto del blastoporo.

Antes de la formación de la boca, el extremo distal en progresión del arquenteron prolifera en forma de mesénquima en el blastocele y entonces, primitivamente al menos, da lugar a dos bolsas laterales que finalmente se separan del arquenteron (fig. 19-30, *A*). Las cavidades de las bolsas representan la futura cavidad celómica, y las célu-

las que componen la pared de las bolsas se convierten en mesodermo. El arquenteron residual se transforma en el endodermo del intestino. Así, el mesodermo de los deuterostomados deriva del enterocele, esto es, el mesodermo se origina por evaginaciones (embolsamientos) del arquenteron, y no aparece hasta después de la gastrulación. Además, el celoma aparece más o menos simultáneamente con la formación del mesodermo. El número de bolsas formadas varía en los diferentes grupos de deuterostomados.

Primitivamente, en los equinodermos, las dos bolsas originales, una a cada lado, dan origen cada una de ellas por subdivisión o evaginación a vesículas celómicas dispuestas una detrás de otra, y llamadas respectivamente axoceloma, hidroceloma y somatoceloma. Estas vesículas celómicas corresponden a las estructuras equivalentes y apareadas protoceloma, mesoceloma y metaceloma de los lofoforados y de otros celomados oligómeros. Los dos somatocelomas cubren por encima y por debajo el intestino para formar los mesenterios intestinales. El axoceloma izquierdo se abre dorsalmente por un poro llamado hidroporo. Este plan primitivo y algo hipotético de las vesículas celómicas se modifica en forma notable durante el desarrollo de los equinodermos existentes. Sin embargo, este plan es base para comprender el origen y disposición de las vesículas celómicas en las diferentes clases que vamos a estudiar.

La gástrula se desarrolla rápidamente convirtiéndose en larva de nado libre (figs. 19-12 y 19-13, *A*). La característica más notable de la larva de los equinodermos es su simetría bilateral, en contraste neto con la simetría radial del adulto. En torno a la superficie de la larva se aprecia un número variable de bandas ciliadas locomotoras. Existe un aparato digestivo funcional completo con un gran estomodeo ciliado, esófago, estómago, intestino y ano. El alimento se obtiene a partir de la corriente de agua producida por los cilios del estomodeo. Más tarde, el desarrollo larvario en la mayor parte de los equinodermos implica la formación de prolongaciones finas cortas o largas (brazos) de la pared corporal, y la naturaleza y posición de estos brazos, o la falta de ellos distingue las larvas de las diferentes clases de equinodermos. Los brazos desaparecen más tarde en el curso del desarrollo y no son equivalentes a los de algunos equinodermos adultos, como las estrellas de mar y las llamadas frágiles.

Después de una existencia planctónica de nado libre, la larva bilateral experimenta metamorfosis durante la cual surge la simetría radial característica del adulto.

Evolución de la simetría de los equinodermos. Se cree que estos animales tuvieron su origen en un antecesor celomado bilateral y con libertad de movimientos. La condición bilateral quizá esté representada en la larva del equinodermo.

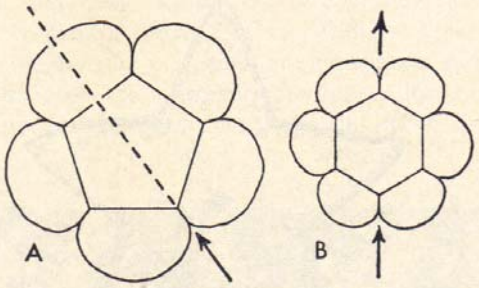


FIG. 19-1. *A*, Esquema de simetría radial pentámera que implica cinco osículos. El plano de sutura entre cualquiera de dos osículos no se halla nunca localizado directamente enfrente de un plano de sutura en la pared opuesta. *B*, Esquema de simetría radial hexámera que implica seis osículos. Nótese que todo plano de sutura se halla localizado directamente enfrente de un plano de sutura sobre la pared opuesta. (Basado en los puntos de vista de Nichols, 1967.)

Algunos individuos de semejante forma ancestral quizá se hayan adherido al fondo y adoptado un modo sésil de vida. Como en otros muchos grupos de animales, tal existencia sésil produjo un cambio hacia una simetría radial más adaptativa (fig. 19-51, *C*). La fijación es muy probable que se produjera a nivel del extremo anterior del animal. Basados en la metamorfosis de los equinodermos que actualmente viven, el cambio de simetría implicó una rotación de 90 grados del animal en el sentido de las agujas del reloj, de manera que el lado izquierdo se convirtió en superior (oral) y el derecho en inferior (aboral). En forma simultánea, la boca se desplazó hacia el lado izquierdo original, ahora superior. El protoceloma derecho (axoceloma) y el mesoceloma (hidroceloma) degeneraron.

Durante el curso de estos cambios, el esqueleto de los equinodermos probablemente evolucionó como estructura de sostén y protectora para el animal sésil. Nichols (1966) postuló que la forma pentámera de la simetría radial tuvo su origen en conjunción con el esqueleto. Los planos de sutura, línea de unión entre dos placas esqueléticas, representan un punto débil en la pared del cuerpo desde el punto de vista estructural, y hubiera representado una ventaja para el animal no haber tenido dos de tales planos de sutura opuestos entre sí. Podría alcanzarse esta ventaja solamente por un número impar de osículos formando la circunferencia de la pared corporal. El número mínimo sería de cinco si el animal fuera verdaderamente radiado (fig. 19-1). En este punto, tenemos, pues, un equinodermo sésil y radiado. Constituyen ejemplo de esta etapa de la evolución de la simetría de los equinodermos algunos grupos ya desaparecidos, así como ciertos crinoideos vivientes, o lirios de mar.

Después de alcanzar una simetría radiada, algunos de estos equinodermos sésiles perdieron su

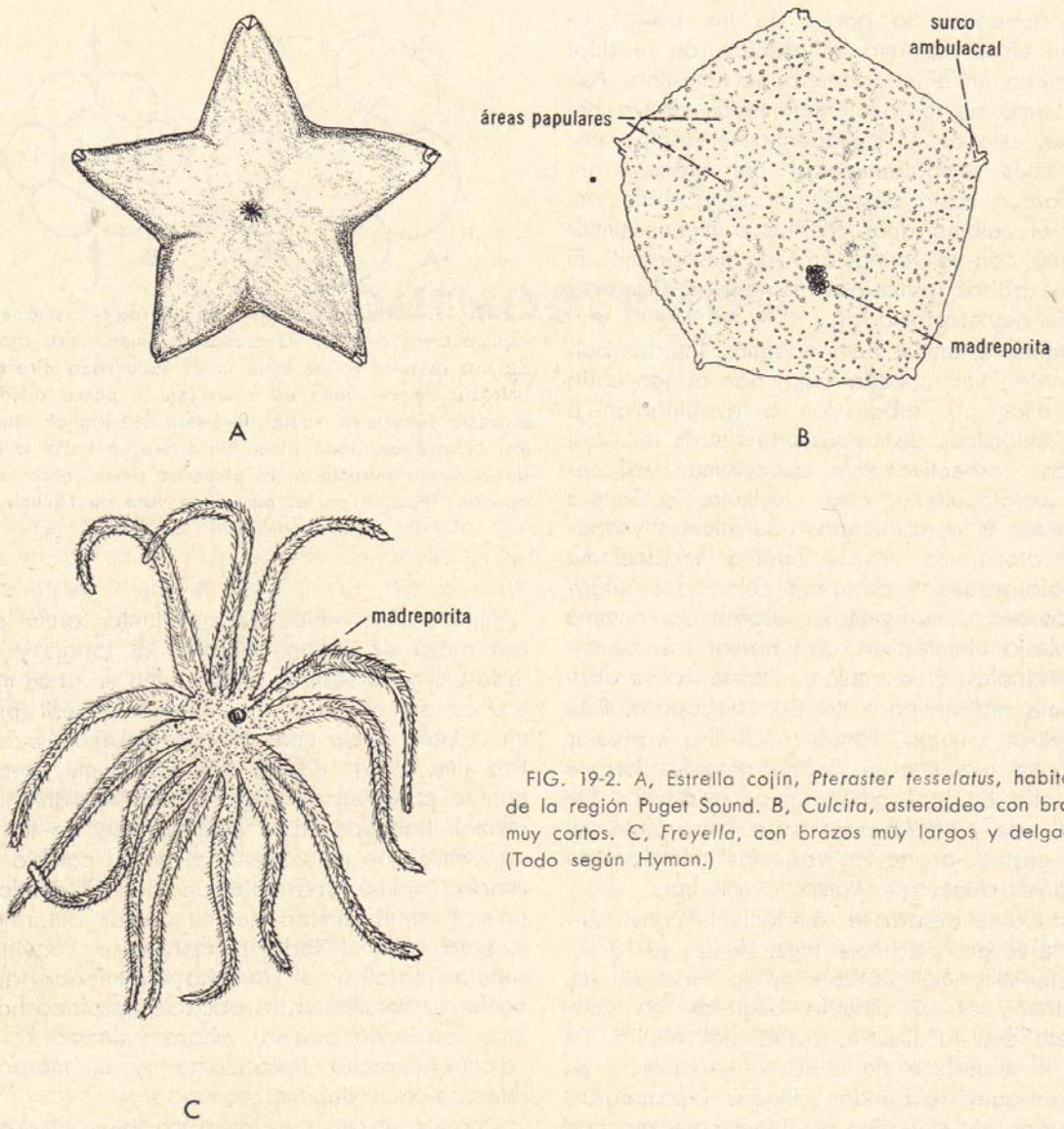


FIG. 19-2. A, Estrella cojín, *Pteraster tesselatus*, habitante de la región Puget Sound. B, *Culcita*, asteroideo con brazos muy cortos. C, *Freyella*, con brazos muy largos y delgados. (Todo según Hyman.)

fijación y reanudaron su existencia de movimiento libre. Se conservó la simetría radial, pero la superficie oral, que estaba dirigida hacia arriba en las formas sésiles, se colocó ahora contra el substrato, y la superficie aboral se transformó en el lado superior funcional del animal. Constituyen ejemplos de esta existencia radiada de movimiento libre las estrellas de mar, las estrellas frágiles, y los erizos de mar.

Una etapa final en la evolución de la simetría de los equinodermos consistió en un nuevo cambio hacia simetría bilateral generalmente relacionado con la adopción secundaria de existencia de movimiento libre. Representan ejemplos de todos los grados entre la simetría radial y la bilateral buen número de tipos de erizos y los pepinos de mar. Las últimas etapas en la evolución de la simetría de los equinodermos que acabamos de describir se producen sin duda alguna con entera independencia siguiendo un gran número de líneas evolutivas, y los diferentes grupos que actualmente viven no pueden considerarse antecesores unos de otros basándose solamente en la simetría.

La evolución de los equinodermos que acabamos de bosquejar representa el punto de vista clásico sostenido hoy por muchos zoólogos, y que servirá como orientación inicial a la simetría de los equinodermos. Existen desde luego otras teorías que se considerarán al final de este capítulo, al exponer con detalle la filogenia de estos animales.

Si bien los crinoideos (lirios de mar) forman la clase más primitiva de equinodermos vivos, estudiaremos en primer lugar el grupo más conocido de los asteroideos (estrellas de mar) que servirán como introducción para fijar los caracteres básicos de la estructura de los equinodermos.

CLASE ASTEROIDEA (ASTEROIDEOS)

La clase Asteroidea incluye aquellos equinodermos conocidos vulgarmente con el nombre de

estrellas de mar. Se trata de animales de movimiento libre y de simetría radial que se arrastran sobre rocas y conchas o que viven en la arena o el lodo de las profundidades del mar. El cuerpo de los asteroideos está compuesto de un disco central del cual parten prolongaciones llamadas rayos o brazos (figs. 19-2 y 10-3). A diferencia de lo observado en otros equinodermos que poseen brazos, los correspondientes a los asteroideos no parten en forma neta del disco central,

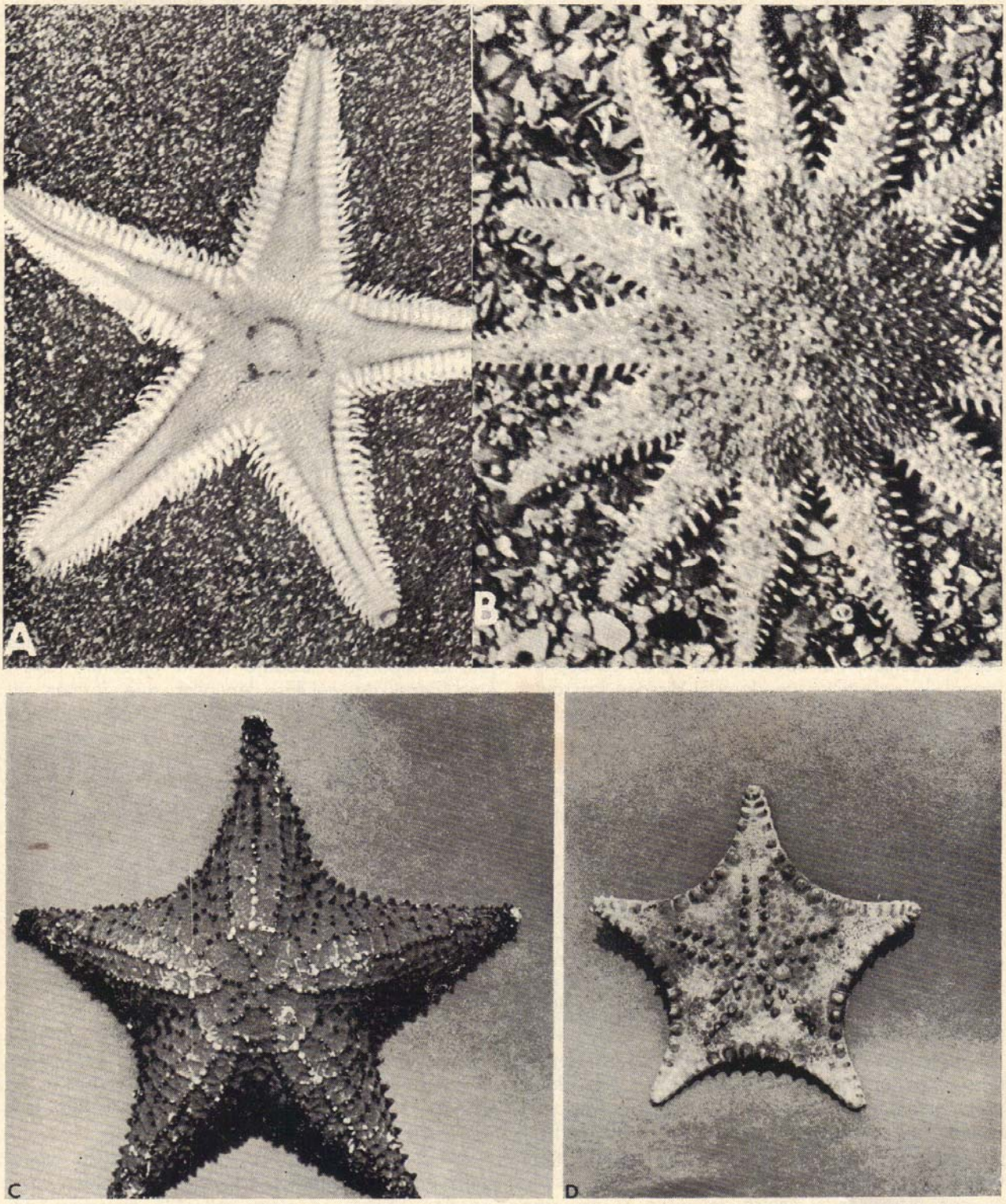


FIG. 19-3. *A*, *Astropecten irregularis*, estrella de mar excavadora (vista aboral). *B*, Estrella del sol, *Crossaster papposus* (vista aboral). (Ambas por D. P. Wilson.) *C*, *Oreaster*, gran estrella de mar con superficie aboral elevada. *D*, *Goniaster* (muestra desecada), estrella de mar sumamente aplanada.

esto es, la anchura del brazo suele aumentar hacia la base, la cual se confunde gradualmente con el disco.

Estructura externa. Las estrellas de mar, típicamente pentámeras, poseen casi siempre cinco brazos. Sin embargo, es característica de muchos asteroideos presentar más de cinco de estas prolongaciones. Por ejemplo, se observan siete a catorce brazos en la llamada estrella del sol europea, *Crossaster papposus* (fig. 19-3, *B*), y hasta 40 brazos o más en *Heliaster* de la costa de América occidental. Casi todos los asteroideos tienen un diámetro que varía de 10 a 20 centímetros, pero algunas estrellas de mar miden hasta menos de un centímetro, mientras que la estrella de 20 rayos *(Pycnopodia)* que vive en el estrecho brazo de mar del Pacífico que penetra en el estado de Washington, conocido como Puget Sound, puede medir más de 90 centímetros. La longitud de los brazos varía notablemente; en casi todas las especies fluctúa de una a tres veces el diámetro del disco central. A partir de este promedio se observan formas que poseen brazos sumamente delgados y largos (fig. 19-2, *C*), y otras cuyos brazos son muy cortos. En las llamadas estrellas cojín, *Pteraster* (fig. 19-2, *A*) y *Goniaster* (Fig. 19-3, *D*), cada brazo tiene forma de triángulo isósceles, y en *Culcita* (fig. 19-2, *B*) los brazos son tan cortos que el cuerpo es pentagonal.

Las estrellas de mar suelen ser de color amarillo obscuro, pero muchas especies ostentan colores más brillantes; no es raro observar rojo, anaranjado, azul, púrpura y verde; existen también combinaciones de estos colores. Por ejemplo, en una especie común, *Astropecten* del Atlántico septentrional, la superficie superior del disco y los rayos son de color purpúreo azulado, rodeados de una banda pálida (fig. 19-3, *A*).

La boca se halla situada en el centro de la parte inferior del disco, y la superficie inferior del disco en su totalidad y los brazos reciben el nombre de superficie oral (fig. 19-7). El lado opuesto o superior del cuerpo se llama superficie aboral. Desde la boca se extiende radialmente un surco ancho a cada brazo (fig. 19-8). Cada surco (surco ambulacral) posee de dos a cuatro hileras de pequeñas prolongaciones tubulares, llamadas pies ambulacrales, tubulares o podios. Estos pies tubulares son los órganos locomotores y forman parte del sistema vascular acuífero.

Los bordes de los surcos ambulacrales están protegidos por espinas movibles con capacidad para cerrarse sobre el surco. La punta de cada brazo lleva un pequeño tentáculo y una mancha de pigmento rojo. En la superficie aboral cabe observar la presencia de un ano, poco visible cuando existe, en el centro del disco, y una gran estructura en forma de botón (la madreporita) hacia un lado del disco entre dos de los brazos (fig. 19-2). La superficie general del cuerpo es típicamente rugosa y ornamentada con espinas, tubérculos o crestas (fig. 19-4, *B*). La especie habitante en arrecifes *Acanthaster* tiene espinas de más de dos centímetros de longitud que se proyectan a partir de la superficie aboral. En el otro extremo procede señalar la existencia de estrellas de mar fanerozónidas, cuya superficie aparece relativamente lisa por virtud de la naturaleza aplanada de las espinas, o paxilas, que estudiaremos después. Muchos miembros de este mismo orden poseen brazos y un disco, bordeados por grandes placas muy llamativas (fig. 19-3, *A*).

Pared corporal. La superficie externa del cuerpo está cubierta de una epidermis compuesta de epitelio cilíndrico ciliado (¿flagelado?) (fig. 19-4, *A*). Las células epiteliales están atenuadas, al menos en la base, y cubiertas sobre la superficie externa por una cutícula muy fina. La epidermis contiene también células neurosensoriales delgadas y células glandulares mucosas que brindan a la superficie corporal una capa mucosa protectora. Los detritos que caen en el cuerpo son atrapados en el moco y alejados gracias a los flagelos epidérmicos.

La dirección de las corrientes de saneamiento varía en los diferentes asteroideos. En algunas especies, las partículas son dirigidas a los extremos de los brazos; en otras, son llevadas a la región anal en el centro de la superficie aboral del disco. En las estrellas de mar, como *Asterias*, en las cuales la superficie es sumamente irregular debido a la presencia de grandes espinas y tubérculos, las corrientes de saneamiento se dirigen hacia arriba al extremo distal de las proyecciones de la superficie. Debajo de la epidermis existe una capa de células nerviosas que forman un plexo subepidérmico (fig. 19-4, *A*). Subyacente a este estrato nervioso se aprecia la presencia de una capa gruesa de tejido conectivo (la dermis) que alberga al sistema esquelético.

El esqueleto de los asteroideos está compuesto de osículos separados en forma de bastoncillos, de cruces o placas. Estos osículos están dispuestos de tal manera que forman una especie de reja y se hallan unidos por tejido conectivo (fig. 19-5, *A* y *B*). El volumen del espacio entre los osículos varía, según la forma de éstos, y el espacio es netamente reducido cuando los osículos tienen forma de placas. Los tubérculos y las espinas forman también parte del esqueleto, y cada uno consta de piezas separadas que descansan sobre los osículos dérmicos más profundos o representan prolongaciones de dichos osículos, que se proyectan a la superficie externa.

En las estrellas de mar fanerozónidas la superficie aboral presenta osículos especiales, cuya porción central se eleva sobre la superficie del cuerpo e incluso se extiende a modo de quitasol. La parte elevada del osículo está coronada de pequeñas espinas movibles. Semejante osículo y

sus espinas asociadas reciben el nombre de paxila, estructura que constituye una adaptación para la existencia excavadora característica de muchas estrellas de mar pertenecientes a este orden. Las paxilas próximas entre sí crean un espacio protector sobre el tegumento aboral; a través de este espacio fluyen las corrientes respiratoria y alimenticia. El sedimento circundante es contenido por las paxilas. Las espinas movibles situadas en las paxilas pueden plegarse hacia abajo como un techo en el espacio situado entre las espinas (fig. 19-5, *C*) o, como en *Astropecten*, el borde extendido de las paxilas puede contribuir a la formación del techo. En este último caso las espinas pueden quedar reducidas a gránulos, o incluso desaparecer, mientras las espinas adyacentes co-

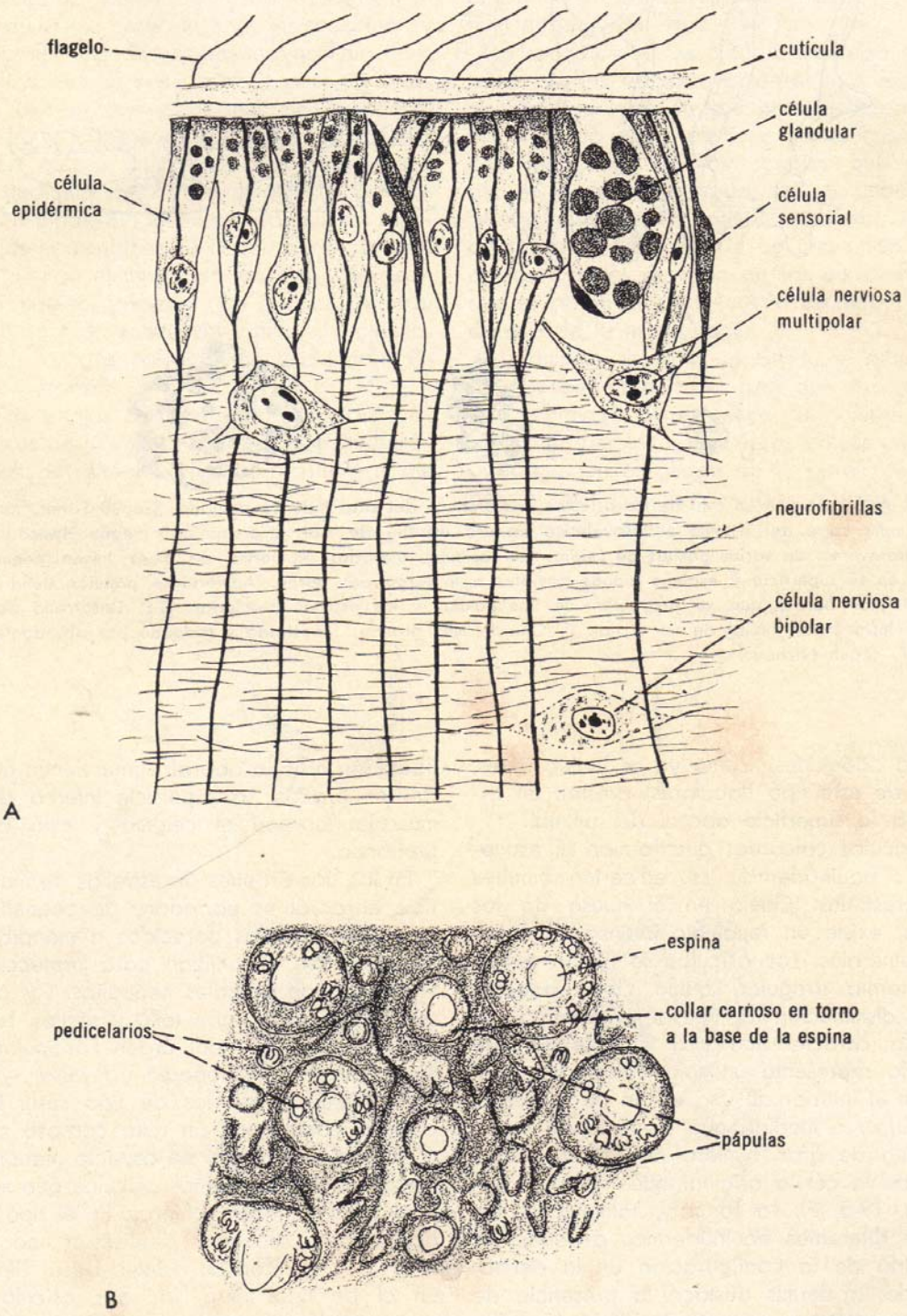


FIG. 19-4. *A*, Corte a través del tegumento de *Asterias glacialis*. (Según Smith, tomado de Cuénot.) *B*, Pequeña zona de la superficie aboral de *Asterias* (notablemente aumentada).

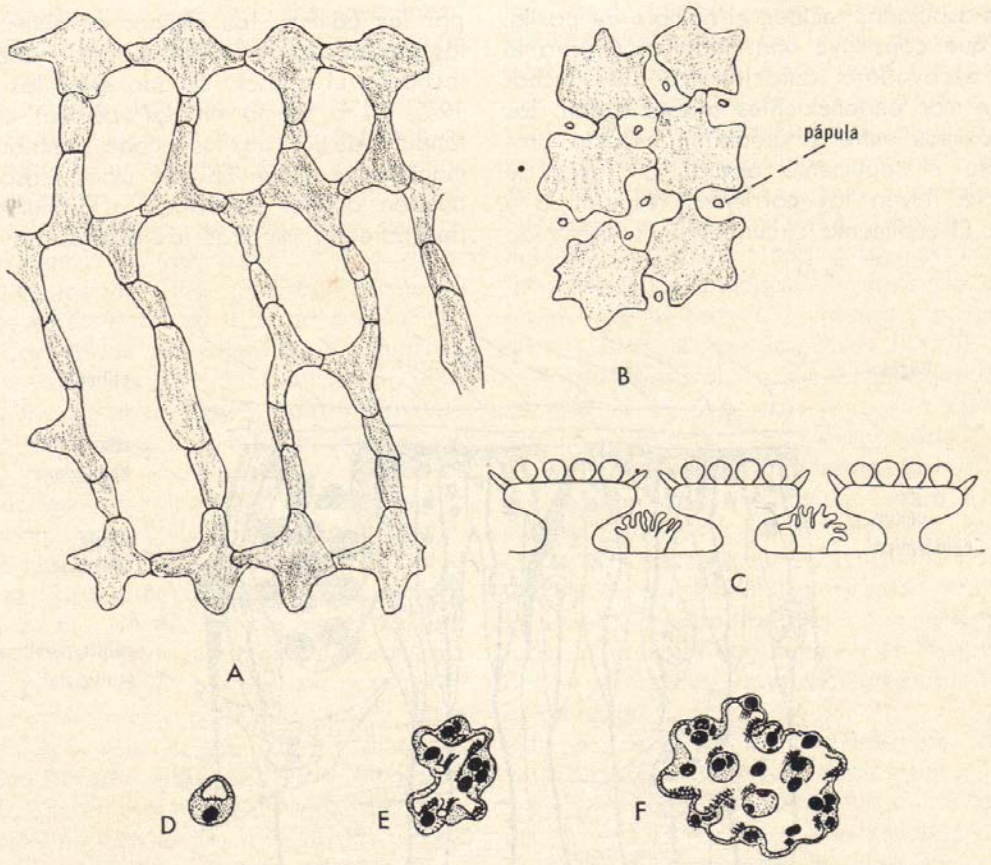


FIG. 19-5. *A*, Disposición en reja de los osículos esqueléticos del brazo de un astérido. (Según Fisher, tomado de Hyman.) *B*, Pequeño corte del sistema endosquelético de una estrella de mar fanerozónida. (Según Hyman.) *C*, Esquema de un corte transversal de varias paxilas de *Luidia*. Los osículos elevados en forma de mesa llevan pequeñas espinas redondeadas en su superficie y espinas planas movibles a lo largo del borde. Adviértanse pápulas dendríticas en los espacios entre los bordes que se proyectan de las paxilas y las espinas asociadas. *D-F*, Desarrollo de un osículo. *D*, Formación intracelular inicial de un cristal. *F*, Osículo más grande, fenestrado y rodeado por abundantes células secretorias. (*D-F*, según Nichols.)

lindan como adoquines. Como ya se indicó antes, las paxilas de este tipo (tabulares) prestan un aspecto liso a la superficie aboral del animal.

En los osículos calcáreos que forman el esqueleto de los equinodermos se advierten muchos rasgos interesantes. Como en el hueso de los vertebrados, existe un recambio intenso de constituyentes minerales. Los osículos se hallan perforados en forma irregular, quizá como adaptación para disminución de peso y aumento de potencia. La característica más notable es que cada osículo representa un solo cristal. El cristal se forma en el interior de una célula de la dermis (fig. 19-5, *D*), y a medida que aumenta de tamaño, se rodea de gran número de células, todas ellas hijas de la célula original que inició su formación (fig. 19-5, *F*). La forma y tamaño de los osículos de diferentes equinodermos depende en cierta medida de la configuración de la dermis.

Debajo de la dermis destaca la presencia de una capa muscular compuesta de fibras longitudinales internas y circulares externas de tipo liso. Los músculos longitudinales están mejor desarrollados en el lado aboral e intervienen en la flexión de los brazos. La superficie interna de la capa muscular bordea el celoma y está cubierta de peritoneo.

En los dos órdenes de estrellas de mar, la superficie corporal es portadora de pequeños apéndices especializados parecidos a mandíbulas (pedicelarios) que se utilizan para protección y para la captura de animales pequeños. Los pedicelarios son de dos tipos: con tallo y sésiles. Los primeros son característicos del orden Forcipulata, que incluye *Asterias*, *Pycnopodia* y *Pisaster*, y están más especializados que los de tipo sésil. Estos pedicelarios constan de un tallo carnoso corto coronado por un aparato de aspecto mandibular compuesto de tres pequeños osículos que se disponen para formar pinzas o tijeras. En el tipo de pinzas, dos osículos supuestos descansan uno sobre otro y se articulan con un osículo basal (fig. 19-6, *C*). En el de tipo tijera, los dos osículos opuestos presentan bases curvas que se superponen y descansan sobre cada lado del osículo basal (fig. 19-6, *D*).

Por medio de músculos abductores y aductores especiales, las mandíbulas pueden abrirse y cerrarse. Todos los osículos de los pedicelarios están cubiertos por tejido epitelial y dérmico. La distribución de los pedicelarios con tallo es muy variable, pueden estar diseminados sobre la superficie corporal, situados sobre las espinas o, con cierta frecuencia, como en *Asterias*, pueden formar una especie de corona o guirnalda en torno a la base de las espinas (fig. 19-4, *B*).

Los pedicelarios sésiles se hallan limitados al orden Phanerozonia, que incluye *Astropecten*, y están compuestos de dos o más espinas movibles cortas localizadas sobre los mismos o en osículos adyacentes. Las espinas se oponen una a otra y se articulan entre sí para actuar como pinzas (fig. 19-6, *A*). En etapas primitivas, las espinas que forman los pedicelarios no son netamente distintas de las otras espinas. Sin embargo, en muchos fanerozónidos, los pedicelarios se hallan perfectamente diferenciados. Por ejemplo, en un tipo de pedicelario sésil, llamado alveolar, las espinas son muy cortas, anchas, y en forma de valvas de almejas (fig. 19-6, *B*). Las dos valvas están enclavadas en la superficie corporal.

Las pápulas y pies ambulacrales, que son también apéndices de la pared corporal, se estudiarán al ocuparnos del sistema vascular acuífero y de la respiración.

Sistema vascular acuífero. Consta este sistema de una serie de canales y apéndices de la pared corporal característicos de los equinodermos. Como el sistema en su totalidad deriva del celoma, los canales se hallan revestidos de epitelio ciliado y llenos de líquido. El sistema vascular acuífero está bien desarrollado en asteroideos y funciona como medio de locomoción. Los canales internos de este sistema se comunican con el exterior por medio de una estructura en forma de botón llamada madreporita, situada en la superficie aboral (figs. 19-2 y 19-7).

La superficie de la madreporita está surcada de buen número de excavaciones finas cubiertas por epitelio flagelado de la superficie corporal. El fondo de cada surco contiene poros que comunican con los poros de los canales que pasan por debajo de la madreporita, la cual debe estar perforada hasta por 250 poros y canales, siendo esencialmente su estructura la de una criba. Los poros de los canales se unen en los canales colectores que se abren en un pequeño espacio (la ampolla) debajo de la madreporita.

La ampolla lleva a un conducto pétreo vertical que desciende al lado oral del disco (fig. 19-7). Este conducto pétreo debe su nombre a la presencia de depósitos calcáreos en sus paredes. Una prolongación enrollada de la pared del conducto pétreo divide su luz en dos pasajes o vías, de

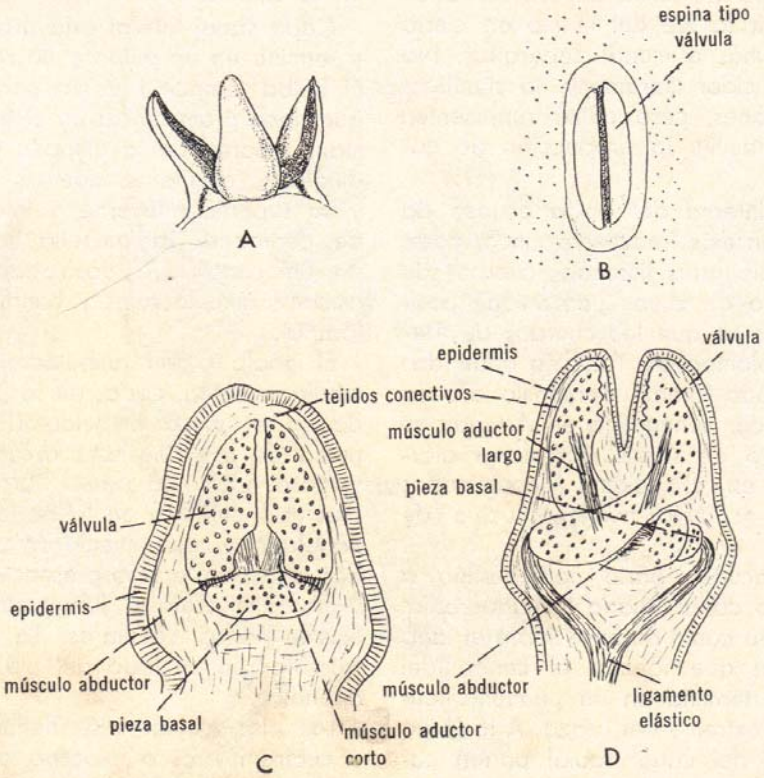


FIG. 19-6. *A*, Pedicelarios sésiles con tres valvas, de *Luidia*. *B*, Un pedicelario sésil con dos valvas en forma de pinza, tomado de *Hippasteria* (vista frontal). (*A* y *B*, según Cuénot.) *C* y *D*, Extremos distales de dos pedicelarios con tallo de *Asterias*. *C*, Tipo pinzas. *D*, Tipo tijera. (*C* y *D*, según Hyman.)

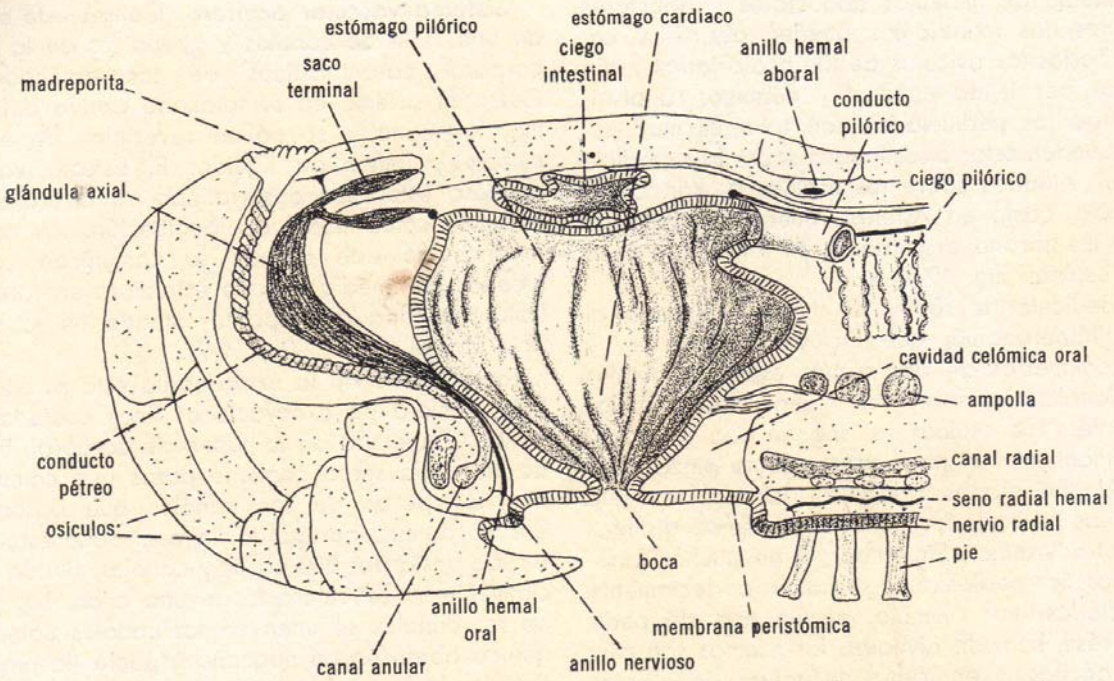


FIG. 19-7. Disco y base de un brazo de asteroideo (sección vertical). (Según Cuénot.)

manera que el agua pueda circular en forma simultánea en dirección oral y aboral. Cuando el conducto pétreo llega al lado oral del disco, desemboca en un canal circular (anillo acuoso) situado inmediatamente al lado interno de los osículos que rodean la boca (fig. 19-7). Con cierta frecuencia las paredes del anillo acuoso se hallan plegadas para dividir la luz del mismo en cierto número de canales más o menos separados. No se ha llegado a dilucidar claramente la significación de estas divisiones, pero quizá representen un mecanismo que facilite la producción de corrientes de agua.

El lado o parte interna del anillo acuoso da lugar a cuatro, o con más frecuencia cinco, pares de grandes bolsas plegadas llamadas cuerpos de Tiedemann, cada uno de cuyos pares tiene posición interradial. Se cree que los cuerpos de Tiedemann producen celomocitos. También adheridos interradialmente al lado interno del anillo acuoso en muchos asteroideos, aunque no en *Asterias*, se observa gran número de sacos musculares alargados suspendidos en el celoma denominados vesículas de Polio, y cuyo número fluctúa de uno a cinco.

Desde el anillo acuoso parte con destino a cada brazo un largo canal ciliado llamado radial (figs. 19-7 y 19-8). Este canal discurre sobre el lado oral de los osículos que forman el centro del surco ambulacral, y termina en un pequeño tentáculo externo en el extremo del brazo. A lo largo de toda la longitud del canal radial parten canales laterales, que no se distribuyen en forma apareada como suele describirse, sino que se hallan escalonados, de manera que un canal lateral en un lado del canal radial está localizado entre el punto de origen de dos canales laterales en el lado opuesto. Solamente en los equinodermos ofiúridos se observan canales laterales realmente apareados. Dichos canales pasan entre los osículos ambulacrales a cada lado del surco y entran en el celoma (fig. 19-8).

Cada canal lateral está provisto de una válvula y termina en un bulbo y un pie tubular (fig. 19-8). El bulbo (ampolla) es un pequeño saco muscular que hace prominencia en el lado aboral del celoma. La pared de la ampolla posee fibras longitudinales y circulares, además de tejido conectivo, y su superficie externa e interna están cubiertas de peritoneo. La ampolla se abre directamente en un canal que pasa hacia abajo entre los osículos ambulacrales y conduce a un pie tubular (podio).

El podio o pie ambulacral es una proyección tubular externa, corta, de la pared corporal situada en el surco ambulacral. Con frecuencia, la punta de este pie está aplanada, formando una ventosa. Como la pared corporal, el pie ambulacral está cubierto en la parte externa de epitelio flagelado e internamente de peritoneo. Entre estas dos capas destaca la presencia de tejido conectivo y fibras musculares longitudinales; en el pie no existen fibras circulares. La contracción de los músculos en un lado del pie produce flexión del apéndice.

Los pies tubulares se hallan dispuestos en dos a cuatro hileras a lo largo del surco ambulacral, y las ampollas ocupan una posición correspondiente sobre el lado celómico de los osículos ambulacrales. La diferencia en el número de hile-

ras depende de la longitud de los canales laterales. Por ejemplo, en los asteroideos, como *Asterias*, que poseen cuatro hileras de pies, los canales laterales a lo largo de cada lado son largos y cortos alternativamente, dando la apariencia de cuatro hileras de podios en lugar de dos. Las especies en que existen sólo dos hileras de pies tienen los canales laterales de igual longitud, colocando así los pies a distancias iguales a partir del canal radial.

El sistema vascular acuífero en su totalidad está lleno de líquido y actúa durante la locomoción como un sistema hidráulico. Al contraerse la ampolla, la válvula situada en el canal lateral se cierra y el agua es obligada a dirigirse al pie, el cual se alarga. Cuando el pie toma contacto con el substrato, el centro de la ventosa terminal se retrae, produciendo vacío y adherencia. El extremo del pie produce también una secreción copiosa adherente que ayuda a la fijación.

Después de la adhesión de la ventosa al substrato, los músculos longitudinales del pie se contraen, acortando a éste y obligando al líquido a regresar a la ampolla. Se cree por otra parte que quizá intervengan otras porciones del sistema vascular acuífero, la madreporita, el conducto pétreo, el anillo acuoso, las vesículas musculares de Polio, y los canales radiales, en el mantenimiento de la presión acuosa adecuada necesaria para el funcionamiento de ampolla y pie. Sin embargo Binyon (1964), en su estudio de *Asterias rubens*, no pudo demostrar ningún intercambio de líquido a través de la madreporita, ni dependencia alguna de la ampolla y el pie con relación al líquido del interior de los canales radiales. Un brazo seccionado con un canal radial obstruido se mueve de un lado para otro durante varios días. Binyon cree que el agua es reemplazada en la ampolla por medio de una bomba de potasio.

Durante el movimiento, cada pie ejecuta una especie de paso; el pie oscila hacia adelante, se fija al substrato, y después se dirige hacia atrás. En un segmento determinado de un brazo, la mayor parte de los pies tubulares ejecutan el mismo paso, y el animal se desplaza hacia adelante. La acción de los pies es altamente coordinada. Durante la progresión, uno o dos brazos actúan como directores, y los pies de todos los brazos se mueven en la misma dirección pero no al unísono en forma obligada. La acción combinada de las ventosas de los pies ejerce una fuerza muy intensa para la fijación y capacita a las estrellas de mar para trepar verticalmente sobre rocas o subir por las paredes de un acuario.

Si accidentalmente una estrella de mar se voltea, es decir, invierte su posición, puede enderezarse por sí misma, utilizando casi siempre el método del plegamiento. El extremo distal de uno o dos brazos experimenta torsión, llevando los pies tubulares en contacto con el substrato; una vez

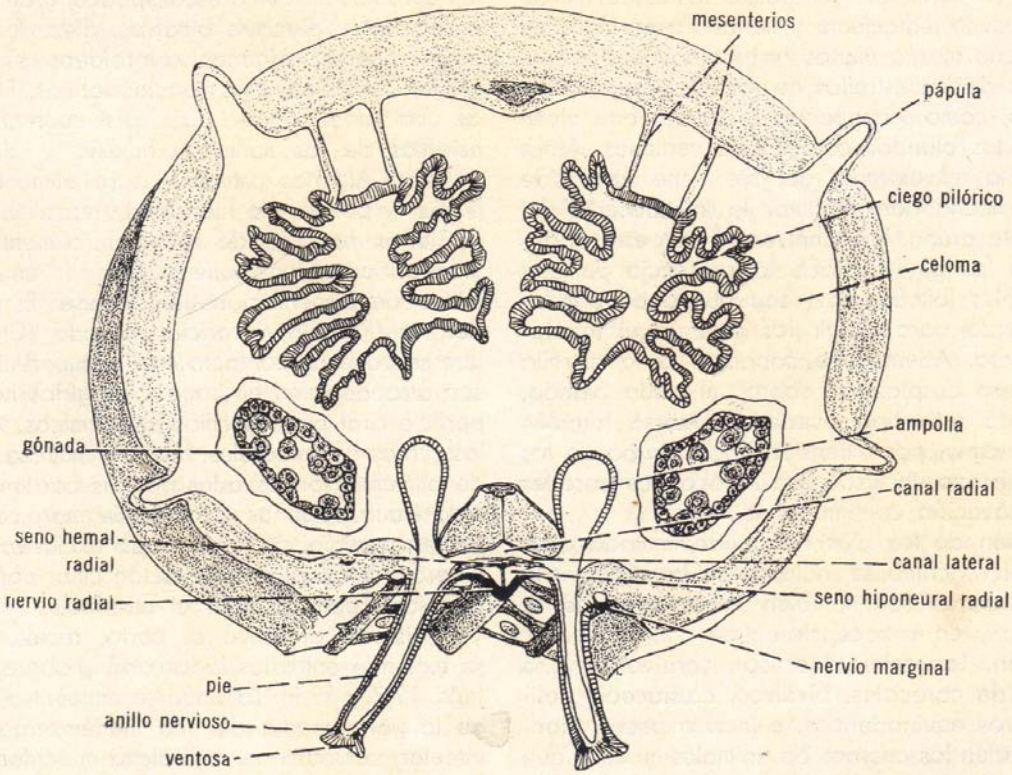


FIG. 19-8. Corte transversal esquemático del brazo de una estrella de mar. Adviértanse los dos canales laterales, pero a causa de la disposición diseminada de los conductos, solamente sería visible un canal a un nivel dado. (Modificado de Cuénot.)

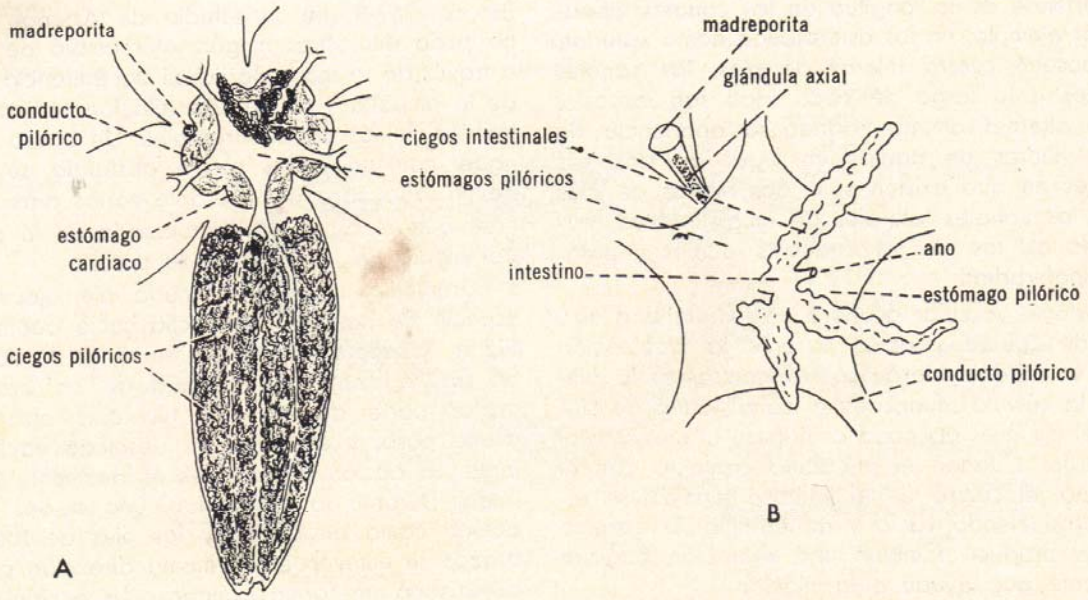


FIG. 19-9. A, Sistema digestivo de *Asterias* (vista aboral). Se representan los ciegos digestivos de sólo un brazo. (Modificado según Hyman.) B, Estómago pilórico y ciegos intestinales de *Asterias* (vista aumentada). (Según Hyman.)

fijados a éste, estos brazos se dirigen hacia atrás por debajo del animal de manera que el resto del cuerpo se dobla sobre sí mismo. Puede lograrse también el enderezamiento arqueando el cuerpo y elevándose sobre las puntas de los brazos. La estrella de mar entonces se voltea sobre sí misma quedando sobre el substrato la superficie oral. En términos generales, las estrellas de mar se mueven lentamente y tienden a permanecer en una zona más o menos restringida.

Los pies de las estrellas de mar del grupo forenozónidos, como *Astropecten* y *Luidia*, que viven sobre fondos blandos carecen de ventosas. Antes al contrario, el extremo del pie tiene forma de punta de flecha para facilitar la introducción del mismo en la arena. En connivencia con esta adaptación de los pies destaca la presencia de ampollas dobles (bilobuladas) con objeto de brindar mayor fuerza para dirigir los pies en el interior del substrato. Además de capacitar a la estrella de mar para desplazarse sobre un fondo blando, los pies de este tipo pueden utilizarse también para excavar y, por extensión hacia arriba de los lados del brazo, incluso para revocar las paredes de la excavación con moco.

La función de los pies no queda limitada a la locomoción, y como se indicará en la página 646 estas estructuras son también importantes en la respiración y en la recepción sensorial.

Nutrición. Los asteroideos son carnívoros y se alimentan de caracoles, bivalvos, crustáceos, poliquetos, otros equinodermos, e incluso peces. Consumen también los cuerpos de animales muertos que encuentran en las profundidades marinas. Sin embargo, en diferentes especies se registran preferencias decididas. Algunos se alimentan primariamente de crustáceos, y pueden extraer cangrejos ermitaños de sus conchas, aunque también consumen crustáceos más pequeños como anfípodos y copépodos. Otros, como los astéridos, se alimentan primariamente de moluscos, sobre todo bivalvos. Hamann (1885) informó haber encontrado en el contenido gástrico de un ejemplar de *Astropecten aurantiacus* cinco escafópodos, gran número de caracoles, y dieciséis bivalvos, diez de los cuales eran veneras. Algunos asteroideos se alimentan primariamente de otros equinodermos. El estómago de una variedad de *Luidia sarsi* contenía veintiséis estrellas de las llamadas frágiles y cinco erizos de mar. Algunos asteroideos se alimentan de esponjas y pólipos de hidroides y corales.

Ciertas estrellas de mar son alimentadores de suspensión, método que puede ser un modo primitivo de alimentación en la clase. El plancton y detritos (*Porania, Henricia*), o lodo (*Ctenodiscus*), que se pone en contacto con la superficie corporal son atrapados en el moco y dirigidos hacia la superficie oral por los cilios epidérmicos. Al llegar a los surcos ambulacrales, las tiras mucosas cargadas de alimento son llevadas por las corrientes ciliares a la boca. Algunas estrellas de mar, como *Astropecten* y *Luidia*, de hábitos casi exclusivamente carnívoros, utilizan la alimentación ciliar como método accesorio para obtener el sustento.

El sistema digestivo es corto, recto, y radial y se extiende entre los lados oral y aboral del disco (figs. 19-7 y 19-9). La boca se encuentra localizada en la parte media de una membrana peristómica circular, correosa de naturaleza muscular y provista de un esfínter. La boca conduce a un esófago corto, que en algunos géneros, como *Echinaster* da lugar a diez bolsas esofágicas de significación

dudosa. El esófago se abre en un gran estómago que llena la mayor parte del interior del disco, y que se halla dividido por una constricción horizontal en una gran cámara oral (estómago cardiaco) y otra más pequeña aplanada aboral (estómago pilórico).

Las paredes del estómago cardiaco presentan bolsas que se hallan unidas a la pared corporal por mesenterios. La más importante de estas fijaciones está representada por diez pares de mesenterios triangulares llamados ligamentos gástricos, que poseen una gran cantidad de tejido conectivo. Existen dos de tales ligamentos que unen el estómago con los osículos ambulacrales de cada brazo.

El estómago pilórico aboral es más pequeño y a menudo en forma de estrella debido a la entrada de los conductos procedentes de los ciegos pilóricos (fig. 19-9). Se observan dos ciegos pilóricos en cada brazo, y cada uno de ellos está compuesto de una masa alargada de células glandulares suspendidas en el celoma del brazo por un mesenterio dorsal (figs. 19-8 y 19-9, *A*). A lo largo de cada ciego se extiende un conducto longitudinal que da lugar a muchos conductos laterales, en los cuales se abren lóbulos secretorios compuestos de células secretorias, de absorción y de almacenamiento. El conducto longitudinal puede abrirse separadamente en el estómago pilórico, o unirse con el conducto longitudinal del otro ciego en el mismo brazo, antes de vaciar en el estómago pilórico (fig. 19-9, *A*).

Desde el lado aboral del estómago pilórico se extiende un intestino tubular corto que se abre a través del ano en la parte media de la superficie aboral del disco. El intestino presenta en forma típica cierto número de pequeñas evaginaciones llamadas ciegos rectales (fig. 19-9, *B*). Estos ciegos pueden constar de dos o tres masas arborescentes en un lado del intestino, como en *Asterias*, o consistir en un número mayor de ciegos dispuestos radialmente alrededor de la pared intestinal. En algunas especies de asteroideos, no existe ano, y varias familias carecen de intestino y de ano. El aparato digestivo en su totalidad está revestido de epitelio ciliado, y en los conductos de los ciegos pilóricos los cilios están dispuestos para crear corrientes de líquido, tanto de entrada como de salida. En el revestimiento del estómago cardiaco destaca la abundancia de células glandulares. Debajo del epitelio de revestimiento existe una capa de tejido conectivo y de fibras musculares.

En las estrellas de mar con brazos cortos, o más o menos rígidos, y en las formas cuyos pies ambulacrales carecen de ventosas, la presa es deglutida entera y digerida en el estómago. Las conchas y otros materiales no digeribles son expulsados de la boca. Los asteroideos que poseen brazos relativamente largos y flexibles, como *Asterias*, muestran diferentes métodos de alimentación. Mediante contracción de los músculos de la pared corporal, el líquido celómico ejerce presión sobre el estómago cardiaco, haciendo que se produzca eversión del mismo a través de la boca. En esta situación el estómago es fijado por los ligamentos gástricos, y engloba la presa, la cual puede ser introducida en su interior por retracción, o la digestión puede comenzar fuera del cuerpo. Las partes blandas de la víctima son reducidas a un caldo espeso, el cual ingresa entonces en el organismo. Cuando se completa la digestión, los músculos del estómago se contraen, y éste se retrae en el interior del disco.

Un número considerable de estrellas de mar especialmente asteroideos, se alimentan casi exclusivamente de bivalvos y son rapaces notorios de bancos de ostras. Durante la alimentación, estas estrellas de mar se prolongan materialmente sobre una almeja, manteniendo hacia arriba la abertura entre sus valvas y aplicando la boca sobre dicha abertura al mismo tiempo que los brazos sujetan las valvas. Se ha producido enconado debate respecto al mecanismo por medio del cual la estrella de mar abre las valvas para hacer posible que su estómago ingrese por eversión en el interior de la almeja. Algunos zoólogos pretenden que la estrella de mar podría ejercer fuerza suficiente para vencer la resistencia de los músculos aductores de la almeja. Otros han postulado la producción de una secreción narcótica que ayuda a abrir las valvas de la víctima.

Los estudios de Burnett (1955, 1960), Feder (1955) y Lavoie (1956), han demostrado en forma concluyente que estos animales no utilizan agente narcótico alguno. Antes al contrario, la estrella de mar recurre más bien a la práctica de aberturas diminutas entre los bordes mal cerrados de las valvas, o ejerce presión suficiente para lograr una separación ligera de dichas valvas. La estrella de mar logra esta abertura con gran rapidez, y no provocando fatiga prolongada de la almeja. El estómago cardiaco en eversión de algunas estrellas de mar puede abrirse paso a través de un espacio hasta de 0.1 mm. Además, el equinodermo relaja periódicamente su esfuerzo de tracción sobre las valvas una vez que el estómago ha ingresado, permitiendo que éstas se cierren; esta maniobra no produce daño alguno al estómago. La abertura aumenta a medida que progresa la digestión y son atacados los músculos aductores de la almeja. Sin embargo, según Feder (1955), no es necesario el aumento de dicha abertura para la digestión ininterrumpida, por lo menos en la forma del pacífico *Pisaster ochraceus*. Esta especie puede consumir mejillones amarrados con alambres.

En los alimentadores de suspensión como *Porania* y *Henricia*, el estómago pilórico da origen a cinco pares de evaginaciones, llamadas bolsas de Tiedemann, que se extienden hacia atrás por deba-

jo de los ciegos pilóricos. Según Anderson (1960), estas bolsas son órganos ciliares de bombeo que llevan las partículas alimenticias del estómago a los ciegos pilóricos.

La digestión es primariamente extracelular, y en los ciegos pilóricos se producen enzimas, proteasa, amilasa y lipasa. Algunas partículas son llevadas a lo largo de conductos ciliados a los ciegos pilóricos, donde quizá se produzca cierto grado de digestión intracelular. Estos ciegos son también probablemente centros primarios de absorción. Los productos de la digestión pueden quedar almacenados en las células de los ciegos pilóricos o pasar a través de dichos ciegos al celoma para distribución.

Circulación, intercambio de gases y excreción. Los brazos y el gran celoma repleto de líquido que rodea los órganos internos en el interior del disco constituyen los principales medios para la circulación interna. El peritoneo celómico está compuesto de células cuboideas ciliadas, y el movimiento de los cilios da origen a una circulación ininterrumpida del líquido celómico. En general, la corriente circulatoria fluye hacia afuera a lo largo de la pared aboral, y hacia el disco siguiendo las paredes laterales. La concentración de sal del líquido celómico es idéntica a la del agua del mar; los asteroideos, así como otros equinodermos, carecen de capacidad para regular la presión osmótica interna. El líquido celómico posee amibocitos libres (celomocitos) que poseen capacidad fagocitaria y seudópodos muy llamativos. Los celomocitos son producidos por el peritoneo celómico y quizá por los cuerpos de Tiedemann. Además de la parte más importante del celoma, hay tres divisiones celómicas tubulares, estas son: el sistema vascular acuífero ya descrito, el sistema hemal, y el sistema perihemal.

En los asteroideos se encuentra un sistema vascular sanguíneo (hemal) muy reducido y que probablemente desempeñe escaso papel en la circulación. Consiste este sistema en una serie de pequeños conductos sinusales llenos de líquido que carecen de revestimiento definido. Estos conductos se hallan rodeados de prolongaciones especiales procedentes del celoma llamadas senos o espacios perihemales. Los conductos hemales más importantes constan de un anillo hemal oral situado por fuera de la periferia del peristoma (fig. 19-7); desde este anillo se extiende un seno hemal radial al interior de cada brazo que descansa debajo de la superficie oral a lo largo de la línea media del surco ambulacral (figs. 19-7 y 19-8). Desde el anillo hemal oral asciende un conducto a través de una masa alargada obscura de tejido esponjoso (la glándula axial). Esta glándula se extiende por todo el conducto pétreo, y su luz consta de canales hemales (fig. 19-7). El canal que acompaña al conducto pétreo comunica con un pequeño saco dorsal situado en la madreporita.

Además del conducto ascendente que procede del anillo hemal oral, la glándula axial recibe también pequeños conductillos de los ciegos pilóricos y de las paredes del estómago cardiaco. Después de pasar por la glándula axial, el conducto que deriva del anillo oral conecta con un anillo hemal aboral situado debajo de la superficie aboral del disco. Del anillo hemal aboral parten ramas con destino a las gónadas. Todavía se desconoce la función del sistema hemal y de la glándula axial. Cabe observar la presencia de celomocitos, y el sistema puede representar una vía para la distribución de alimentos llevados por estas células. Se cree que la circulación por el sistema depende de pulsaciones del saco dorsal.

El sistema perihemal de los asteroideos está compuesto de espacios, que son análogos a la parte radial del sistema hemal a la cual rodean.

Los productos excretorios de los asteroideos consisten en amoniaco, urea y creatina, cuya eliminación quizá dependa de difusión general por áreas delgadas de la superficie corporal, como por ejemplo los pies ambulacrales y las pápulas. Estudios consistentes en la inyección de colorantes en el celoma indican que los celomocitos actúan en la acumulación y eliminación de productos de desecho. Estas células engloban dichos productos y cuando se hallan cargadas de los mismos emigran a las pápulas donde se congregan en el extremo distal. En la punta de la pápula se produce entonces una constricción que exprime y expulsa los celomocitos al exterior. Otros celomocitos pueden pasar al exterior a través del epitelio de las ventosas de los pies, o por otros lugares. Algunos productos de desecho quizá sean excretados por las células de los ciegos pilóricos y eliminados con los materiales excrementicios.

Las pápulas y pies tubulares brindan las superficies más importantes para intercambio de gases en los asteroideos. El peritoneo ciliado que forma el revestimiento interno de las pápulas produce una corriente interna de líquido celómico; la envoltura epidérmica ciliada externa da origen a una corriente de agua de mar que fluye sobre las pápulas (fig. 19-10). En los fanerozónidos excavadores las pápulas se hallan protegidas por las paxilas, y la corriente ventilatoria fluye por espacios parecidos a conductos situados debajo de estas espinas. Unas cuantas estrellas de mar del grupo fanerozónido poseen pápulas concentradas entre las placas marginales para formar los llamados órganos cribiformes. Los pies tubulares desempeñan un papel de importancia idéntica como superficie de intercambio de gases, y son quizá las estructuras primarias de dicho intercambio en aquellos asteroideos con pápulas muy reducidas en número. Meyer (1935) observó que si se cubren los surcos ambulacrales de *Asterias rubens*, el consumo de oxígeno disminuye hasta en un 60 por 100.

Sistema nervioso. El sistema nervioso de los asteroideos, como el de algunos otros equinodermos, no es ganglionado, y la mayor parte del mismo guarda relación íntima con la epidermis. El centro nervioso está constituido por un anillo circunoral y pentagonal que se encuentra inmediatamente por debajo de la epidermis peristómica (fig. 19-7). Dicho anillo circunoral proporciona fibras al esófago y a las partes internas del peristoma. Desde cada ángulo del anillo parte un gran nervio radial al interior de cada uno de los brazos (figs. 19-7 y 19-8). Los nervios radiales se continúan con la red nerviosa epidérmica y subepidérmica, y estos nervios forman una masa en forma de **V** a lo largo de la línea media de la superficie oral del surco ambulacral. Los nervios radiales proporcionan fibras a los pies y a las ampollas.

En los bordes del surco ambulacral, la capa nerviosa subepidérmica se engruesa para formar un par de cordones nerviosos marginales que se extienden a lo largo del brazo (fig. 19-8). El sistema superficial y radial hasta aquí descrito es principalmente sensorial, y los cordones radiales nerviosos brindan vías conductoras. Los músculos de los pies, ampollas, y pared corporal están inervados por un sistema más profundo predominantemente motor. Este sistema consta de fibras que corren por debajo (aboral a) de los centros motores y de los nervios radiales superficiales localizados en la vecindad de los pies y de las uniones de pie con ampolla.

Se han llevado a cabo muchos estudios experimentales sobre el papel del sistema nervioso en el movimiento de las estrellas de mar. Sabemos en principio que es esencial la integridad de los nervios radiales y del nervio circunoral para la coordinación de los pies. Aunque éstos pueden no "caminar" al unísono, sí están coordinados en cuanto se refiere al grado de su intervención en la marcha, esto es, andar o no andar, y además existe también coordinación respecto a que caminan en dirección adecuada, según cual sea el brazo director.

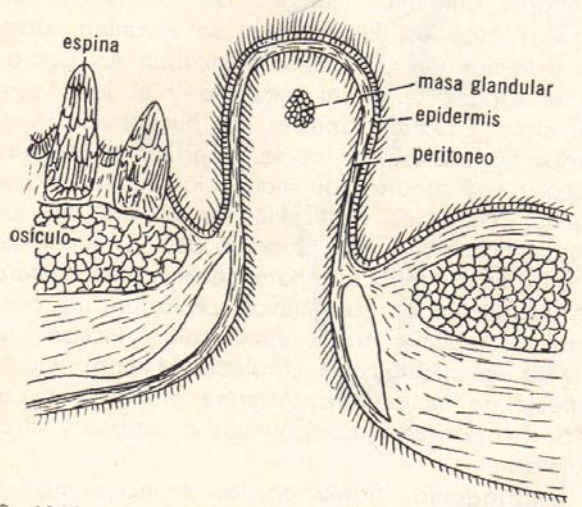


FIG. 19-10. Corte a través de una pápula de asteroideo. (Según Cuénot.)

Si se procede a la sección del nervio radial de un brazo determinado, los pies, aunque capaces de movimiento, carecen de coordinación con respecto a los pies de los otros brazos. Sin embargo, si se corta el anillo nervioso circunoral entre los dos nervios radiales, se inhibe todo movimiento, pues se pierde la coordinación de los pies en todos los brazos. Se cree que existe un centro nervioso en la unión de cada nervio radial con el anillo nervioso circunoral y que el centro de un brazo ejerce dominio temporal sobre los centros nerviosos de los otros brazos. En casi todas las estrellas de mar incluyendo *Asterias*, puede actuar cualquier brazo como dominante, y tal dominio es determinado por la reacción a los estímulos externos. En unas cuantas especies actúa como dominante un mismo brazo en forma permanente.

Si exceptuamos las manchas oculares en los extremos de los brazos, no existen en los asteroideos órganos de los sentidos especializados. Las células sensoriales del interior de la epidermis son los receptores sensoriales primarios y probablemente actúan para la recepción de luz, contacto y estímulos químicos. Cada célula sensorial consta de una prolongación distal filiforme que corre por la cutícula, y de otra proximal que se une a la red subepidérmica. Se observan estas células sensoriales epidérmicas en enorme número y son sobre todo frecuentes en las ventosas de los pies tubulares, en los tentáculos y a lo largo de los bordes del surco ambulacral. En esta última zona, se han registrado totales de 70 000 por milímetro cuadrado.

La mancha ocular que ocupa el extremo de cada brazo se encuentra debajo del tentáculo sobre el lado oral de dicho extremo braquial, y está compuesta de una masa de 80 a 200 ocelos de tipo copa pigmentaria que forman un cojín óptico. Cada ocelo consta de una estructura en forma de copa de células epidérmicas que poseen gránulos de pigmento rojo y que probablemente son fotolábiles, esto es, que cambian químicamente en presencia de luz. Los fotorreceptores son células sensoriales alargadas que hacen prominencia en la luz de la copa. La cutícula engrosada que actúa como cristalino, cubre la copa mencionada.

En unos asteroideos se observa fototropismo positivo, y en otros negativo. La importancia de los cojines ópticos en las reacciones a los estímulos luminosos varía en las diferentes especies. En algunas, el extremo del brazo se dirige hacia arriba para exponer los ocelos a la luz. Diebschlag (1938) informó que las especies fotopositivas *Asterias rubens* y *Astropecten irregularis* podrían moverse en diversas direcciones haciendo brillar una

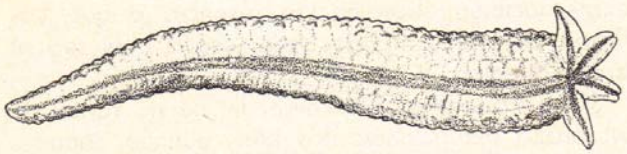


FIG. 19-11. Cometa de *Linckia*. Regeneración del cuerpo en la base de un brazo desprendido. (Según Richters, tomado de Hyman.)

luz sobre los cojines ópticos de un rayo determinado. Sin embargo, todos los asteroideos reaccionan a la luz, incluso cuando se cubren los cojines ópticos, probablemente por acción de las células fotorreceptoras de la epidermis corporal general.

De todas las reacciones a los estímulos externos, la correspondiente al contacto de los pies con el substrato es, sin duda, la dominante y quizá explique la reacción de enderezamiento.

Regeneración y reproducción. Los asteroideos poseen considerable capacidad de regeneración Puede regenerarse cualquier parte del brazo, y las partes destruidas del disco central son susceptibles de restitución. Estudios en *Asterias vulgaris* han permitido comprobar que si se conserva unida al brazo por lo menos una quinta parte del disco central, hay posibilidad de regeneración completa del animal. Si la sección residual del disco contiene la madreporita, es posible la regeneración incluso con menos proporción del disco. La regeneración es sumamente lenta y suele necesitar hasta un año para que se produzca la renovación completa.

En buen número de asteroideos la reproducción normal es de tipo asexual. Con frecuencia esta implica una división del disco central a lo largo de ciertas líneas definidas, de manera que el animal se divide en dos partes. Cada mitad regenera entonces la porción faltante del disco y los brazos. La estrella de mar *Linckia*, común en el Pacífico, se caracteriza por su capacidad para desprenderse de sus brazos cerca de la base del disco. A diferencia de lo observado en otros asteroideos a partir del brazo seccionado regeneran un nuevo disco y rayos. Tales ejemplares en trance de regeneración con pequeños brotes de brazos en la base del original se conocen vulgarmente con el nombre de cometas (fig. 19-11).

Salvo unas pocas excepciones, los asteroideos son dioicos, y poseen diez gónadas, dos en cada brazo. Cada una de estas gónadas permanece libre en la cavidad celómica excepto por un punto cerca de la unión del brazo y el disco (fig. 19-8). Las gónadas tienen aspecto de penacho o parecen racimos de uvas, y su tamaño varía notablemente según la proximidad del momento del desove. Cuando se hallan repletas de óvulos o espermatozoos, llenan casi por completo cada uno de los brazos. Otras veces, dichas gónadas son pequeñas y ocupan solamente una zona mínima en la base del brazo. Existe un gonoporo para cada gónada, casi siempre situado entre las bases de los brazos. En cierto número de astropectínidos, así como en algunos otros grupos, cada brazo posee muchas gónadas, las cuales están dispuestas en hilera a lo largo de toda la longitud del brazo. En estas especies, los gonoporos se abren sobre la superficie oral.

Se observan unas cuantas especies de asteroideos hermafroditas, como por ejemplo, la estrella de mar europea *Asterina gibbosa*. Esta especie es protándrica; los individuos pequeños o crías son machos, pero a medida que aumentan en edad y tamaño, se convierten en hembras.

En casi todos los asteroideos, los huevos y espermatozoos son depositados libremente en el agua del mar donde se produce la fecundación. Como en otros equinodermos, la presencia de huevos o espermatozoos en dicha agua actúa como estimulante para que otros individuos del sexo opuesto se desprendan de sus células sexuales. Binyon (1964) ha sugerido que el órgano axial puede actuar como quimiorreceptor para substancias recibidas a través de la madreporita, con lo cual se desencadena la liberación de los gametos. Suele haber solamente una estación para incubar por año, la cual ocurre casi siempre en primavera en las estrellas de mar de aguas templadas. Durante el desove, una sola hembra puede depositar hasta 2 500 000 huevos.

En la mayor parte de los asteroideos, los huevos liberados y los individuos en la última etapa de desarrollo son planctónicos. Sin embargo, cierto número de estrellas de mar del Artico y Antártico incuban sus huevos. Los huevos de semejantes especies suelen ser grandes y con gran cantidad de vitelo. En estas especies incubadoras se produce un número relativamente pequeño de huevos, y a diferencia de los demás asteroideos, el desarrollo es directo sin etapa larvaria. Pueden encontrarse diferentes métodos de incubación. En algunas especies, las hembras se levantan sobre los extremos de sus brazos e incuban sus huevos en el espacio entre el substrato y el lado oral del disco. En otras especies, los huevos son incubados en depresiones de la superficie aboral del disco, o en canastas de incubación formadas por espinas entre las bases de los brazos. En los pterastéridos se halla modificada la superficie aboral en su totalidad para servir como cámara de incubación de sus huevos. *Leptasterias groenlandica*, especie ártica circumpolar, incuba sus huevos en el estómago cardiaco. Mientras que la especie no incubadora, *Asterina gibbosa*, se caracteriza porque fija sus huevos a piedras y otros objetos.

Embriogenia. Salvo en las especies incubadoras, el desarrollo en los asteroideos es indirecto e implica la formación de una etapa

larvaria de nado libre. Los huevos son pequeños, homolécitos, y poseen relativamente poco vitelo. Las etapas tempranas del desarrollo se adaptan al tipo descrito en la introducción de este capítulo. En la mayor parte de especies, el celoma se levanta, a partir del extremo del arquenteron en progresión, en forma de dos bolsas laterales, las cuales se separan del arquenteron, se alargan, y se desarrollan viniendo a residir a lo largo de los lados derecho e izquierdo del arquenteron. Las dos bolsas se unen entonces por su parte anterior de manera que el celoma toma la forma de una **U**. Los extremos posteriores de cada rama de la **U** experimentan constricción y compresión, formando así dos vesículas celómicas separadas, el somatoceloma derecho y el izquierdo (fig. 19-12). Las vesículas celómicas restantes anteriores representan el hidroceloma y axoceloma, pero ellas nunca se separan. El hidroceloma izquierdo se une con la superficie dorsal para formar el hidroporo.

En la especie europea *Asterina gibbosa*, la formación del celoma tiene lugar de manera diferente. La parte anterior del arquenteron se separa para formar el celoma, y la porción posterior restante forma el intestino.

El embrión asteroideo adopta existencia de nado libre en un punto equidistante entre las etapas de blástula y gástrula. Comienza a alimentarse tan pronto como se ha formado por completo el aparato digestivo. Las diatomeas son recogidas de la corriente de agua producida por los cilios del estomodeo y constituyen su principal alimento. Al principio la superficie larvaria en su totalidad está cubierta de cilios, pero a medida que avanza el desarrollo, la superficie ciliada queda restringida a un área locomotora definida (fig. 19-12), la cual consta de dos pequeñas bandas longitudinales laterales que se extienden en dirección anterior y después ventralmente para unirse por delante de la boca en un asa preoral.

En la parte posterior, las dos bandas laterales se dirigen hacia adelante sobre la superficie ventral y se unen por delante del ano formando un asa preanal. El asa preoral se separa más tarde, o en algunos casos se eleva separadamente del resto de la banda locomotora para formar un anillo ciliado anterior en torno al cuerpo. Después de la formación de la banda locomotora nacen proyecciones llamadas brazos a partir de la superficie corporal. Las bandas locomotoras se extienden a lo largo de los brazos, que en algunas especies pueden ser sumamente largos. Esta etapa larvaria se conoce como larva bipinnaria y pueden transcurrir varias semanas hasta llegar a la misma.

Con la aparición de tres brazos adicionales en el extremo anterior (fig. 19-13, *A*), la larva bipinnaria se convierte en larva braquiolaria. Estos brazos son cortos, de posición ventral y cubiertos de células adhesivas en su extremo. Entre las bases de los tres brazos, se observa un área adhesiva

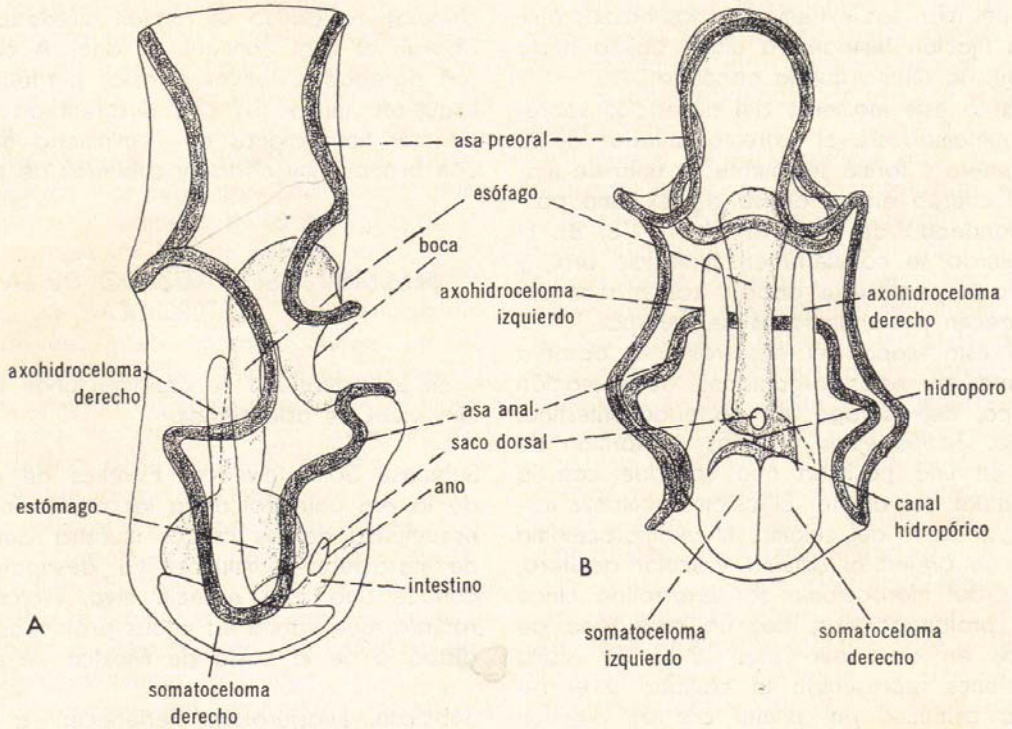


FIG. 19-12. Larva bipinnaria temprana (14 días) de *Astropecten aurantiacus*. *A*, Vista lateral. *B*, Vista dorsal. (Ambas según Hörstadius, tomado de Hyman.)

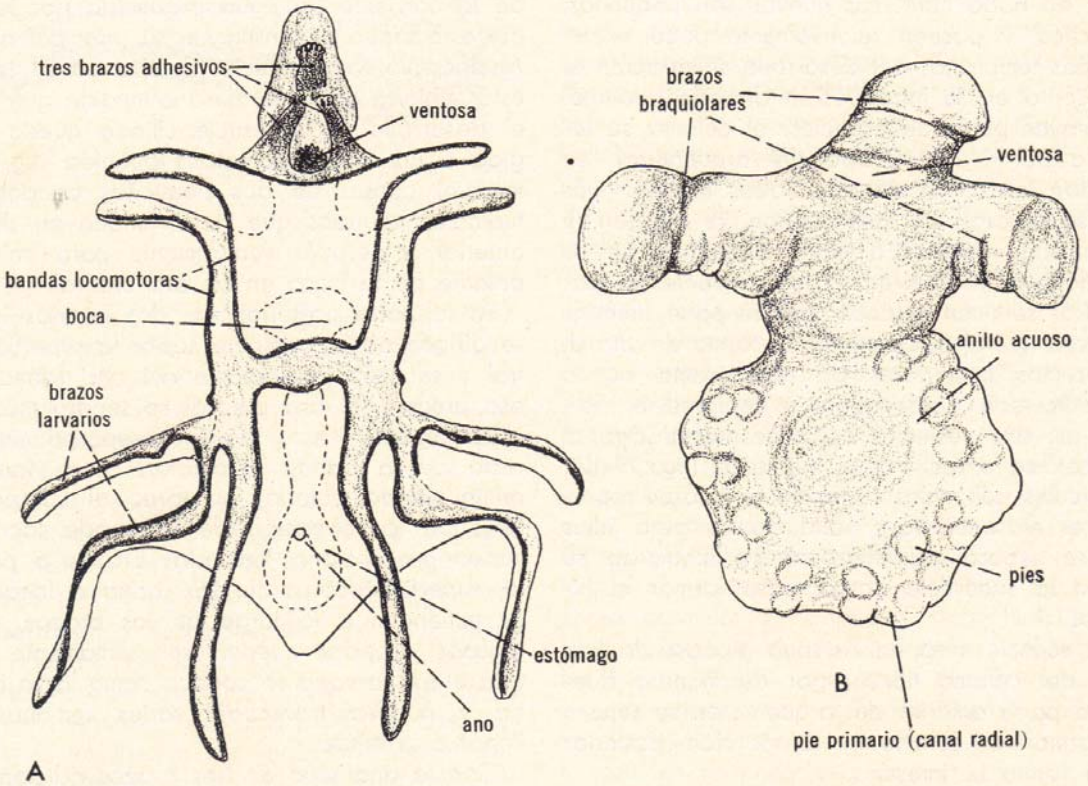


FIG. 19-13. A, Larva braquiolaria de *Asterias* (vista ventral). (Según Agassiz, tomado de Cuénot.) B, Metamorfosis en *Leptasterias hexactis*. (Según Osterud, tomado de Hyman.)

glandular que forma una ventosa. Los tres brazos y la ventosa representan un dispositivo de fijación, y la larva braquiolaria se deposita entonces en el fondo del mar. Los extremos de los brazos proporcionan fijación temporal a algún objeto hasta que la ventosa misma queda adherida.

Al llegar a este momento del desarrollo sobreviene la metamorfosis. El extremo anterior de la larva degenera y forma solamente un tallo de fijación, y el cuerpo adulto deriva del extremo posterior redondeado de la larva (fig. 19-13, *B*). El lado izquierdo se convierte en superficie oral, y el derecho en superficie aboral. Los brazos del adulto parecen prolongaciones del cuerpo.

Durante esta etapa del desarrollo se observa internamente en estos organismos degeneración de la boca, del esófago, de parte del intestino, y del ano. Todos estos órganos se forman de nuevo y en una posición que coincide con la simetría radial del adulto. El estomatoceloma forma la mayor parte del celoma. El axohidroceloma izquierdo da origen al sistema vascular acuífero, y a partir del hidroceloma se desarrollan cinco pares de prolongaciones, dos en cada uno de los brazos en desarrollo (fig. 19-13, *B*). Estas prolongaciones representan la cavidad y el revestimiento celómico del primer par de pies en cada brazo. Tan pronto como se forman pies adicionales, comienzan a fijarse al substrato y pronto liberan al cuerpo de dicho substrato. Al cabo de este tiempo, aparece el sistema esquelético. Como en otros equinodermos, los primeros osículos del adulto se forman alrededor del polo aboral, el cual contiene el ano. A continuación son agregados nuevos osículos periféricamente al esqueleto inicial. La cría desprendida de estrella de mar tiene menos de 1 milímetro de diámetro con brazos muy cortos y cubiertos de cerdas.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE ASTEROIDEA

En la actualidad se conocen unas 1 600 especies vivas de asteroideos.

Subclase Somasteroidea. Estrellas de mar fósiles de la era paleozoica en las cuales la estructura esquelética de los brazos muestra cierto número de caracteres primitivos, ya desaparecidos. Se conoce una sola especie viva, *Platasterias latiradiata*, que habita en aguas profundas y a cierta distancia de la costa de México en el Pacífico.

Subclase Euasteroida. Pertenecen a esta subclase todas las especies vivas de asteroideos con excepción de *Platasterias*.

Orden Phanerozonia. Estrellas de mar con placas marginales y casi siempre con paxilas en la superficie aboral. Pedicelarios de tipo sésil. Muchos miembros de este orden son excavadores en fondos marinos blandos y los pies de estas especies carecen de ventosas. *Astropecten, Luidia, Ctenodiscus, Culcita, Goniaster, Oreaster, Linkia, Porania.*

Orden Spinulosa. Los miembros de este orden no se distinguen siempre fácilmente de las especies fanerozonoides, pero, en general, carecen de placas marginales llamativas y los pies tubulares poseen ventosas. La superficie aboral está cubierta de espinas cortas a las que este orden debe el nombre. No existen pedicelarios. *Asterina, Patiria, Echinaster, Henricia, Acanthaster, Solaster, Pteraster.*

Orden Forcipulata. Estrellas de mar con pedicelarios compuestos de un tallo corto y tres osículos esqueléticos. *Freyella, Heliaster, Pycnopodia, Asterias, Leptasterias, Pisaster.*

CLASE OPHIUROIDEA (OFIUROIDEOS)

La clase Ophiuroidea incluye aquellos equinodermos conocidos como estrellas canasta, y estrellas serpiente o frágiles (fig. 19-14, *A* y *B*). Los ofiuroideos se parecen a los asteroideos en que ambos poseen brazos. Sin embargo, en otros aspectos las dos clases son completamente distintas. Los brazos sumamente largos de los ofiuroideos se desprenden más netamente del disco central. No existen surcos ambulacrales, y los pies toman poca parte en la locomoción. Ahora bien, los brazos poseen una estructura relativamente sólida si la comparamos con la de los asteroideos.

Estructura externa. Los ofiuroideos son equinodermos relativamente pequeños. En la mayor parte de las especies el diámetro del disco varía de 0.5 a 2.5 cm, aunque los brazos pueden ser bastante largos. Las estrellas canasta son los miembros más voluminosos de la clase, y el disco en algunas especies de este grupo puede alcanzar un diámetro de casi 10 cm. Se observan en los ofiuroideos gran variedad de colores, pero en la mayor parte de casos la coloración no suele ser muy llamativa debido a su pequeño tamaño y a su presentación en bandas o motas.

El disco central es aplanado mostrando una circunferencia redondeada, pentagonal o en forma de estrella (fig. 19-15). La superficie aboral puede ser lisa o granulosa con pequeñas espinas o tubérculos, y a veces resultan muy llamativas placas calcáreas diminutas, llamadas escudos. Las placas más grandes están constituidas por un par de escudos radiales situados a ambos lados de la base de cada brazo (fig. 19-15, *B* y *C*).

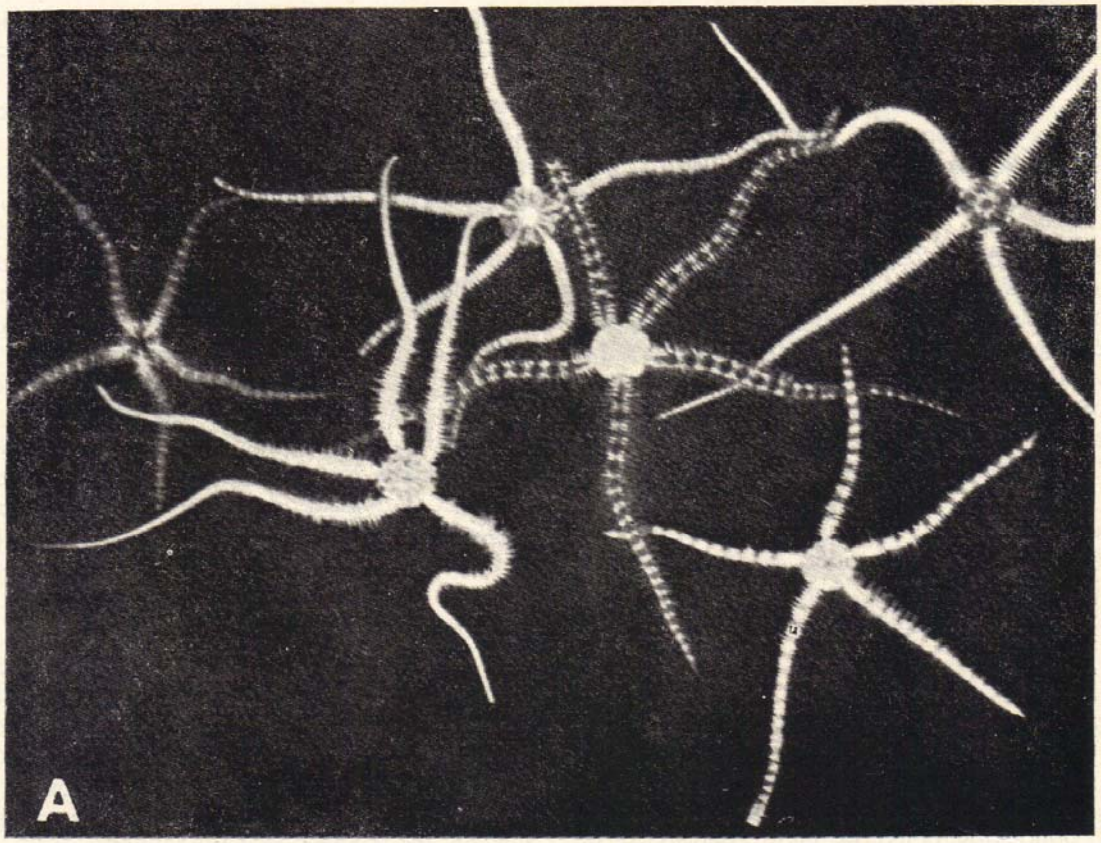
Como carácter típico existen siempre solamente cinco brazos; sin embargo, en las estrellas canasta los brazos se ramifican ya en la base o más distalmente, y las subdivisiones se vuelven a ramificar para dar origen a una gran masa de espiras que parecen tentáculos (fig. 19-14, *B*). Los brazos se unen en forma característica, debido a la presencia de cuatro hileras longitudinales de escudos (figs. 19-15, *A* y *B*, y 19-16, *B*). Se observan dos hileras de escudos laterales, una de escudos aborales, y una de escudos orales. Una sola serie, esto es, dos escudos laterales, uno aboral y uno oral, rodean completamente el brazo y su posición corresponde a la de un osículo esquelético interno, que describiremos más tarde. No es raro que los escudos oral y aboral queden reducidos por el gran tamaño de los escudos laterales, que pueden incluso cubrir las superficies oral y aboral (fig. 19-15, *A*).

Cada escudo lateral presenta de dos a quince espinas dispuestas en una fila vertical (fig. 19-16, *B*). El tamaño y forma de estas espinas varía notablemente, según las especies. Por ejemplo, en *Ophiothrix* y otras la mayor parte de las espinas de cada fila tienen forma de gancho; en *Ophiopholis* aparecen como pequeñas sombrillas en el extremo de cada brazo, y en *Ophiopteron* algunas de las espinas se hallan unidas entre sí por una membrana. Es posible que ciertas estrellas serpiente posean espinas venenosas, pues el extremo de semejantes espinas está provisto de una cubierta glandular gruesa.

No existe surco ambulacral en la superficie oral de los brazos; los pies son pequeños apéndices papilados parecidos a tentáculos que se prolongan entre los escudos oral y lateral, de los cuales hay típicamente un par por articulación (fig. 19-16, *A* y *B*). Los ofiuroideos carecen de pápulas y de pedicelarios.

El centro de la superficie oral del disco está ocupado por una serie complicada de grandes placas que rodean el área bucal y que también forman un aparato masticador (fig. 19-15, *A*). Las placas están organizadas en cinco mandíbulas triangulares que se orientan longitudinalmente con el vértice dirigido hacia el centro del disco. Cada mandíbula está compuesta de varias placas, de las cuales las más llamativas o visibles son un par de medias mandíbulas y un gran escudo basal oral. Las mandíbulas presentan muchas placas pequeñas en forma de diente a lo largo de su borde. En el vértice, los dientes también se extienden en sentido aboral en una hilera vertical (fig. 19-17).

En la mayor parte de ofiuroideos, un escudo oral se modifica, para formar una madreporita. Así, la madreporita se halla localizada sobre la superficie oral en contraste con su posición aboral en equinoideos y asteroideos. Los brazos se dirigen hacia adentro a las mandíbulas sobre la superficie oral del disco, dejando cinco grandes zonas



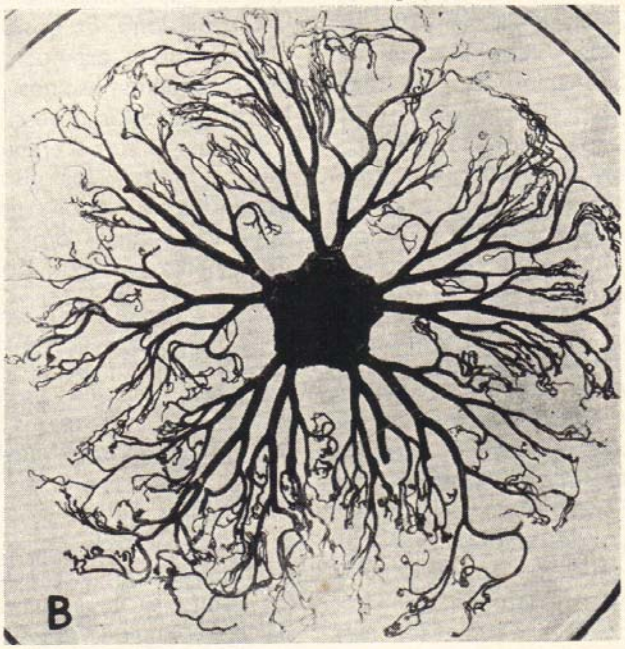


FIG. 19-14. A, Estrella frágil, *Ophiothrix fragilis*. (Por D. P. Wilson.) B, Estrella canasta, *Gorgonocephalus*. (Cortesía del *American Museum of Natural History*.)

interradiales triangulares, que tienen esencialmente la misma estructura superficial que el lado aboral del disco.

Pared corporal y esqueleto. Si exceptuamos las estrellas canasta, la epidermis de los ofiuroideos consiste esencialmente en un sincitio reducido, que se continúa con la dermis subyacente. Sin embargo, aparte de algunas áreas especializadas, no existen cilios superficiales. La dermis contiene los escudos esqueléticos más superficiales, así como los osículos más grandes y profundos de los brazos. Estos osículos se hallan muy espe-

cializados, y se cree que cada uno de ellos representa dos osículos ambulacrales fusionados. Cada osículo es una pieza esquelética voluminosa en forma de disco (una vértebra) que casi llena la parte interior del brazo (figs. 19-16, *B* y 19-17).

Los osículos vertebrales están dispuestos de manera lineal de un extremo del brazo al otro, y cada osículo está cubierto por cuatro escudos superficiales braquiales. Las dos superficies de los extremos de un osículo vertebral se hallan adaptadas estructuralmente para articularse con las vértebras vecinas. En las estrellas serpiente, esta articulación permite gran movilidad lateral del brazo, pero impide todo movimiento vertical. Sin embargo, en las estrellas canasta, las cuales poseen una articulación vertebral diferente, los brazos pueden flexionarse y enrollarse en cualquier dirección.

En las estrellas canasta, se observa una capa muscular debajo de la dermis, pero en las de

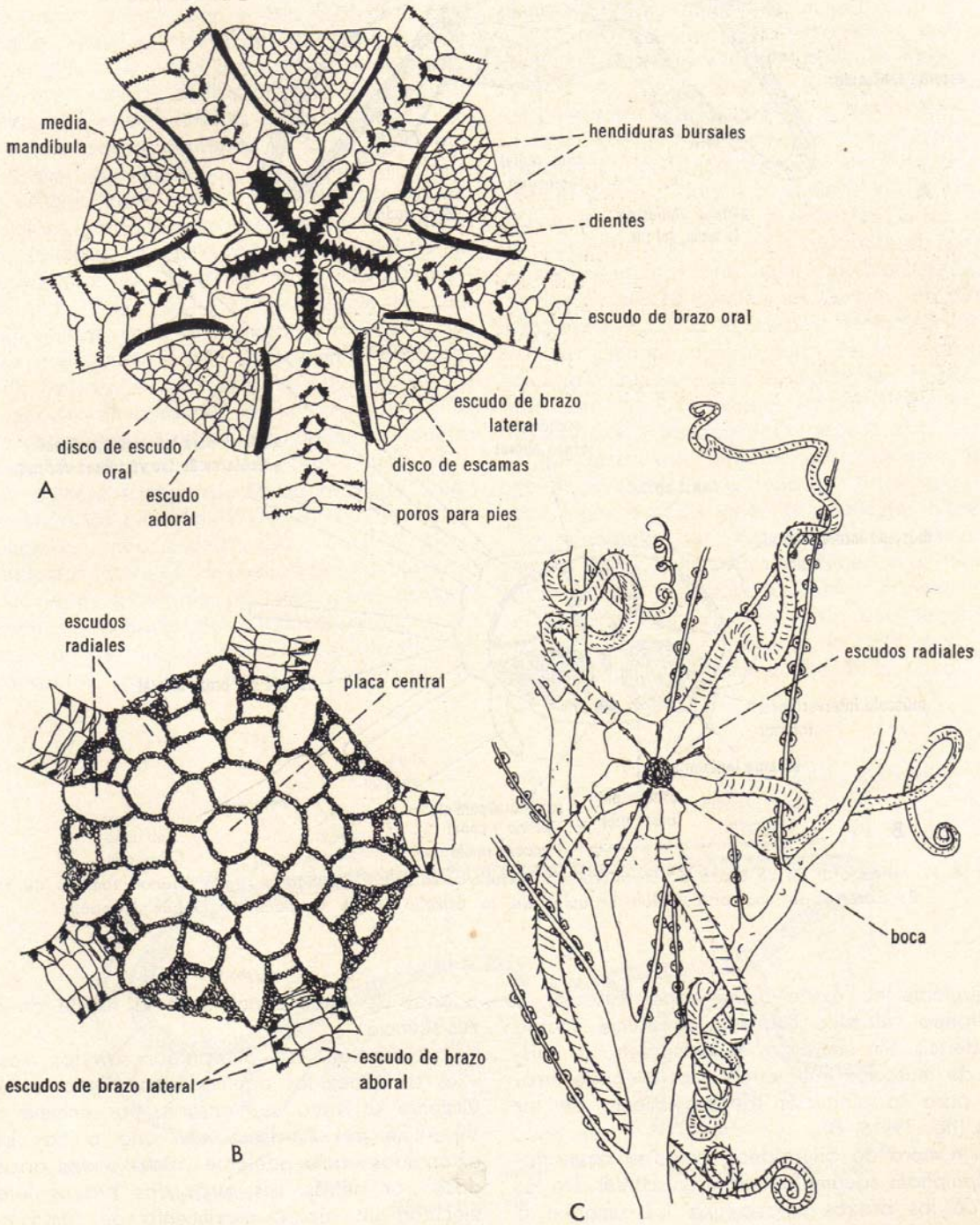


FIG. 19-15. A, Disco de *Ophiomusium* (vista oral). *B*, Disco de *Ophiolepis* (vista aboral). *C*, La estrella frágil eurihialina, *Asteronyx excavata*, trepando sobre un coral erecto. (Todo según Hyman.)

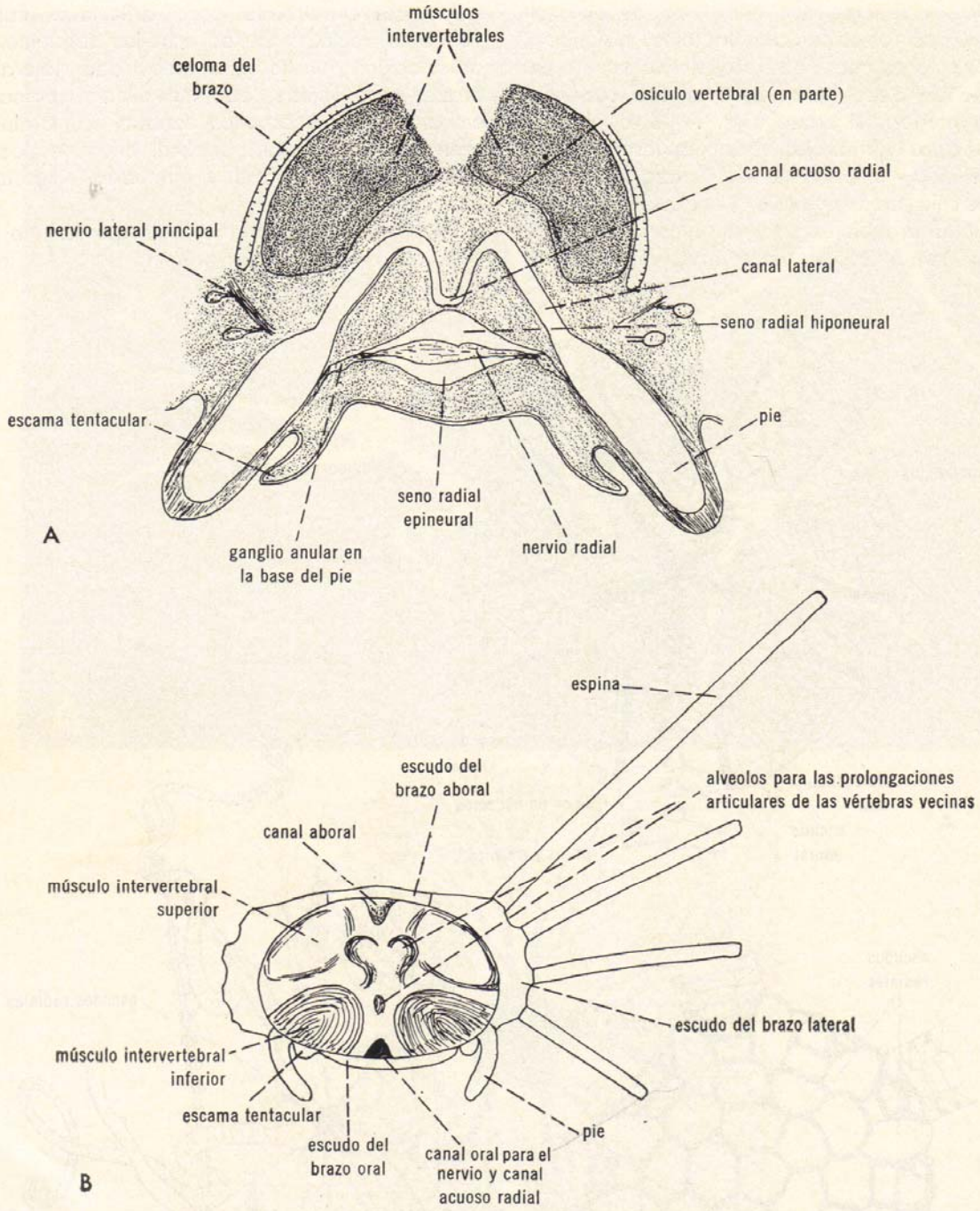


FIG. 19-16. A, Mitad oral de un brazo de un ofiuroideo (corte transversal). (Modificado según Cuénot, tomado de Hyman.) B, Extremo de una articulación braquial de la estrella frágil, *Ophiocoma*. (Según Hyman.)

tipo serpiente no existe dicha capa muscular, y el peritoneo celómico cubre la superficie interna de la dermis. Sin embargo, se comprueba la existencia de músculos intervertebrados bien desarrollados para la ejecución de movimiento de los brazos (fig. 19-16, *B*).

Buen número de ofiuroideos, como el cosmopolita *Amphipholis squamata*, son luminiscentes. De los lados de los brazos emana una luz amarilla o verde amarillenta, sobre todo en la región de las espinas. Se cree que las grandes células glandulares de estas zonas sean la fuente de la luminiscencia.

Locomoción. Los ofiuroideos son los más móviles de todos los equinodermos. Durante el movimiento el disco se conserva por encima de la superficie del substrato con uno o dos brazos extendidos hacia adelante y uno o dos arrastrándose por detrás. Los otros dos brazos laterales ejecutan un rápido movimiento de remo contra el substrato que impulsa al animal hacia adelante en forma de brincos o saltos. Las estrellas ser-

piente no presentan brazo alguno especializado y pueden moverse en cualquier dirección.

El enderezamiento se logra por extensión y alejamiento mutuo de dos brazos vecinos, de manera que formen una línea recta tangente con el disco. Mediante el empleo de los brazos extendidos como pivote, el disco es levantado e impulsado por los otros brazos. Para treparse en rocas o en algas marinas y colonias de hidroides, los extremos elásticos de los brazos se enrollan a menudo en torno de los objetos (fig. 19-15, *C*). Unos cuantos ofiuroideos pueden nadar, empleando el mismo método de progresión que para arrastrarse. Algunas formas son también excavadoras. *Amphiura* se cubre completamente de arena, excepto los extremos de los brazos. Los pies son utilizados por estos animales para excavar.

Sistema vascular acuífero. El escudo oral que forma la madreporita en los ofiuroideos suele presentar un solo poro y un conducto. Además de la posición oral de la madreporita, el conducto pétreo asciende al anillo acuoso, localizado en un surco sobre la superficie aboral de las mandíbulas (fig. 19-17). Dicho anillo dispone de cuatro vesículas de Polio y da lugar a los conductos radiales que penetran por el lado inferior de los osículos vertebrales de los brazos (fig. 19-17). En cada osículo, el conducto radial da origen a un par de conductos laterales, que pueden extenderse directamente al par de pies ventrolaterales, o pueden primero formar asa hacia arriba y luego descender a los pies (fig. 19-16, *A*). No se observan ampollas, pero sí una válvula entre el pie y los conductos laterales. La presión del líquido para protracción es generada por una parte dilatada en forma de ampolla del conducto pedal, y en algunas formas por contracción localizada de los conductos acuíferos radiales. Como en los asteroideos, el conducto radial termina en un pequeño tentáculo externo en el extremo del brazo. El sistema vascular acuífero en su totalidad se halla revestido de peritoneo ciliado.

Nutrición. Los ofiuroideos se alimentan de los detritos del fondo marino y de pequeños animales vivos o muertos. Las partículas alimenticias voluminosas son raspadas en la boca por los brazos, y las pequeñas pasan a la boca por medio de los pies o quizá en algunos casos por flagelos especiales situados en la superficie oral de los brazos. Fontaine (1965) observó que la estrella llamada frágil del Pacífico, *Ophiocomina nigra*, utiliza una serie de tales mecanismos, que probablemente empleen también otras especies de los ofiuroideos. *Ophiocomina* es alimentador de filtro, alimentador de depósito, y consumidor de vegetales frescos y de materias orgánicas descompuestas. En la alimentación de filtro, las brazos se elevan desde el fondo y ejecutan movimientos ondulatorios en el agua. El plancton y los detritos se adhieren a las tiras mucosas que se extienden entre las espinas braquiales adyacentes. Las partículas atrapadas pueden ser llevadas en dirección descendente hacia la escama tentacular por corrientes ciliares, o recogidas de las espinas por los pies tubulares, que se extienden hacia arriba con este fin. Dichos pies raspan entonces sobre las escamas tentaculares, depositando las partículas acumuladas delante de la escama. Es aquí donde las vías ciliares depositan su material. Desde este lugar a cada lado, las partículas alimenticias son recogidas por pies adyacentes, comprimidas en un bolo, y dirigidas a la línea oral media del brazo hacia la boca. Las bolas alimenticias son movilizadas por los pies hasta que llegan a las partes proximales del brazo, en cuyo punto los cilios facilitan el movimiento hacia la boca.

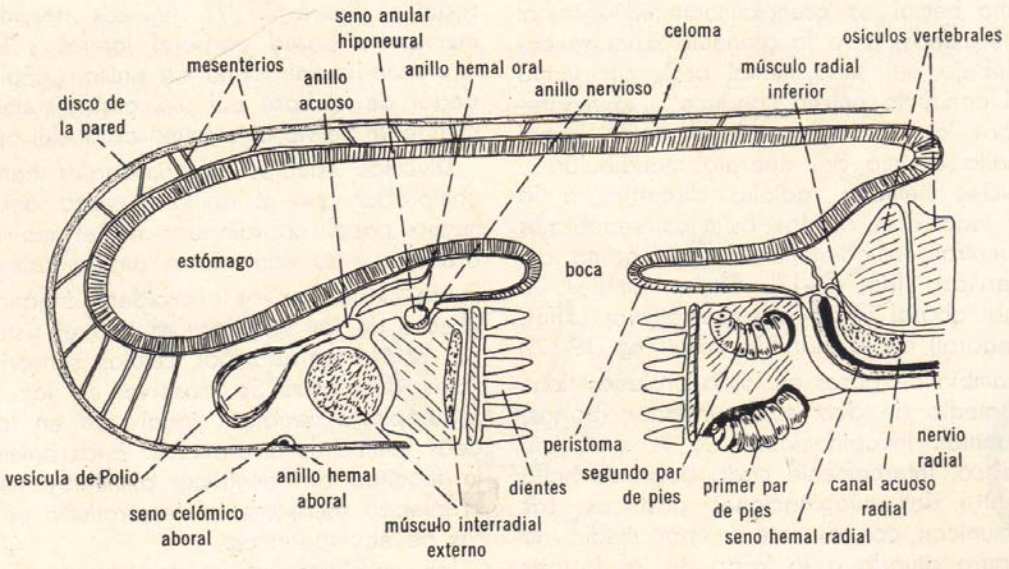


FIG. 19-17. Disco y base de un brazo de estrella frágil (corte vertical). (Según Ludwig, tomado de Hyman.)

La alimentación de depósito de las partículas de tamaño medio es llevada a cabo por los pies que reúnen las partículas alimenticias procedentes del substrato, las comprimen en pequeñas bolas, y luego las dirigen hacia la boca como acabamos de describir.

Las partículas alimenticias voluminosas, como residuos de animales muertos, son llevadas a la boca por movimientos en asa de un brazo. En la búsqueda sobre algas o materias orgánicas descompuestas, el animal utiliza sus dientes o los pies orales en tubo.

Las estrellas canasta pueden capturar presas relativamente grandes, sobre todo crustáceos.

El aparato digestivo de estos animales es sumamente sencillo (fig. 19-17). Las mandíbulas rodean una cavidad prebucal superficial, techada aboralmente por la membrana peristómica que contiene la boca.

Un corto esófago une la boca con un gran estómago en forma de saco que llena la mayor parte del interior del disco, y en casi todos los ofiuroideos los bordes de dicho estómago se pliegan para formar diez bolsas. Carecen estos animales de intestino y de ano, y si exceptuamos una sola especie, ninguna parte del aparato digestivo se prolonga hasta los brazos. Aunque lógicamente debe ser el estómago el centro de la digestión y absorción, hasta la fecha sabemos poco respecto a los detalles del proceso digestivo en estos animales.

Circulación, intercambio de gases, y excreción. El celoma en los ofiuroideos es muy pequeño si lo comparamos con el de otros equinodermos. Los osículos vertebrales restringen la capacidad del celoma en la parte aboral de los brazos (fig. 19-16, *A*); el estómago, las bolsas (ver abajo), y las gónadas dejan sólo pequeños espacios celómicos en el disco (fig. 19-17). Los celomocitos son células amiboides activas.

El sistema hemal es esencialmente idéntico al de los asteroideos, pero la glándula axial se encuentra debajo del seno hemal oral, por virtud de que el conducto pétreo conduce a la madreporita sobre la superficie oral. El anillo hemal oral se halla encima del aparato mandibular, y los conductos hemales radiales discurren a lo largo del lado oral de los osículos vertebrales y se encuentran inmediatamente por encima del cordón nervioso (fig. 19-17). Existe también un anillo hemal aboral unido al extremo oral (originalmente aboral) de la glándula axial (fig. 19-17).

El intercambio de gases en los ofiuroideos tiene lugar por medio de diez sacos internos (bolsas) que representan invaginaciones de la superficie oral del disco. Internamente cada bolsa se halla alojada entre dos evaginaciones gástricas. Las bolsas comunican con el exterior por medio de una hendidura situada a lo largo de los bordes de los brazos sobre la superficie oral del disco (fig. 19-15, *A*). Estas bolsas se hallan revestidas de epitelio ciliado, sobre todo en las hendiduras. El movimiento de los cilios crea una corriente de agua que ingresa en el extremo periférico de la hendidura, pasa por la bolsa, y sale al exterior por el extremo oral de dicha hendidura. Muchas especies también bombean agua hacia afuera y hacia adentro de la bolsa por elevación y descenso de la pared oral o aboral del disco.

Son pocas las investigaciones científicas practicadas sobre excreción en los ofiuroideos, pero parece lógico suponer que los productos de excreción no sean muy diferentes de los observados en equinoideos y asteroideos. Las bolsas respiratorias de pared delgada pueden ser muy bien el centro principal de eliminación de desechos.

Sistema nervioso. El sistema nervioso de estos animales es doble y se halla compuesto de un sistema ectoneural motor y sensitivo externo, y de un sistema hiponeural motor interno. Los dos sistemas son paralelos entre sí, y separados solamente por una fina capa de tejido conectivo. El anillo nervioso circunoral se encuentra encima del aparato mandibular entre el anillo acuoso por el lado externo, y el anillo hemal por el interno (fig. 19-17). El anillo nervioso circunoral proporciona nervios al esófago, a los primeros pies (pies bucales) en cada brazo, y a los músculos del aparato mandibular. El nervio radial discurre a lo largo del lado externo de los osículos vertebrales de los brazos inmediatamente por debajo del conducto hemal radial (fig. 19-16, *A* y 19-17).

A nivel de cada osículo vertebral, el nervio radial presenta una dilatación ganglionar, estructura que no existe en otros equinodermos. De la porción hiponeural de cada ganglio nace un par de nervios motores laterales que inervan los músculos intervertebrales. Entre ganglios sucesivos, y de la parte ectoneural del nervio radial parten un nervio pedal y un par de nervios laterales sensoriales (figura 19-16, *A*). Los nervios laterales inervan la pared corporal lateral y las espinas; el nervio pedal forma un anillo ganglionar alrededor de la base del pie, a partir del cual desciende un nervio al extremo distal del apéndice.

Diversos estudios experimentales han permitido comprobar que el anillo nervioso desempeña el mismo papel coordinador en el movimiento del brazo que su equivalente en los asteroideos.

No existen en los ofiuroideos órganos especializados de los sentidos, ya que el sistema sensorial está integrado por células sensoriales epiteliales generales. Se observa en los ofiuroideos fototropismo negativo, igual que en los equinoideos y muchos asteroideos. Estos animales tienen la facultad de identificar alimentos sin contacto, propiedad escasamente desarrollada en otras clases de equinodermos.

Los quimiorreceptores se encuentran probablemente localizados en los pies.

Regeneración y reproducción. Muchos ofiuroideos pueden autoamputarse o desprenderse de uno o más brazos cuando son atacados o apresados por un enemigo. La línea de sección puede ocurrir en cualquier punto fuera del disco; la porción perdida se regenera. En casi todos los ofiuroideos, el disco no posee capacidad de regeneración de los brazos, y en ciertas especies es necesaria la presencia del disco entero y de un brazo por lo menos para que se regeneren los brazos restantes.

Unos pocos ofiuroideos se reproducen asexualmente, sobre todo la estrella serpiente de seis brazos *Ophiactis*. El disco se divide en dos partes, y cada una con tres brazos. La fisión tiene lugar a lo largo de cualquier plano; la parte faltante se regenera.

Casi todos los ofiuroideos son dioicos. Generalmente no presentan dimorfismo sexual; sin embargo, las hembras de tres especies se sabe llevan de un lado a otro machos enanos, estando adheridos los dos sexos boca con boca. Las gónadas son pequeños sacos fijados al lado celómico de las bolsas cerca de la hendidura dorsal. Puede haber una, dos o muchas gónadas por bolsa con diversas posiciones de fijación. No son raras las especies hermafroditas. Muchas son protándricas; la gónada produce primero espermatozoos y después huevos. En otros ofiuroideos, las bolsas presentan ovarios y testículos separados.

Cuando las gónadas maduran caen en el interior de las bolsas, probablemente por rotura, y las células sexuales son expulsadas del cuerpo con la corriente acuosa respiratoria. La fecundación y el desarrollo se producen en el agua de mar en la mayor parte de las especies, pero como en otros equinodermos, es frecuente la incubación en algunos ofiuroideos árticos y antárticos. Utilizan estos animales las bolsas como cámara de incubación, y el desarrollo se inicia en el interior de la madre hasta que se llega a la etapa juvenil. En la mayor parte de especies, solamente se incuban unas cuantas crías por bolsa, pero se ha informado reiteradamente que en una forma antártica pueden encontrarse hasta 200 embriones por bolsa. En algunas estrellas serpiente que incuban sus huevos, como *Amphipholis squamata*, el desarrollo es vivíparo, pues el embrión se fija a la pared de la bolsa y recibe su nutrición de la madre. En unas pocas especies, como en la antártica *Ophionotus hexactis*, se forma un solo huevo y pasa a la luz de un ovario, en el cual se produce la fecundación y el desarrollo; la cría de estrella serpiente rompe en el interior de la bolsa.

Embriogenia. En los ofiuroideos ovíparos que no incuban, el desarrollo temprano es idéntico al de los asteroideos. Se llega a una fase de nado libre en la etapa de blástula que es completamente ciliada. El celoma se origina por separación del extremo libre del arquenteron, el cual se divide subsecuentemente en bolsas a derecha e izquierda, o por embolsamiento, que tiene lugar inmediatamente antes de la separación del arquenteron. La larva, llamada ofiopluteus, es muy parecida a la equinopluteus de los equinoideos (fig. 19-18). Se produce metamorfosis mientras la larva se halla todavía en fase de nado libre, y no existe etapa de fijación. La estrella serpiente diminuta se sumerge en el fondo y comienza su existencia adulta.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE OPHIUROIDEA

Se han descrito unas 2 000 especies vivas de ofiuroideos.

Orden Ophiurae. Grupos de ofiuroideos casi todos pequeños provistos de cinco brazos; dichos brazos pueden ejecutar solamente movimientos transversales. Este orden incluye casi todas las estrellas frágiles y serpiente. *Amphiura, Amphipholis, Ophiopholis, Ophiactis, Ophiothrix, Ophioderma, Ophiocoma, Ophiolepis, Ophiomusium, Ophiomaza.*

Orden Euryalae. Brazos simples o ramificados (estrellas canasta), pero capacitadas para ejecución de movimientos verticales y laterales. *Asteronyx, Gorgonocephalus.*

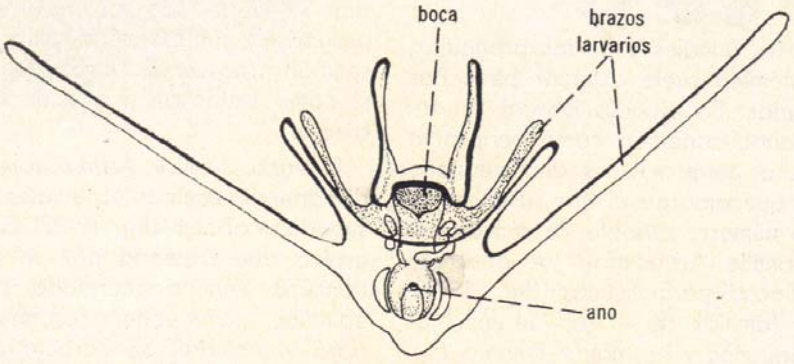


FIG. 19-18. Larva ofiopluteus de *Ophiomaza* (vista oral). (Según Mortensen, tomado de Cuénot.)

DIVISION BIBLIOTECAS Universidad del Valle

CLASE ECHINOIDEA (EQUINOIDEOS)

Los equinoideos son equinodermos de movimientos libres entre los que destacan los erizos de mar, los erizos también de mar en forma de corazón, y las galletas de mar. El nombre Echinoidea, que significa "como un erizo", deriva del hecho de que estos animales están cubiertos de espinas. El cuerpo de los equinoideos no emite brazos como el de los asteroideos, antes al contrario, la forma es circular u oval y el cuerpo es esférico o visiblemente aplanado a lo largo del eje oral-aboral. Esta clase es sobre todo interesante desde el punto de vista de la simetría, pues mientras los erizos de mar son radialmente simétricos, otros miembros de la clase presentan diversas etapas hasta el logro de una simetría bilateral secundaria. Un tercer rasgo distintivo de la estructura de los equinoideos es la fusión de los osículos del esqueleto en una caja sólida (el caparazón).

Estructura externa. EQUINOIDEOS REGULARES. Los miembros radiales o regulares de la clase se conocen como erizos de mar. En estas formas, el cuerpo es más o menos esférico y armado de espinas movibles relativamente largas (fig. 19-19). Los erizos de mar son pardos, negros, purpúreos, verdes, blancos y rojos; unos pocos son multicolores, como el erizo de las Antillas *Diadema antillarum*, el cual, cuando joven, presenta bandas purpúreas y espinas blancas. La mayor parte de los erizos de mar tienen de 5 a 10 cm de diámetro, pero algunas especies del Indopacífico pueden alcanzar hasta más de 30 cm.

El cuerpo de estos animales puede dividirse en un hemisferio oral y otro aboral con las partes dispuestas radialmente en torno al eje polar. El polo oral es portador de la boca y se halla dirigido contra el substrato. La boca está rodeada de una membrana peristómica, engrosada a lo largo del borde interno para formar un labio (fig. 19-20, *A*). El peristoma de los erizos de mar posee pequeños osículos de sostén enclavados, y en la superficie se advierten gran número de estructuras diferentes dispuestas de manera radial. Poseen estos animales cinco pares de pies modificados cortos y fuertes, llamados bucales, y cinco pares de prolongaciones peludas, que reciben el nombre de branquias.

Además de los pies bucales y de las branquias, la membrana peristómica suele ostentar pequeñas espinas y pedicelarios. En el polo aboral se encuentra la región anal, conocida como periprocto (fig. 19-20, *B*); dicho periprocto es una pequeña membrana circular que alberga el ano, usualmente en el centro, y un número variable de placas enclavadas. En la familia Arbaciidae, se observan cuatro grandes placas periprócticas (fig. 19-20, *B*), pero en otras familias de erizos de mar las placas son más pequeñas y en mayor número (fig. 19-21). La superficie corporal globulosa puede dividirse en diez secciones radiales que se extienden entre los polos oral y aboral (fig. 19-20, *A*). Cinco secciones poseen pies tubulares y reciben el nombre de áreas ambulacrales. Entre dichas áreas existen secciones desprovistas de pies, conocidas como áreas interambulacrales. La superficie corporal está así compuesta de cinco áreas ambulacrales alternando con otras cinco interambulacrales; las diez áreas convergen hacia los dos polos.

Las espinas movibles, tan características de los erizos de mar, están dispuestas más o menos simétricamente en las áreas ambulacral e interambulacral; son más largas en torno al ecuador que en los polos. La mayor parte de erizos de mar poseen espinas largas (primarias) y cortas (secundarias) distribuidas en forma más o menos uniforme sobre la superficie corporal. Sin embargo, *Arbacia punctulata*, erizo de mar común del Atlántico, posee solamente el tipo largo (véase la figura 19-19).

En cada espina se advierte la presencia de un alveolo cóncavo en la base que ajusta con un tubérculo correspondiente situado en el caparazón (fig. 19-22, *A* y *B*). Alrededor de esta articulación de tipo esférico existen dos vainas de fibras musculares que se extienden entre la base de la espina y el caparazón. Las contracciones de la vaina muscular externa sirven para inclinar las espinas en una dirección o en otra. La vaina interna de fibras musculares (el músculo dentado) por contracciones uniformes de sus fibras produce erección de las espinas. Estas últimas suelen ser circulares y afiladas en la punta, pero muchas especies se desvían de este tipo general. La especie *Diadema* de los arrecifes tropicales tiene espinas que pueden exceder de 30 cm de longitud. Dichas espinas son muy afiladas, huecas, y quebradizas, y además poseen una substancia irritante. Cuando se pisa un erizo puede producir una herida muy dolorosa y grave. Las espinas primarias de los erizos llamados pizarrines, especie de *Heterocentrotus* y *Cidaris*, son pesadas y romas (fig. 19-19, *C*), y algunos cidáridos tienen espinas en forma de remo. Los miembros del género *Colobocentrotus* del Indopacífico están adaptados para treparse a las rocas batidas por las olas (fig. 19-19, *F*). Las espinas aborales son cortas y pesadas, y sus extremos romos son poligonales en sección transversal. Estas espinas se unen entre sí como baldosas y ofrecen mayor resistencia al oleaje.

El erizo de mar *Asthenosoma*, del Indopacífico, dispone de espinas especiales venenosas sobre la superficie aboral (fig. 19-22, *C*). La punta de cada espina está rodeada por un gran saco azul que contiene veneno secretado por el revestimiento epitelial; dicho veneno es muy tóxico y doloroso para el hombre. Se caracteriza también este género porque posee placas articuladas en el capa-

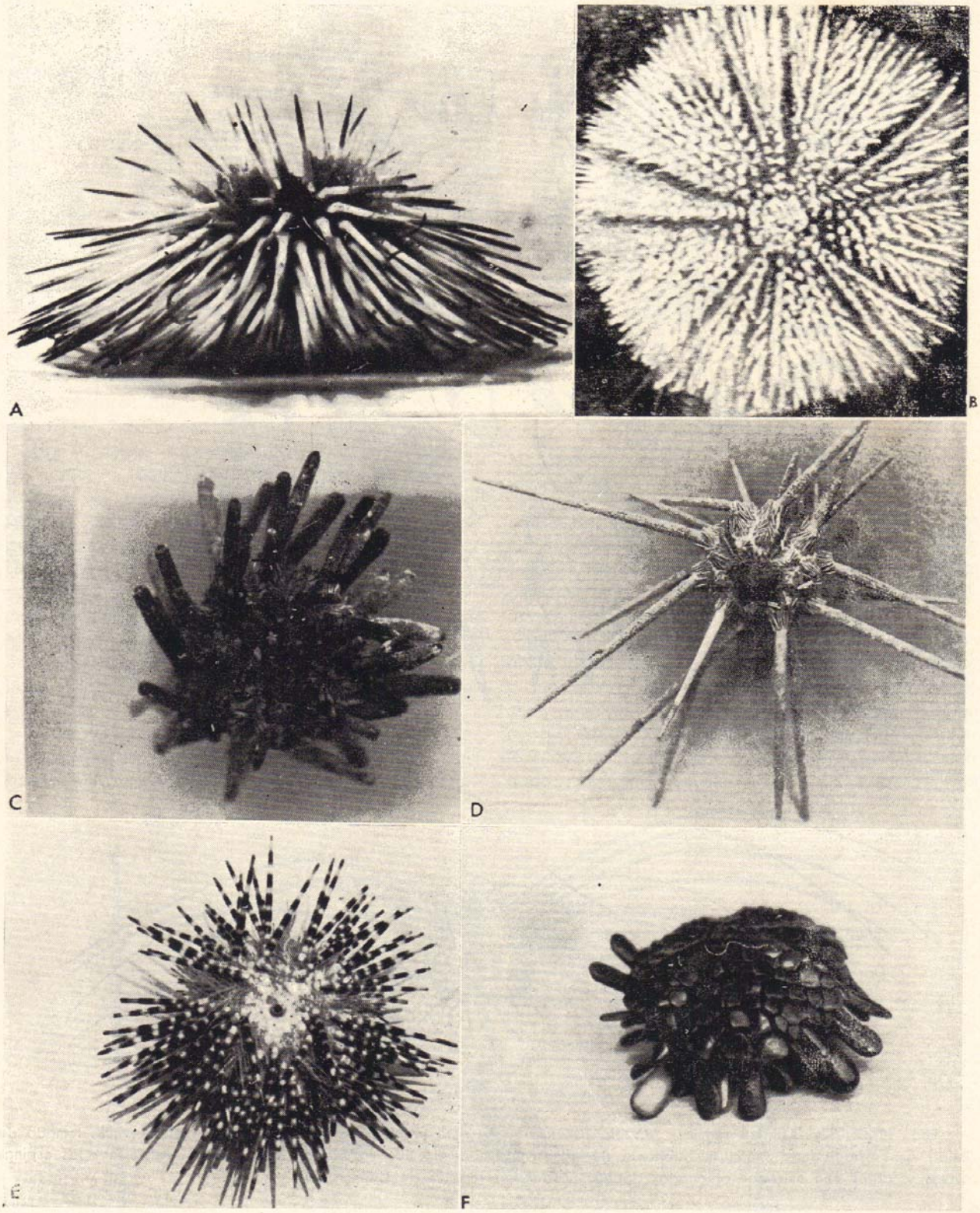


FIG. 19-19. Erizos regulares. *A*, Vista lateral del erizo común de mar del Atlántico, *Arbacia punctula*, en la que se aprecian largas espinas y pies. *B*, La especie europea *Echinus esculentus*, vista desde arriba. (Tomado de Yonge, C. M., 1949: *The Seashore*, Collins, London.) *C*, Especie de *Cidaris* con espinas secundarias muy pequeñas alrededor de la base de fuertes espinas primarias. Esta especie es una de los erizos de mar llamados a veces erizos en pizarrín. *D*, Otra especie de *Cidaris* con espinas primarias largas terminadas en puntas o muy afiladas. *E*, *Echinothrix* de Hawai. Espinas secundarias delgadas y pequeñas en bandas netamente definidas entre las grandes tiras de espinas primarias. Nótese el ano visible. *F*, *Colobocentrotus*, erizo del mar del Pacífico con espinas aborales romas que se unen entre sí para formar una superficie lisa. Tales espinas son quizá una adaptación para vivir sobre rocas batidas por las olas.

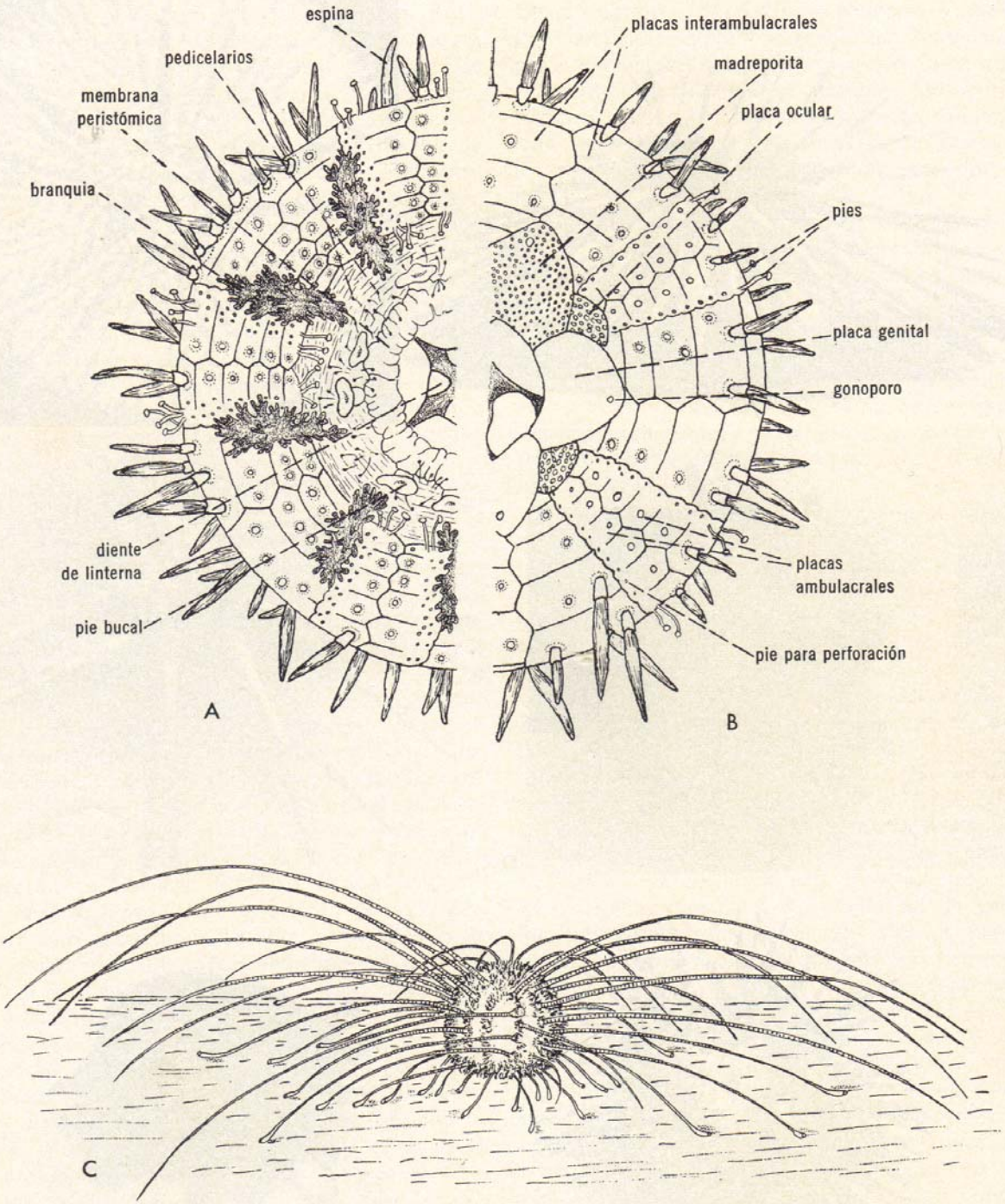


FIG. 19-20. A y B, Erizo regular, *Arbacia punctulata*. A, Vista oral. B, Vista aboral. (Según Petrunkevitch, tomado de Reid.) C, *Plesiodiadema indicium*, habitante de aguas profundas de tipo regular del Indopacífico. Adviértase las espinas curvas y largas con extremos aplanadas. (Según Mortensen, tomado de Cuénot.)

razón. Cuando el animal se halla fuera del agua el caparazón se colapsa.

Los pedicelarios, característicos de todos los equinoideos, están localizados en la superficie general del cuerpo, así como en el peristoma. Los que se observan en los equinoideos se parecen a los pedicelarios con tallo de los asteroideos en que constan de un largo tallo coronado por mandíbulas. Sin embargo, en el correspondiente a los equinoideos, el tallo posee un bastoncillo esquelético de sostén, y además tres mandíbulas opuestas (fig. 19-23, *A*). Las bases de los osículos de las mandíbulas se articulan mutuamente y no con un osículo basal como en los asteroideos.

De los diversos tipos de pedicelarios en los equinoideos, los más interesantes son aquellos que poseen glándulas de veneno llamadas pedicelarios globíferos (figs. 19-23, *B*, y 19-28). El lado externo de cada mandíbula está rodeado por uno o dos grandes sacos de veneno que se abren por uno o dos conductos inmediatamente por debajo del diente terminal de la mandíbula. El veneno ejerce efecto rápido paralizante sobre animales pequeños y aleja a los de mayor tamaño. Las espinas con frecuencia se inclinan en sentido contrario al de los pedicelarios venenosos de manera que éstos quedan más fácilmente expuestos. No se observan estas estructuras en algunos erizos de mar, como en *Arbacia*, pero sí existen en muchas otras formas, incluyendo *Lytechinus* del Atlántico.

Emplean estos animales otros tipos de pedicelarios para su defensa, para capturar presas pequeñas, o para sanear la superficie corporal donde desprenden y desmenuzan pequeñas partículas de residuos que son después eliminadas por los cilios de la superficie. Cuando se tocan los pedicelarios en el exterior producen un chasquido al abrirse; cuando se tocan en el interior el chasquido lo producen al cerrarse.

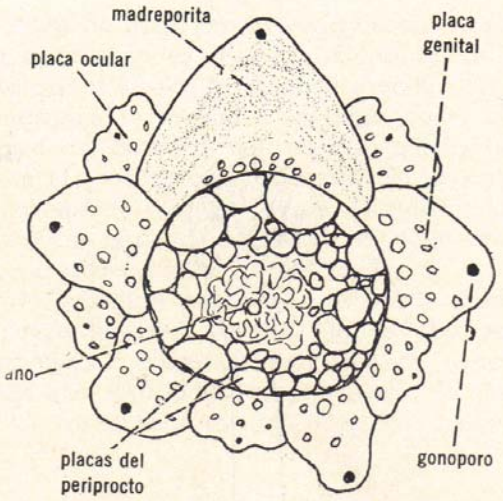


FIG. 19-21. Periprocto y placas circundantes del erizo regular, *Strongylocentrotus*. (Según Lovén, tomado de Hyman.)

En casi todos los erizos de mar se observan áreas ambulacrales provistas de cuerpos ovoideos o esféricos duros (esferideos) que probablemente sean órganos del equilibrio. Los esferideos pueden quedar limitados en número y localizarse solamente sobre el lado oral, o pueden hallarse diseminados por toda la longitud del ambulacro. En

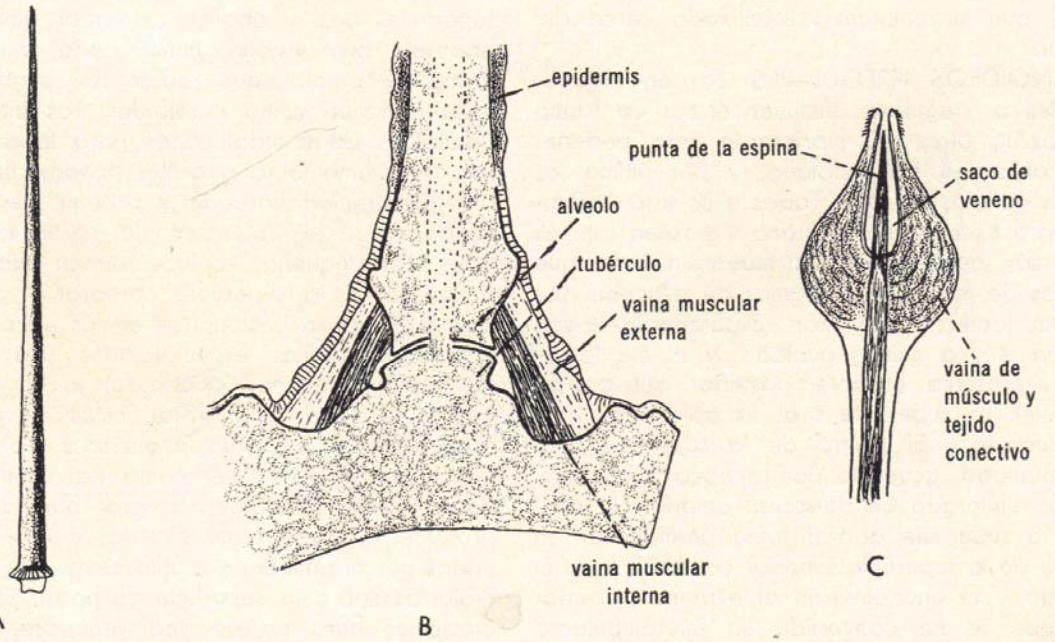


FIG. 19-22. Espinas de erizos regulares. *A*, Espina primaria de un erizo *Arbacea*. (Según Hyman.) *B*, Corte de la base de una espina de *Cidaris*, en la que se advierten vainas musculares. (Según Cuénot.) *C*, Espina de veneno de *Asthenosoma varium*, especie del Indopacífico. (Según Sarasins, tomado de Hyman.)

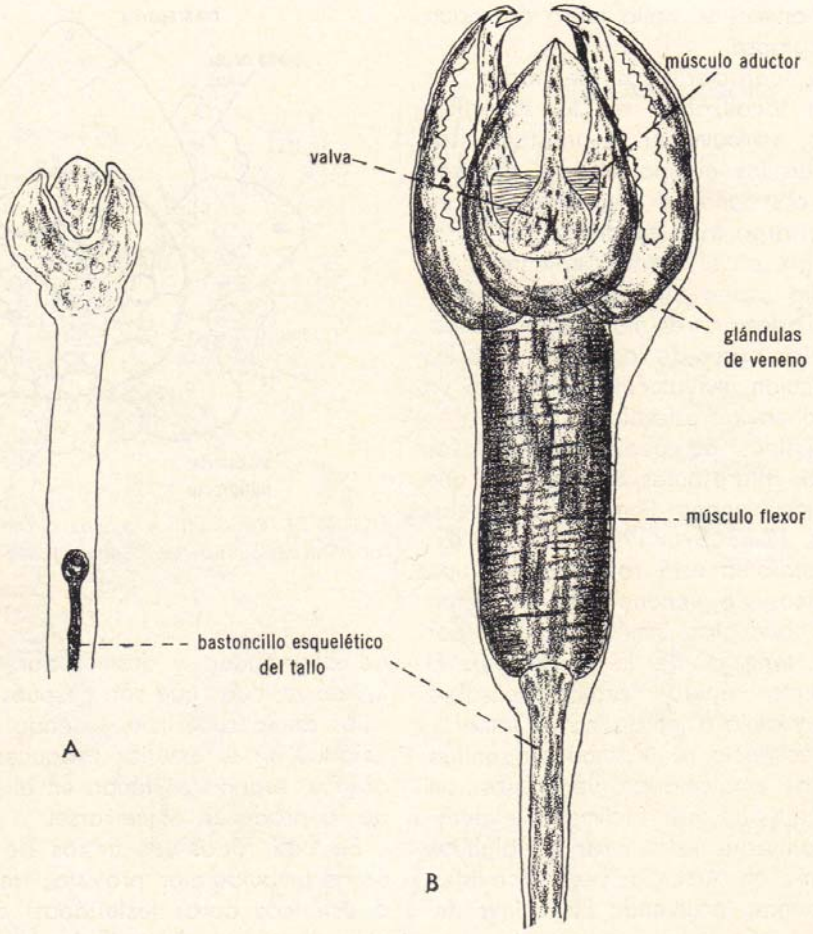


FIG. 19-23. A, Pedicelarios no venenosos de un erizo regular. (Según Hyman.) B, Pedicelarios venenosos de *Strongylocentrotus*. (Según Mortensen, tomado de Hyman.)

Arbacia existe solamente un esferideo por ambulacro, que se encuentra localizado cerca del peristoma.

EQUINOIDEOS IRREGULARES. Los equinoideos bilaterales o irregulares incluyen erizos en forma de corazón, otros de morfología rara pertenecientes al orden Exocycloidea, y por último las llamadas galletas de mar. Todos ellos están adaptados para excavar en la arena y poseen espinas mucho más pequeñas y en mayor número que los erizos de mar que acabamos de describir. Los erizos en forma de corazón (espatangoides) son de forma más o menos ovalada, y el eje longitudinal representa el anteroposterior del cuerpo (fig. 19-24). La superficie oral es aplanada, y la aboral convexa. El centro de la superficie oral en su totalidad, ocupado por la boca y el peristoma, ha emigrado en dirección anterior. El centro de la superficie aboral suele permanecer en el centro de la superficie superior o dorsal, pero el periprocto y el ano emigran al extremo posterior en lo que se ha convertido en interambulacro posterior.

Los pies están degenerados o no existen en torno a la circunferencia del cuerpo, de modo que los pies funcionales quedan limitados a la superficies oral y aboral. Las áreas ambulacrales aborales, bien visibles, tienen cada una de ellas forma de pétalos que radian del centro aboral y se conocen como petaloides. Los pies de los petaloides están modificados para la respiración. Las áreas ambulacrales orales (filodos) tienen también disposición floreada y poseen pies especializados para la obtención de partículas alimenticias. Las pequeñas espinas forman una cubierta densa sobre la superficie corporal y poseen la misma estructura básica que en los erizos de mar.

Algunas espinas especializadas (clávulas) son sumamente pequeñas, ciliadas en la base, y aplanadas en su extremo distal. Estas clávulas aparecen reunidas en series localizadas sobre algunas partes de la superficie, como por ejemplo alrededor de los petaloides. Se cree que las clávulas producen una corriente acuosa, y que son utilizadas por el animal para eliminar granos de arena alojados sobre la superficie corporal. Existen pedicelarios pero no de tipo venenoso; los esferideos se encuentran en los filodos.

Las galletas de mar (clipeástridos) difieren de los erizos en forma de corazón en buen número

de aspectos. Unas pocas especies, como los bizcochos marinos (fig. 19-25, *A*), tienen morfología que recuerda a la de los erizos en forma de corazón, pero en los ejemplares típicos el cuerpo está muy aplanado, y el contorno de su circunferencia es muy nítido (fig. 19-26). Los centros aboral y oral, que contienen la boca, se hallan ambos localizados centralmente. Sin embargo, el periprocto es ventral y, como el de los erizos en forma de corazón, se encuentra situado en el interambulacro posterior.

El cuerpo de algunas formas de galletas de mar *(Mellita)* posee aberturas grandes o muescas alargadas conocidas como lúnulas (fig. 19-26, *A* y *C*). El número de estas lúnulas varía de dos a muchas y su disposición es simétrica. En la mayor parte de casos, las lúnulas se originan a partir de dentelladuras que se forman a lo largo de la circunferencia del animal y que después quedan incluidas en el proceso de crecimiento. En la variedad de galletas de mar del grupo escutélido, la circunferencia posterior se halla profundamente festoneada o dentellada (fig. 19-26, *B*).

En la superficie aboral se advierte la presencia de petaloides bien visibles. No se observan filodos, pero la superficie oral contiene surcos radiados bien definidos. Los esferidios y la disposición de las espinas son idénticos a lo observado

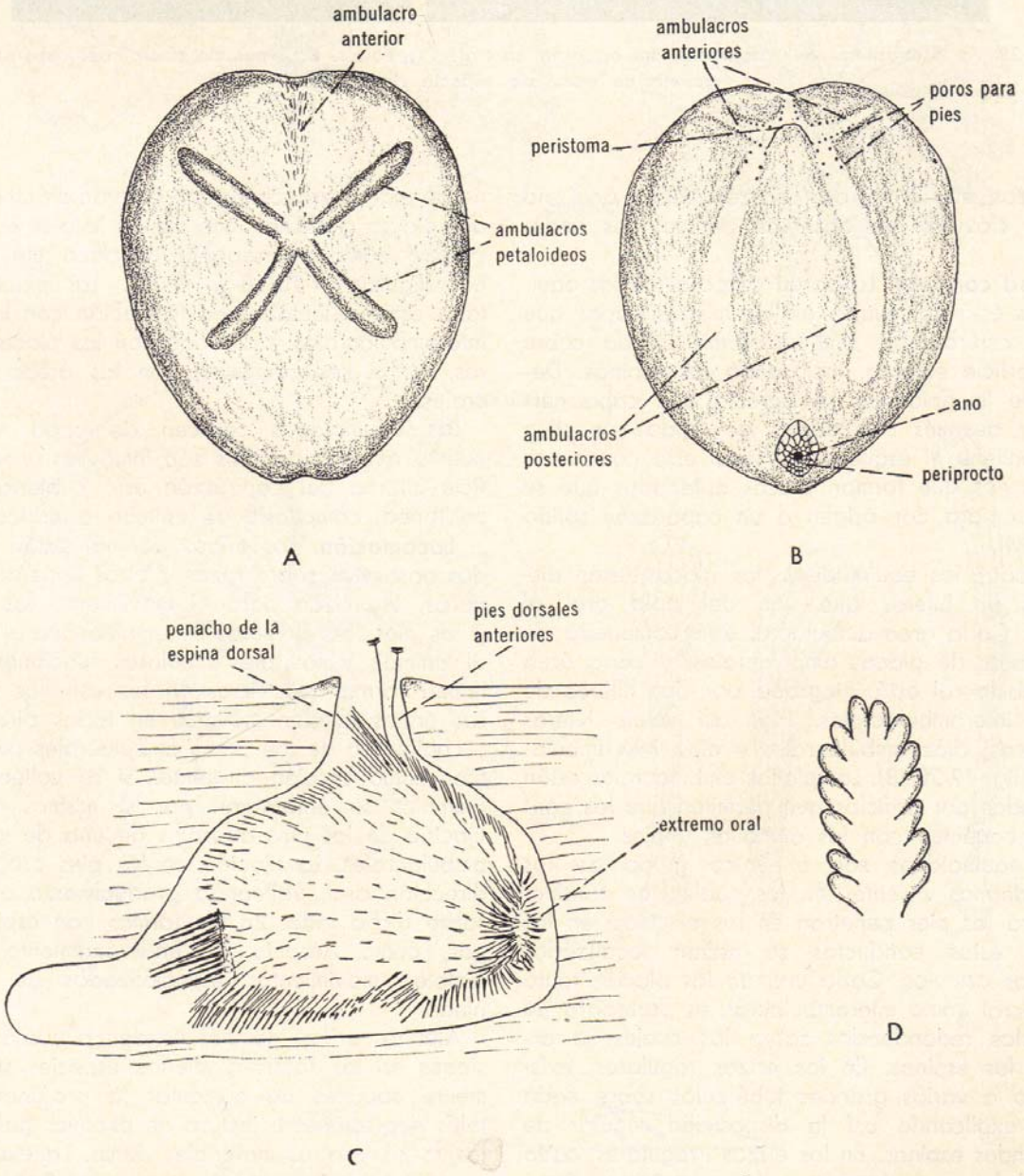


FIG. 19-24. Erizos irregulares, espatangoideos (erizos en forma de corazón). *A*, *Meoma ventricosa* de las Antillas (vista aboral). *B*, *Meoma* (vista oral). (Ambos según Hyman.) *C*, *Echinocardium flavescens* en su refugio de arena (vista lateral). (Modificado según Gandolfi-Hornyold.) *D*, Pie branquial del petaloide *Spatangus*. (Según Hoffman, tomado de Hyman.)

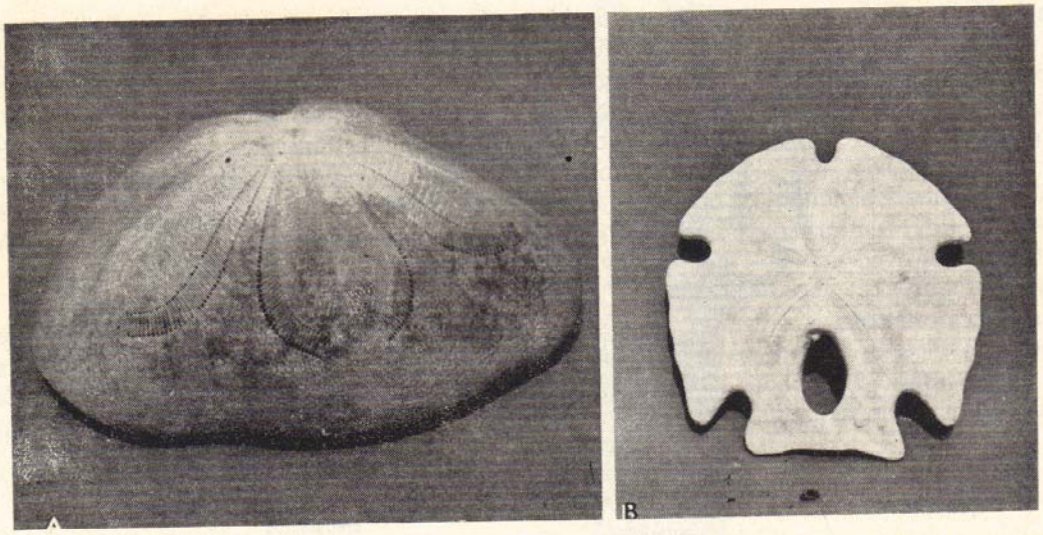


FIG. 19-25. A, Vista lateral del caparazón del bizcocho de mar, *Clypeaster*. B, Superficie aboral del caparazón de la galleta de mar, una especie de *Encope*.

en erizos en forma de corazón, pero aquí no existen clávulas; se observan pedicelarios venenosos.

Pared corporal. La pared corporal de los equinoideos está compuesta de las mismas capas que en los asteroideos. Una epidermis ciliada cubre la superficie externa, incluyendo las espinas. Debajo de la epidermis se aprecia una capa nerviosa y después una dermis de tejido conectivo que contiene el esqueleto, el cual está compuesto de osículos que forman placas aplanadas que se fusionan para dar origen a un caparazón sólido e inmóvil.

En todos los equinoideos, las placas están dispuestas en hileras que van del polo oral al aboral. Cada área ambulacral está compuesta de dos hileras de placas ambulacrales, y cada área interambulacral está integrada por dos hileras de placas interambulacrales. Hay así veinte hileras de placas, diez ambulacrales y diez interambulacrales (fig. 19-20, *B*). Las placas ambulacrales están perforadas por orificios que permiten que los conductos conecten con las ampollas y pies.

Los equinoideos son el único grupo de los equinodermos *vivientes* en los cuales los conductos para los pies penetran en los osículos; en los demás, estos conductos se hallan localizados entre los osículos. Cada una de las placas, tanto ambulacral como interambulacral, es portadora de tubérculos redondeados sobre los cuales se articulan las espinas. En los erizos regulares, existen uno a varios grandes tubérculos sobre cada placa, explicando así la disposición regular de las grandes espinas. En los erizos irregulares, cada placa lleva un gran número de pequeños tubérculos a los cuales se adhieren muchas espinas.

Alrededor del periprocto de los erizos regulares y del centro aboral en los irregulares existen una serie de placas especiales que constan de cinco grandes placas genitales, una de las cuales es porosa y sirve como madreporita, y cinco más pequeñas (figuras 19-20, *B* y 19-21). Las placas genitales están orientadas en formación con las áreas interambulacrales y alternan con las placas oculares, las cuales coinciden con las áreas ambulacrales.

Los equinoideos carecen de capa muscular, puesto que los osículos son inmóviles, y la superficie interna del caparazón está cubierta por el peritoneo, compuesto de epitelio cilíndrico.

Locomoción. Los erizos de mar están adaptados para vivir sobre rocas y otros tipos de fondos duros, y utilizan para el movimiento las espinas y los pies. Las primeras se emplean para impulsar al animal, y los pies tubulares funcionan en la misma forma que vimos en las estrellas de mar. Los erizos pueden moverse en todas direcciones, y cualquiera de las áreas ambulacrales puede actuar como sección dirigente. Si se voltean, estos animales se enderezan por sí mismos mediante fijación de los pies aborales de una de las áreas ambulacrales. La fijación de los pies progresa en dirección oral, volteando gradualmente al animal sobre dicho lado. En las formas con espinas largas, como *Arbacia*, el enderezamiento implica también movimientos especializados de las espinas.

Algunos erizos de mar tienden a buscar depresiones en las rocas, y ciertas especies son realmente capaces de aumentar la profundidad de tales depresiones e incluso de excavar galerías en las rocas y otros materiales duros. La excavación se ejecuta utilizando el aparato masticador y las espinas; éstas últimas con sus movimientos giratorios desgastan y trituran las paredes de la madriguera.

La conducta excavatoria parece ser una adaptación para contrarrestar la acción excesiva de las olas, y estas especies suelen encontrarse en hábitat expuestos a los embates del agua. Uno de los erizos de mar más notables por su capacidad para excavar es *Paracentrotus lividus*, que vive a lo largo de las costas de Europa. Este erizo acribilla literalmente las paredes de la roca con sus excavaciones; cuando éstas son superficiales, el animal las abandona para comer, pero permanece en las mismas de manera indefinida cuando son profundas, ya que con frecuencia los orificios de entrada son demasiado pequeños y no permiten la salida. Otro erizo de mar ex-

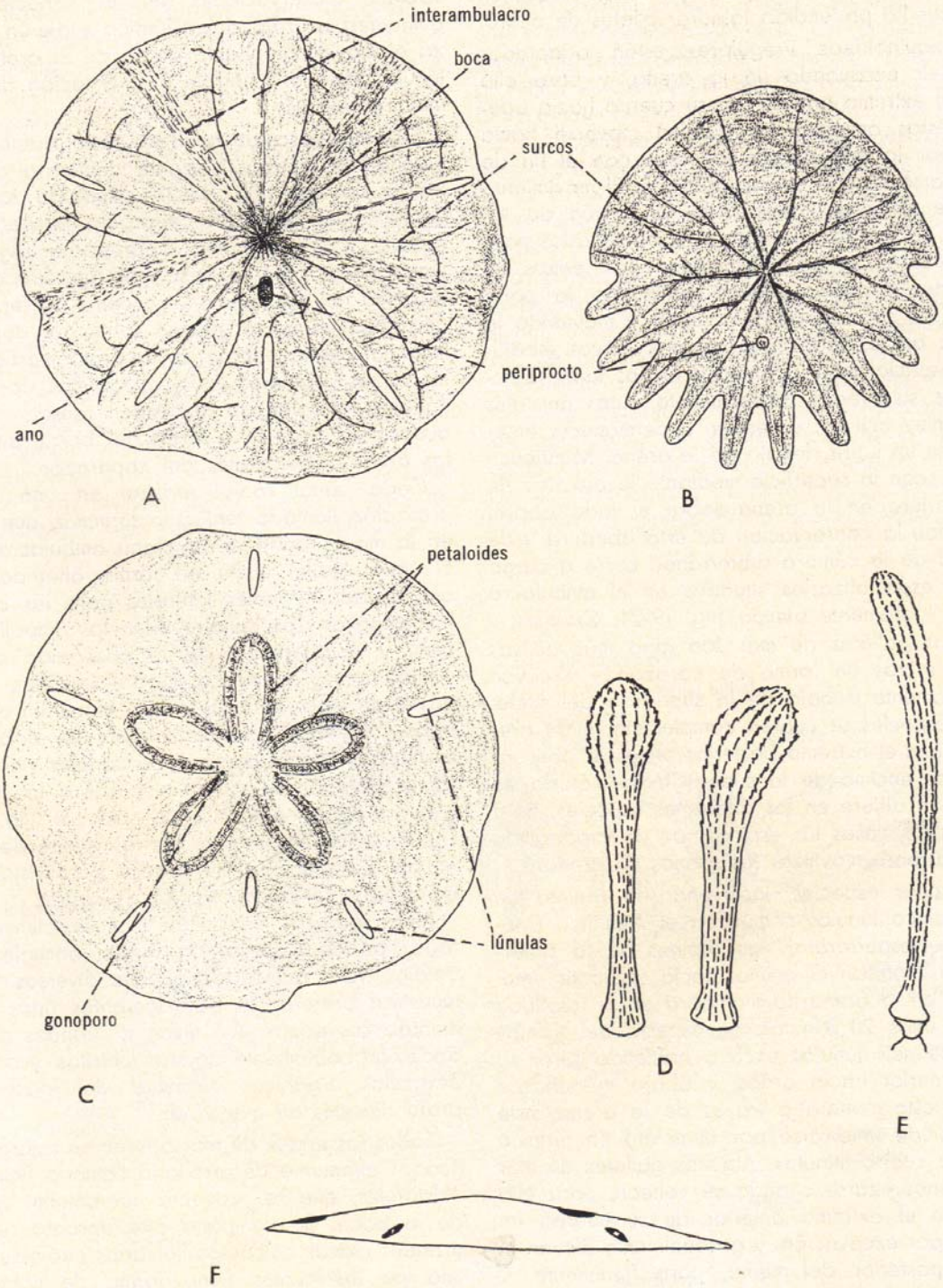


FIG. 19-26. Equinoideos irregulares, clipeastroideos (galletas de mar, o bizcochos de mar). A, C, y F, Galletas de las Antillas, *Mellita sexiesperforata*. A, Vista oral. B, Escutélido africano, galleta de mar, *Rotula orbiculus* (vista oral). C, Vista aboral. D, Espinas aborales de *Mellita*. E, Espinas orales de *Mellita*. F, Vista lateral. (Todo según Hyman.)

cavador sumamente eficaz es *Echinostrephus molaris* del Indopacífico, el cual permanece en la boca de su madriguera para introducirse en la misma a la menor señal de peligro. Una vez en su interior se afianza de tal forma con sus espinas que es prácticamente imposible extraerlo. *Strongylocentrotus purpuratus* es un erizo de mar excavador de la costa del Pacífico de Norteamérica. Esta especie excava normalmente depresiones en forma de copa en la piedra, y sabemos que en ocasiones ha pretendido taladrar pilotes de acero.

Los equinoideos irregulares están adaptados para vivir excavando en la arena, y para ello sitúan el extremo anterior de su cuerpo hacia adelante; estos animales no pueden moverse hacia atrás, por lo que deben voltearse con el fin de desplazarse en una nueva dirección. El movimiento depende en gran medida de la acción de las espinas, ya que los pies han sido modificados para la ejecución de otras funciones. Los erizos en forma de corazón excavan inclinando la parte anterior de su cuerpo hacia abajo y moviendo la arena a ambos lados con espinas curvas modificadas especialmente y situadas en los lados anteriores de su cuerpo. Normalmente, estos animales no son muy activos, y tienden a permanecer enterrados en un lugar debajo de la arena. Mantienen contacto con la superficie mediante la práctica de una abertura en la arena sobre el lado aboral del animal; la conservación de esta abertura y de la pared de la cámara subterránea corre a cargo de pies especializados situados en el ambulacro anterior ligeramente sumido (fig. 19-24, *C*).

Algunas galletas de mar son algo más activas que los erizos en forma de corazón y excavan inmediatamente debajo de la superficie del suelo. Ciertas especies se cubren completamente de arena; en otras el extremo posterior proyecta oblicuamente por encima de la superficie. El método de excavación difiere en las diferentes especies, pero en todos los casos las espinas son de importancia primordial para movilizar los granos de arena.

En muchas especies, incluyendo la galleta de mar de cinco lúnulas común en el Atlántico (*Mellita quinquiesperforata*), las espinas de la superficie oral impulsan al animal hacia adelante enterrándolo en la arena; la maniobra en su totalidad requiere unos 20 minutos. La especie del Caribe *Mellita* de seis lúnulas excava haciendo girar su borde anterior hacia arriba y abajo, abriéndose paso de esta manera a través de la arena; este animal puede enterrarse por completo en término de uno a cuatro minutos. Algunas galletas de mar pueden enderezarse cuando se voltean, para ello introducen el extremo anterior de su cuerpo en la arena por excavación, y gradualmente elevan el extremo posterior del mismo, para finalmente, y por un movimiento brusco, impulsarlo hacia la posición normal. Las especies de cinco lúnulas del Atlántico elevan parcialmente su cuerpo y después ya dependen de las corrientes de agua para recuperar la posición sobre su superficie oral.

Ikeda (1941) estudió una especie japonesa de galleta de mar, *Astriclypeus*, y comprobó que las lúnulas anteriores son esenciales para la excavación y para recuperar la posición erecta. Las espinas que bordean estas lúnulas también impulsan la arena a través de ellas. Si se obstruye la lúnula con parafina, se prolonga notablemente la excavación. Observaciones en la especie *Mellita quinquiesperforata* del Atlántico sugieren que quizá el movimiento hacia abajo de la arena por la lúnula posterior controle la inclinación del animal mientras excava.

Sistema vascular acuífero. Este sistema en los equinoideos es prácticamente idéntico al de las estrellas de mar (fig. 19-27). Una de las placas genitales en torno al periprocto posee poros y canales y actúa como madreporita (fig. 19-21). Un conducto pétreo desciende en dirección oral al anillo acuoso que se encuentra por encima del peristoma en los erizos en forma de corazón, o inmediatamente encima del aparato masticador en los erizos regulares y en las galletas de mar. Los canales radiales se extienden desde el anillo acuoso y corren a lo largo del borde inferior de las áreas ambulacrales del caparazón.

Cada canal radial termina en una pequeña protrusión llamada tentáculo terminal, que penetra en la mayor parte de la placa ambulacral apical. El canal radial emite en forma alternada sobre ambos lados canales laterales para las bases de las ampollas. Los canales unen las ampollas y los pies, y a diferencia de lo observado en otros equinodermos, penetran en los osículos ambulacrales en lugar de pasar entre ellos. Sin embargo, estos canales se caracterizan por ser dobles, esto es, desde cada ampolla dos canales perforan la placa ambulacral y confluyen sobre la superficie externa para ingresar a un solo pie (fig. 19-28). Las ventosas de los pies de los erizos de mar se hallan sumamente desarrolladas y provistas de un complejo sistema de osículos de sostén.

Nutrición. Los erizos de mar se alimentan de todo tipo de materias orgánicas, animales o vegetales, vivas o muertas, aunque diversas especies muestren preferencia por diferentes tipos de alimentos. Los erizos que viven a grandes profundidades probablemente ingieran detritos, y consuman partículas orgánicas diminutas del lodo de las profundidades en que viven.

Todos los erizos de mar poseen un aparato masticador altamente desarrollado llamado linterna de Aristóteles, que se proyecta ligeramente a través de la boca. Se compone este aparato de cinco grandes placas calcáreas llamadas pirámides, cada una de las cuales tiene forma de cabeza de flecha con púas cuya punta se proyecta hacia la boca (fig. 19-29). Las pirámides están dispuestas radialmente y cada lado unido al de la vecina

por medio de fibras musculares transversales. En el lado interior de cada pirámide y en la parte inferior de su línea media existe una larga banda calcárea, cuyo extremo superior está enrollado a modo de rizo e incluido en un saco dental. La porción enrollada de la banda es el área de formación del nuevo diente y posee células que se dividen con gran rapidez. El extremo oral de la banda se proyecta más allá de la punta de la pirámide como un diente puntiagudo extremadamente duro. Como hay una de tales bandas por cada pirámide, lógicamente existen cinco piezas dentarias que se proyectan desde el extremo oral de la linterna.

Además de los dientes y pirámides, la linterna de Aristóteles está compuesta de buen número de piezas más pequeñas en forma de bastoncillo situadas en el extremo aboral. Por medio de músculos especiales, la linterna puede experimentar protracción o retracción parcial a través de la boca; otros músculos controlan los dientes, que pueden abrirse y cerrarse. Constituye esta linterna una estructura sumamente eficaz para masticación, pero la alimentación no es rápida, ya que el consumo de un manojo de algas marinas puede prolongarse durante semanas.

En el interior de la linterna de Aristóteles se encuentran una cavidad bucal y una faringe, la cual asciende por este aparato y se continúa con el esófago (fig. 19-29, *B*). Este último órgano desciende a lo largo del borde externo de la linterna y se une al intestino (fig. 19-27). En la unión del esófago y el intestino suele observarse una bolsa ciega o ciego. El intestino es muy largo y puede dividirse en un intestino delgado proximal y otro grueso distal. El primero da una vuelta completa alrededor del lado interno de la pared del caparazón, al cual está suspendido; después se continúa con el intestino grueso aboral, que da a su vez una vuelta completa en dirección opuesta. El intestino grueso asciende entonces para unirse al recto, el cual vacía por un ano situado en el periprocto.

Cabe observar en casi todos los equinoideos un tubo estrecho, llamado sifón, paralelo al intestino en la mitad aproximada de su longitud.

Los extremos del sifón se abren en la luz del intestino.

Los erizos irregulares se alimentan todos de partículas orgánicas diminutas existentes en la arena en que excavan. En los erizos en forma de corazón, se obtiene el alimento por medio de pies modificados que ocupan los filodos en la superficie oral. Durante la alimentación estos pies buscan por tanteo en la superficie de la arena y recogen partículas alimenticias. Chesher (1963) ha descrito la conducta alimenticia y excavatoria relativamente compleja de la especie *Moira*.

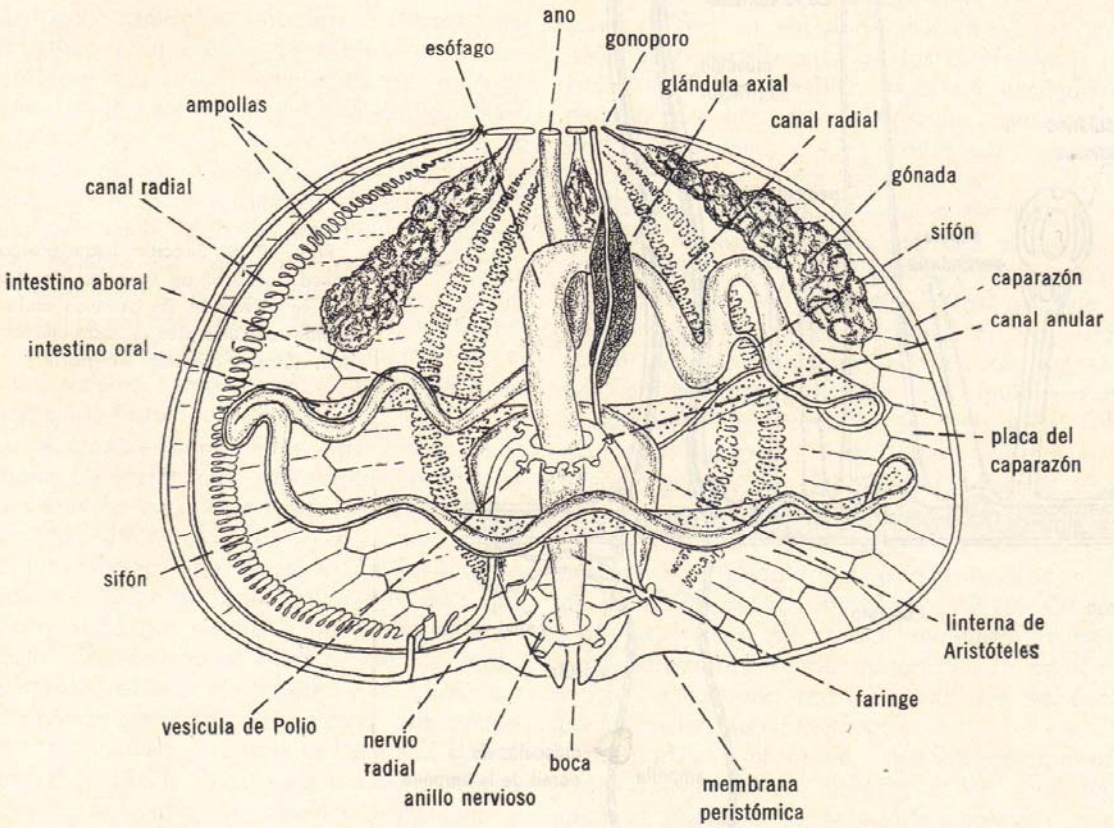


FIG. 19-27. Estructura interna del erizo regular, *Arbacia*. (vista lateral). (Modificado según Petrunkevitch, tomado de Reid.)

Los erizos en forma de corazón carecen de linterna masticadora, pero, por todo lo demás, su aparato digestivo es prácticamente idéntico al de los erizos de mar. Como el ano ha experimentado desplazamiento alejándose del centro de la superficie aboral, el recto procedente del intestino toma dirección posterior.

Las galletas de mar poseen una linterna modificada. Consta primariamente de grandes pirámides, y no puede experimentar protracción desde la boca. Estos equinoideos se alimentan de partículas orgánicas diminutas igual que los erizos en forma de corazón. Según Goodbody (1960), la arena y los residuos a través de los cuales excavan estos animales son dirigidos hacia atrás sobre la superficie aboral por espinas especiales en forma de maza. Las partículas finas que constituyen los materiales alimenticios vienen a caer entre las espinas, siendo transportadas por los cilios a los bordes del cuerpo o a las lúnulas, y de aquí a la superficie oral. En este punto, vías alimenticias especiales rodeadas de espinas ciliadas conducen los alimentos a los surcos ambulacrales, encargados a su vez de dirigirlos a la boca. El conducto alimenticio difiere del correspondiente a otros equinoideos tan sólo en que el intestino grueso da una sola vuelta alrededor de la circunferencia del caparazón. El recto desciende al ano ventral situado en la parte posterior. Algunos espatangoideos, incluyendo *Echinocardium*, construyen con sus pies posteriores especializados un drenaje al final de la madriguera para acumular las heces (fig. 19-24, C).

En todos los equinoideos, el aparato digestivo se halla revestido de epitelio cilíndrico ciliado. El esófago y especialmente el ciego poseen células glandulares, pero no se ha informado de que éstas existan en el intestino. La escasa información disponible sobre la digestión en estos animales es contradictoria. El intestino probablemente sea asiento de digestión y absorción, aunque el ciego parece estar implicado en la producción de algu-

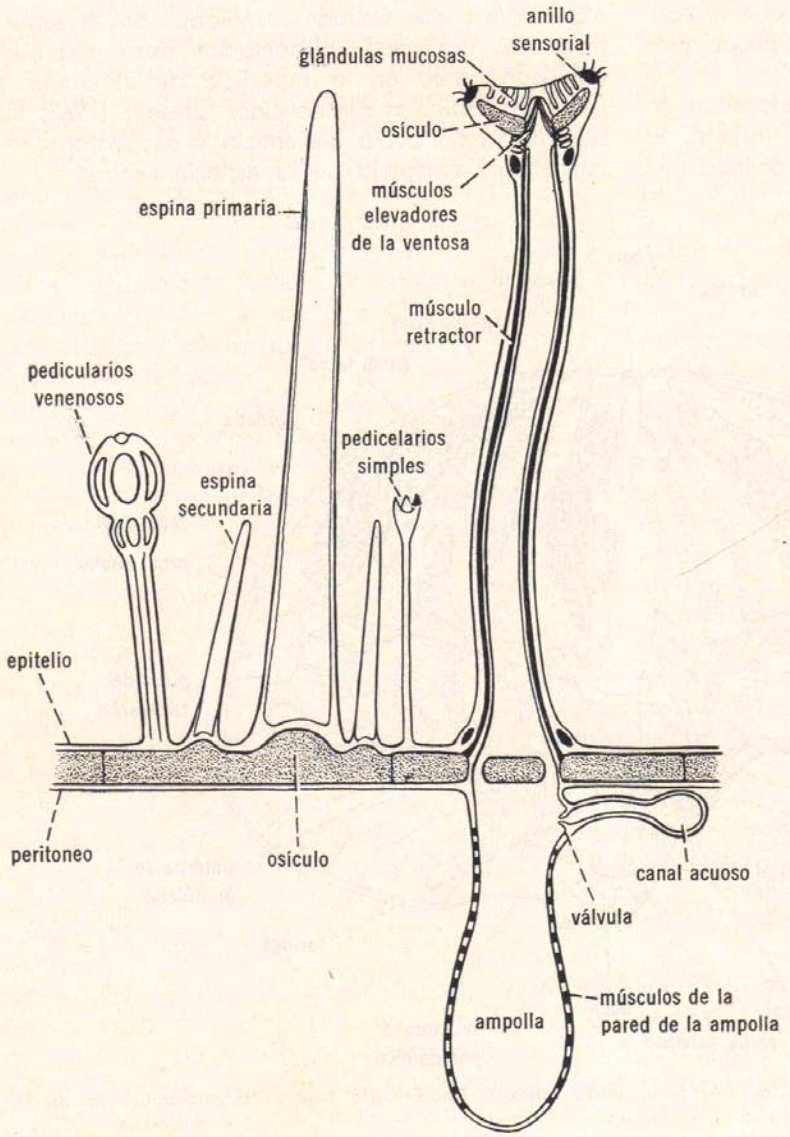


FIG. 19-28. Sección esquemática de la pared corporal de un erizo de mar, en la que se advierten los osículos ambulacrales e interambulacrales y estructuras asociadas. (Según Nichols, en parte.)

nas enzimas. El sifón probablemente actúe en la eliminación de excesos de agua en los alimentos. Los productos de la digestión atraviesan la pared intestinal para llegar al celoma donde se distribuyen. El glucógeno es una de las principales reservas alimenticias, y aunque puede ser almacenado en cualquier tejido corporal sin duda alguna lo es con más frecuencia en la pared intestinal.

Circulación, intercambio de gases, y excreción. Se observa en estos animales un gran celoma principal, así como buen número de subcompartimientos menores, y como en los asteroideos, el líquido celómico es el medio circulatorio más importante. Abundan los celomocitos hasta el punto de haberse informado de la presencia de 7 000 por milímetro cúbico en algunos equinoideos. Cabe distinguir dos tipos principales de celomocitos, uno formado por células fagocitarias con seudópodos bien desarrollados; otro, que carece de capacidad fagocitaria, posee inclusiones netamente visibles, y además seudópodos romos y cortos. Constituyen centro de formación de celomocitos el mesénquima dérmico y el peritoneo celómico, así como el revestimiento epitelial del sistema vascular acuífero, y otras estructuras derivadas del celoma. Además de actuar en el transporte de alimentos y materiales de desecho, los celomocitos intervienen también en el mecanismo de la coagulación que se inicia en los tejidos lesionados y da origen a la formación de una red de celomocitos en el lugar de la lesión.

Poseen estos animales un sistema hemal que sigue el mismo plan básico de estructura que en los asteroideos. Un anillo hemal rodea el esófago por encima de la linterna de Aristóteles (fig. 19-29, *B*); de este anillo parten senos radiales, que se sitúan debajo de los canales radiales del sistema vascular acuífero. Incluye también el sistema hemal un conducto a cada lado del intestino, recibiendo ambos el nombre de senos marginales dorsal y ventral; estos conductos proporcionan al intestino una red de pequeños vasos. Nada se sabe respecto a la naturaleza de la circulación en el interior del sistema hemal o de su importancia en la fisiología de estos animales.

En los equinoideos regulares, los cinco pares de branquias peristómicas representan probablemente los centros más importantes de intercambio de gases (figs. 19-20, *A* y 19-29, *B*). Cada branquia es en esencia una evaginación sumamente ramificada de la pared corporal y se halla por lo tanto revestida por dentro y por fuera de epitelio ciliado. Las cavidades internas de las branquias se hallan repletas de líquido y se continúan con una división separada del celoma, que recibe el nombre de celoma perifaríngeo, el cual rodea la linterna (fig. 19-29, *B*). La parte aboral de la linterna está compuesta de osículos especiales y de músculos asociados, que actúan como mecanismo de bomba, y cambian la presión del líquido celómico en el interior del celoma perifaríngeo, obligando por lo tanto al líquido a entrar y salir de las branquias. El bombeo no es continuo, sino que depende de las necesidades del oxígeno, y el aparato se halla bajo control del anillo nervioso el cual es estimulado para emitir impulsos a la linterna por el aumento de la acidez resultante de una acumulación de bióxido de carbono.

En los erizos en forma de corazón y en las galletas de mar no existen branquias peristómicas. En estos animales, los pies modificados de los petaloides, que son lobulados y de paredes delgadas, actúan como estructuras para intercambio de gases (fig. 19-24, *D*). En algunas especies de erizos en forma de corazón, como *Echinocardium* y *Moira* (Chesher, 1963), se ha producido especialización ulterior de los pies para la ejecución más adecuada de dicho intercambio gaseoso. De los cinco petaloides, cuatro poseen pies modificados para intercambio de gases, el quinto anterior se ha especializado para conservar la abertura respiratoria de la cámara, labrada en la arena, con la superficie. Algunos de estos pies pueden raspar los granos de arena y revocar las paredes con moco.

Como en los asteroideos, el amoniaco y la urea son los productos más importantes de excreción y quizá eliminados por difusión superficial general. Los celomocitos despliegan sin duda actividad en la eliminación de partículas de desecho, y se cree que llevan acumulaciones de éstas a las branquias y pies para su expulsión definitiva. La glándula axial es parecida a la de los asteroideos, y probablemente sea también lugar de eliminación de excreta. Su luz interna irregular representa una parte del celoma, y sus paredes contienen muchas inclusiones, así como celomocitos.

Sistema nervioso. El sistema nervioso en estos animales es esencialmente idéntico al de los asteroideos (figs. 19-27 y 19-29, *B*). En las formas que poseen linterna, el anillo circunoral rodea la faringe por dentro de dicha linterna. En los erizos en forma de corazón, el anillo nervioso está situado por encima del peristoma. Los nervios radiales pasan entre las pirámides de la linterna y discurren a lo largo del lado inferior del caparazón, inmediatamente por debajo de los canales radiales del sistema vascular acuífero. Cada nervio radial emite una rama para cada uno de los pies; y cada nervio pedal termina en una red nerviosa en la región de la ventosa (fig. 19-28). Otros nervios que nacen del radial penetran también en el caparazón y proporcionan a los pedicelarios y las espinas una red nerviosa que se continúa con el plexo subepidérmico.

Las células sensoriales que se encuentran en gran número en el epitelio, sobre todo en las espinas, pedicelarios, y pies, constituyen la parte más importante del sistema sensorial de los equinoideos. Son también puntos principales de re-

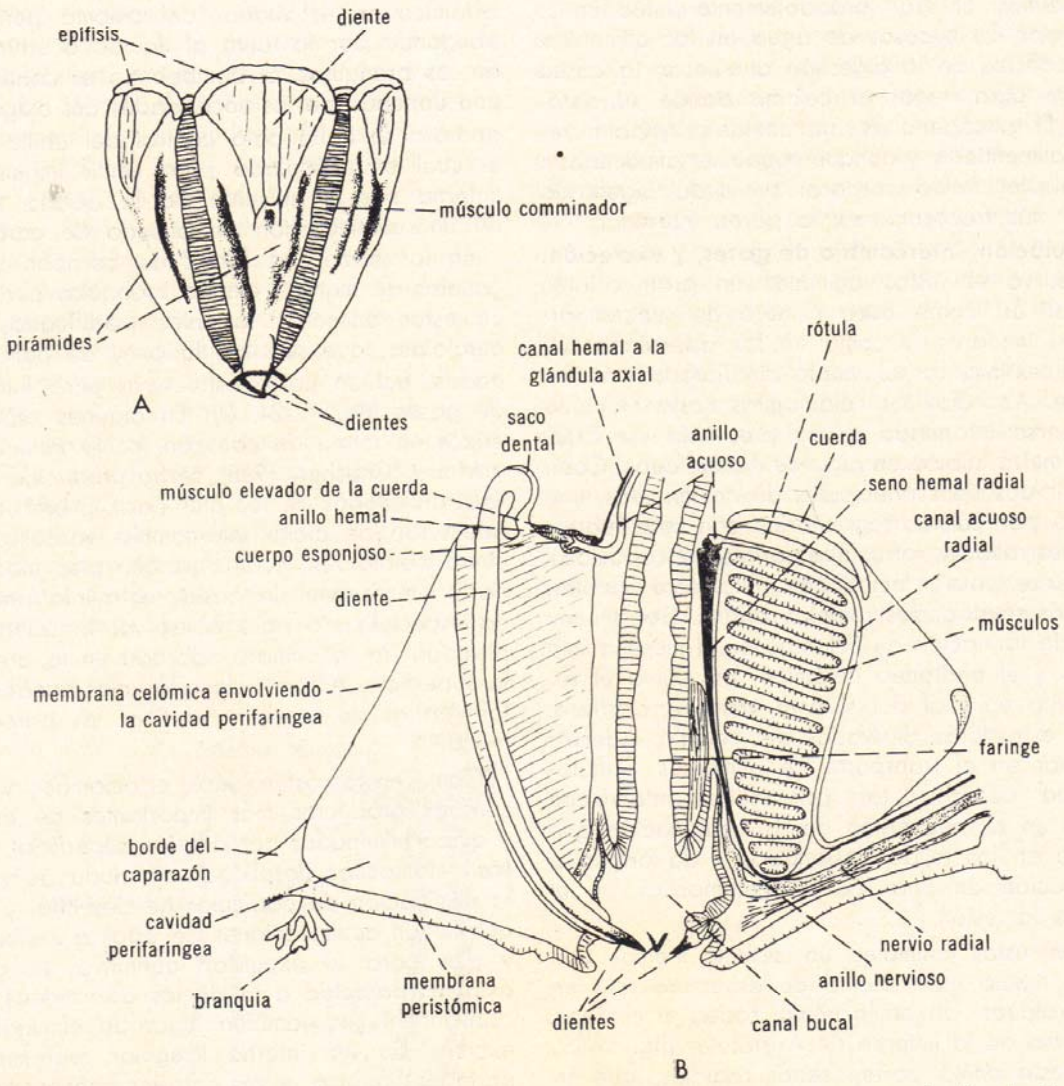


FIG. 19-29. A, Linterna de Aristóteles de *Tripneustes esculentus*, erizo regular (vista lateral). (Según Hyman.) *B*, Sección vertical de la linterna de Aristóteles y región peristómica del erizo regular, *Paracentrotus lividus*. (Según Cuénot, tomado de Hyman.)

cepción sensorial los pies bucales de los erizos de mar, los que rodean la circunferencia de los erizos en forma de corazón, y los correspondientes a la superficie oral de las galletas de mar. Los esferídeos son quizá los únicos órganos de los sentidos especializados. Se cree que estas estructuras representan espinas modificadas, y que actúan en la conservación del equilibrio. Se ha comprobado por ejemplo que si se extirpan los esferídeos de una galleta de mar, se retrasa enormemente la reacción de enderezamiento. Aunque la función de estas estructuras sea realmente la conservación del equilibrio, cabe señalar que la fisiología de las mismas no ha sido todavía bien dilucidada. Aunque casi todas las especies carecen de ocelos, sí se aprecian células fotorreceptoras en los pies tubulares. Los equinoideos suelen mostrar en general fototropismo negativo y tienden a buscar la sombra de las grietas en rocas y conchas. Algunas especies de erizo de mar, como *Lytechinus*, se cubren con fragmentos de concha y otros objetos, probablemente para evitar la luz.

Reproducción. Todos los equinoideos son dioicos, y la mayor parte no muestran dimorfismo sexual. En los de tipo regular, existen cinco gónadas suspendidas a lo largo de los interambulacros sobre el lado interno del caparazón (fig. 19-27). En buen número de equinoideos irregulares, ha desaparecido la gónada del interambulacro posterior; cada gónada está cubierta por su lado externo de peritoneo celómico y revestida en su interior con epitelio germinal. Entre estas dos capas destaca la presencia de células musculares y tejido conectivo. De cada gónada parte un gonoducto corto que se extiende aboralmente para abrirse por un gonoporo localizado sobre una de las cinco placas genitales (fig. 19-20, *B*).

Los huevos y espermatozoos son depositados en el agua del mar por contracción de las capas musculares de las gónadas, y la fecundación tiene lugar en dicha agua. Como en los asteroideos, el desove en las especies de clima templado se produce en primavera y principios de verano. En los erizos de mar y en la variedad en forma de corazón que viven en aguas frías se observa incubación de los huevos, y existen también algunas especies que incuban entre las galletas de mar. Los erizos de mar que incuban conservan sus huevos sobre el peristoma o en torno al periprocto y utilizan las espinas para mantenerlos en posición. Los erizos en forma de corazón y las especies incubadoras de galletas de mar incuban sus huevos en profundas concavidades de los petaloides.

Embriogenia. La segmentación es igual hasta la etapa de ocho células, después de la cual las blastómeras del polo vegetal proliferan cierto número de pequeños micrómeros. Aparece luego una blástula típica en la que se observa una pared de células de igual tamaño, con excepción de pequeños micrómeros y de algunos macrómeros en el polo vegetal. La blástula adquiere cilios y nada libremente antes de que transcurran 12 horas después de la fecundación.

La gastrulación es típica, pero precedida de proliferación interior de células por parte de los micrómeros, que forman el mesénquima. Cabe señalar que también proliferan células mesenquimatosas adicionales a partir de la punta del arqueteron. El celoma se forma por separación del extremo libre del arquenteron, y la porción separada se divide entonces en dos bolsas, derecha e izquierda, o pueden aparecer divisiones laterales antes de la separación a partir de la porción principal del arquenteron (fig. 19-30, *A*). La gástrula adquiere después forma cónica y de manera gradual se convierte en etapa larvaria (equinopluteus), la cual muestra cinco o seis pares de brazos alargados sostenidos por bastoncillos calcáreos y portadores de bandas ciliadas (figura 19-30, *B*).

La larva equinopluteus difiere de la bipinnaria asteroidea en la forma general del cuerpo de la misma y en el número y posición de los brazos. La equinopluteus es una larva planctónica que se alimenta, y su desarrollo completo puede requerir varios meses. Durante la vida larvaria posterior, comienza a formarse el esqueleto adulto, y la equinopluteus se sumerge gradualmente en el fondo. Sin embargo, no hay fijación como en los asteroideos, y la metamorfosis es sumamente rápida, ya que tiene lugar en una hora aproximadamente. Las crías de los erizos no suelen tener más de un milímetro de longitud. El desarrollo interno es básicamente igual al de los asteroideos, aunque difiere en los detalles.

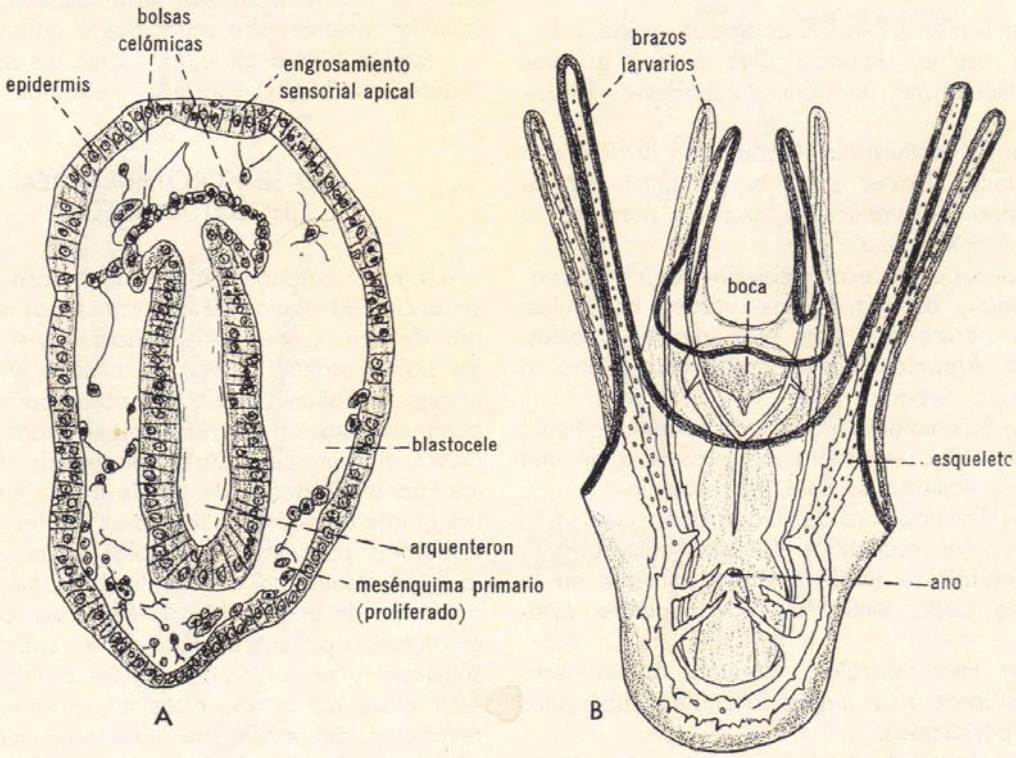


FIG. 19-30. A, Gástrula del erizo de mar, *Echinus esculentus*. (Según McBride, tomado de Hyman.) B, Larva equinopluteus de la galleta de mar, *Fibularia craniola*. (Según Mortensen, tomado de Cuénot.)

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE ECHINOIDEA

Se han descrito unas 800 especies de equinoideos vivientes.

Subclase Perischoechinoidea. Tipos fósiles primitivos de los mares paleozoicos, que hicieron su primera aparición en el periodo ordovícico con *Bothriocidaris*.

Orden Cidaroida. Uno de los cuatro órdenes de la subclase Perischoechinoidea, este orden es el único en el que se produjeron por evolución dos hileras de placas para cada ambulacro e interambulacro. Es también el único que sobrevivió a la era mesozoica y se convirtió en el antecesor de los equinoideos actuales, la mayor parte de los cuales pertenecen a la subclase siguiente. Los miembros existentes del orden Cidaroida se caracterizan por presentar espinas primarias muy separadas y pequeñas espinas secundarias. No tienen branquias. *Cidaris, Notocidaris*.

Subclase Euechinoidea. Esta subclase incluye la mayor parte de las especies vivientes de equinoideos.

Superorden Diadematacea. Erizos de mar, con tubérculos perforados; casi siempre tienen branquias.

Orden Pedinoida. Caparazón rígido con espinas sólidas. Diez placas bucales sobre la membrana peristómica. *Caenopedina* es el único género viviente.

Orden Diadematoida. Caparazón rígido o flexible con espinas huecas; diez placas bucales sobre la membrana peristómica. *Diadema, Plesiodiadema*.

Orden Echinothuroida. Caparazón flexible con espinas huecas. Placas ambulacrales simples sobre la membrana peristómica. Branquias perdidas o atróficas. *Asthenosoma*.

Superorden Echinacea. Erizos de mar con caparazón rígido y espinas sólidas; poseen branquias; membrana peristómica con diez placas bucales.

Orden Arbacioida. Periprocto con cuatro o cinco placas. *Arbacia*.

Orden Salenioida. Ano situado excéntricamente en el interior del periprocto por presencia de una gran placa, llamada suranal. *Acrosalenia*.

Orden Temnopleuroida. Caparazón casi siempre con dibujos esculpidos. Linterna camerodonta (grandes epífisis se funden transversalmente en la cúspide de cada pirámide). *Toxopneustes, Lytechinus*.

Orden Hemicidaroida. Linterna no camerodonta y periprocto sin placas suranales. Tubérculos primarios perforados.

Orden Phymosomatoida. Como el orden anterior, pero con tubérculos primarios no perforados. *Glyptocidaris*.

Orden Echinoida. Linterna camerodonta y caparazón sin dibujos esculpidos con tubérculos no perforados. *Echinus, Paracentrotus, Colobcentrotus, Heterocentrotus, Strongylocentrotus*.

Superorden Gnathostomata. Erizos irregulares en los cuales la boca está en el centro de la superficie oral, pero el ano se ha desplazado fuera del centro apical. Poseen linterna.

Orden Holectypoida. No petaloides. Muchos miembros fósiles tuvieron forma esencialmente regular. Los géneros vivientes *Echinoneus* y *Micropetalon* son ovales.

Orden Clypeasteroida. Galletas de mar verdaderas. Poseen petaloides; caparazón muy aplanado; no presentan filoides. *Clypeaster, Fibularia, Mellita, Encope, Rotula*.

Superorden Atelostomata. Erizos irregulares sin linterna de Aristóteles.

Orden Holasteroida. Equinoideos de forma oval o de botella con caparazón delicado; no han desarrollado petaloides ni filoides. Especies que habitan en aguas profundas. *Pourtalesia*.

Orden Spatangoida. Erizos en forma de corazón. Equinoideos ovales y alargados. El centro oral desplazado en dirección anterior y el ano sobre el centro apical aboral. Poseen petaloides pero pueden estar sumidos en surcos. Tienen filoides. *Spatangus, Echinocardium, Moira, Meoma*.

Orden Cassiduloida. Equinoideos casi todos desaparecidos con caparazón ovalado o redondo y un centro apical central o ligeramente anterior. Filoides con áreas más pequeñas interpuestas (caperuzas) y petaloides mal desarrollados. Las pocas especies vivientes son parecidas a galletas de mar.

Orden Neolampidoida. Como las especies del orden Cassiduloida, pero sin petaloides o filoides.

CLASE HOLOTHUROIDEA (HOLOTUROIDEOS)

Los holoturoideos forman una clase que incluye unos 500 equinodermos conocidos como pepinos de mar. Como los equinoideos, el cuerpo de los holoturoideos carece de brazos, y la boca y el ano se hallan situados en polos opuestos. Cabe observar también la presencia de áreas ambulacrales e interambulacrales dispuestas a modo de meridiano alrededor de un eje polar. Sin embargo, los holoturoideos se diferencian de los otros equinodermos porque su eje polar es muy largo, de lo cual resulta un cuerpo también muy alargado en forma de pepino (fig. 19-31). Esta forma obliga al animal a aplicar un lado de su cuerpo sobre el substrato y no el polo oral. Se distingue además esta clase de la de otros equinodermos por la reducción del esqueleto a osículos microscópicos y por modificaciones de los pies bucales, los cuales tienen la forma de un círculo de tentáculos alrededor de la boca.

Anatomía externa. La mayor parte de pepinos de mar son de color negro, pardo, o verde oliva; pero existen también algunas especies de color rosado, anaranjado o violeta, no siendo tampoco rara la presencia de bandas multicolores. El tamaño es muy variable; las especies más pequeñas no llegan a 3 centímetros de longitud (del extremo oral al aboral), mientras que *Stichopus* de las Filipinas puede alcanzar una longitud de más de 90 centímetros y un diámetro de 20 centímetros. Es muy variable el tamaño de la mayor parte de las especies comunes norteamericanas y europeas, como *Cucumaria*, *Holothuria*, *Thyone*, y *Leptosynapta*, y fluctúa entre unos cuantos centímetros de longitud y más de treinta.

La forma del cuerpo varía desde la casi esférica, en *Sphaerothuria*, a la vermicular y alargada en *Synapta* y *Euapta* (fig. 19-32, *A* y *B*). No es raro que la boca y el ano se hallen desplazados de los extremos del eje longitudinal del cuerpo. Aunque hay unos pocos géneros, como *Psolus* y *Theelia*, que están provistos de una armadura protectora de placas calcáreas (osículos modificados), la superficie corporal en casi todos los pepinos de mar es correosa como consecuencia de la reducción de los osículos esqueléticos a tamaño microscópico.

Los holoturoideos descansan sobre un lado del cuerpo contra el substrato, y esta superficie ventral está compuesta de tres áreas ambulacrales (el trivio), y generalmente se llama suela (fig. 19-31, *A*). La superficie dorsal consta de dos áreas ambulacrales (bivio) y tres áreas interambulacrales (fig. 19-31, *B*). Como cabría esperar, existe tendencia a la diferenciación de las superficies ventral y dorsal, produciendo así simetría bilateral secundaria. Sin embargo, la simetría bilateral de los holoturoideos ha evolucionado de manera por completo distinta a la correspondiente a los equinoideos irregulares.

El grado de diferenciación entre las superficies ventral y dorsal varía considerablemente y es fácil de comprobar por la naturaleza de los pies regulares. En los géneros comunes *Thyone* y *Cucumaria*, se observan pies en ambas superficies del cuerpo, pero las ventosas están mejor desarrolladas en los pies de la suela (fig. 19-31). En otras especies, como *Holothuria*, los pies dorsales y laterales han quedado reducidos a verrugas, tubérculos o papilas. Todavía en otras, como por ejemplo *Psolus*, los pies dorsales y laterales han

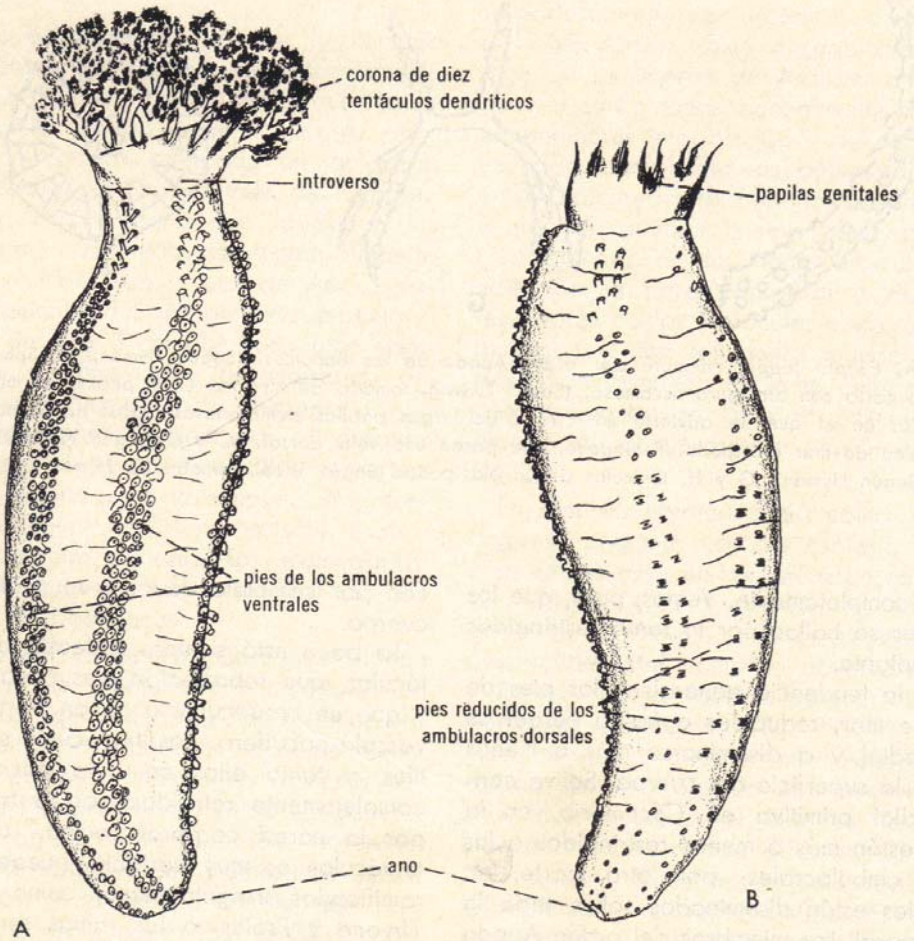


FIG. 19-31. Pepino de mar del Atlántico Septentrional, *Cucumaria frondosa*. *A*, Vista ventral. *B*, Vista dorsal. (Ambas según Hyman.)

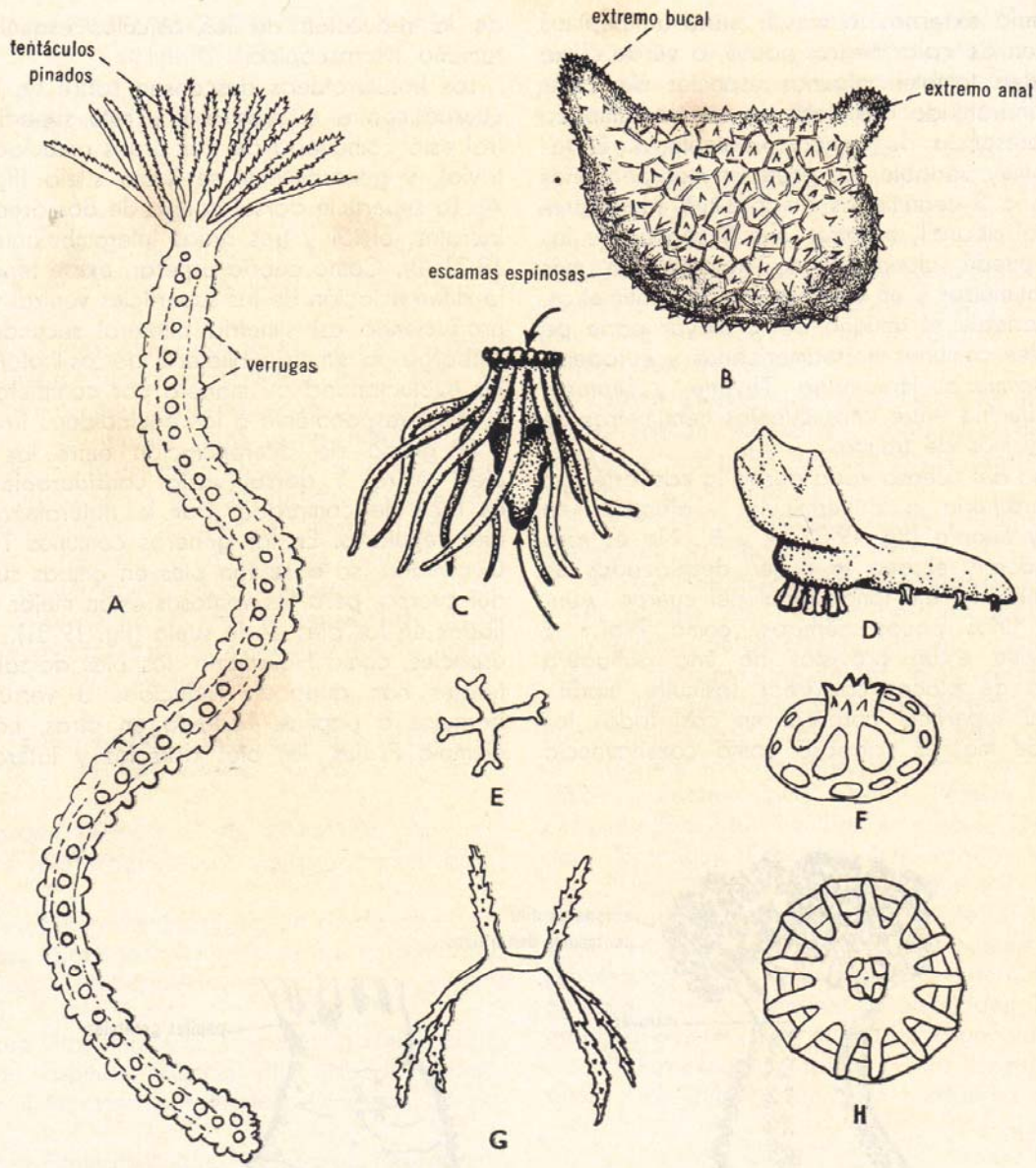


FIG. 19-32. *A, Euapta lappa,* miembro del orden Apoda de las Bahamas. (Según Hyman.) *B, Sphaerothuria,* holoturoideo de cuerpo corto con armadura escamosa. (Según Ludwig, tomado de Hyman.) *C,* El pepino de mar elasípodo pelágico, *Pelagothuria,* en el que se advierte un círculo de largas papilas membranosas detrás de la boca y los tentáculos. *B,* Otro pepino de mar elasípodo, *Peniagone,* que posee una vela dorsal. (*C* y *D,* según Nichols.) *E* y *F,* Osículos de *Holothuria.* (Según Hyman.) *G* y *H, Osículos* de un elasípodo. (Según Theel, tomado de Hyman.)

desaparecido completamente. Vemos, pues, que los pies funcionales se hallan por lo tanto restringidos a la suela reptante.

Es evidente la tendencia general en los pies de los pepinos de mar, reducidos o no, a perder su distribución radial y a diseminarse más o menos al azar sobre la superficie del cuerpo. Se ve configuración radial primitiva en *Cucumaria,* en la cual los pies están más o menos restringidos a las cinco áreas ambulacrales; por otra parte, en *Thyone* los pies están diseminados sobre toda la superficie corporal. Los miembros del orden Apoda *(Synapta, Leptosynapta, Euapta),* de cuerpo alargado y vermiforme, y el orden Malpadonia, carecen por completo de pies en cualquier parte del cuerpo.

La boca está siempre rodeada de 10 a 30 tentáculos, que representan pies bucales modificados y que en consecuencia toman parte en el sistema vascular acuífero. Los tentáculos son muy retráctiles, y tanto ellos como la boca pueden estar completamente retraídos por la tracción ejercida por la pared corporal vecina. La forma de los tentáculos es muy variable; pueden ser largos y ramificados irregularmente, como en *Cucumaria, Thyone* y *Psolus,* o las ramas ser horizontales y limitadas al tallo basal a modo de cabellera (fig. 19-31, *A*). En *Synapta* y *Leptosynapta,* los tentácu-

los constan de un eje central largo con ramas laterales regulares, y en Malpadonia son cortos y parecidos a dedos (fig. 19-32, *A*).

Pared corporal. La epidermis está compuesta de epitelio cilíndrico no ciliado, cubierta externamente por una cutícula delgada. Los extremos basales de las células epidérmicas se funden con la dermis, la cual consta de una capa gruesa de tejido conectivo rodeando osículos calcáreos microscópicos. Estos osículos presentan gran variedad de formas (fig. 19-32, *E* a *H*). Estas diferencias morfológicas poseen importancia indudable en la taxonomía de los holoturoideos. Debajo de la dermis se observa una capa de fibras musculares circulares que cubre a su vez a cinco bandas sencillas o dobles de fibras longitudinales situadas en las áreas ambulacrales.

Locomoción. Los pepinos de mar son animales relativamente perezosos que viven sobre el fondo del mar o en madrigueras excavadas en la arena y el lodo. Las formas que poseen pies pueden arrastrarse sobre la suela ventral, cuyos pies funcionan como los de los asteroideos. Cabe incluir entre los habitantes de la superficie a *Cucumaria*, *Holothuria* y *Psolus*. Logran estos animales enderezarse cuando se voltean por torsión del extremo oral hasta que los pies toman contacto con el substrato.

Las especies excavadoras incluyen la llamada Apoda y el orden Malpadonia, que carecen de pies, así como algunos holoturoideos con pies, como el conocido *Thyone*. Logran excavar estos animales por contracción alternada de las capas musculares circulares y longitudinales de la pared corporal en la misma forma que lo hacen las lombrices de tierra. Los tentáculos ayudan alejando la arena. Los miembros de la especie Apoda excavan completamente debajo de la superficie a una velocidad de 2 a 3 cm por hora (por ejemplo, *Leptosynapta*). Los otros excavadores, del orden Malpadonia y especies de *Thyone* y *Cucumaria* son relativamente sedentarios y excavan galerías en forma de **U**. Los tentáculos se extienden desde una abertura de la excavación y conservan una corriente ventilatoria pulsátil anal a través de la abertura opuesta. Los excavadores sedentarios suelen moverse muy poco una vez que consiguen posición adecuada.

Los miembros de la especie Elasipoda forman un curioso grupo de holoturoideos residentes en las profundidades, que son pelágicas. Algunas papilas (pies modificados) pueden estar altamente desarrolladas y unidas de diferentes maneras por membranas para formar aletas o velas. Un género, *Pelagothuria*, recogido de la superficie, posee un círculo de papilas largas y con membranas detrás de los tentáculos, y es muy probable que este animal nade como una medusa (fig. 19-32, *C*). *Peniagone* posee una vela dorsal (fig. 19-32, *D*). En algunos ejemplares jóvenes del excavador normal *Leptosynapta* se han descubierto hábitos de natación nocturnos.

Nutrición. Los pepinos de mar, como *Holothuria*, *Cucumaria*, y *Thyone*, que viven sobre el fondo del mar o que por lo menos proyectan el extremo anterior de su cuerpo sobre la arena, se alimentan de detritos y plancton y para ello despliegan sus tentáculos altamente ramificados al grado máximo, y barren con los mismos el fondo o los conservan flotando en el agua. En ambos casos son atrapados en el moco de la superficie de cada tentáculo detritos o protozoos, algas, diatomeas, y otros pequeños organismos.

De cuando en cuando los tentáculos son introducidos en la faringe, y las partículas alimenticias adheridas se desprenden a medida que éstos salen de la boca. Otros pepinos de mar son alimentadores de depósito y viven de los materiales del fondo en el cual excavan. Durante las maniobras de excavación estos animales degluten arena y lodo, que son llevados a la boca por los tentáculos. *Stichopus* de Bermuda, según las observaciones de Crozier (1918), se llena y vacía de arena tres veces al día.

La boca se encuentra en la parte media de una membrana bucal situada en la base de la corona tentacular y se abre en una faringe, rodeada en su parte anterior por un anillo calcáreo (figs. 19-33 a 19-35). Dicho anillo probablemente sea homólogo de la linterna de Aristóteles de los equinoideos, y se compone normalmente de cinco placas rectangulares interradiales y de otras cinco radiales, dispuestas como las duelas de un barril. El anillo calcáreo proporciona sostén a la faringe y al anillo acuoso, y sirve como punto de inserción anterior de las fibras musculares longitudinales de la pared corporal y de los músculos retractores de los tentáculos y de la región bucal. La boca y los tentáculos pueden experimentar retracción completa hacia el extremo anterior del cuerpo cuando se irrita al animal. Se logra la protracción al elevarse la presión del líquido celómico.

En algunos holoturoideos, como *Thyone*, la faringe se continúa con un esófago delgado, que a su vez se abre en un estómago corto y muscular (fig. 19-33). Con frecuencia no existe esófago, como en *Cucumaria*, y si el estómago está poco desarrollado, tal como se observa en *Cucumaria* y *Holothuria*, la faringe parece abrirse directamente en el intestino (fig. 19-34), el cual tiene gran longitud y describe tres asas a lo largo del cuerpo siendo sostenido por mesenterios. En muchos holoturoideos, el intestino termina en una cloaca antes de abrirse al exterior por el ano.

El aparato digestivo se halla revestido de epitelio cilíndrico a veces ciliado. Es frecuente observar células glandulares en la faringe y el estómago, pero no en el intestino. Debajo del epitelio de revestimiento destaca la presencia de tejido

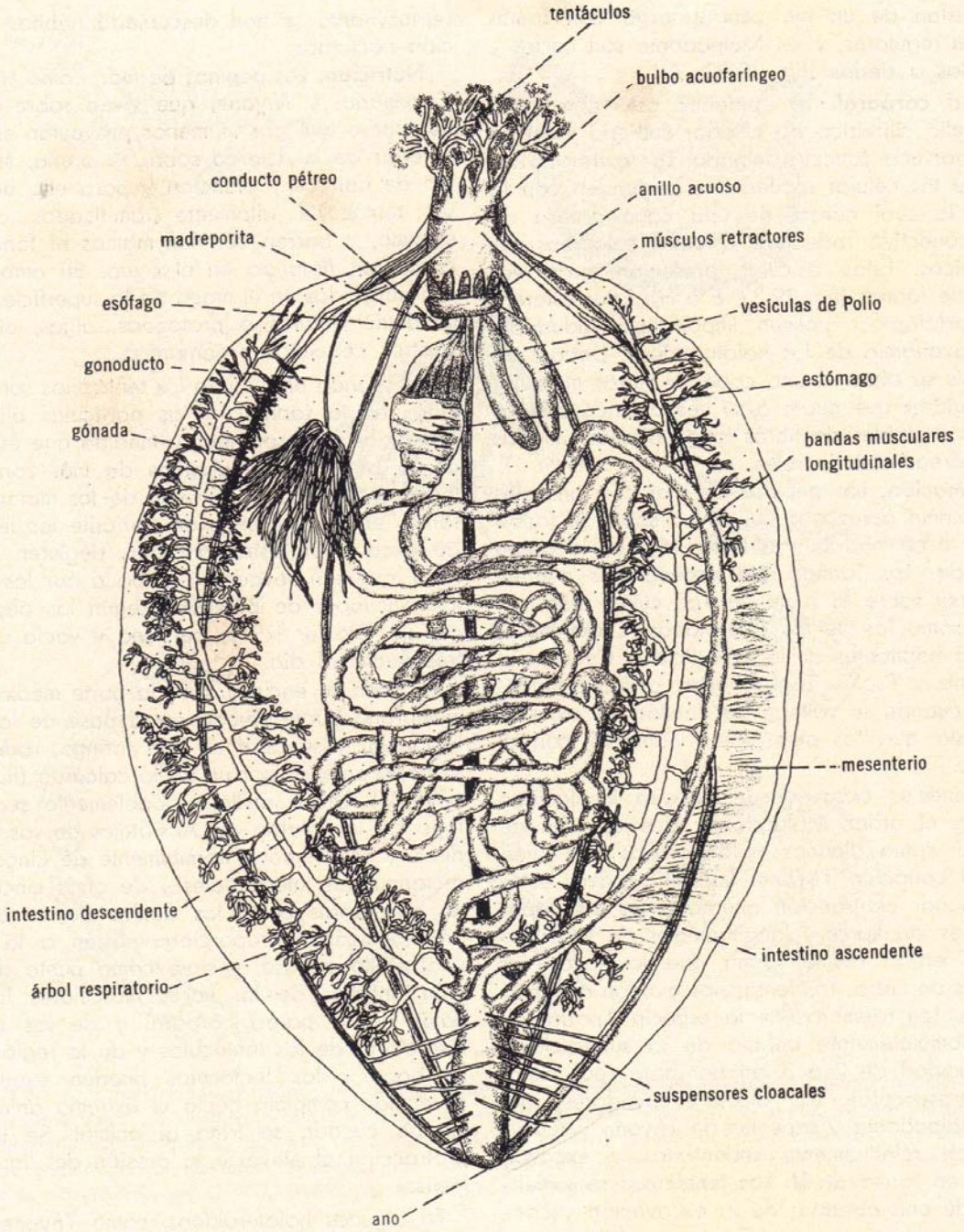


FIG. 19-33. Estructura interna de *Thyone briaereus*, pepino común de mar que habita en las aguas costeras del Atlántico Septentrional. (Según Coe, tomado de Hyman.)

conectivo y de fibras musculares longitudinales y circulares bien desarrolladas.

Se supone que los celomocitos desempeñan un papel activo y poco frecuente en la digestión. En efecto, estas células atraviesan la pared intestinal siendo portadoras de enzimas digestivas para la luz del intestino. Los productos de la digestión son recogidos por las mismas y transportados fuera del intestino para distribución general. Sin embar- estudios recientes de diversas especies de s de mar han demostrado absorción ordinaria de azúcares por la pared intestinal en preparaciones in vitro. Existen también enzimas que desdoblan las proteínas y los carbohidratos, pero la digestión de las grasas es insignificante.

Circulación, intercambio de gases, y excreción. El celoma es grande y revestido de epitelio ciliado fino, registrándose las divisiones normales en el mismo. Los cilios peritoneales producen una corriente de líquido celómico que contribuye a la circulación general de materiales en el interior de estos organismos. Los celomocitos son abundan-

tes y se encuentran diferentes tipos, muchos de los cuales son identificados también en otras partes del cuerpo. Poseen interés especial los celomocitos llamados hematocitos; se trata de células amiboides discoidales aplanadas que poseen hemoglobina; cuando concurren en gran número, los hematocitos comunican color rojo a los líquidos celómico y hemal. Otros tipos de celomocitos incluyen los amibocitos fagocitarios, los que poseen esférulas incoloras, y por último los que cuentan con esférulas amarillas o pardas. Una especie dada suele contener cierto número de formas diferentes de celomocitos.

Los holoturoideos poseen el sistema hemal más desarrollado entre las diversas clases de equinodermos. La organización general de este sistema es esencialmente idéntica a la de los otros equinodermos, y así vemos un anillo hemal y senos hemales radiales análogos al anillo acuoso y a los canales radiales del sistema vascular acuífero (figs. 19-34 a 19-36). Procede señalar como caracteres típicos de este sistema, por lo menos en las grandes especies, la presencia de un seno dorsal y otro ventral que acompañan al intestino (fig. 19-34). Estos senos intestinales principales brindan a la pared del intestino gran número de canales más pequeños. Entre los brazos de la primera gran asa del intestino, formados por lo que pudiéramos llamar intestino ascendente y descendente, el seno dorsal emite una red compleja de interconexión de canales que poseen muchas lagunas.

Como en los otros equinodermos, los canales hemales no tienen revestimiento definido, aunque sí existen fibras musculares y tejido conectivo. En el intestino, los senos son simplemente espacios en la capa de tejido conectivo. El líquido hemal es esencialmente idéntico al del celoma y posee los mismos celomocitos; de hecho, los celomocitos se forman en las paredes de los canales hemales. El papel primario del sistema hemal es indudablemente la distribución de materiales alimenticios que se han llevado al sistema por los amibocitos. El seno dorsal es contráctil, y el líquido es bombeado a través de los senos intestinales al seno ventral y en la parte anterior al anillo hemal.

Si exceptuamos los elasípodos pelágicos y los ápodos excavadores, que obtienen oxígeno a través de la superficie general del cuerpo, el intercambio de gases en los holoturoideos se efectúa por medio de un sistema notable de túbulos llamados árboles respiratorios. Dichos árboles en número de dos se hallan situados en el celoma a los lados derecho e izquierdo del aparato digestivo (figs. 19-33 y 19-34). Cada árbol consta de un tronco principal con muchas ramas, cada una de las cuales termina en una vesícula muy pequeña. Los troncos de los dos árboles brotan del extremo superior de la cloaca ya separadamente o por vía de un tronco común.

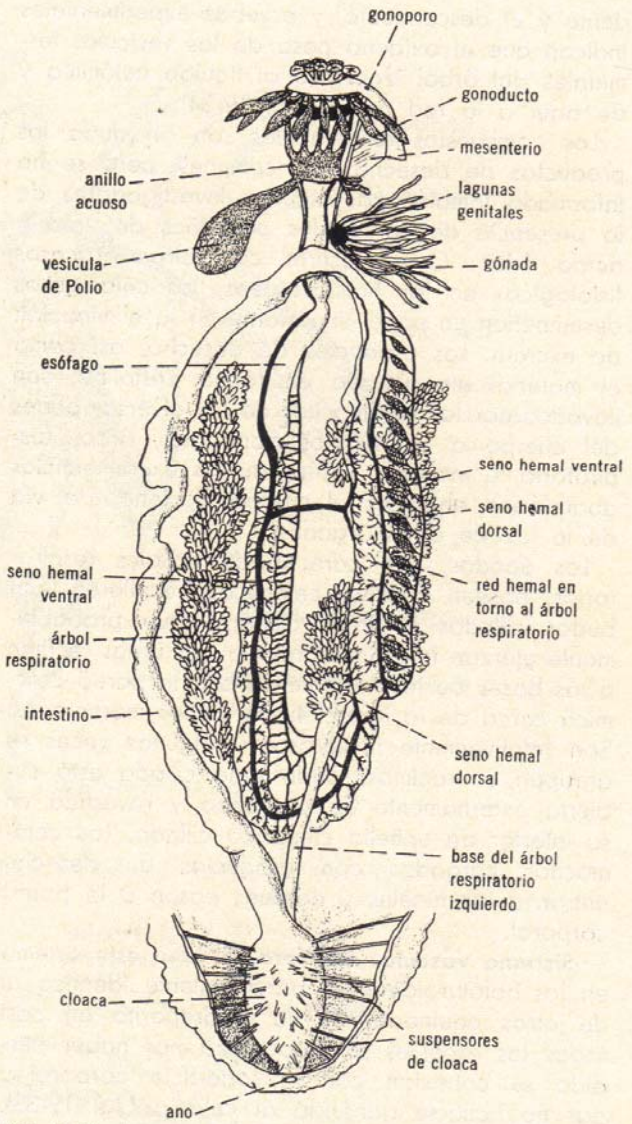


FIG. 19-34. Aparato digestivo y hemal de *Holothuria tubulosa*. (Según Cuénot.)

El agua circula por los túbulos mediante una acción de bombeo de la cloaca y de los árboles respiratorios; la primera se dilata, llenándose de agua de mar; entonces se cierra el esfínter anal, se contrae la cloaca, y el agua es obligada a penetrar en los árboles respiratorios. Dicha agua abandona el sistema gracias a la contracción de los túbulos y a la acción inversa de la cloaca. El bombeo es lento; *Holothuria* requiere de seis a diez contracciones y dilataciones de la cloaca para llenar los árboles, y cada contracción dura un minuto o más. Toda el agua es expulsada en una acción.

Winterstein (1909) recopiló pruebas respecto a la función de intercambio de gases de los árboles, y observó una disminución de 50 a 60 por 100 en el consumo de oxígeno cuando el ano estaba cubierto y se impedía que el agua entrara en el sistema. Las ramas del árbol izquierdo se entremezclan en la red hemal entre el intestino ascen-

dente y el descendente, y pruebas experimentales indican que el oxígeno pasa de las vesículas terminales del árbol izquierdo al líquido celómico y de aquí a la red hemal (fig. 19-34).

Los compuestos amoniacales son sin duda los productos de desecho más comunes, pero se ha informado también por algunos investigadores de la presencia de cantidades pequeñas de urea y ácido úrico. Como acurre con otros procesos fisiológicos en los holoturoideos, los celomocitos desempeñan un papel importante en la eliminación de excreta. Los productos de desecho, así como el material nitrogenado en forma cristalina, son llevados por los celomocitos de las diversas partes del cuerpo a los túbulos gonadales, árbol respiratorio, e intestino. Los productos excrementicios abandonan entonces el cuerpo siguiendo la vía de la luz de estos órganos.

Los ápodos, que carecen de árboles respiratorios, poseen órganos celómicos peculiares (embudos ciliados o urnas ciliadas) que probablemente ejerzan función excretoria. Las urnas se fijan a las bases de los mesenterios o a la pared celómica cerca de la inserción de dichos mesenterios. Son relativamente numerosas y algunas veces se agrupan en racimos. Cada urna ciliada está cubierta externamente de peritoneo y revestida en su interior de epitelio cilíndrico ciliado. Los celomocitos cargados con productos de desecho entran a los túneles y después pasan a la pared corporal.

Sistema vascular acuífero. Si bien este sistema en los holoturoideos es prácticamente idéntico al de otros equinodermos, la madreporita en casi todas las especies se caracteriza por haber perdido su conexión con la superficie corporal y por no hallarse adherida al celoma (fig. 19-33). Todavía existen poros y canales en la madreporita, pero es líquido celómico y no agua del mar lo que ingresa en el sistema y lo abandona. La madreporita cuelga inmediatamente por debajo de la base de la faringe y se halla unida al anillo acuoso por un corto canal pétreo.

El anillo acuoso rodea la base de la faringe y da origen a vesículas de Poli redondeadas o alargadas, que penden en el celoma (figs. 19-33 y 19-34). El número de estas vesículas es muy variable, puede haber una *(Cucumaria)*, tres, cuatro *(Thyone)*, o tantas como diez o incluso cincuenta en ciertos ápodos. Se cree que las vesículas funcionan como cámaras de expansión para conservar la presión en el interior del sistema vascular acuífero.

Desde el anillo acuoso pasan cinco canales radiales hacia arriba al lado interno del anillo calcáreo y después hacia afuera a través de una muesca en el extremo de cada placa radial (fig. 19-35). Inmediatamente antes de abandonar el anillo calcáreo, cada canal radial emite canales más pequeños para los tentáculos. Al dejar el anillo, los canales radiales se dirigen posteriormente hacia adentro a la pared corporal a lo largo de toda la longitud de los ambulacros donde se observan canales laterales para los pies. Existen también ampollas para ambos pies y tentáculos, aunque cuando los pies están reducidos, se comprueba una reducción concomitante de las ampollas.

En los ápodos, que carecen de pies tubulares, el sistema vascular acuífero se halla limitado al anillo acuoso oral, vesículas de Poli y pies bucales (tentáculos).

Sistema nervioso. El anillo nervioso circunoral se encuentra en la membrana bucal cerca de la base de los tentáculos (fig. 19-35). Este anillo proporciona nervios a los tentáculos y a la faringe. Los cinco nervios radiales al dejar el anillo pasan por la muesca de las placas radiales del anillo calcáreo y corren a lo largo de los ambulacros en el lado celómico de la dermis. Como los nervios radiales de los ofiuroideos, los nervios tentaculares y radiados en los pepinos de mar son ganglionados. Cada nervio radial consta de una porción ectoneural y otra hiponeural, pero esta última degenera poco antes de alcanzar el anillo nervioso (fig. 19-36). La banda ectoneural sensorial externa recibe nervios de los pies y de la pared corporal; la banda hiponeural motora interna da origen a nervios destinados a los músculos de la pared corporal. Existe un plexo nervioso subepidérmico y otro plexo nervioso bien desarrollado en la dermis.

A diferencia de lo que ocurre en casi todos los demás equinodermos, el anillo nervioso circunoral no desempeña papel dominante en la integración nerviosa. Pearse (1908) observó que en *Thyone* la mayor parte de las reacciones normales, como movimiento, enderezamiento, y reacciones a la luz, tienen lugar normalmente en un animal privado de la parte anterior del cuerpo, que posee el anillo nervioso. El centro motor de control del bombeo respiratorio se halla en la cloaca y es, por lo tanto, independiente del anillo nervioso.

El sistema sensorial en la mayor parte de los holoturoideos está constituido por células sensoriales de la epidermis, más abundantes en los dos extremos del animal. En los ápodos excavadores, como *Synapta* y *Leptosynapta*, las verrugas o tubérculos de la superficie corporal son portadores de un racimo de células sensoriales rodeadas por células glandulares. Las fibras del haz de células nerviosas descienden como un nervio al interior de un ganglio en el plexo dérmico. Se desconoce todavía la función exacta de estos tubérculos sensoriales.

Los ápodos poseen también estatocistos; cabe observar la presencia de un estatocisto cercano a cada nervio radial, situado cerca del punto en el cual el nervio abandona el anillo calcáreo.

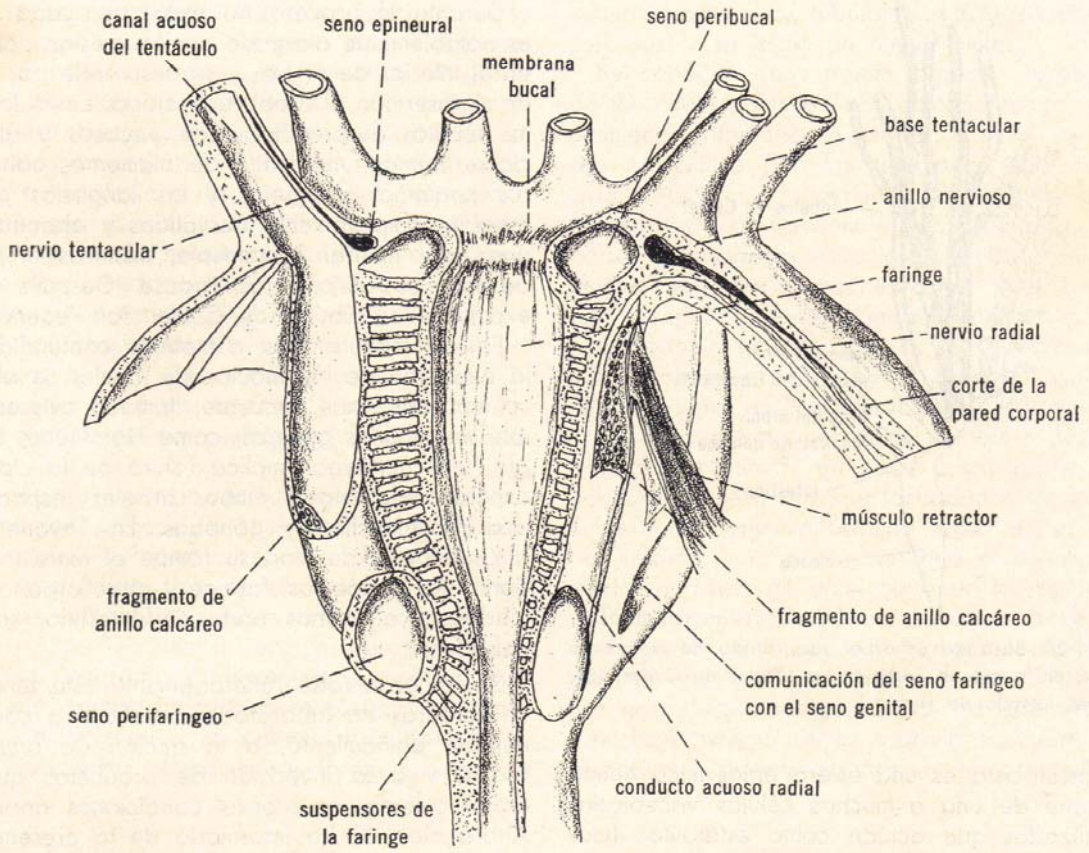


FIG. 19-35. Parte anterior de *Cucumaria*. (Según Hérouard, tomado de Hyman.)

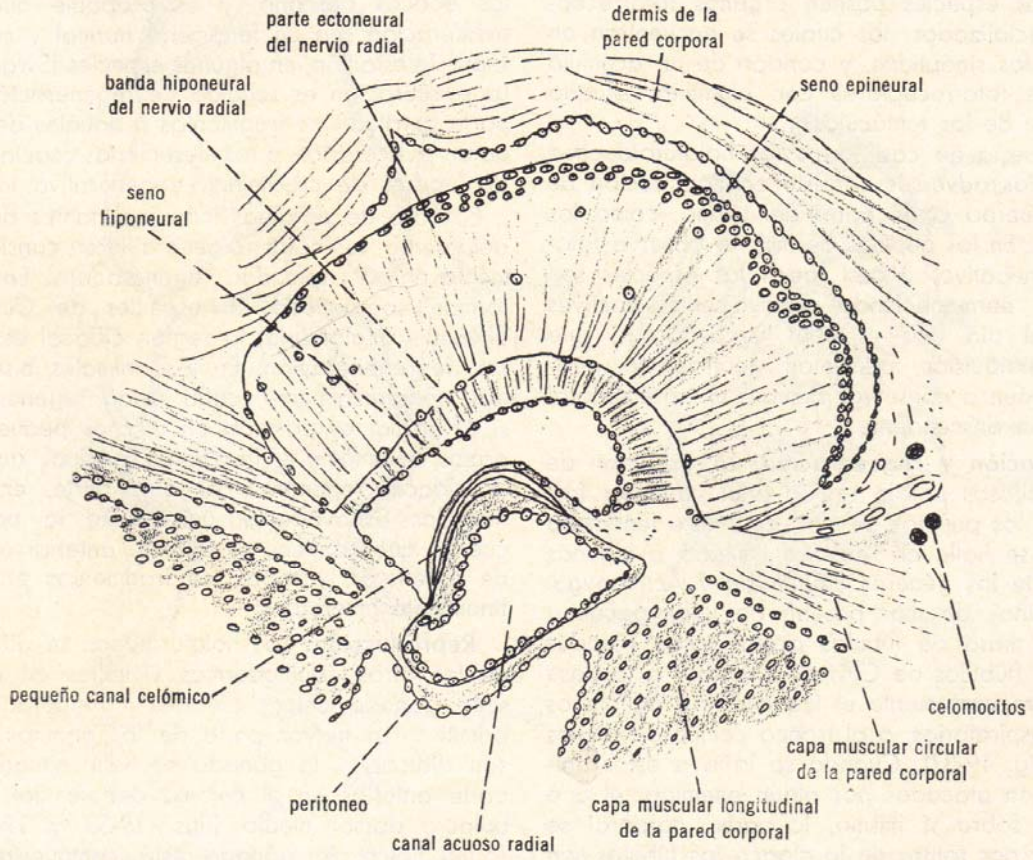


FIG. 19-36. Ambulacro de *Caudina* (sección transversal). (Según Danielsson y Koren, tomado de Hyman.)

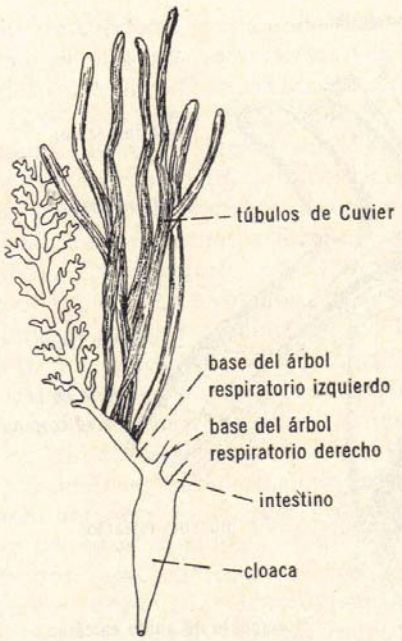


FIG. 19-37. Base de un árbol respiratorio de *Holothuria impatiens*, en la que se aprecian los túbulos de Cuvier. (Según Russo, tomado de Hyman.)

Cada estatocisto es una esfera epidérmica hueca que posee de una a muchas células vacuoladas especializadas que actúan como estatolitos (litocitos) y que poseen material inorgánico. Aunque todos los holoturoideos reaccionan a la luz, sólo unas pocas especies poseen órganos fotorreceptores especializados, los cuales se encuentran en unos cuantos sináptidos, y constan de un acúmulo de células fotorreceptoras con pigmento situado en la base de los tentáculos.

La respuesta de casi todos los holoturoideos a los estímulos adversos consiste en contracción de todo el cuerpo o de parte del mismo, como los tentáculos. En los pepinos de mar se observa fototropismo negativo, y casi todas las especies son nocturnas, permaneciendo relativamente inactivas durante el día. Las especies excavadoras, que poseen estatocistos, presentan geotropismo positivo y tienden a conservar siempre el extremo oral en posición descendente.

Evisceración y regeneración. La expulsión de túbulos viscosos por la región anal suele ser frecuente en los pepinos de mar, pero este fenómeno defensivo se halla en realidad limitado a algunas especies de los géneros *Holothuria* y *Actinopyga*. Estos pepinos de mar poseen de unos pocos a una gran masa de túbulos ciegos rojos, rosados o blancos (túbulos de Cuvier) adheridos a la base de uno (frecuentemente el izquierdo) o de ambos árboles respiratorios, o al tronco común de dichos árboles (fig. 19-37). Cuando se irrita a estos animales o son atacados por algún enemigo, el ano se retrae sobre sí mismo, la pared corporal se contrae, y por rotura de la cloaca los túbulos son disparados fuera del ano.

Durante el proceso de expulsión, cada túbulo es notablemente alargado por la presión del agua en el interior de su luz, y se desprende por rotura de su inserción al árbol respiratorio. En *Holothuria*, los túbulos desprendidos son viscosos y al mezclarse forman una malla de filamentos adhesivos. Los pequeños cangrejos y las langostas pueden quedar completamente desvalidas y abandonadas para que mueran lentamente, mientras el pepino de mar se aleja arrastrándose. Después de la expulsión los túbulos de Cuvier son regenerados.

En los holoturoideos, a menudo confundido con la expulsión de los túbulos de Cuvier se observa un fenómeno más frecuente, llamado evisceración, que en algunos géneros, como *Holothuria*, *Stichopus*, y *Actinopyga*, implica rotura de la cloaca y expulsión de uno o ambos árboles respiratorios, aparato digestivo y gónodas. En *Thyone* y en otros pepinos de mar, se rompe el extremo anterior, y los tentáculos, faringe y otros órganos asociados, y al menos parte del intestino, son expulsados.

Se ha observado reiteradamente este fenómeno en muestras de laboratorio sometidas a condiciones de apiñamiento, a la acción de aguas infectas, y a la inyección de productos químicos en el celoma, o a otras condiciones anormales. Ahora bien, se ha informado de la presencia de individuos o ejemplares eviscerados, en proceso de regeneración, en hábitat naturales durante ciertas épocas del año, y es probable que dicha evisceración sea un fenómeno normal y periódico según la estación, en algunas especies (Swan, 1961). La evisceración es seguida de regeneración de la parte perdida; los fragmentos residuales de los órganos eviscerados, o los mesenterios asociados, son los lugares de crecimiento regenerativo inicial.

En caso de pérdidas más importantes de partes del cuerpo, los holoturoideos difieren considerablemente en su capacidad regeneradora. En muchas formas, sobre todo en especies de *Cucumaria*, *Thyone* y *Holothuria*, la región cloacal es el centro de regeneración. En los animales biseccionados transversalmente, cada mitad regenera, pero si el animal es cortado en muchos pequeños pedazos, solamente el fragmento terminal, que posee la cloaca, regenera. Por otra parte, en los sináptidos excavadores, únicamente la parte del cuerpo que contiene el extremo anterior es capaz de regenerar, y todos los fragmentos posteriores finalmente mueren.

Reproducción. Los holoturoideos se diferencian de los otros equinodermos vivientes en que poseen gónada única, carácter considerado como primitivo. La mayor parte de los pepinos de mar son dioicos, y la gónada se halla situada en la parte anterior en el celoma debajo del interambulacro dorsal medio (figs. 19-33 y 19-34). En forma típica, la gónada está compuesta de un gran racimo de túbulos simples o ramificados que

se unen en el extremo del gonoducto fijándose al lado izquierdo del mesenterio dorsal del cual pende la región anterior del intestino; el gonoducto y los túbulos parecen así una cabellera. Con cierta frecuencia los túbulos se dividen en dos grupos, uno a cada lado del mesenterio dorsal; en los sináptidos, la gónada está compuesta solamente de dos túbulos ramificados. Las paredes tubulares se hallan revestidas de epitelio germinal, poseen fibras musculares, y están cubiertas externamente de peritoneo. El gonoducto tiene una luz ciliada y corre anteriormente del mesenterio al gonoporo, el cual está localizado en la porción dorsal media entre las bases de los dos tentáculos o inmediatamente por detrás del collar tentacular (fig. 19-31, *B*).

Los pepinos de mar hermafroditas poseen también una sola gónada, la cual produce simultáneamente huevos y espermatozoos o es protándrica. La de este último tipo se observa en la forma americana subantártica *Cucumaria laevigata*. En esta especie, la primera sección basal de cada túbulo en desarrollo es femenina y produce huevos; a medida que los túbulos se alargan, se forma la porción testicular, y los celomocitos destruyen la sección femenina. Después de la producción de espermatozoos, los túbulos son fagocitados y resorbidos, y se inicia un nuevo ciclo.

Se conocen unas treinta especies incubadoras, de las cuales la mitad son dulceacuícolas, y especialmente antárticas. Durante el desove, los huevos son atrapados por los tentáculos y transferidos a la suela o a la superrficie corporal dorsal para incubación. Con frecuencia estas dos áreas poseen bolsas incubadoras especiales para conservar los huevos; en unas pocas especies, tales bolsas se han invaginado tanto que en realidad son internas. Todavía más notable es la incubación celómica, que se observa en la especie californiana *Thyone rubra*, en *Leptosynapta* del Mar del Norte, y en unas cuantas especies de otras partes del mundo. Los huevos en estos casos pasan de las gónadas al celoma y son fecundados en forma no cubierta. El desarrollo tiene lugar en el interior del celoma, y la cría abandona el cuerpo de la madre a través de una rotura en la región anal.

Embriogenia. Salvo en especies incubadoras, el desarrollo se produce externamente en el agua del mar, y el embrión es planctónico. El desarrollo por gastrulación es igual al de los asteroideos. La superficie externa de la gástrula se cubre pronto de cilios y adopta existencia de nado libre. La

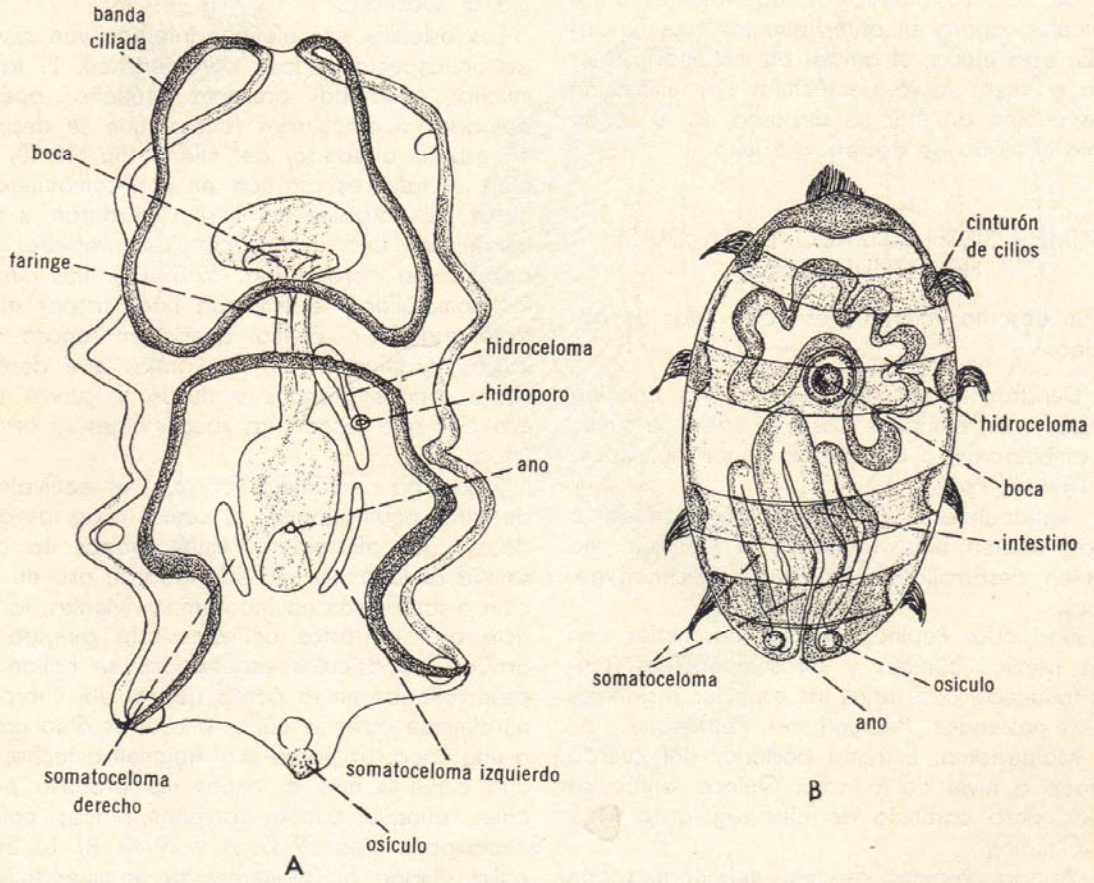


FIG. 19-38. *A*, Larva auricularia (vista oral). (Según Mortensen, tomado de Hyman.) *B*, Larva doliolaria de *Leptosynapta inhaerens*, holotúrido común del Atlántico Septentrional (vista oral). (Según Runnström, tomado de Cuénot.)

mitad anterior del arquenteron se separa para convertirse en celoma, dejando una porción posterior más corta que se transforma en intestino. La bolsa celómica se divide entonces transversalmente para formar un somatoceloma posterior (que después se subdivide en derecho e izquierdo), y una bolsa celómica anterior (que representa el hidroceloma izquierdo y el axoceloma). El hidroceloma y axoceloma permanecen unidos, y en contraste con el desarrollo en asteroideos, equinoideos, y ofiuroideos, sus equivalentes derechos no se forman nunca.

Al tercer día del desarrollo se llega a una etapa de larva llamada auricularia (fig. 19-38, *A*). Esta larva es muy parecida a la bipinnaria de los asteroideos y posee una banda locomotora ciliada de un desarrollo idéntico al de su equivalente de la larva bipinnaria. La auricularia de la mayor parte de las especies tiene 1 mm o menos de longitud, pero se han encontrado larvas gigantes, de 15 mm, de adultos desconocidos en el plancton de Japón, Bermudas, e Islas Canarias.

El desarrollo ulterior conduce a una larva en forma de barril, llamada doliolaria, en la cual la banda ciliada original se descompone en tres a cinco cinturones flagelados (fig. 19-38, *B*). Durante la última parte de la existencia planctónica tiene lugar metamorfosis gradual, formándose la cría de pepino de mar. Los tentáculos, equivalentes a los pies bucales, aparecen antes que los pies funcionales. En esta etapa, el animal en metamorfosis es llamado a veces larva pentáctula. Por último, la cría de pepino de mar se deposita en el fondo y adopta el modo de existencia adulto.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE HOLOTHUROIDEA

Se han descrito unas 900 especies vivas de holoturoideos.

Orden Dendrochirota. Tentáculos o pies bucales, dendríticos y sin ampollas. Los pies sobre la suela, en los ambulacros, o en toda la superficie. *Cucumaria, Thyone, Psolus.*

Orden Aspidochirota. Tentáculos escutiformes, o foliáceos; existen pies, formando a menudo una suela bien desarrollada. *Holothuria, Actinopyga, Stichopus.*

Orden Elasipoda. Pepinos de mar anormales con grandes papilas cónicas y otros apéndices; tentáculos foliáceos; casi todas las especies residentes en aguas profundas. *Pelagothuria, Peniagone.*

Orden Molpadonia. Extremo posterior del cuerpo estrechado a nivel de la cola. Quince tentáculos digitados, pero carencia de pies regulares. *Molpadia, Caudina.*

Orden Apoda. Pepinos de mar vermiformes con tentáculos o pies bucales solamente. *Leptosynapta, Synapta* y *Euapta.*

CLASE CRINOIDEA (CRINOIDEOS)

Los crinoideos son sin duda la más antigua y en algunos aspectos la más primitiva de las clases vivientes de equinodermos. Los crinoideos sujetos al fondo por un tallo, llamados lirios de mar, florecieron durante la era paleozoica, existiendo todavía unas 80 especies. Sin embargo, la mayor parte de los crinoideos vivientes pertenecen a la rama más moderna de la clase, el suborden Comatulida. Los comatúlidos, o estrellas pluma, son crinoideos no sésiles, de nado libre. Existen unas 550 especies que residen primariamente en aguas del Indopacífico.

Estructura externa. El cuerpo de los crinoideos que viven en la actualidad está compuesto de un tallo de fijación basal y de un cuerpo pentámero propiamente dicho, llamado corona (fig. 19-39). En los lirios de mar se observa un tallo bien desarrollado que ha desaparecido en gran proporción en las estrellas pluma de nado libre (fig. 19-39, *B*). En los lirios de mar sésiles, el tallo puede alcanzar más de 60 cm de longitud, pero en general es mucho más pequeño. Sin embargo, hay especies fósiles con tallos hasta de 22 metros. El extremo basal es portador de un disco aplanado, o en algunos casos de prolongaciones parecidas a raíces por las cuales el animal se fija al substrato.

Los osículos esqueléticos internos van adoptando un aspecto nudoso característico. El tallo de muchos crinoideos presenta pequeños apéndices delgados y articulados (cirros) que se despliegan en espiras alrededor del mismo (fig. 19-40, *A*). Si bien el tallo es atrófico en los comatúlidos, los cirros más distales del mismo perduran y se extienden en uno o más círculos alrededor de la base de la corona (fig. 19-39, *B*). Los cirros de los comatúlidos se emplean para raspar el substrato cuando el animal queda en reposo; y son largos y delgados en las formas que descansan sobre fondos blandos y duros, y curvos en las especies que rascan las rocas, algas, y otros objetos.

El cuerpo pentámero (corona) es equivalente al de otros equinodermos y, como el de los asteroideos y los ofiuroideos, emite brazos. La corona se fija al tallo por su lado aboral; así, en oposición a los demás equinodermos vivientes, la superficie oral en estos animales está dirigida hacia arriba. Los osículos esqueléticos se hallan mejor desarrollados en la pared aboral del cuerpo, generalmente llamada cáliz, la cual es algo parecida a una copa. La pared oral (tegmen o techo) forma una cubierta más o menos membranosa para el cáliz, aunque puede contener placas calcáreas enclavadas (figs. 19-39, *A* y 19-40, *B*). La boca se halla situada en el centro de la superficie oral. Cinco surcos ambulacrales se extienden periféricamente de la boca a los brazos. El tegmen se

divide así en cinco áreas ambulacrales y cinco interambulacrales; el ano desemboca en la superficie oral y suele estar localizado en una de las áreas interambulacrales en la parte superior de la prominencia llamada cono anal (fig. 19-40, *B*).

Los brazos parten de la periferia de la corona y tienen aspecto nudoso como el tallo. Aunque hay algunas especies primitivas que poseen cinco brazos, en casi todos los crinoideos cada uno de ellos se bifurca inmediatamente después de salir de la corona, formando un total de diez brazos (fig. 19-39, *A*).

Sin embargo, algunos comatúlidos poseen, en promedio, de 80 a 200 brazos como consecuencia de las bifurcaciones repetidas del brazo original. Los brazos suelen tener unos cuantos centímetros de longitud, pero en algunas especies pueden alcanzar hasta más de treinta centímetros.

A cada lado del brazo se observa una hilera de apéndices nudosos llamados pínulas, de las cuales deriva el nombre de estrellas en forma de pluma (figs. 19-39, *A* y 19-40, *C*). Los surcos ambulacrales sobre la superficie oral se extienden a lo largo de los brazos y de las pínulas. En los bordes de dichos surcos se observan placas movibles, llamadas solapas, las cuales pueden cubrir o descubrir el surco. Sobre el lado interno de cada solapa hay tres pies unidos en la base (figs. 19-40, C y 19-41, *A*). Tanto los pies como las solapas se extienden también sobre las pínulas. En la región de la boca, los pies, llamados orales, aparecen aisladamente. Asimismo, paralelos a los

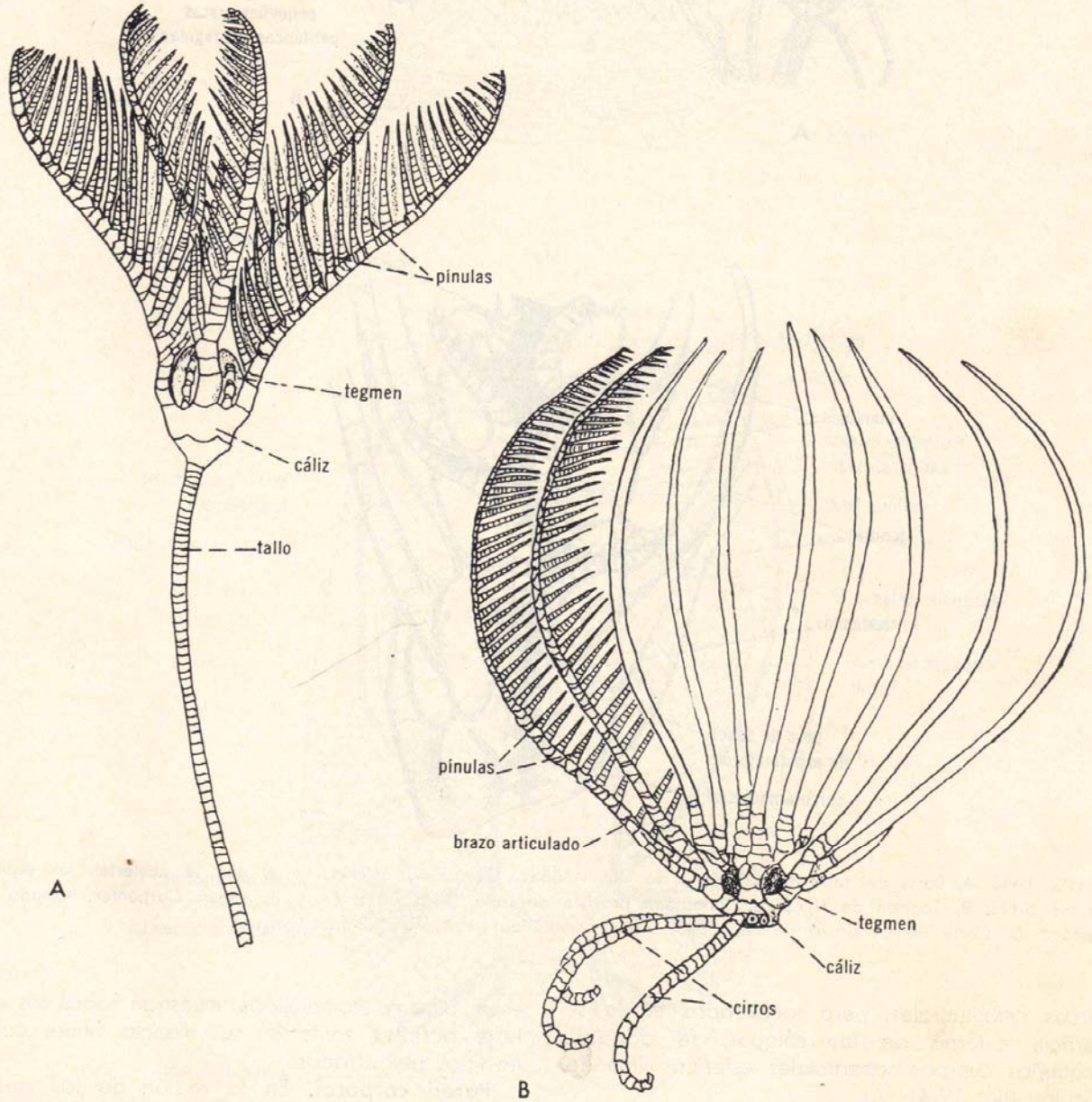


FIG. 19-39. *A*, *Ptilocrinus pinnatus*, crinoideo provisto de tallo (o lirio de mar) con cinco brazos. *B*, Comatúlido de Filipinas con treinta brazos (o estrella en forma de pluma), *Neometra acanthaster*. (Ambas según Clark, tomado de Hyman.)

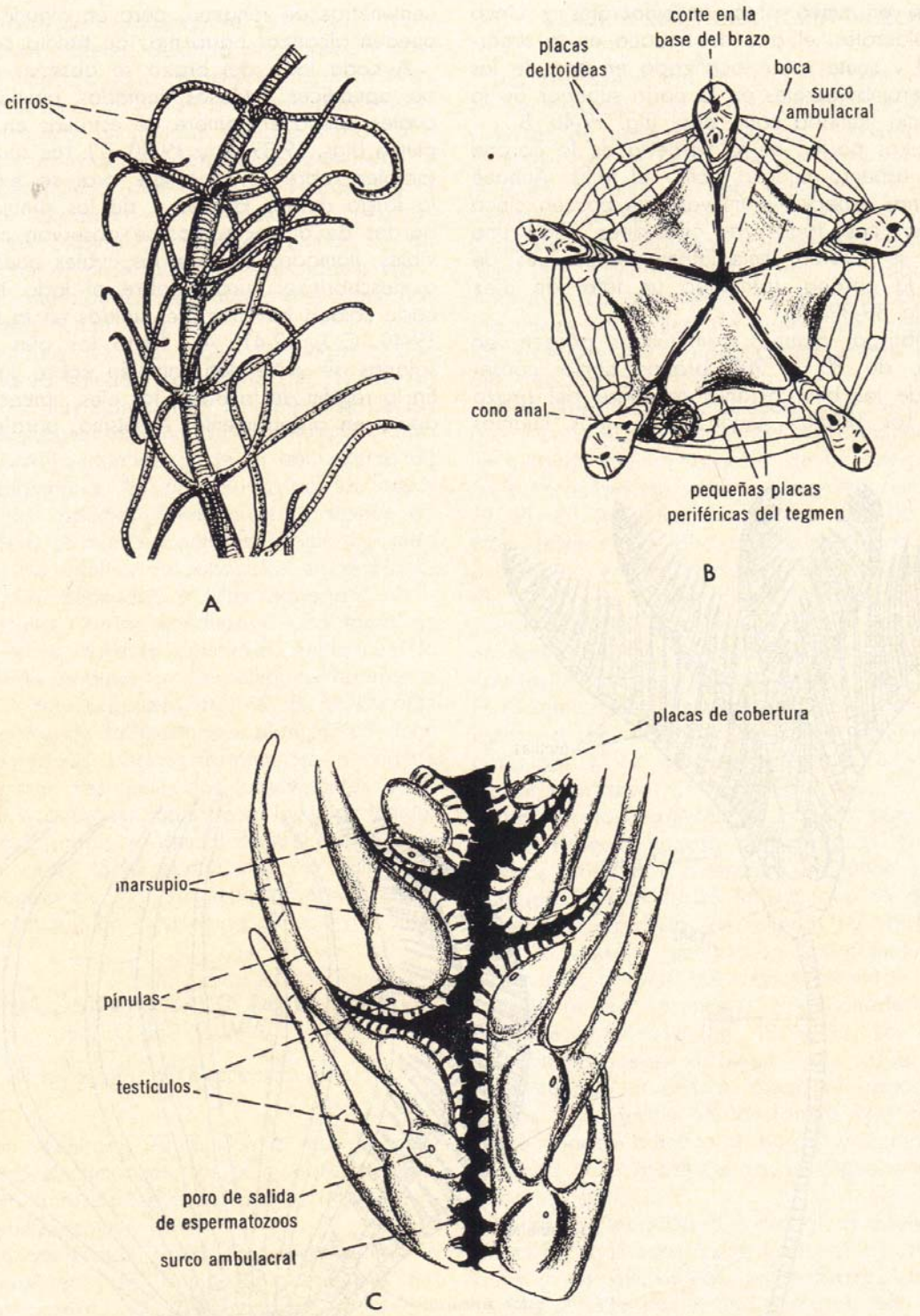


FIG. 19-40. A, Parte del tallo del crinoideo de las Antillas, *Cenocrinus asteria*, en el que se advierten las espiras de los cirros. B, Tegmen de *Hyocrinus*, crinoideo provisto de tallo (vista oral). (A y B, según Carpenter, tomado de Hyman.) C, Corte de un brazo de *Notocrinus virile*, comatúlido (vista oral). (Según Hyman.)

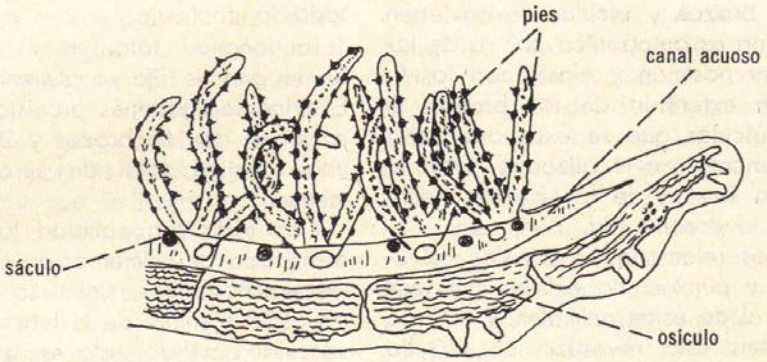
surcos ambulacrales, pero localizados en la superficie externa de las solapas, se advierten pequeños cuerpos superficiales esféricos llamados sáculos (fig. 19-41, *A*).

Los crinoideos de aguas frías y los residentes en el Pacífico Oriental suelen tener color pajizo, pero las especies del litoral de aguas tropicales, especialmente comatúlidos, muestran todos los colores posibles, tanto en sus matices firmes como en tipos abigarrados.

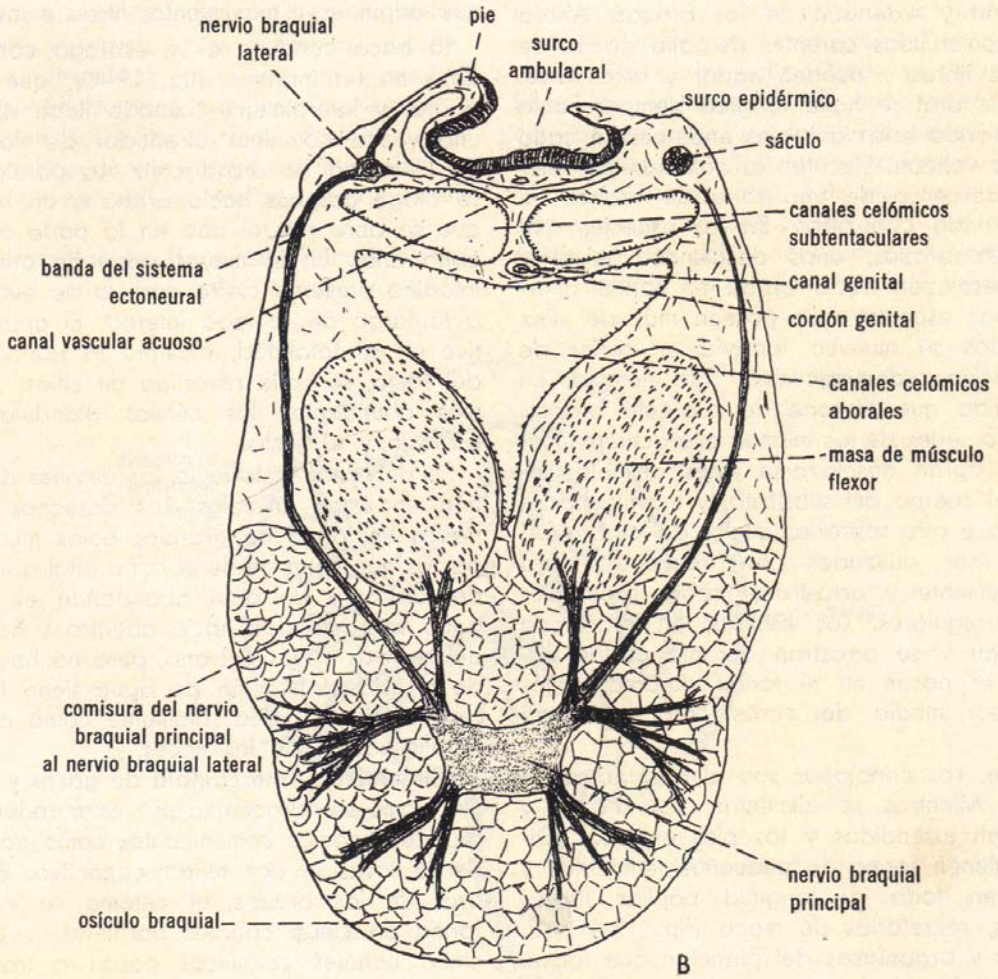
Pared corporal. En la región de los surcos ambulacrales la epidermis consta de epitelio cilíndrico ciliado, pero en otros lugares se halla compuesta en su mayor parte de un sincitio no

ciliado fino mal delimitado de la dermis subyacente y que en ocasiones puede faltar (fig. 19-41, *B*). Una buena parte de la dermis está ocupada por osículos esqueléticos. La estructura del tallo, cirros, brazos y pínulas suele ser muy sólida, ya que está formada casi enteramente por series de osículos gruesos en forma de disco, lo que brinda el aspecto nudoso a estos apéndices (figs. 19-39, *A* y 19-41, *A*).

Las superficies oral y periférica de los osículos se articulan para permitir cierto grado de movimiento, como se observó en los osículos que forman los brazos de los ofiuroideos. Los osículos del tallo se hallan más firmemente entrelazados que los de los brazos, pero incluso aquí es posible cierto grado de flexión. En el centro más o menos de los osículos apendiculares se observa un pequeño canal a través del cual corre un nervio,



A



B

FIG. 19-41. *A*, Brazo de crinoideo, en el que se advierten pies (corte longitudinal). (Según Chadwick, tomado de Hyman.) *B*, Brazo de crinoideo (corte transversal). (Según Hamann, tomado de Hyman.)

y también, en el tallo y cirros, una prolongación del celoma. Asimismo, en los osículos del brazo y la pínula destaca la presencia de un surco profundo sobre la superficie oral en el cual se halla situado el surco ambulacral ciliado (figs. 19-40, *C* y 19-41, *B*).

Los osículos están unidos entre sí por bandas de tejido conectivo llamadas ligamentos, los cuales deben poseer cierta capacidad contráctil, ya que el tallo y los cirros carecen de fibras musculares, aunque puedan ejecutar movimiento de flexión. En los brazos y pínulas se advierten músculos cuya acción es antagónica con la de los ligamentos. Dada su posición y elasticidad los ligamentos producen extensión de los brazos. El par de grandes músculos que se extienden entre los osículos y se encuentran localizados hacia el lado oral producen flexión de los brazos hacia dicho lado oral o la corona (fig. 19-41, *B*).

Salvo los músculos relacionados con los osículos de los brazos y pínulas, no existen músculos en la pared corporal de estos animales, y el lado interno de la dermis está revestido de epitelio celómico.

Locomoción. Los lirios de mar sésiles sólo pueden ejecutar movimientos de incurvación del tallo y de flexión y extensión de los brazos. Ahora bien, los comatúlidos carentes de tallo gozan de movimientos libres y pueden nadar y arrastrarse. La superficie oral se halla dirigida siempre hacia arriba, pudiendo estos animales enderezarse cada vez que se voltean. Ejecutan la natación por elevación y descenso de una serie de brazos en forma alternada con otros. En las especies que poseen diez brazos, unos descienden mientras otros se desplazan hacia arriba en forma alternada. En las especies que poseen más de diez brazos, éstos se mueven todavía en series de cinco pero en orden sucesivo; por ejemplo, en un comatúlido que dispone de cuarenta brazos, existen ocho series de los mismos que actúan sucesivamente. Logran desplazarse estos animales levantando el cuerpo del substrato, y movilizándose de un punto a otro sobre las puntas de los brazos, los cuales son utilizados con frecuencia para fijarse firmemente y arrastrarse sobre superficies verticales irregulares. Las estrellas en forma de pluma nadan y se arrastran durante cortas distancias, y se posan en el fondo durante largos periodos por medio de cirros con capacidad prénsil.

Nutrición. Los crinoideos son alimentadores de suspensión. Mientras se alimentan, los brazos y pínulas están extendidos y los pies erguidos. Dichos pies tienen forma de pequeños tentáculos y presentan en toda su longitud papilas largas y delgadas, secretorias de moco (fig. 19-41, *A*). Los detritos y organismos del plancton que toman contacto con los pies son atrapados por el moco y lanzados a los surcos ambulacrales por un movimiento brusco de látigo de dichos pies. Los cilios de los surcos ambulacrales se mueven en dirección oral, llevando alimento a los brazos, a través del disco, y por fin a la boca.

Clark (1921) ha hecho notar la relación entre el número y longitud de los brazos y la provisión de alimentos del hábitat. Los crinoideos que viven a grandes profundidades o en agua fría, donde el plancton o detritos son ricos, suelen tener un número menor de brazos (diez o menos); en las especies de aguas templadas del litoral ocurre todo lo contrario.

La longitud total de la superficie ambulacral en la que se fija el alimento puede ser enorme. El crinoideo japonés provisto de tallo, *Metacrinus rotundus*, con 56 brazos y 20 cm de largo, posee una longitud total de surco ambulacral de 72 metros.

Con toda probabilidad los crinoideos emplean el método de alimentación primitivo que utilizaron los equinodermos, sirviendo además estos animales como ejemplo de la función original del sistema vascular acuífero, esto es, que dicho sistema evolucionó originalmente como un medio para capturar alimento y después, en forma secundaria, adoptó una función locomotora en aquellos grupos que adquirieron movimientos libres e invertidos.

La boca conduce a un esófago corto, que se abre en un intestino (fig. 19-42), que desciende aboral y lateralmente; cuando llega al cáliz, da una vuelta completa alrededor del lado interno de la pared de dicho cáliz. La porción terminal se dirige después hacia arriba a un recto corto, que se abre por el ano en la parte superior del cono anal. En la mayor parte de crinoideos, el intestino presenta cierto número de evaginaciones a lo largo de su lado interno. El aparato digestivo en su totalidad, excepto la porción terminal del recto, se halla revestida de cilios, y son además abundantes las células glandulares en el esófago y el recto.

Se desconocen todavía los detalles de la digestión en estos animales. Los desechos son eliminados en forma de grandes bolas mucosas compactas que caen desde el cono anal a la superficie del disco, y de aquí abandonan el cuerpo. El agua es bombeada hacia adentro y hacia afuera del recto a través del ano, pero no hay seguridad de si esta circulación de agua tiene importancia respiratoria, o actúa solamente como ayuda para la eliminación de las heces.

Circulación, intercambio de gases y excreción. El celoma se caracteriza por estar reducido a una red de espacios comunicantes como consecuencia de la invasión por tejido conectivo. En el lado oral de los brazos, el celoma se extiende en forma de cinco canales paralelos, y en el tallo cinco canales celómicos pasan a través de la perforación central a los osículos y emiten un canal en cada cirro (fig. 19-41). Existen diversos

tipos de celomocitos que pululan en los tejidos del cuerpo, y en el líquido de los sistemas celómico, hemal, y vascular acuífero.

El sistema hemal es una red de espacios y senos en el interior de las bandas de tejido conectivo que invaden el celoma. Cabe observar la presencia de un plexo definido que rodea el esófago, y del cual parten ramas que se extienden hacia abajo (aboralmente) a través del centro de la corona al interior de una masa esponjosa de células, la cual guarda estrecha relación con la glándula axial, que en los crinoideos es una malla tubular alargada de tejido glandular que ocupa el eje polar de la corona. Las ramas del sistema hemal están también destinadas al intestino. No hay espacios hemales en el tallo, pero sí un seno hemal que se extiende por los brazos, junto con los canales celómicos, y que se halla involucrado en el transporte de células sexuales (fig. 19-41, *B*).

El intercambio de gases tiene lugar a través de una parte delgada de la superficie corporal expuesta al agua de mar. Los pies son indudablemente el centro primario de intercambio de gases, y la enorme área de superficie que presentan los brazos ramificados hace innecesaria la presencia de superficie respiratoria especial como se observa en algunos otros equinodermos. Poco se sabe respecto a los productos excretorios de los crinoideos, pero se cree que los desechos son acumulados por los celomocitos, y depositados en pequeños sáculos situados en hileras a los lados de los surcos ambulacrales. Se supone que dichos sáculos vacían periódicamente al exterior.

Sistema vascular acuífero. Los crinoideos carecen de madreporita. El anillo acuoso rodea la boca y emite a cada interradio un gran número de canales pétreos cortos, que se abren en el celoma (la estrella en forma de pluma *Antedon* posee unos 50 canales en cada interradio). En cada radio del canal acuoso se extiende un canal radial al interior de cada brazo inmediatamente por debajo del surco ambulacral y se bifurca para ocupar la rama y las pínulas (fig. 19-41, *B*). De los canales radiales parten canales laterales con destino a los pies; no hay ampollas, pero sí un canal lateral para cada tres pies, excepto para los pies bucales únicos. La presión hidraúlica para la extensión de los pies es generada por contracción del canal acuoso radial, que está provisto de fibras musculares cruzadas. Caracteriza a los crinoideos la presencia de 500 a 1 500 canales ciliados diminutos (llamados embudos ciliados), que perforan la pared del techo o tegmen y se abren en los espacios celómicos subyacentes. Estas aberturas quizá compensen la ausencia de madreporita, permitiendo conservar presión adecuada del líquido en el interior del cuerpo y, por lo tanto, indirectamente en el sistema vascular acuífero.

Sistema nervioso. En oposición con el sistema nervioso de otras clases de equinodermos, el sistema principal en los crinoideos es aboral (o entoneural) situado como una masa en forma de copa en el vértice del cáliz. Desde el sistema aboral, pasa una vaina nerviosa que rodea los cinco canales celómicos y se dirige hacia abajo por los osículos del tallo dando nervios para los cirros a lo largo de su curso. Asimismo, nacen del centro aboral cinco nervios braquiales, que después de pasar por un anillo nervioso pentagonal concéntrico externo, prosiguen por un canal en los

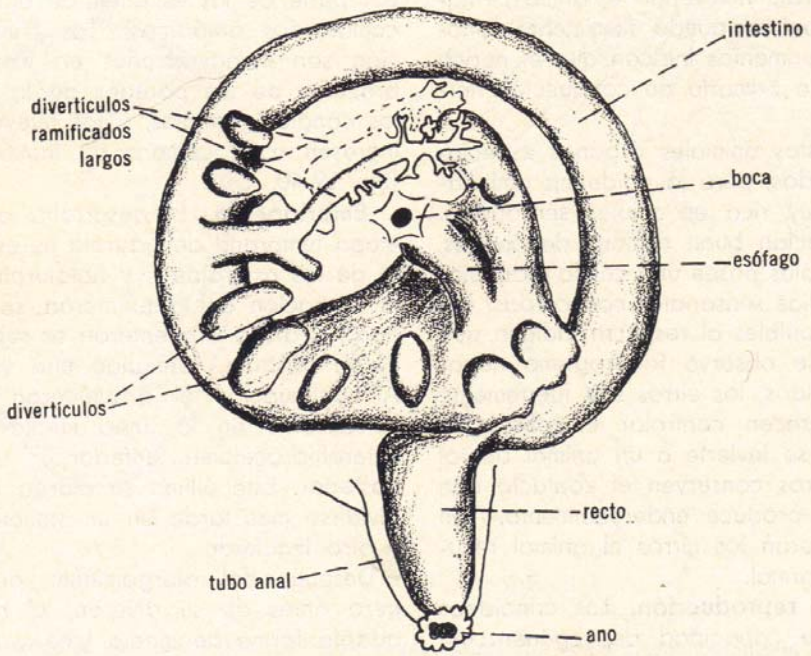


FIG. 19-42. Aparato digestivo del comatúlido, *Antedon*. (Según Chadwick, tomado de Hyman.)

osículos del brazo, y proporcionan un par de nervios a cada pínula (fig. 19-41, *B*). El nervio braquial también emite a lo largo de su curso un par de nervios destinados a los músculos de los osículos y a la epidermis vecina, un par de nervios para el lado aboral del brazo, y un par de comisuras que conectan con los nervios braquiales laterales.

Estos nervios braquiales laterales pertenecen al sistema hiponeural y se encuentran a los lados del brazo (fig. 19-41, *B*). Estos nervios proporcionan inervación a las pínulas, pies, y canales del sistema vascular acuífero del brazo. Oralmente, los cinco pares primarios de nervios que derivan de los brazos se unen todos en un anillo nervioso pentagonal situado inmediatamente periférico al anillo acuoso. Este anillo brinda también algunos nervios a las estructuras internas de la corona.

Por último, existe un sistema nervioso oral (ectoneural) homólogo del sistema principal de otros equinodermos. El sistema ectoneural de los crinoideos consta de una banda subepidérmica de tejido nervioso que corre inmediatamente por debajo de la epidermis del surco ambulacral en los brazos (fig. 19-41, *B*). Después de cruzar el tegmen o techo, las bandas nerviosas descienden a la región de la boca en forma de una vaina que rodea el esófago y el intestino. El centro ectoneural es la estructura sensorial más importante del sistema nervioso de los crinoideos.

Los experimentos de Marshall (1884), Moore (1924) y Langeloh (1937) permitieron comprobar la importancia del sistema nervioso aboral como centro motor de los crinoideos. La destrucción de los centros ectoneural e hiponeural produjo poca modificación en la conducta relativa a natación, fijación, y enderezamiento; pero cuando se destruyó el centro aboral, incluyendo el anillo pentagonal externo, el animal quedó totalmente inmovilizado. Otros experimentos indican que el nervio braquial es el centro primario de conducción nerviosa en el brazo.

No existen en estos animales órganos especializados de los sentidos, pero la epidermis ambulacral y pedal es muy rica en células sensoriales. En los pies se aprecian buen número de papilas, cada una de las cuales posee una célula glandular y unas cuantas células sensoriales con cerdas. Los pocos estudios disponibles al respecto indican que en los crinoideos se observa fototropismo negativo. En los comatúlidos, los cirros son fuertemente tigmotrópicos y parecen controlar el reflejo de enderezamiento. Si se invierte a un animal de tal manera que los cirros conserven el contacto con el substrato, no se produce enderezamiento. Tan pronto como se liberan los cirros el animal recupera su posición normal.

Regeneración y reproducción. Los crinoideos poseen considerable capacidad de regeneración y a este respecto son muy parecidos a los asteroideos y ofiuroideos. El animal puede perder parte de un brazo o todo él si es capturado o expuesto a condiciones ambientales desfavorables; el brazo perdido se recupera por regeneración posteriormente. En forma análoga, también son fácilmente regenerados las pínulas y los cirros.

Los miembros del género *Antedon* pueden substituir la pérdida de una quinta parte del disco y el brazo correspondiente, y además resistir sin perecer la pérdida simultánea de cuatro de los cinco pares de brazos. El centro nervioso aboral es absolutamente esencial en la regeneración, y siempre que este tejido permanezca indemne, puede regenerarse toda la masa visceral. Los celomocitos desempeñan papel activo en la regeneración, ya que emigran al lugar de la herida en grandes números, llevando materiales alimenticios y fagocitando los residuos tisulares.

Los crinoideos son todos dioicos pero no dimórficos sexualmente. Sin embargo, no existen gónodas bien definidas; los gametos se desarrollan a partir del epitelio germinal en el interior de una prolongación dilatada del celoma (canal genital) situada en las pínulas, como en *Antedon* o en los brazos (fig. 19-41, *B*). No todas las pínulas se hallan involucradas en la formación de células sexuales, sino solamente las situadas en la parte proximal del brazo.

Cuando los huevos o espermatozoos maduran, el desove tiene lugar por rotura de las paredes de la pínula. En *Antedon* y otros, los huevos son aglutinados sobre la superficie externa de las pínulas por medio de la secreción de células glandulares epidérmicas. La maduración se produce en la etapa larvaria. En otros crinoideos, los huevos son puestos en el agua del mar. Como en los demás equinodermos, se observa incubación por parte de las especies de agua fría (todos los comatúlidos antárticos). Las cámaras de incubación son invaginaciones en forma de saco del brazo o de las paredes de la pínula vecinas a los canales genitales, y los huevos probablemente ingresen a la cámara de incubación por rotura (fig. 19-40, *C*).

Embriogenia. El desarrollo a lo largo de la etapa temprana de gástrula es esencialmente igual al de los asteroideos y holoturoideos. Después de la formación del arquenteron, se cierra el blastoporo, y dicho arquenteron se separa de la pared de la gástrula, formando una vesícula alargada. A continuación el arquenteron se divide transversalmente en la línea media para formar un enterohidroceloma anterior y un somatoceloma posterior. Este último se alarga lateralmente para dividirse más tarde en un somatoceloma derecho y otro izquierdo.

Después del alargamiento del somatoceloma, pero antes de su división, el hidroenteroceloma adopta forma de media luna y se enrolla dorsoventralmente alrededor de la parte media del so-

matoceloma. El cuerno dorsal de la media luna da origen a una prolongación que se separa como axoceloma izquierdo; el cuerno ventral se extiende también como una prolongación análoga que se separa dando lugar al hidroceloma izquierdo. Como en los holoturoideos, nunca se forman el hidroceloma y el axoceloma derechos. La porción residual de la media luna, después de la separación de las bolsas celómicas dorsal y ventral, se convierte en intestino.

Durante la formación de los sacos celómicos, el embrión se alarga y el desarrollo progresa hacia la formación de una etapa larvaria de nado libre. La larva crinoidea (doliolaria) es esencialmente idéntica a la doliolaria de los holoturoideos, adoptando igualmente forma de barril con un penacho apical anterior y cierto número de bandas ciliadas transversales (fig. 19-43, *A*). En los crinoideos, se llega directamente a la doliolaria sin formación de la larva interpuesta de tipo bipinnario característica de los pepinos de mar. Por lo menos en *Antedon*, en cuyas especies los huevos al desove se adhieren a la superficie de la pínula, la maduración tiene lugar por formación de la doliolaria, la cual desarrolla vida de nado libre durante unos cuantos días nada más.

Después de una breve existencia de nado libre, la doliolaria sedimenta en el fondo y se fija, utilizando una depresión glandular medioventral (fosa adhesiva) situada cerca del penacho apical. Después sobreviene una amplia metamorfosis que resulta en la formación de un crinoideo sésil diminuto con tallo. En el comatúlido *Antedon*, en realidad el único crinoideo del cual se conoce bien el desarrollo de la metamorfosis deriva también una etapa sésil con tallo (larva pentacrinoidea) que recuerda un lirio de mar muy pequeño (fig. 19-43, *B*). La larva pentacrinoidea de *Antedon* tiene poco más de 3 mm de largo cuando aparecen los brazos, y necesita unas seis semanas desde el momento de la fijación de la doliolaria para llegar a esta etapa. Después de algunos meses como larva pentacrinoidea, durante los cuales se forman los cirros, la corona se abre libremente a partir del tallo, y la cría adopta la existencia adulta de nado libre.

RESUMEN SISTEMATIZADO DE LA CLASE CRINOIDEA

Se reconocen tres subclases de crinoideos, que son las ya desaparecidas Eocrinoidea y Paracrinoidea, y la subclase Eucrinoidea. Los eucrinoideos se colocan en cuatro órdenes; tres de ellos, Inadunata, Flexibilia y Camerata, están compuestos solamente de especies fósiles. Un cuarto orden, Articulata, posee todos los crinoideos vivos con tallo, así como las estrellas en forma de pluma. La estructura esquelética del cáliz es el carácter más importante en el cual se basan estas divisiones.

No consideramos útil efectuar aquí un resumen sistematizado más extenso.

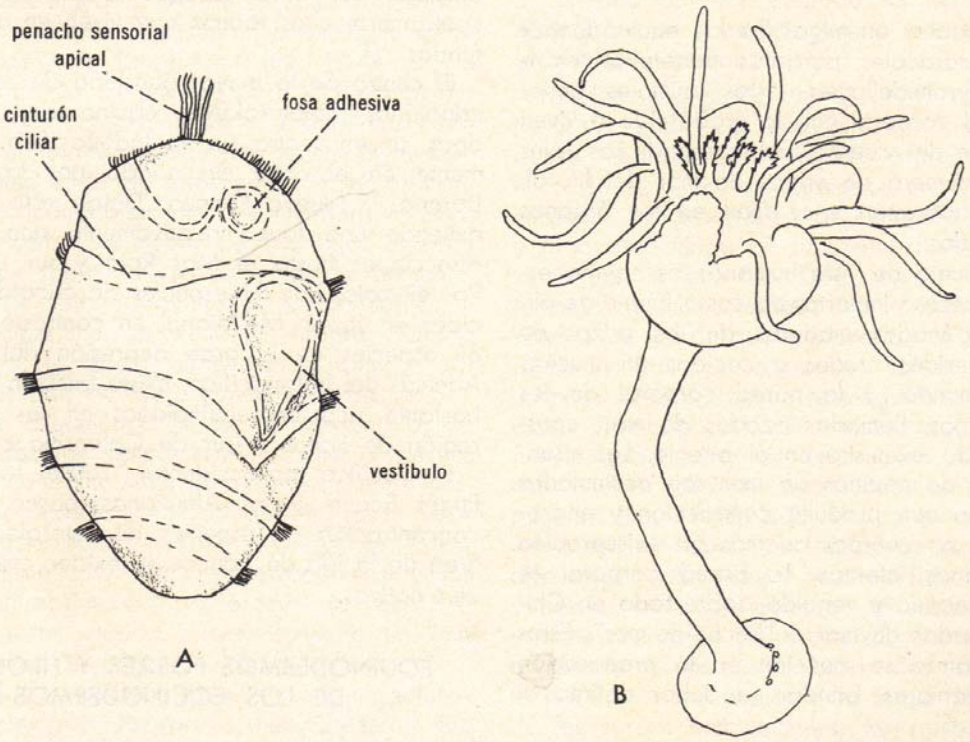


FIG. 19-43. *A*, Larva doliolaria del comatúlido, *Antedon mediterranea*, con cinco cinturones ciliares (vista lateral). (Según Bury, tomado de Hyman.) *B*, Larva pentacrinoidea de *Antedon*. (Según Thomson, tomado de Hyman.)

RELACIONES ECOLOGICAS Y DISTRIBUCION

Cabe considerar como excepción a los equinodermos por constituir virtualmente el único filo importante del reino animal que carece de especies parásitas. Hay, sin embargo, unos cuantos equinodermos, todos ellos ofiuroideos, comensales de otros animales. La especie de *Ophiomaza*, estrella frágil del Indopacífico, vive sobre la superficie oral de estrellas en forma de pluma, comprimiendo el cáliz con los brazos. Existen también varias especies de estrellas frágiles diminutas del Indopacífico que viven en la superficie inferior de las galletas de mar.

Aunque no hay equinodermos parásitos, y sólo unas cuantas especies comensales, los equinodermos son huéspedes favoritos de un enorme número de comensales y parásitos de otros grupos animales. Los parásitos mizostomas, caracoles, almejas y copépodos, y los comensales gusanos escamosos, camarones, y cangrejos son solamente algunos de los muchos animales a los que los equinodermos prestan alimento y abrigo.

Una de las relaciones más interesantes, dignas de señalarse, es la que existe entre el pez perla tropical y los pepinos de mar. Estos pequeños peces, de unos 12 cm de longitud, erigen su hogar en el tronco de uno de los árboles respiratorios de ciertos pepinos de mar. El pez abandona al huésped durante la noche para salir en busca de alimento, y después de estas excursiones regresa, se introduce en su huésped por el ano y la cloaca, y llega a su guarida en el árbol respiratorio.

Entre los peores enemigos de los equinodermos figuran los caracoles parásitos pertenecientes a la familia Pyramidellacea; estos animales penetran la pared corporal con la probóscide o viven en el interior del cuerpo del huésped. Las aves toman gran número de erizos de mar del litoral, rompen el caparazón y se fijan en los órganos internos blandos.

Desde el punto de vista humano, los equinodermos poseen escasa importancia como fuente de alimento. Las gónadas maduras de los erizos de mar son ingeridas crudas o cocidas en muchas partes del mundo, y la pared corporal de los pepinos marinos, llamados azadas de mar, constituyen bocado exquisito en el oriente. Las grandes especies de pepinos de mar son acumuladas y hervidas, lo que produce contracción y engrosamiento de sus cuerpos además de evisceración de sus órganos internos. La pared corporal es entonces desecada y vendida, sobre todo en China, como azadas de mar o "bêche-de-mer". Estos animales, cuando se mezclan en la preparación de ciertos manjares, brindan un sabor distinto al alimento.

Aparte de su uso limitado como alimento, los equinodermos poseen muy poca importancia económica. Los nativos de las islas del Pacífico utilizan los jugos de las paredes corporales de algunos pepinos de mar para envenenar peces en las charcas que deja la marea. Los asteroideos tienen gran importancia como enemigos de las ostras, y son a veces eliminados de los bancos comerciales de ostras arrastrando un dispositivo en forma de gran estropajo sobre el fondo. Las estrellas de mar se fijan, o se enredan, en los filamentos de dicho dispositivo, con sus pedicelarios y son llevadas a la superficie y destruidas.

Se encuentran equinodermos en todos los océanos desde aguas litorales a grandes profundidades. Muchos tienden a vivir en aglomeraciones y en número muy elevado. Pueden encontrarse erizos de mar en tales densidades en parajes favorables en que el fondo esté completamente cubierto. En forma análoga es posible recoger en ciertas llanuras arenosas cantidades enormes de galletas de mar. Son muchos los informes relativos a altas densidades de población de crinoideos comatúlidos.

Todas las clases de equinodermos incluyen representantes de aguas profundas, y se han recogido semejantes especies en profundidades de 3 700 a 5 500 m. El mayor número de equinodermos abisales lo constituyen los holoturoideos. Las estrellas en forma de pluma viven en aguas superficiales, pero pueden encontrarse también a profundidades de 1 400 m. Sin embargo, los crinoideos con tallo rara vez se encuentran a menos de 110 metros y se han recogido desde profundidades de 4 600 m. La mayor parte de equinoideos son animales del litoral, aunque también pueden encontrarse muchas formas que viven en aguas profundas.

El centro de la mayor densidad de especies de crinoideos, holoturoideos, equinoideos, y ofiuroideos se encuentra en el Indopacífico, especialmente en el área circundada por las Filipinas, Borneo, y Nueva Guinea. Desde este centro se extiende una fauna relativamente rica en todas direcciones hasta el Mar Rojo y sur del Japón. Por ejemplo, hay 91 especies de crinoideos conocidos en Japón Meridional en contraste con unas 85 especies en la gran depresión del Atlántico. Además del Indopacífico, existe también una fauna bastante rica de equinoideos en las Antillas y región de Panamá (sur de California a Perú).

El Pacífico noroccidental, sobre todo desde Puget Sound a las Aleutianas, posee la mayor concentración de especies de asteroideos. En el área de la isla de Vancouver existen setenta especies nativas.

EQUINODERMOS FOSILES Y FILOGENIA DE LOS EQUINODERMOS

Los equinodermos, con los moluscos, braquiópodos y artrópodos, poseen uno de los archivos

fósiles más ricos y antiguos si lo comparamos con cualquier otro grupo del reino animal. Aparecieron por primera vez en el cámbrico inferior y abundaron extraordinariamente durante los últimos periodos de la era paleozoica, cuando un gran número de clases fósiles alcanzó el máximo de su desarrollo evolutivo.

Teniendo en cuenta las especies fósiles y los individuos vivos, ha parecido conveniente dividir el filo en dos subfilos, Pelmatozoa y Eleutherozoa. El primero incluye aquellos equinodermos en que la superficie oral se halla orientada hacia arriba y que por lo tanto llevan una existencia sésil. El subfilo Eleutherozoa está integrado por equinodermos de movimientos libres en los cuales la superficie oral se halla dirigida hacia abajo, o anteriormente como se observa en los holoturoideos.

Los crinoideos son los únicos representantes vivos del subfilo Pelmatozoa, que además incluye un número considerable de clases ya desaparecidas y la mayor parte de los equinodermos fósiles. Los pelmatozoarios fósiles son especialmente interesantes, ya que se advierten en ellos muchos caracteres primitivos del filo. Casi todos los pelmatozoarios desaparecidos fueron sésiles y se fijaron ya directamente al substrato o indirectamente por medio de un tallo.

Como los crinoideos que viven en la actualidad, la mayor parte de las formas fósiles fueron probablemente alimentadores ciliados en los cuales los pies y los surcos ambulacrales actuaron como estructura para la captura y conducción de alimentos. En la mayor parte de los pelmatozoarios, el extremo periférico del surco se extendía sobre un brazo delgado (braquiolo) (fig. 19-44, *B*). El término *braquiolo* se emplea para diferenciar las prolongaciones corporales de los brazos más fuertes de los crinoideos y eleuterozoarios. El número de braquiolos varía de unos pocos a varios centenares, e indudablemente evolucionaron estas estructuras como un medio de aumentar el área de superficie para la acumulación de alimento. Como los pelmatozoarios fósiles fueron sésiles, y como la superficie oral estuvo siempre dirigida hacia arriba, es muy posible que la función original de los pies no fuera nunca locomotora.

El sistema esquelético de los pelmatozoarios ya desaparecidos fue esencialmente como el de los crinoideos, con excepción de que los osículos (placas) de la corona no quedaban restringidos a la superficie aboral (cáliz), sino que se extendían oralmente a la boca, encerrando así a los órganos internos en un caparazón (o teca). El ano solía estar situado excéntricamente en uno de los interradios, como en los crinoideos.

Una de las clases más interesantes y características de los pelmatozoarios desaparecidos fue Heterostelea, o Carpoidea, que se sabe vivió desde la mitad del periodo cámbrico a principios del devónico (fig. 19-44, *A* y *B*). Estos animales tenían simetría bilateral sin indicación alguna de simetría radial. Aunque existían especies sésiles y con tallo, el cuerpo estaba indudablemente incurvado de manera que la corona se hallaba orientada horizontalmente con relación al substrato, esto es, un lado del eje oral-aboral miraba hacia el substrato, y el otro en dirección opuesta al mismo. En la superficie oral se advertía la presencia de una abertura grande y otra pequeña; esta última era probablemente el ano, y a nivel de la grande se hallaba situada la boca. Se ha sugerido que la boca estaba rodeada de una corona de tentáculos parecida a un lofóforo (fig. 19-44, *A*) (Spencer, 1938; Nichols, 1962). Es probable que la corona tentacular pudiera retraerse y la abertura oral quizá estuviera cubierta por un opérculo. Los carpoideos más tardíos poseían uno o dos braquiolos cerca de la boca (fig. 19-44, *B*), a lo largo de los cuales corría un surco.

Cabe mencionar como otra clase bilateral de equinodermos fósiles la recientemente descubierta y conocida como Helicoplacoidea (Durham y Caster, 1963). Los helicoplacoideos fueron animales fusiformes con la boca en un extremo del cuerpo (fig. 19-44, *C*); tenían un solo ambulacro ramificado; la pared corporal estaba cubierta de placas plegadas, lo que permitía dilatación y contracción. Esta flexibilidad seguramente permitió al animal arrastrarse a la manera de un gusano sobre el fondo, alimentándose directamente de materiales de depósito, o retraer su cuerpo, lo cual lo situaba verticalmente con relación a la arena (Fell, 1965). El extremo anterior dilatado se proyectaba por encima de la superficie de la arena cuando el animal se alimentaba.

La clase Cystoidea fue un grupo más típico de pelmatozoarios ya desaparecidos que vivieron desde mediados del periodo ordovícico al pérmico. La teca de los cistoideos era más o menos ovalada, con el extremo oral dirigido hacia arriba y el aboral fijado al substrato directamente o a veces por un tallo (fig. 19-45, *A*). Un rasgo característico de los cistoideos fue la presencia de un sistema de poros que perforaban la teca. Dichos poros se hallaban dispuestos sobre la superficie corporal (diplóporos), o restringidos a áreas especiales (rombóporos). En ambos casos los poros fueron quizá parte de un sistema de comunicación interna y externa, respiratorio, o bulbos como pápulas (fig. 19-45, *B-E*). Los ambulacros en número de tres, con más frecuencia cinco, estaban dispuestos radialmente y se extendían hacia afuera y abajo sobre los lados de la teca, en algunas especies hasta el polo aboral. Cabe señalar la presencia de pequeños braquiolos alrededor de la boca o sobre placas a lo largo de cada lado de los surcos ambulacrales; las ramas procedentes de los surcos se extendían hasta cada braquiolo.

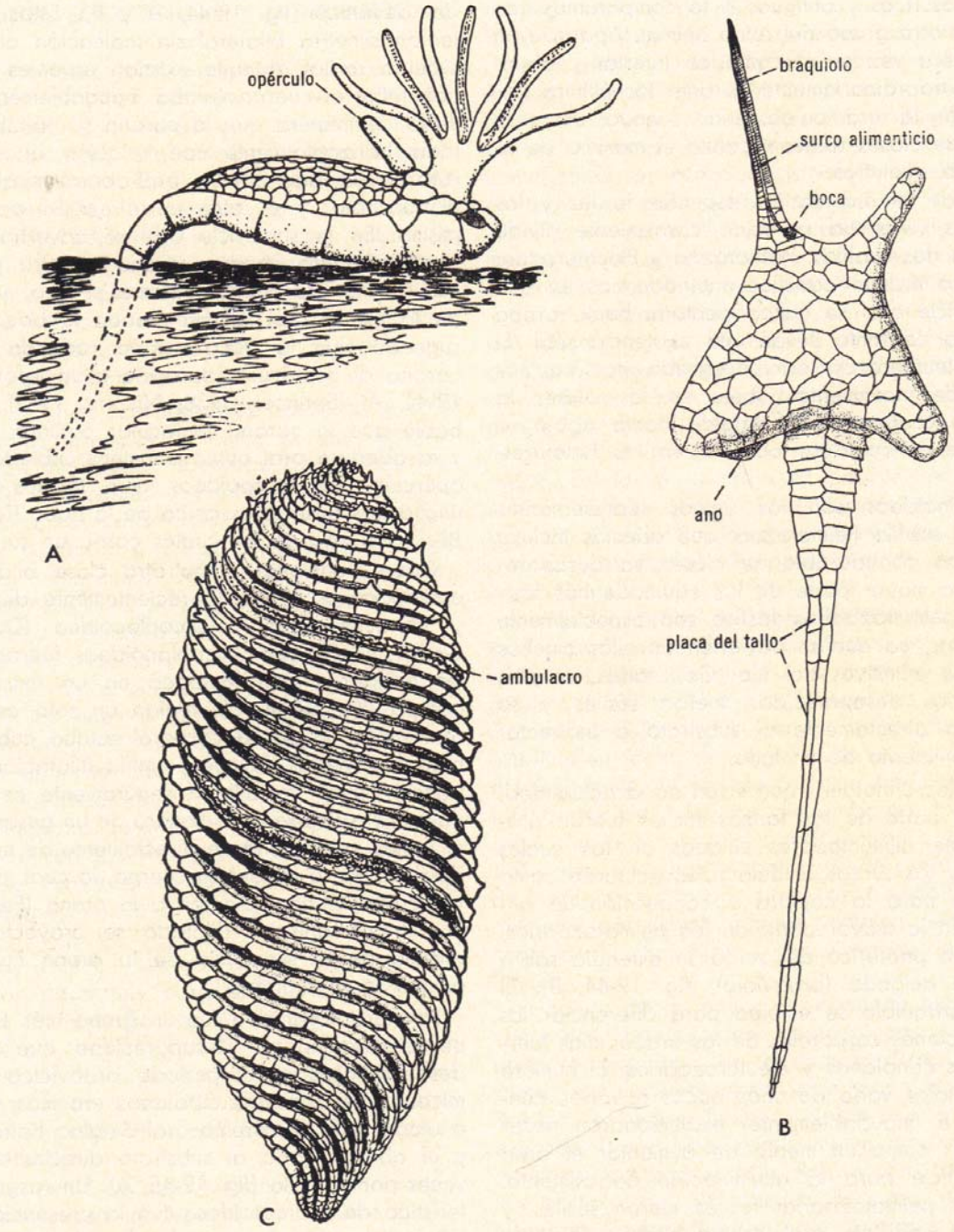


FIG. 19-44. A, Reconstrucción del carpoideo, *Gyrocystis*, durante el proceso de alimentación. (Según Nichols.) B, *Dendrocystites*, carpoideo tardío que posee un braquiolo. (Modificado según Bather.) C, Restauración hipotética del helicoplacoideo parcialmente contraído, *Helicoplacus*. (Según Durham y Caster.)

La clase Blastoidea es otro grupo de pelmatozoarios desaparecidos que florecieron en los mares paleozoicos (fig. 19-46). Los blastoideos aparecieron por primera vez en el periodo ordovícico, alcanzaron su apogeo en el misisipiense, y llegaron a extirguirse durante el periodo pérmico. *Pentremites* es un fósil blastoideo muy común encontrado en las piedras calizas del misisipiense (fig. 19-46, *B*).

Como los cistoideos, los blastoideos poseyeron una teca ovalada que estaba adherida aboralmente por un corto tallo, o fijada directamente al substrato. Desde la boca al polo oral se extendían cinco ambulacros por debajo de los lados de la teca. Sin embargo, en forma característica, las áreas ambulacrales se hallaban elevadas a modo de rebordes anchos que alternaban con áreas interambulacrales deprimidas. Los bordes de los ambulacros se hallaban rodeados de una sola hilera de braquiolos delgados muy juntos, sobre los cuales se extendían ramas procedentes del surco ambulacral. Vistos desde la parte oral, los bra-

quiolos daban la impresión de una orla gruesa en torno al borde de una estrella de cinco puntas.

Caracteriza a los blastoideos un sistema de pliegues, o de pliegues y poros, llamados hidrospiras, y situados a cada lado de los ambulacros. Las hidrospiras se creyó que representaban un mecanismo de intercambio de gases por virtud del cual el agua circulaba hacia adentro a través de las capas tecales, permitiendo mayor área de superficie para el intercambio entre el celoma y el agua de mar. Las hidrospiras fueron así algo parecidas a pápulas invertidas de asteroideos, cuyos pliegues proyectaban en el interior del celoma en lugar de hacerlo hacia el exterior desde éste (fig. 19-47).

Edrioasteroidea es una clase de pelmatozoarios ya desaparecidos que surgieron en el periodo cámbrico inferior y perduraron hasta el pensilvánico. Aunque solamente existe un número relativamente pequeño de especies fósiles, el grupo posee interés filogenético porque quizá corresponda a la línea evolutiva que lleva de los pelmatozoarios a los eleuterozoarios. La teca era oval o esférica y compuesta de placas fusionadas, colindantes, o imbricadas. La presencia de tubérculos sobre las placas indica que estos animales

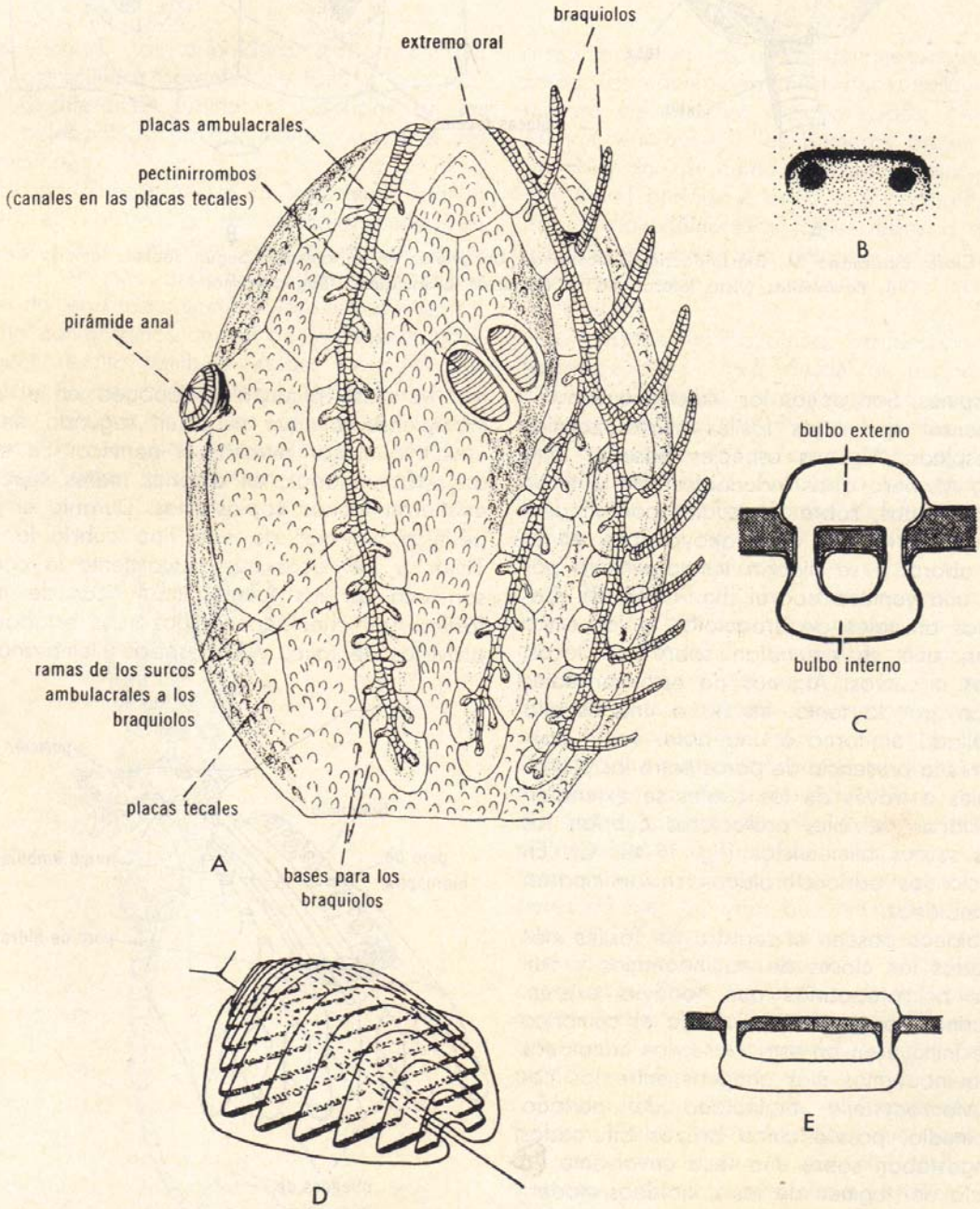


FIG. 19-45. *A*, Vista lateral del cistoideo, *Callocystites*. (Según Hyman.) *B* y *E*, Estructuras para intercambio de gases de los cistoideos. *B* y *C*, Diplóporo y reconstrucción hipotética. *D* y *E*, Reconstrucción hipotética de un rombóporo. (*B* y *E*, según Nichols.)

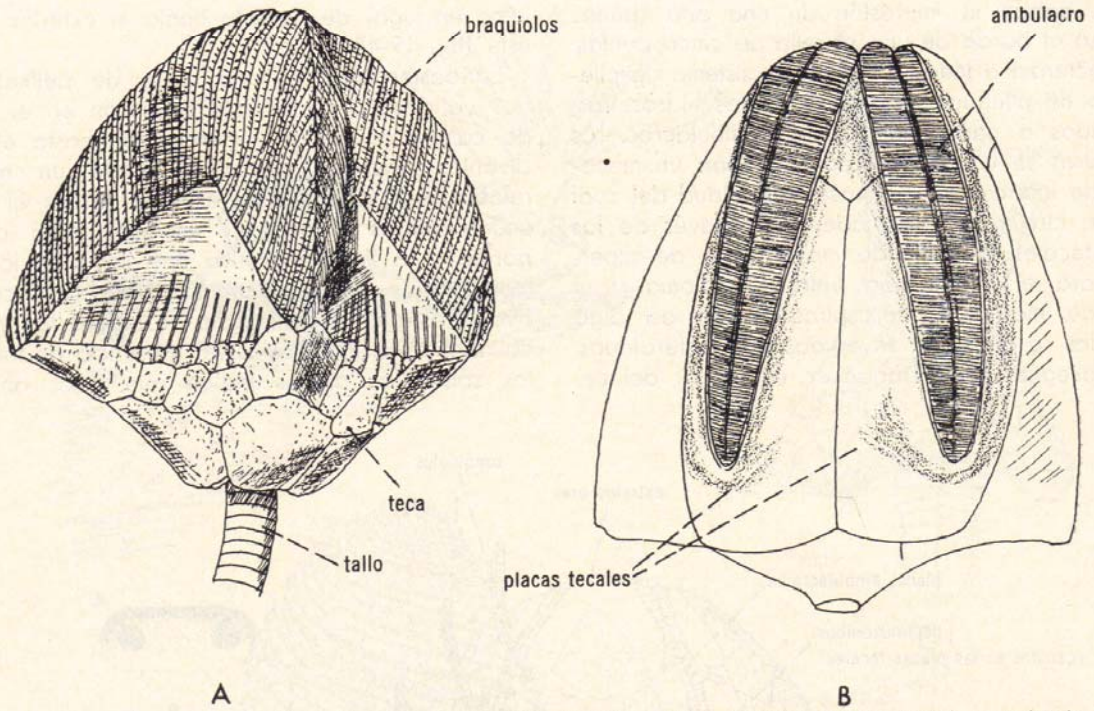


FIG. 19-46. Clase Blastoidea. A, *Blastoidocrinus*, mostrando braquiolos (vista lateral.) (Según Jaekel, tomado de Hyman.) B, *Pentremites* (vista lateral, no se advierten braquiolos). (Según Hyman.)

poseían espinas. Son pocos los indicios que autoricen a pensar que otros fósiles pelmatozoarios tuvieran espinas. Algunas especies poseían tallo (fig. 19-48, *A*), pero otras indudablemente vivieron en fondos blandos, sobre los cuales podían desplazarse de un lado a otro apoyándose en la superficie aboral y se fijaban temporalmente por medio de una ventosa aboral (fig. 19-48, *B*). Carecían estos animales de braquiolos, y los cinco ambulacros, que se extendían sobre las tecas, eran rectos o curvos. Algunos de estos animales se parecían, por lo tanto, mucho a una estrella frágil enrollada en torno a una bola. Tenía particular interés la presencia de poros entre las placas ambulacrales a través de los cuales se extendían los pies. Placas movibles protectoras cubrían los pies y los surcos alimenticios (fig. 19-48, *C*). En este aspecto los edrioasteroideos se anticiparon a los equinoideos.

Los crinoideos poseen el registro de fósiles más rico de todas las clases de equinodermos y son los únicos pelmatozoarios que todavía existen. Si los eocrinoideos, conocidos desde el cámbrico inferior, se incluyeran en esta clase, los crinoideos son los equinodermos más antiguos entre los conocidos. *Macrocystella*, ecrinoideo del periodo cámbrico medio, poseía cinco brazos bifurcados que se engastaban sobre una teca envolvente, la cual carecía del tegmen de los crinoideos modernos. (fig. 19-49). Los crinoideos aparecieron por primera vez en el periodo ordovícico, y dejaron un registro fósil en todos los periodos subsiguientes. La clase alcanzó su apogeo en el periodo misisipiense, aunque hubo un segundo desarrollo evolutivo menor durante el pérmico. En el curso de estos periodos, en algunos mares superficiales existieron faunas copiosísimas. Durante el periodo pérmico, un mar de este tipo cubrió la isla de Timor, y las rocas que actualmente la componen son una de las fuentes más ricas de muestras fósiles. Los crinoideos paleozoicos estaban todos provistos de tallo, y las especies tempranas care-

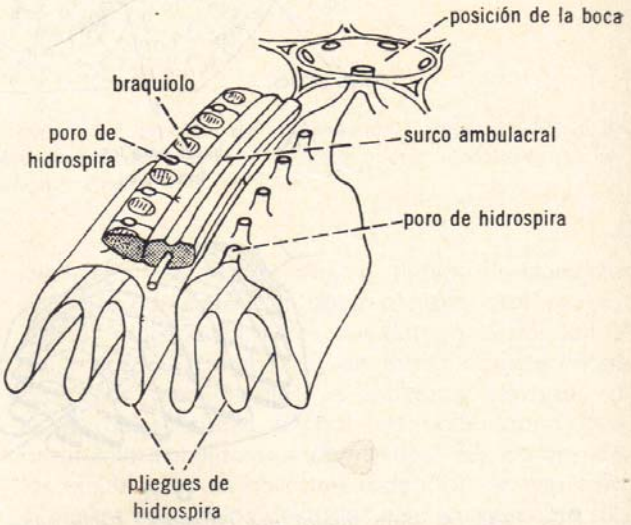


FIG. 19-47. Sistema hipotético de intercambio de gases en un blastoideo. (Según Nichols.)

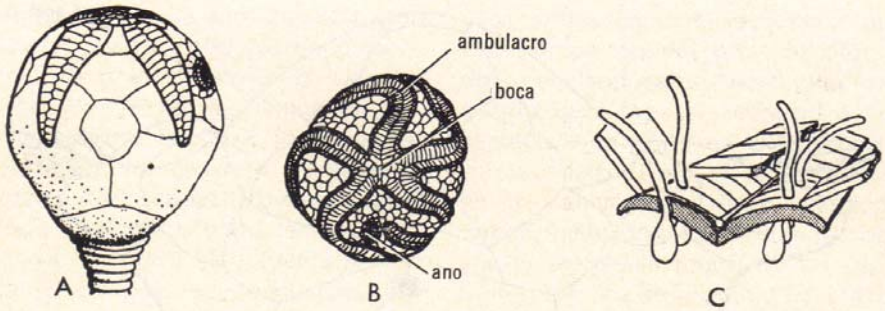


FIG. 19-48. Edrioasteroideos. *A*, *Steganoblastus*, especie con tallo y ambulacros rectos. *B*, *Edrioaster*, especie no fija con ambulacros curvos. *C*, Surco ambulacral, en el que se advierten ampollas, pies y placas de cubierta. (Todas según Nichols.)

cían de pínulas. Los crinoideos modernos, que incluyen comatúlidos carentes de tallo y que pertenecen a diferentes subclases derivadas de las especies paleozoicas, no aparecieron hasta el periodo triásico.

Como cabría esperar de la naturaleza de su esqueleto, el registro fósil de los holoturoideos es sumamente pobre, mientras que el de los equinoideos es el más abundante entre las clases vivientes de equinodermos eleuterozoarios; ahora bien, si lo comparamos con el de los pelmatozoarios aquél resulta también escaso. Aunque los equinoideos y asteroideos fósiles aparecieron en el periodo ordovícico y los ofiuroideos en el misisipiense, las especies paleozoicas son relativamente raras; estas clases están mucho mejor representadas en las rocas del mesozoico y cenozoico. Los equinoideos tempranos, incluyendo buen número de órdenes desaparecidos, fueron todos formas regulares, y los primeros erizos en forma de corazón, así como galletas de mar, aparecieron en el periodo triásico. Se conocen ricos depósitos de equinoideos fósiles, pero la distribución fósil de esta clase está demasiado localizada para que tenga valor de cualquier tipo como índice de fósiles.



FIG. 19-49. *Macrocystella*, eocrinoideo. (Según Nichols.)

La clase Ophiocistioidea, ya desaparecida, de eleuterozoarios, vivió desde el periodo ordovícico al devónico, y solamente se conocen unas cuantas docenas de especies fósiles. El cuerpo estaba incluido en un caparazón aplanado oralmente y en forma de cúpula en sentido aboral (fig. 19-50). Si exceptuamos *Volchovia*, estos animales carecían de ano y la madreporita se hallaba situada excéntricamente sobre la superficie oral (fig. 19-50, *A*). La boca, rodeada de peristoma, se encontraba en el centro de la superficie oral. Existía también un aparato masticador, compuesto de cinco placas a modo de mandíbulas. Poseían estos animales solamente una gónada, pero los gonoporos eran múltiples y abiertos en el mismo interambulacro que la madreporita. En forma periférica se extendían cinco ambulacros dispuestos radialmente desde el peristoma, pero restringidos a la superficie oral. Uno de los caracteres más notables fue la presencia de tres pares de pies gigantes que ocupaban los ambulacros (fig. 19-50, *B*). Cada pie estaba cubierto por pequeñas escamas superpuestas protegidas por el caparazón. Entre las placas de los pies seguramente había poros, y Nichols (1962) ha sugerido que las papilas respiratorias quizás brotaron a partir de estos poros.

Machaeridia, Cycloidea, y Cyamoidea son tres grupos fósiles desaparecidos que suelen considerarse como equinodermos, pero todavía es sumamente dudosa la naturaleza y posición de estos fósiles.

Ya en posesión de antecedentes y datos respecto a la estructura de los equinodermos fósiles

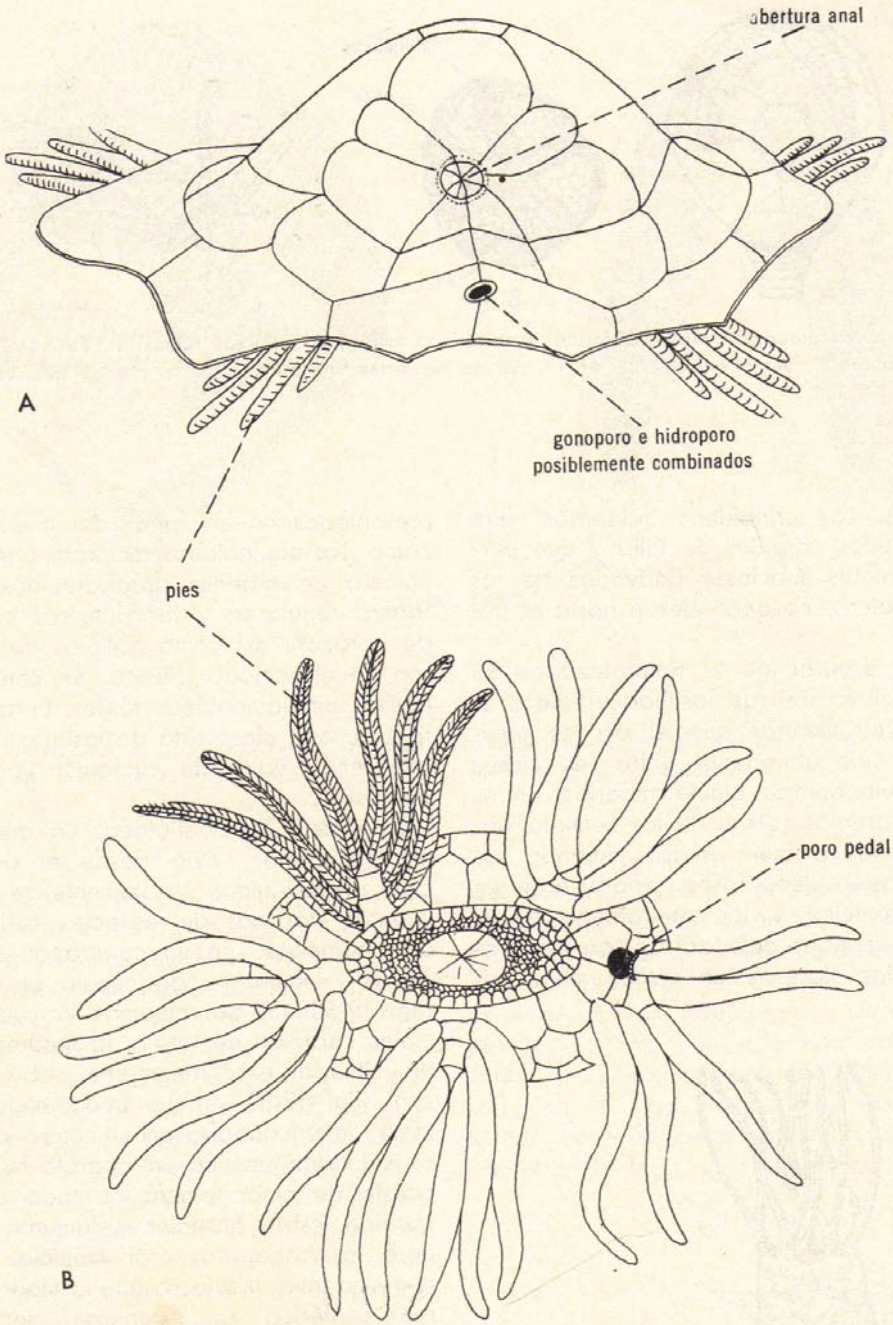


FIG. 19-50. Eleuterozoarios ya desaparecidos, clase Ophiocistoidea. *A*, *Volchovia* (vista aboral). (Según Regnell, tomado de Hyman.) *B*, *Sollasina* (vista oral). Solamente se ven escamas pedales sobre los pies de un ambulacro; se ha quitado un pie para mostrar los poros pedales. (Modificado según Sollas, tomado de Hyman.)

y vivientes, estamos ahora en condiciones de encararnos al problema del origen de los equinodermos. La interpretación clásica fue inspirada por Bather (1900). En efecto, este autor sostiene que el filo evolucionó a partir de un animal bilateral reptante de cuerpo blando (llamado antecesor de dipleurula), el cual poseía tres pares de sacos celómicos (fig. 19-51, *A*). Al adoptar existencia sésil, el cuerpo experimentó torsión perdiéndose la simetría bilateral. Los dos sacos celómicos anteriores derechos (axohidroceloma) quedaron sumamente reducidos, y los dos izquierdos se convirtieron en sistema vascular acuífero. Así, pues, según esta teoría este sistema representa un desarrollo completamente nuevo en la evolución del filo.

Otra teoría, propuesta originalmente por Semon (1888) y Bury (1895), ha sido defendida más tarde por Hyman (1955). Según estos zoólogos, el antecesor común de los equinodermos, al cual llaman pentáctula, fue un animal bilateral con tentáculos huecos alrededor de la boca, que utilizaba para capturar alimentos (fig. 19-51, *B* y *C*). Cada

uno de estos tentáculos poseía una prolongación del celoma, un nervio, y un conducto sanguíneo, y se parecían mucho a un lofóforo. El celoma, en cuyo interior se abría el celoma tentacular, estaba separado del celoma principal formando el anillo acuoso, y tenía una abertura especial al exterior, el hidroporo y el conducto pétreo. Según esta teoría llamada Pentáctula, cada tentáculo se convirtió en un canal radiado del sistema vascular acuífero. Con la adopción de existencia sésil y de alimentación de suspensión, surgieron los pies como ramas laterales de los tentáculos originales. Los brazos (braquiolos) se desarrollaron con la adición de placas protectoras en las paredes de los tentáculos, y los surcos ambulacrales evolucionaron como un medio para conducir a la boca partículas alimenticias capturadas.

Nichols (1966) prefiere considerar la pentáctula como una etapa tardía (por ahora un equinodermo) en el desarrollo del antecesor dipleurula. Los primeros equinodermos no poseían simetría radial al comienzo, pero la adquirieron, y se aprecia en los equinodermos más antiguos entre los conocidos, los eocrinoideos.

La teoría llamada Pentáctula quizá sea atractiva porque postula una conexión entre lofoforados y equinodermos. Ahora bien, aunque la prueba embriológica no sea contradictoria, el concepto pentáctula se halla en pugna hasta cierto grado cuando menos con el registro fósil. Por ejemplo, en la gran mayoría de pelmatozoarios fósiles, los surcos ambulacrales discurren sobre el caparazón, y solamente ramas de los mismos se encuentran sobre los braquiolos. La prueba más convincente indica por lo menos que el sistema vascular acuífero desempeñó en un principio funciones alimenticias y no locomotoras.

Las opiniones contemporáneas relativas a las relaciones filogenéticas de las clases fósiles y vivientes de equinodermos no son en modo alguno unánimes. Surge una fuente de desacuerdo al considerar la importancia relativa que se da a la prueba embriológica, comparada con la que se concede a la que deriva de la paleontología y de la anatomía comparada.

Nichols (1966) acepta la conveniencia de dividir los equinodermos en pelmatozoarios y eleuterozoarios, pero duda de que esta división sea

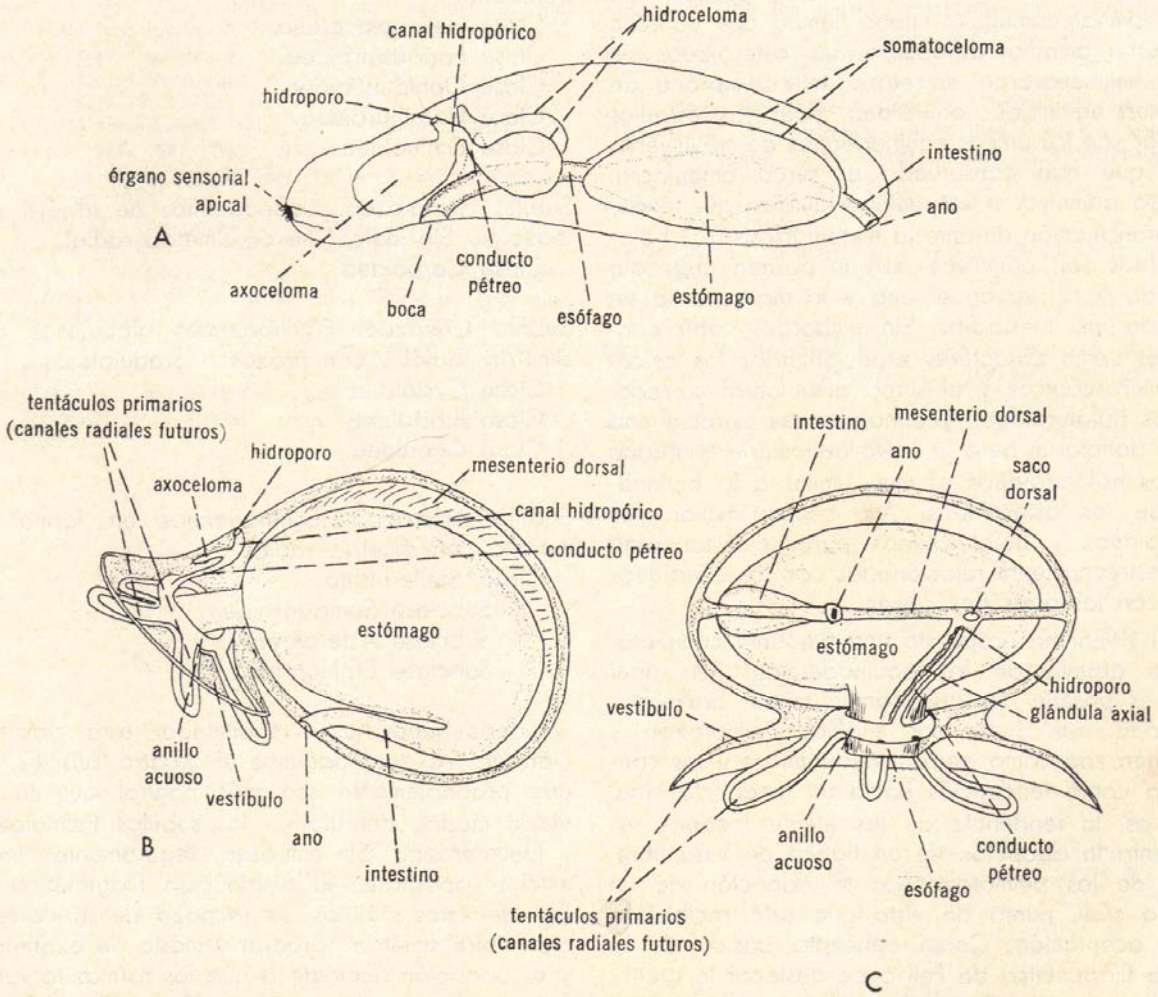


FIG. 19-51. Antecesores hipotéticos de los equinodermos. *A*, Antecesor dipleurula. (Según Bather, tomado de Hyman.) *B*, Antecesor pentáctula bilateral. *C*, Antecesor pentáctula después de torsión. (*B* y *C*, según Bury, tomado de Hyman.)

natural. Como los crinoideos son los miembros más antiguos conocidos del filo, arguye este autor que pueden ser también los más primitivos. Los carpoideos bilaterales que para algunos serían los equinodermos más primitivos, pueden muy bien ser una rama lateral anormal o aberrante, pues aparecieron en el registro fósil a mediados del periodo cámbrico bastante después de los crinoideos; los helicoplacoideos quizá representen también una rama lateral. Los cistoideos probablemente derivan de los crinoideos primitivos y parece muy probable que los blastoideos fueran un ramal procedente de los cistoideos. Los edrioasteroideos se hallan quizá en la línea que conduce por lo menos a algunos de los eleuterozoarios, aunque los hábitos de estos últimos pueden haber evolucionado más de una vez. Nichols y Fell consideran que pueden existir estrechas relaciones entre asteroideos y ofiuroideos, y basan sus puntos de vista en la estructura del esqueleto, especialmente de las formas fósiles. Hyman (1955) considera que el grupo Eleutherozoa, representa un concepto artificial, ya que las conexiones entre las diferentes clases son muy remotas. En su opinión, los equinoideos y ofiuroideos son los más estrechamente relacionados de las cinco clases, y poseen una larva similar común, al mismo tiempo que carecen de surco ambulacral abierto. Los asteroideos sin duda se separaron en etapa muy temprana de la línea equinoideo-ofiuroideo, pues las estrellas de mar son los únicos equinodermos de movimiento libre que han conservado el surco ambulacral abierto primitivo, y los únicos también que experimentan fijación durante la metamorfosis. Los holoturoideos son primitivos porque poseen una sola gónada y conservan el ano y la madreporita en uno de los interradios. Sin embargo, cabe considerar como caracteres especializados los osículos microscópicos y el surco ambulacral cerrado. En los holoturoideos y crinoideos se aprecia una larva doliolaria, pero la larva auricularia temprana de los holoturoideos es muy similar a la bipinnaria de los asteroideos. Así, según Hyman, los asteroideos y holoturoideos parecen estar algo más estrechamente relacionados con los crinoideos que con las otras dos clases.

Fell (1965) ha propuesto una filogenia completamente distinta de los equinodermos, que aquí sólo es posible describir con la mayor brevedad. Rechaza este autor los subfilos Pelmatozoa y Eleutherozoa como grupos taxonómicos y los considera como tendencias hacia un modo de vida, esto es, la tendencia de los eleuterozoarios representa la adopción de un hábito de vida libre, y la de los pelmatozoarios la adopción de un hábito sésil, punto de vista que está recibiendo gran aceptación. Como concepto básico de la teoría filogenética de Fell cabe destacar la creencia de que el hábito de los eleuterozoarios, y no el de los pelmatozoarios, fue el modo más primitivo de existencia de los equinodermos, y que el hábito sésil de los pelmatozoarios surgió secundariamente cierto número de veces con entera independencia dentro del filo. Existe poca correlación, si es que hay alguna, entre la simetría corporal y el modo de existencia. Los equinoideos existentes, y la mayor parte de los holoturoideos se cree descienden de formas que gozaron siempre de movimiento libre. Los helicoplacoideos se consideran como los más cercanos a los equinodermos ancestrales. Fell sugiere que los helicoplacoideos fueron alimentadores directos de depósito, que reptaban sobre el fondo del mar como lo hace un gusano. En consecuencia, los pies tubulares tuvieron una función respiratoria sensorial inicial, no siendo por lo tanto estructuras alimenticias; más tarde desempeñaron funciones locomotoras.

Los puntos de vista de Fell se basan en pruebas derivadas de la paleontología y de la morfología comparada, especialmente de los holoturoideos. Según dicha teoría, propone este autor la siguiente clasificación de los equinodermos.

Subfilo Echinozoa. Equinodermos globulosos con simetría radial sin brazos o apéndices que lo parezcan.
- Clase Helicoplacoidea.
- Clase Edrioasteroidea.
- Clase Ophiocistioidea.
- Clase Holothuroidea.
- Clase Echinoidea.

Subfilo Homalozea. Equinodermos de la era paleozoica. Sin indicación de simetría radial.
- Clase Carpoidea.

Subfilo Crinozoa. Equinodermos globulosos con simetría radial y con brazos o braquiolos.
- Clase Cystoidea.
- Clase Blastoidea.
- Clase Crinoidea.

Subfilo Asterozoa. Equinodermos en forma de estrella con simetría radial.
- Clase Stelleroidea.
  - Subclase Somasteroidea.
  - Subclase Asteroidea.
  - Subclase Ophiuroidea.

Consideramos justo recomendar esta clasificación de los equinodermos en cuatro subfilos, ya que probablemente sea más natural que la división clásica del filo en los subfilos Pelmatozoa y Eleutherozoa. Sin embargo, seguramente tendrá muchos opositores la distribución filogenética de Fell de estos subfilos, su rechazo de la correlación entre simetría corporal y modo de existencia, y su oposición decidida a que las formas larvarias tengan alguna importancia filogenética. Ahora bien, es más difícil aceptar la existencia de un

equinodermo ancestral, acorazado y vermiforme, que la de un equinodermo ancestral, pentámero y sésil, alimentador de suspensión y con simetría radial.

BIBLIOGRAFIA

Anderson, J. M.: Histological studies on the digestive system of a starfish, *Henricia*, with notes on Tiedemann's pouches in starfishes. Biol. Bull, *119(3)*:371-398, 1960.

Bather, F. A.: The echinoderms. *En* R. Lankester (dir.): A Treatise on Zoology, Vol. 3, A. & C. Black, London, 1900.

Binyon, J.: On the mode of functioning of the water vascular system of *Asterias rubens*. J. Mar. Biol. Assoc., U. K., *44*:577-588, 1964.

Boolootian, R. A. (dir.): Physiology of Echinodermata. John Wiley, New York. (An excellent review of echinoderm ecology, behavior, and physiology.) 1966.

Burnett, A. L.: A demonstration of the efficacy of muscular force in the opening of clams by the starfish, *Asterias forbesi*. Biol. Bull., *109(3)*:355, 1966.

Burnett, A. L.: The mechanism employed by the starfish *Asterias forbesi* to gain access to the interior of the bivalve *Venus mercenaria*. Ecology, *41*:583-584, 1960.

Bury, H.: The metamorphosis of echinoderms. Quart. J. Micr. Sci., *38*:44-135, 1895.

Chesher, R. H.: The morphology and function of the frontal ambulacrum of *Moira atropos*. Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbean, *13*:549-573, 1963.

Clark, A. H.: A monograph of the existing crinoids, Vol. 1, pts. 1, 2, 3, 4a, 4b, 4c. Bull. U. S. Nat. Mus. 82. (A monumental work on living crinoids.) 1915, 1921, 1931, 1941, 1947, 1950.

Clark, A. M.: Starfishes and Their Relations. British Museum, London, 1962.

Crozier, W. J.: The amount of bottom material ingested by holothurians. J. Exp. Zool., *26*:379-389, 1918.

Cuénot, L.: Anatomie, Éthologie et Systématique des Échinodermes. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, Vol. 11, Échinodermes, Stomocordes, Procordes. Masson et Cie, Paris, pp. 1-363. (A general account of the echinoderms.), 1948.

Diebschlag, E.: Ganzheitliches Verhalten und Lernen bei Echinodermen. Ztschr. Vergl. Physiol., *25*:612-654, 1938.

Durham, J. W. y Caster, K. E.: Helicoplacoidea, a new class of echinoderms. Science, *140*:820-822, 1963.

Feder, H. M.: On the methods used by the starfish *Pisaster ochraceus* in opening three types of bivalved mollusks, Ecology, *36*:764-767, 1955.

Fell, H. B.: The phylogeny of sea stars. Phil. Trans. Roy. Soc. London, (B) *246*:381-485, 1963.

Fell, H. B.: The early evolution of the Echinozoa. Breviora, No. 219, 1963.

Fontaine, A. R.: Feeding mechanisms of the ophiuroid *Ophiocomina nigra*. J. Mar. Biol. Assoc., U. K., *45*: 373, 1963.

Goodbody, I.: The feeding mechanism in the sand dollar *Mellita sexiesperforata*. Biol. Bull, *119(1)*:80-86, 1960.

Hamann, A.: Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 2. Die Asteriden, 1885.

Hyman, L. H.: The Invertebrates. Vol. 4, Echinodermata. McGraw-Hill, New York. (An excellent general treatment of the echinoderms with an extensive bibliography. The chapter *Retrospect* in Vol. 5 (1959) of this series summarizes the literature on echinoderms from 1955 to 1959.), 1955.

Ikeda, H.: Function of the lunules of *Astriclyperus*. Annot. Zool. Japon. *20*:79-83, 1941.

Langeloh, H.: Über die Bewegungen von *Antedon*. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool., *57(3)*:235-279, 1937.

Lavoie, M.: How sea stars open bivalves. Biol. Bull., *111 (1)*:114-122, 1956.

Marshall, A.: Nervous system of *Antedon*. Quart. J. Micr. Sci., *24*:507-548, 1884.

Meyer, H.: Die Atmung von *Asterias rubens*. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool., *55*:349-398, 1935.

Moore, A. R.: The nervous mechanism of coordination in *Antedon*. J. Gen. Physiol., *6*:281-288, 1924.

Nichols, D.: Changes in the chalk heart-urchin, *Micraster*, interpreted in relation to living forms. Phil. Trans. Roy. Soc. London (B), *242*:347-437, 1959.

Nichols, D.: The histology and activities of the tube-feet of *Antedon bifida*. Quart. J. Micr. Sci., *101(2)*:105-117, 1960.

Nichols, D.: Echinoderms. Hutchinson University Library, London, 1966.

Pearse, A. S.: Behavior of *Thyone*. Biol. Bull, *15*:251-258, 1908.

Semon, R.: Die Entwicklung der *Synapta*. Jena. Ztschr. Wiss., 20, 1888.

Swan, E. F.: Seasonal evisceration in the sea cucumber *Parastichopus californicus*. Science, *133(3458)*:1078-1079, 1967.

Winterstein, H.: Über die Atmung der Holothurien. Arch. Physiol., *7*:33-40, 1909.

Capítulo 20

DEUTEROSTOMADOS MENORES

Además de los equinodermos, existen otros cinco grupos de deuterostomados invertebrados, a saber: Hemocordata, Pogonophora, Chaetognatha, Urochordata, y Cephalochordata. Los dos últimos son subfilos del filo Chordata. Aunque todos son deuterostomados, no representan una unidad filogenética restringida, sino que derivan de diferentes puntos a lo largo de la línea deuterostomada. El término *menores*, utilizado como título del capítulo, alude solamente al número relativamente pequeño de especies que comprende cada grupo. Muchos son animales invertebrados comunes ampliamente distribuidos, y todos muy especializados.

FILO HEMICHORDATA (HEMICORDADOS)

Los hemicordados constituyen un pequeño grupo de animales marinos vermiformes que hasta hace poco se consideraron como un subfilo de los cordados. Como consecuencia de esta posición, los hemicordados comunes del Atlántico Septentrional, *Saccoglossus kowalevskii* y *Balanoglossus aurantiacus* de la costa de Carolina, han adquirido alguna fama en las clases de anatomía comparada. Se basa la fusión con los cordados en la presencia de hendiduras braquiales, y en lo que se creyó fuera un notocordio en los hemicordados. Se acepta ahora en términos generales que el "notocordio" de los hemicordados no es ni análogo ni homólogo del notocordio de los cordados y que aparte de la posesión común de hendiduras faríngeas los dos grupos son completamente distintos. Los hemicordados se han separado así del filo Chordata en todos los tratados modernos y se le ha concedido el rango de filo separado.

Los hemicordados se componen de dos clases: Enteropneusta (gusanos bellota) y Pterobranchia. Los gusanos bellota son los más frecuentes y mejor conocidos de los hemicordados. Los pterobranquios constan de tres géneros de pequeños animales residentes en tubos, la mayor parte de los cuales no se encuentran en aguas europeas ni norteamericanas. Después de estudiar la clase Enteropneusta nos referiremos a los rasgos más salientes de la clase Pterobranchia.

CLASE ENTEROPNEUSTA

Forman esta clase los llamados gusanos bellota residentes en aguas superficiales; algunos viven bajo piedras y conchas, pero muchas especies comunes, incluyendo *Saccoglossus*, excavan en el lodo y la arena. Las llanuras expuestas a la marea se hallan con frecuencia surcadas de huellas en forma de espiras parecidas a cuerdas producidas por los cuerpos de estas especies.

Los gusanos bellota son animales relativamente grandes, cuya longitud fluctúa de 9 a 45 cm. La especie brasileña *Balanoglossus gigas*, puede exceder de 1.5 m de longitud y construye madrigueras de 3 m. El cuerpo cilíndrico y más bien fláccido se halla compuesto de una probóscide anterior, un cuello y un tronco largo (fig. 20-1, *A*). Estas regiones corresponden a las divisiones típicas del cuerpo de los deuterostomados: protosoma, mesosoma y metasoma.

La probóscide suele ser corta y cónica, de cuyo carácter deriva el nombre de gusano bellota, y está conectada al cuello por un tallo estrecho. El cuello es un cilindro corto que por la parte anterior se superpone al tallo de la probóscide, y que ventralmente contiene la boca. El tronco incluye la mayor parte del cuerpo; detrás del cuello, en el tronco se aprecia una hilera longitudinal de poros branquiales a cada lado de la cresta dorsal media. Más lateralmente, la mitad anterior del tronco posee las gónadas, y en algunos hemicordados, como *Balanoglossus*, la pared lateral se halla dirigida hacia afuera a cada lado en esta región para formar placas en forma de ala (fig. 20-4, *B*). La región posbranquial restante del tronco puede estar indiferenciada, o la pared de tono obscuro del intestino quizá sea visible a través de la pared corporal, formando la región hepática; esta última región puede advertirse también externa-

mente por saculaciones de la pared corporal. Cuando existe región hepática, el tronco termina por una región caudal.

El cuerpo está cubierto de epitelio cilíndrico ciliado bien provisto de células glandulares, sobre todo en la región de cuello y tronco. La capa nerviosa está bien desarrollada en la parte inferior de la epidermis.

En los hemicordados se advierte la estructura tricelomada normal de los deuterostomados. Una cavidad celómica única ocupa la probóscide, en el cuello existen un par de cavidades, y otro par en el tronco. Sin embargo, los enteropneustos se caracterizan porque a partir del epitelio celómico se ha formado tejido conectivo y fibras musculares que llenan gran parte de la cavidad celómica original, habiendo desaparecido todo vestigio de revestimiento peritoneal definido. Ahora bien, esta musculatura celómica substituye en gran parte a la musculatura típica de la pared corporal.

El protoceloma ha quedado restringido al extremo posterior de la probóscide y comunica con el exterior por un poro mediodorsal (fig. 20-2, *A*). La parte anterior del viejo celoma se llena de

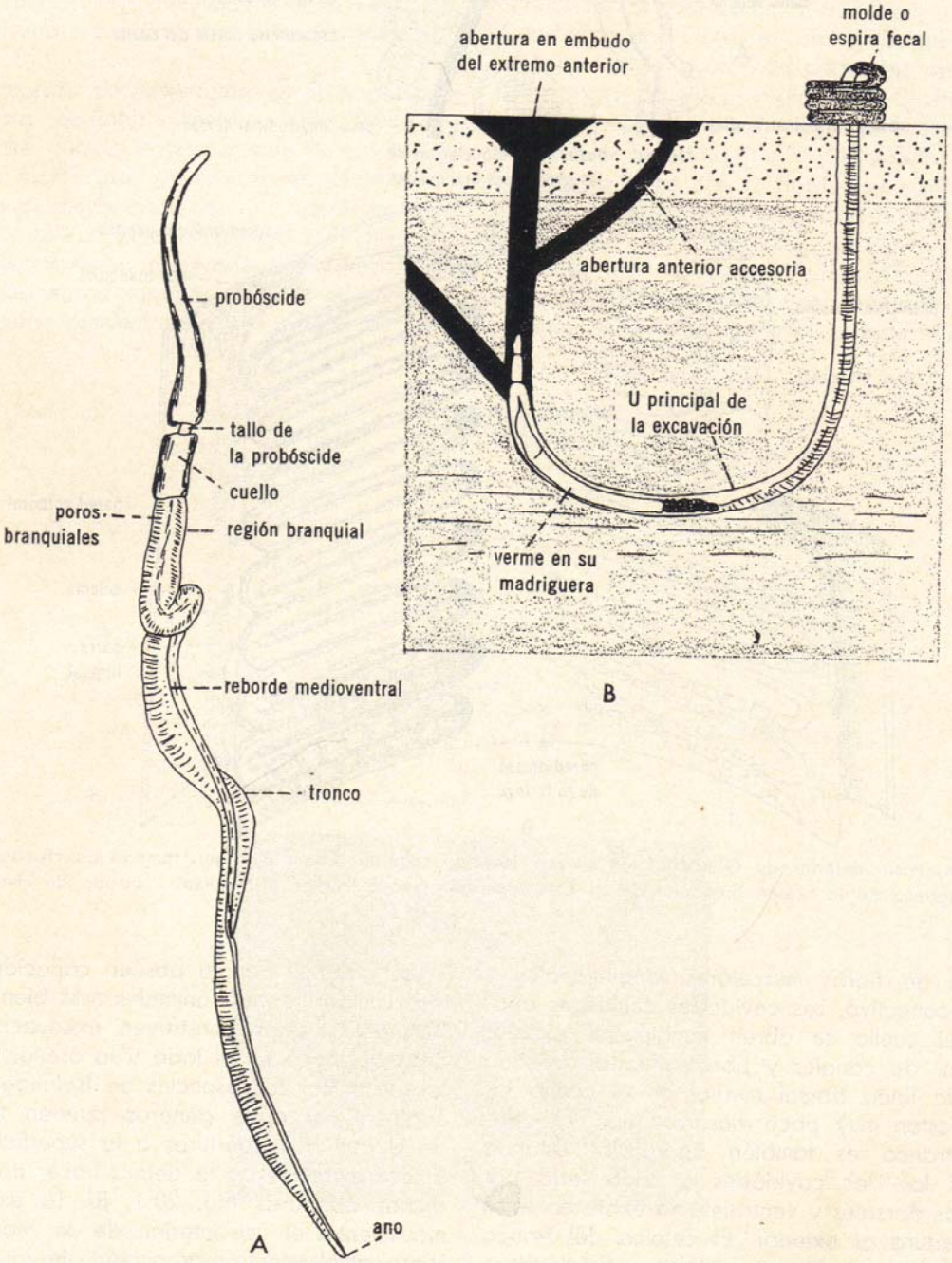


FIG. 20-1. *A*, *Saccoglossus kowalevskii*, gusano bellota común de la costa Atlántica de Europa y Norteamérica. (Según Hyman). *B*, Sistema de excavación de la especie mediterránea *Balanoglossus clavigerus*. (Según Stiasny, tomado de Hyman).

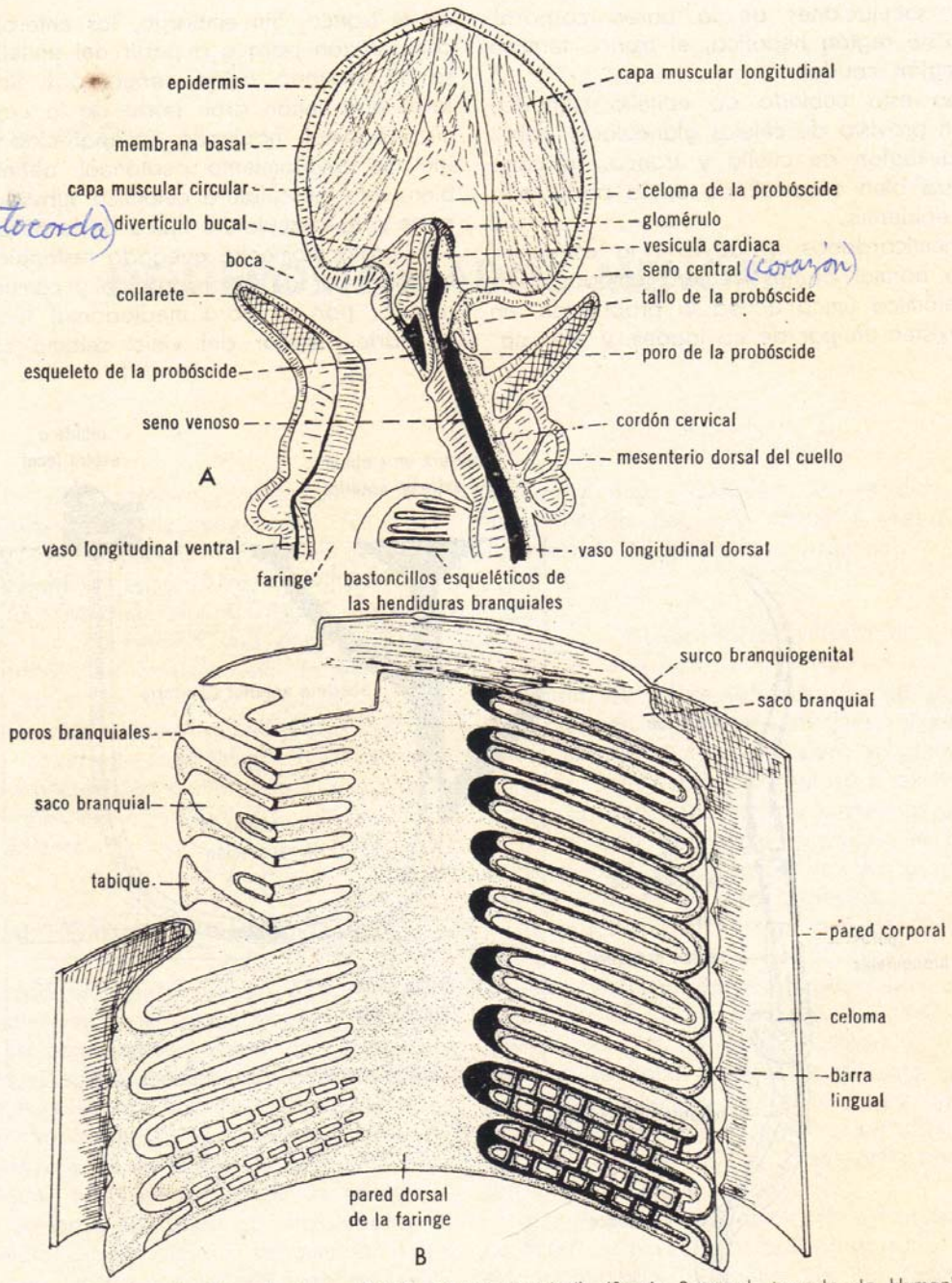


FIG. 20-2. A, Parte anterior de *Glossobalanus minutus* (sección sagital). (Según Spengel, tomado de Hyman). B, Estereodiagrama de la región branquial de un enteropneusto. (Según Delage y Hérouard, tomado de Hyman.)

una masa de fibras musculares longitudinales y de tejido conectivo. Las cavidades celómicas apareadas del cuello se abren también al exterior por un par de canales y poros situados a cada lado de la línea dorsal media; en el cuello los músculos están muy poco desarrollados. El celoma del tronco es también apareado, estando separadas las dos cavidades a cada lado por mesenterios dorsales y ventrales; no existe en estos casos abertura al exterior. El celoma del tronco está cruzado por fibras radiales, advirtiéndose fibras longitudinales bien desarrolladas en la parte ventral.

Los gusanos bellota poseen capacidad locomotora limitada siendo animales más bien perezosos. Muchas especies construyen excavaciones revestidas de moco en el lodo y la arena. Las galerías labradas por las especies de *Balanoglossus*, *Saccoglossus*, y otros géneros pueden tener forma de **U** con dos aberturas a la superficie, y uno o ambos extremos de la dermis hacer protrusión por dichas aberturas (fig. 20-1, *B*). La excavación o movimiento en el interior de la madriguera se logra ampliamente por acción de la probóscide, la cual se alarga y fija como ancla por contracciones peristálticas. El tronco puede ser mo-

vilizado pasivamente o depender en parte su desplazamiento de las vibraciones de los cilios del tronco. Los estudios de Knight-Jones (1952) en *Saccoglossus* han revelado que los vermes pueden desplazarse hacia atrás por peristalsis invertida de la probóscide y por vibraciones también invertidas de los cilios del tronco. Otros gusanos bellota viven en masas de algas, bajo rocas y piedras, o enterrados en el lodo y la arena (no en madrigueras), y se mueven relativamente poco.

Buen número de enteropneustos excavadores consumen arena y lodo de los cuales extraen materias orgánicas que digieren. La cantidad de substrato ingerido puede deducirse de las grandes pilas de materias excrementicias que se acumulan en la abertura posterior de la excavación (figura 20-3, *B*).

La alimentación de suspensión es un importante método para obtener alimentos. Los detritos y plancton que toman contacto con la superficie de la probóscide son atrapados en el moco y llevados en dirección posterior por fuertes corrientes ciliadas. Este modo de alimentación es utilizado por especies no excavadoras e incluso por muchas excavadoras. Algunas especies que habitan en madrigueras proyectan la probóscide a partir de la boca fuera de su guarida, y la mueven en diversas direcciones. En la base de la probóscide los cilios vibran en dirección ventral hacia la boca (fig. 20-3, *A*). Algunas de las partículas alimenticias llevadas ventralmente por estos cilios pasan a un surco, formando el órgano ciliar preoral. En el interior del surco las partículas son conducidas ventralmente. La función del órgano ciliar preoral no es bien conocida, pero la presencia de células receptoras, y la concentración de células nerviosas subyacentes sugieren una función sensorial, que quizá consista en analizar o probar el agua y las partículas alimenticias que se dirigen a la boca.

Aunque las partículas alimenticias son llevadas a la boca por cilios, es probable que se facilite su paso por la acción de corrientes de agua que fluyen hacia la boca y proceden de las hendiduras faríngeas. La alimentación puede apresurarse o rechazarse las partículas demasiado grandes al cubrirse la boca con el borde del cuello. Las partículas pasan entonces sobre dicho cuello en lugar de ingresar en la boca.

El aparato digestivo es un tubo recto diferenciado desde el punto de vista histológico en cierto número de regiones. La boca grande, situada entre

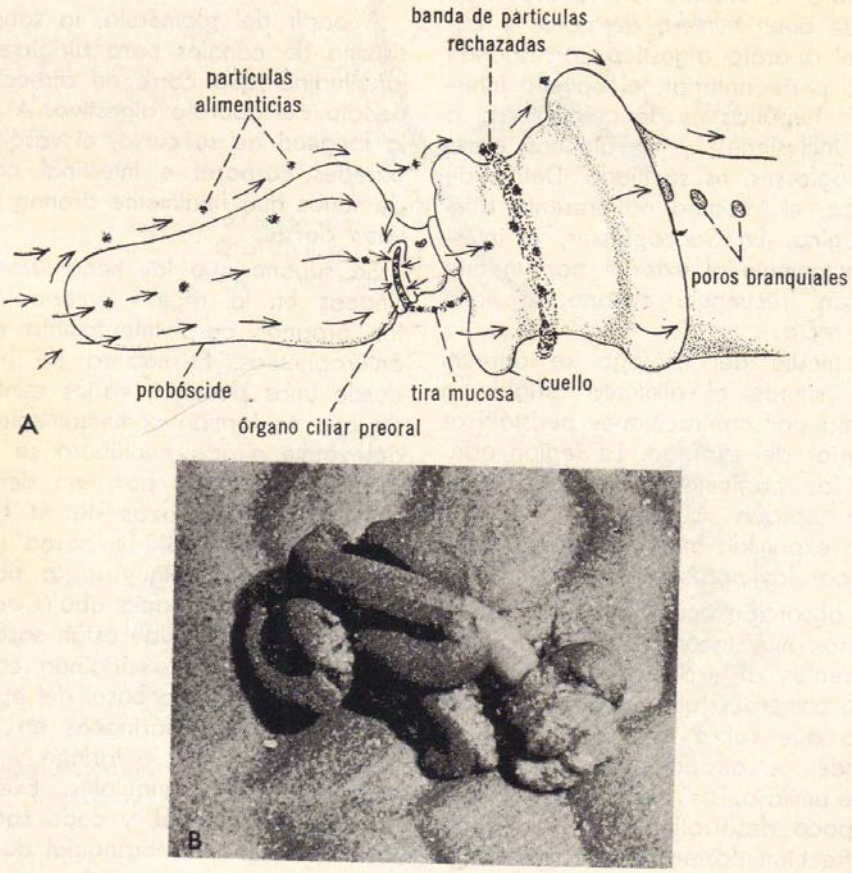


FIG. 20-3. A, Vista lateral del extremo anterior de *Protoglossus köhleri*, en el que se advierte la dirección del alimento y de las partículas rechazadas que transportan los cilios de la probóscide y cuello. (Según Burdon-Jones.) B, Fotografía del extremo anal de *Balonoglossus aurantiacus*, depositando productos excrementicios en la arena de un sector de la playa expuesto durante la marea baja.

el borde anterior ventral del cuello y el tallo dorsal de la probóscide, conduce a un tubo bucal en el interior del cuello (fig. 20-2, *A*). En la parte dorsal se extiende un divertículo largo y estrecho desde el tubo bucal y se dirige hacia adelante hasta el interior de la probóscide. Es precisamente este divertículo el que se ha considerado durante largo tiempo como un "notocordio", y que justificó la inclusión de los gusanos bellota entre los cordados.

Desde el punto de vista histológico, la pared del divertículo es idéntica a la del tubo bucal en el cual se abre, y Hyman (1959) e investigadores modernos de los hemicordados están de acuerdo en que el divertículo bucal no es más que una prolongación preoral del intestino y no ciertamente un notocordio. El tubo bucal se dirige en dirección posterior al interior de la faringe, la cual ocupa la región branquial del tronco y se halla perforada lateralmente por hendiduras branquiales, las que generalmente quedan restringidas a la mitad dorsal de la faringe, ya que la mitad ventral de este órgano está ocupada por la porción digestiva del sistema.

Detrás de la faringe, el aparato digestivo se continúa con un esófago, y en dos familias, que incluyen los géneros *Saccoglossus*, *Spengelia*, y *Glandiceps*, se abre al exterior en la superficie dorsal a través de buen número de poros y canales. El resto del aparato digestivo corresponde al intestino. En la parte anterior, el epitelio intestinal de la región hepática es de color verde o pardo debido a inclusiones; y en algunas especies, como *Balanoglossus*, es saculado. Detrás de la región hepática, el intestino no presenta diferenciación histológica. En *Saccoglossus*, el intestino se abre directamente al exterior por un ano terminal, pero con frecuencia el ano se halla precedido de un recto.

En la región media del esófago se aprecia una constricción, siendo el alimento dirigido a través de la misma por contracciones peristálticas de la parte anterior del esófago. La región estenosada moldea las partículas alimenticias y el moco forma un cordón mucoso cargado de alimento. El agua exprimida al formarse el cordón se cree escapa por los poros esofágicos.

La digestión y absorción ocurren en el intestino, aunque todavía son muy incompletos nuestros conocimientos referentes al proceso digestivo. Barrington, en 1940, comprobó que en *Glossobalanus minutus*, el moco que cubre la superficie de la probóscide, donde es atrapado inicialmente el alimento, contiene amilasa. Los músculos de la pared intestinal están poco desarrollados y el alimento es dirigido en dirección posterior hacia los surcos ciliados.

Los enteropneutos poseen un sistema vascular sanguíneo abierto compuesto de dos vasos contráctiles principales y un sistema de canales de tipo seno. La sangre incolora y muy escasa en elementos celulares es transportada en dirección anterior por un vaso dorsal situado en el mesenterio, del cual pende el aparato digestivo (figura 20-2, *A*). A nivel del cuello, el vaso dorsal pasa al interior de un seno venoso y después a un seno central situado en la base de la probóscide.

El seno central se halla debajo de un saco repleto de líquido (vesícula cardiaca) que posee fibras musculares en su pared ventral (fig. 20-2, *A*). Las pulsaciones de esta pared ayudan a dirigir la sangre hacia la cámara del seno central. Desde dicho seno, toda la sangre es llevada en dirección anterior a un sistema especial llamado glomérulo. La vesícula cardiaca, el divertículo bucal, y el seno central hacen prominencia en el celoma a nivel de la base de la probóscide. La cubierta peritoneal de las caras de estas estructuras que sobresalen se halla muy evaginada en el celoma de la probóscide. Estas evaginaciones contienen senos sanguíneos, y en conjunto reciben el nombre de glomérulo, y toda la sangre procedente del seno central es transportada en dirección anterior a través del sistema del seno glomerular. Aunque se cree que el glomérulo ejerce una función excretoria, no existe prueba alguna experimental al respecto.

A partir del glomérulo, la sangre pasa por un sistema de canales para dirigirse al vaso ventral longitudinal que corre en dirección posterior por debajo del aparato digestivo. A lo largo de toda la longitud de su curso, el vaso ventral riega las paredes corporal e intestinal con una rica red de senos que finalmente drenan hacia atrás en el vaso dorsal.

Se supone que las hendiduras branquiales faríngeas en la región anterior del tronco sean los órganos para intercambio de gases en los enteropneutos. El número de hendiduras fluctúa desde unas pocas a varios centenares de pares, ya que se forman continuamente durante la vida del verme. Cada hendidura se abre al lado de la pared faríngea por una depresión en forma de **U** con los brazos de la **U** dirigidos hacia arriba (fig. 20-2, *B*). La pared faríngea entre las hendiduras (el tabique) y la parte de la pared que se proyecta hacia abajo entre las ramas de la **U** (la barra lingual) están sostenidas por piezas esqueléticas que se originan como engrosamientos de la membrana basal del epitelio faríngeo.

Las hendiduras faríngeas en forma de **U** perforan la pared de la faringe y después se abren en los sacos branquiales. Existe un saco por hendidura branquial, y cada saco se abre al exterior por un poro branquial dorsolateral, el cual, junto con otros poros sobre este lodo, se sitúa a menudo sobre un surco longitudinal.

Los tabiques y las barras linguales son ciliadas sobre las caras faríngeas y laterales, e interna-

mente poseen un plexo de senos sanguíneos procedentes de los vasos longitudinales ventrales. El movimiento de los cilios produce una corriente de agua que entra por la boca y sale por las hendiduras branquiales.

Las hendiduras branquiales de los hemicordados y los cordados es muy probable que evolucionaran originalmente como un mecanismo de alimentación, en el cual las pequeñas partículas fueron extraídas por filtración de la corriente de agua pasando a través de las hendiduras faríngeas. Probablemente sea éste todavía el método de alimentación en los tunicados y cefalocordados. En forma secundaria las hendiduras branquiales adoptaron una función de intercambio de gases, y en los hemicordados se cree que dicho intercambio tiene lugar entre la corriente de agua y los senos hemales en los tabiques y barras linguales.

El sistema nervioso es relativamente primitivo (fig. 20-4, *A*). En diferentes regiones del cuerpo, el plexo nervioso situado en la base del epitelio superficial se ha engrosado para formar cordones nerviosos, en los cuales están dispuestas las fibras nerviosas longitudinalmente. En la mayor parte de casos, estos cordones nerviosos conservan su

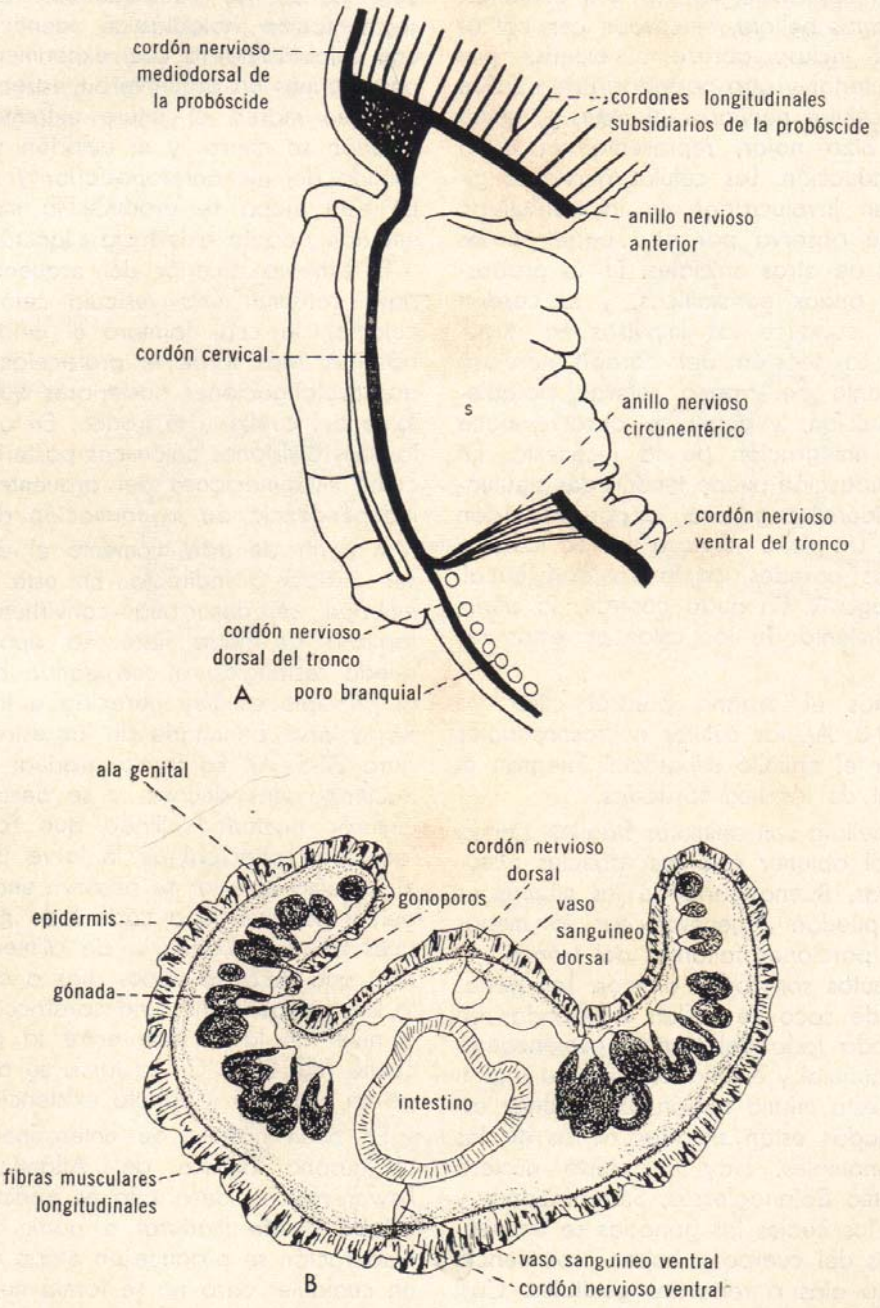


FIG. 20-4. A, Parte anterior del sistema nervioso de *Saccoglossus cambrensis* (vista longitudinal). No se muestra la red nerviosa. (Según Knight-Jones, tomado de Hyman.) B, Tronco de *Ptychodera bahamensis*, en que se muestran las alas genitales (sección transversal). (Según Van der Horst, tomado de Hyman.)

localización epidérmica y su conexión con el resto del plexo nervioso epidérmico.

Los cordones nerviosos principales son el medioventral y mediodorsal de la probóscide conectados a la base de la misma por un anillo nervioso anterior. En forma análoga, existe un cordón mediodorsal y otro medioventral del tronco unidos al extremo anterior de dicho tronco por un anillo nervioso circunentérico. El cordón ventral del tronco termina en el cuello, pero el dorsal continúa en el interior del cuello como un cordón cervical.

El cordón cervical en realidad pronto se hace interno, esto es, se separa de la epidermis por arriba y se continúa con el plexo nervioso epidérmico general solamente en los dos extremos. En algunos gusanos bellota, el cordón cervical es hueco y puede incluso abrirse al exterior por un neuroporo anterior y otro posterior. Este cordón cervical posee células nerviosas gigantes y, como Hyman (1959) hizo notar, representa sin duda una vía de conducción. Las células nerviosas gigantes se hallan involucradas en la transmisión rápida, como se observa por otra parte en las células gigantes de otros animales. En la probóscide se inician ondas peristálticas, y el cordón nervioso dorsal conduce los impulsos en dirección posterior. La sección del cordón nervioso dorsal por delante del tronco retarda notablemente la conducción, y quizá se observe poca coordinación e integración de la respuesta. En el tronco, la conducción puede tener lugar siguiendo el plexo epidérmico general, o por el cordón ventral y dorsal. Un plexo nervioso guarda también relación con las paredes de la cavidad bucal, faringe, y esófago, y sin duda controla la peristalsis y el movimiento de los cilios en estas regiones.

Si exceptuamos el órgano preoral ciliar ya descrito (fig. 20-3, *A*), las células neurosensoriales diseminadas por el epitelio superficial integran el sistema sensorial de los hemicordados.

Los gusanos bellota son animales frágiles, siendo en verdad difícil obtener grandes especies absolutamente intactas. Buena parte de las mismas es probable que puedan regenerar por lo menos algunas de las porciones faltantes del tronco.

Los enteropneutos son todos dioicos. Las gónadas en forma de saco se hallan localizadas en el celoma a cada lado del tronco, comenzando en la región branquial y extendiéndose a la región hepática o en esta misma región. En algunas especies, las gónadas están situadas detrás de las hendiduras branquiales. Hay un cierto número de géneros, como *Balanoglossus*, *Stereobalanus* y *Ptychodera*, en los cuales las gónadas se encuentran a los lados del cuerpo y hacen prominencia al exterior como alas o rebordes genitales. Casi siempre se observa una de estas alas a cada lado, y por debajo de los poros branquiales; pero en *Stereobalanus* existen un ala dorsal y otra ventral con la branquia situada entre ellas (fig. 20-4, *B*). Cada gónada se abre al exterior por un poro que con frecuencia se halla en el mismo surco que los poros branquiales.

Las masas de huevos enclavadas en el moco son depositadas a partir de la excavación en que vive el animal y fecundadas externamente por espermatozoos emitidos por machos cercanos indudablemente estimulados por la presencia de huevos acabados de liberar. Dichas masas mucosas son desintegradas pronto por acción de las corrientes provocadas por las mareas, siendo entonces dispersados los huevos.

El desarrollo temprano es notablemente parecido al de los equinodermos. Se observa una segmentación holoblástica idéntica que lleva a una celoblástula, la cual experimenta invaginación para formar un arquenteron estrecho. El blastoporo, que marca el futuro extremo posterior del embrión se cierra, y el embrión se alarga en el sentido del eje anteroposterior y se hace ciliado. En esta etapa se produce la maduración, y el embrión adopta existencia planctónica.

El extremo anterior del arquenteron se separa para constituir una vesícula celómica (el protoceloma), la cual formará el celoma de la probóscide. Más tarde el protoceloma da origen a dos prolongaciones posteriores que forman el celoma del cuello y el tronco. En algunas especies, las dos divisiones celómicas posteriores se originan como evaginaciones del arquenteron con entera independencia de la formación del protoceloma.

A partir de este momento el desarrollo puede ser directo o indirecto. En este último caso, el embrión se desarrolla convirtiéndose en larva tornaria de nado libre. La aparición de cilios queda restringida a una banda definida, la cual al principio es muy parecida a la banda ciliada de la larva bipinnaria de las estrellas de mar (figura 20-5, *A*). En forma gradual la banda se va haciendo más sinuosa, y se desarrolla al fin un cinturón posterior ciliado que forma el órgano locomotor principal de la larva (fig. 20-5, *B*). En el extremo anterior se observa una placa nerviosa apical flanqueada a cada lado por un ojo. Después de una existencia de alimentación planctónica que dura de varios días a algunas semanas, la larva experimenta una constricción que se inicia a nivel de la división entre la probóscide y el cuello (fig. 20-5, *C*). La larva se alarga, se sumerge en el fondo y adopta existencia adulta.

En buen número de enteropneutos, incluyendo el gusano bellota del Atlántico *Saccoglossus kowalevskii*, el desarrollo es directo. Una gástrula ciliada puede madurar a partir del huevo, o la maduración se produce en etapa más tardía; pero en cualquier caso no se forma nunca larva tornaria, y el desarrollo progresa directamente, terminando en una cría. En *Saccoglossus kowalevskii*, los huevos maduran en forma de cría.

Los estudios de Burdon-Jones (1952) en *Saccoglassus horsti* han permitido demostrar que las crías poseen una cola posanal, que utilizan a modo de ancla para fijar el cuerpo en la madriguera. Se ha sugerido que esta región caudal de la larva es homóloga al tallo de los pterobranquios, miembros de una segunda clase de hemicordados.

CLASE PTEROBRANCHIA

Consta esta clase de un pequeño número de especies pertenecientes a tres géneros, que por otra parte se observan rara vez. Todos sus integrantes residen en el fondo en aguas relativamente profundas, y excepto *Rhabdopleura*, que ha sido extraída cerca de las costas de Europa, la mayor parte de las especies se encuentra en el hemisferio austral. Si exceptuamos a *Atubaria*, los pterobranquios viven en tubos secretados, organizados en grupos *(Cephalodiscus)* o en colonias *(Rhabdopleura)* sobre el fondo (fig. 20-6). Las especies de ambos géneros se fijan por un tallo, pero los individuos que forman las colonias de *Rhabdopleura* se hallan unidos por un estolón.

La probóscide tiene forma de escudo, pero los caracteres más notables de estos vermes son los brazos y tentáculos situados sobre el lado dorsal del cuello. En *Rhabdopleura* se observan dos brazos recurvados, y en *Cephalodiscus* existen de cinco a nueve pares de brazos (figura 20-6). En los brazos se advierten buen número de pequeños tentáculos densamente ciliados. Estos tentáculos se supone son utilizados para capturar organismos diminutos, los cuales son después dirigidos por los cilios a la bolsa; sin embargo, Gilchrist (1915) postuló que la superficie corporal ciliada

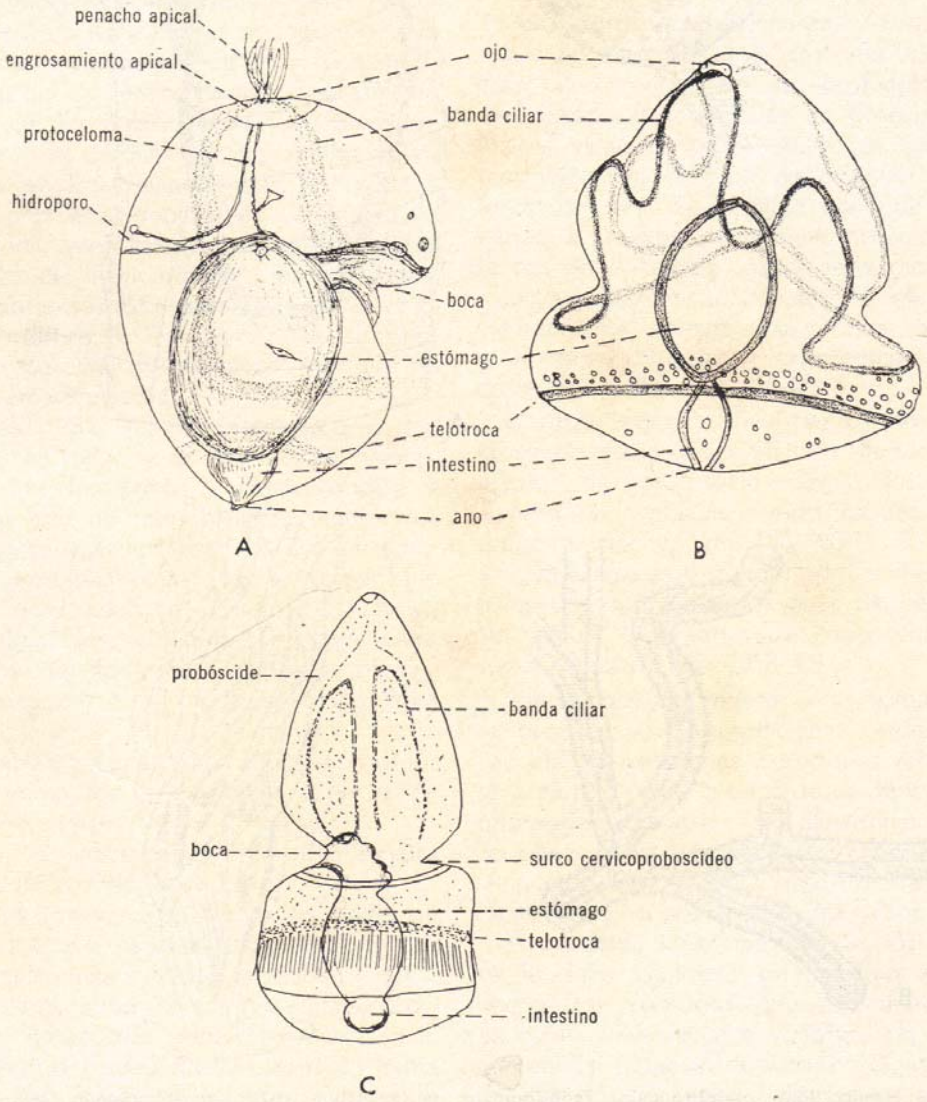


FIG. 20-5. Desarrollo de *Balanoglossus clavigerus*. A, Larva tornaria temprana (vista lateral). B, Pleno desarrollo de tornaria (vista lateral). (A y B, según Stiasny, tomado de Hyman.) C, Desarrollo poslarvario. (Según Morgan, tomado de Hyman.)

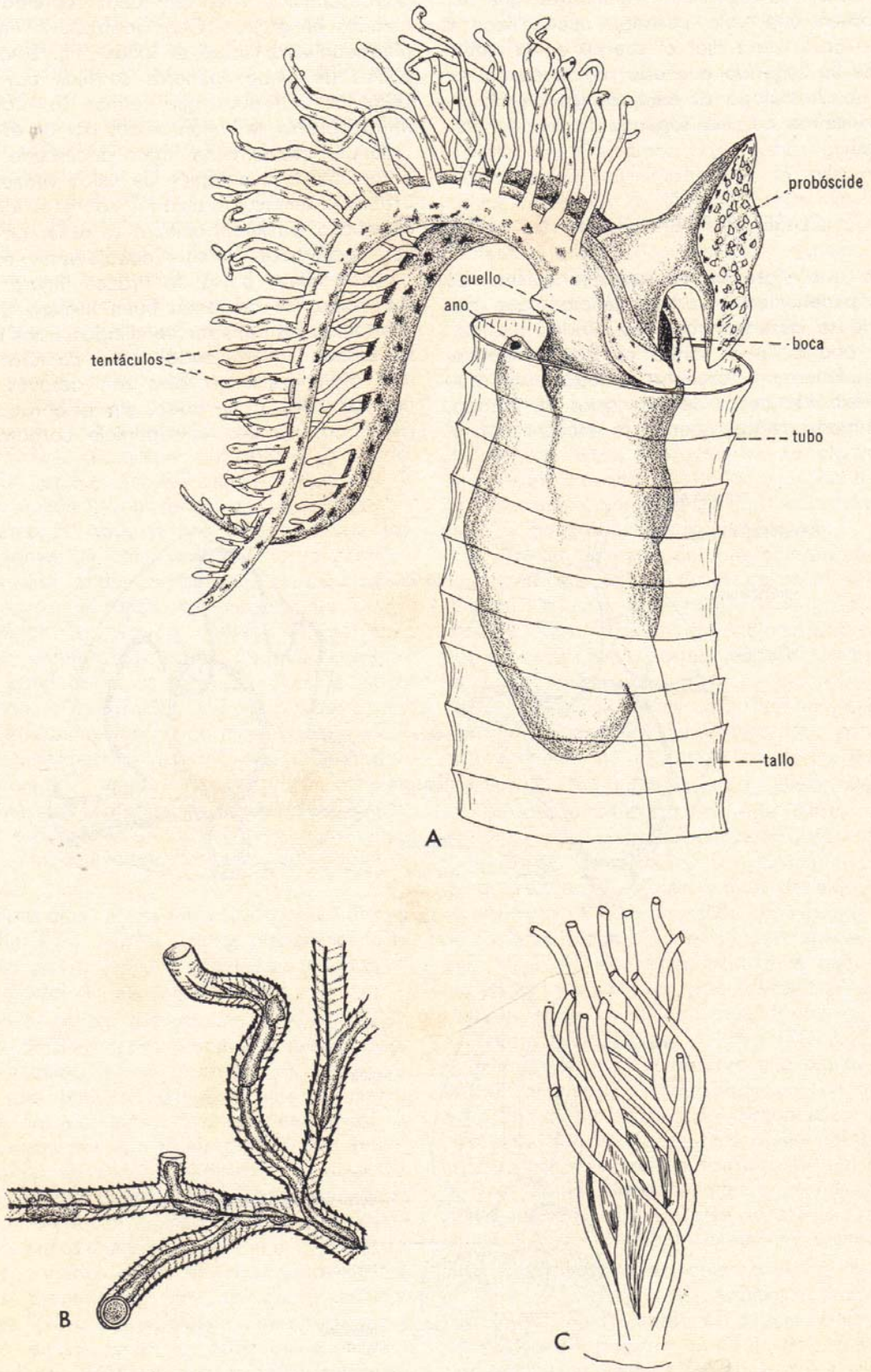


FIG. 20-6. A, Hemicordado pterobranquio, *Rhabdopleura*, en su tubo. (vista lateral). (Según Delage y Hérouard; tomado de Dawydoff.) B, Pequeña porción de colonia de *Rhabdopleura*, en la que se advierten el tubo y los individuos en su interior conectados por estolones. (Según Lankaster.) C, Tubos de una colonia de *Cephalodiscus densus*. (Según Anderson, tomado de Hyman.)

en su totalidad, de *Cephalodiscus*, recogía partículas suspendidas. Los brazos y los tentáculos son huecos, y cada uno posee una prolongación del mesoceloma, siendo en este aspecto parecidos a un lofóforo. No se observan hendiduras branquiales en el género *Rhabdopleura* y solamente un par en *Cephalodiscus*. Como ocurre en muchos animales sésiles residentes en tubos, el intestino tiene forma de **U**, y el ano se abre en la parte anterior sobre el lado dorsal del cuello. Los sexos están separados, y sabemos que en *Cephalodiscus* existe una larva ciliada, distinta a tornaria. A partir del individuo inicial que se desarrolla de la larva, la colonia, o agrupación, se forma por gemación del tallo o estolón.

Filogenia de los hemicordados

Es en verdad muy convincente la prueba de la existencia de relaciones filogenéticas entre hemicordados, y equinodermos y cordados. Aunque los adultos son completamente distintos, la embriogenia temprana de los hemicordados es sumamente parecida a la de los equinodermos. La formación de la gástrula y el celoma es muy similar a las mismas etapas en los equinodermos, y la larva tornaria temprana es virtualmente idéntica a la bipinnaria de los asteroideos. De las dos clases más importantes de hemicordados, los pterobranquios se consideran los más primitivos, y los brazos parecidos a lofóforos y los tentáculos se cree representan un carácter primitivo del filo que se perdió en los enteropneutos.

Creen Hyman (1959) y otros investigadores que los pterobranquios quizá sean similares al antecesor común de equinodermos y hemicordados; y bien puede ser que de tales brazos y tentáculos surgiera el sistema vascular acuífero de los equinodermos, que probablemente en su origen fue un dispositivo para capturar alimento. Es ciertamente difícil negar las estrechas relaciones entre hemicordados y equinodermos, y Hyman sitúa a los hemicordados cerca de la base de la línea equinoderma.

Procede también señalar una afinidad con los cordados, quizá no tan íntima como la existente con los equinodermos.

Sólo en los hemicordados y cordados se encuentran hendiduras faríngeas.

También el cordón nervioso dorsal del cuello de los hemicordados que es a veces hueco, es parecido a su equivalente en los cordados, y quizá las dos estructuras sean homólogas. Sin embargo, la falta de notocordio y las diferencias en la estructura general del cuerpo excluyen a los hemicordados del filo Chordata. Como ha sugerido Hyman, la misma línea de la cual derivan los hemicordados probablemente culminó en los cordados.

FILO POGONOPHORA (POGONOFOROS)

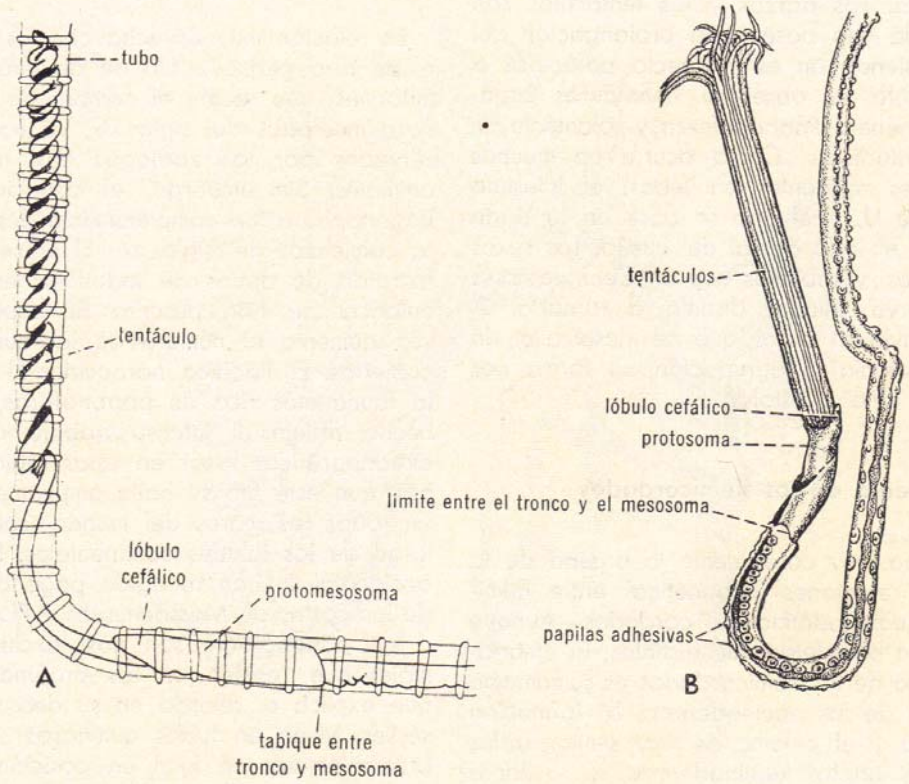
En relación muy estrecha con los hemicordados existe otro pequeño filo de deuterostomados vermiformes, que recibe el nombre de Pogonophora. Para mediados del siglo xix, ya habían sido observados por los zoólogos casi todos los filos animales. Sin embargo, el conocido hoy como Pogonophora fue completamente desconocido hasta comienzos del siglo xx. El primer ejemplar fue extraído de aguas de Indonesia en 1900; desde entonces se han descrito 80 especies y cada vez aumenta el número de las nuevamente descubiertas. El Pacífico noroccidental ha producido la fauna más rica de pogonóforos, y quizá este hecho refleje el intenso trabajo de los barcos oceanográficos rusos en estas regiones. Sabemos hoy que este filo se halla ampliamente distribuido en todos los mares del mundo, sobre todo a lo largo de los taludes continentales. En el Atlántico occidental se han recogido pogonóforos no lejos de las costas de Massachusetts y Florida (en 1965).

Los pogonóforos son casi exclusivamente animales que residen en las profundidades, hecho que explica el retardo en su descubrimiento. Son sésiles, viven en tubos quitinosos secretados que probablemente se fijan en posición erecta en el fondo del mar. Su longitud varía de 10 a 85 cm, siendo su cuerpo vermiforme y compuesto de las típicas divisiones de los deuterostomados. El protosoma y mesosoma, no siempre bien delimitados externamente, forman una sección anterior corta, y un tronco cilíndrico y largo comprende la mayor parte del cuerpo (fig. 20-7).

El rasgo característico del filo lo constituye la presencia de largos tentáculos situados en la parte inferior del protosoma. Según las especies, el número de tentáculos varía desde uno solo en espiral a más de 250 (fig. 20-7). Se caracterizan los tentáculos por ser portadores de pínulas diminutas que son prolongaciones de células epiteliales únicas. A lo largo de cada tentáculo corren series de cilios (fig. 20-7, *C*).

Por lo que se refiere a su estructura interna, se observa un compartimiento celómico en cada una de las divisiones corporales. El protoceloma se prolonga en el interior de los tentáculos, siendo apareado el celoma del mesosoma y el tronco. Se observa en estos animales un sistema vascular sanguíneo cerrado bien desarrollado, y cada tentáculo se halla provisto de dos vasos (fig. 20-7, *C*).

El carácter más notable de los pogonóforos es la falta completa de aparato digestivo. De hecho, los zoólogos que examinaron el primer ejemplar creyeron que faltaba una parte de su cuerpo. En ausencia de aparato digestivo, el modo de nutrición de estos animales es en verdad un enigma. Ivanov (1963) sugiere que los tentáculos probablemente asomen por la boca del tubo y se utilicen para capturar detritos orgánicos sus-



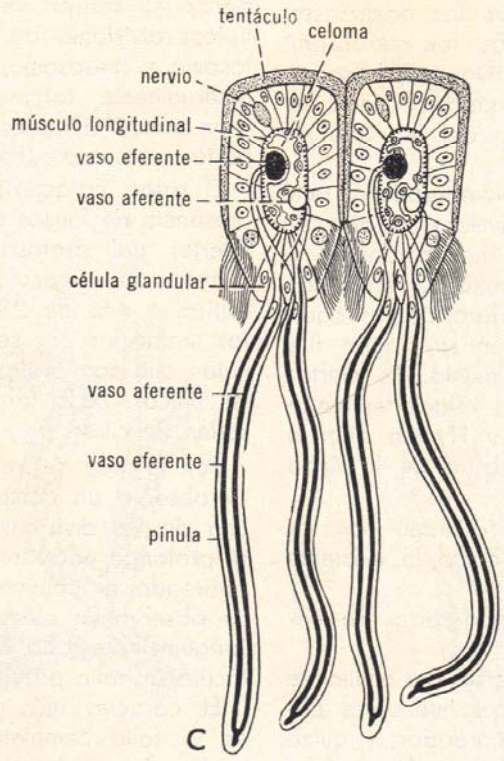


FIG. 20-7. Filo Pogonophora. *A*, Parte anterior de *Siboglinum*, pogonóforo con un solo tentáculo, en su tubo. (Según Caullery, tomado de Hyman.) *B*, Parte anterior de *Lamellisabella johanssoni*, pogonóforo con 18 tentáculos fusionados para formar un cilindro hueco. *C*, Corte transversal de dos tentáculos vecinos de *Lamellisabella*. (*B* y *C*, según Ivanov.)

pendidos en el agua circundante. Los tentáculos están dispuestos para formar un cilindro con las pínulas dirigidas hacia adentro. La formación del cilindro puede resultar de una disposición circular de tentáculos rectos o de una organización espiral de un solo tentáculo *(Siboglinum)* o de muchos tentáculos *(Spirobrachia)*. Los cilios dirigen agua desde el extremo anterior al posterior a lo largo del embudo siendo atrapadas las partículas alimenticias en las pínulas; se supone que dichas pínulas se hallan flanqueadas por células glandulares enzimáticas. Las partículas acumuladas podrían ser digeridas externamente y absorbidas en forma directa por el epitelio tentacular. Es probable que los tentáculos sean también centro principal para intercambio de gases.

Los pogonóforos son dioicos, y las dos gónadas cilíndricas se hallan situadas una a cada lado en el celoma del tronco. Los espermatozoos se diseminan como espermatóforos, pero se desconoce todavía el mecanismo de la fecundación. Los huevos en algunas especies por lo menos son incubados en el tubo, y los embriones recogidos con tubos han brindado alguna información respecto al desarrollo. Cabe señalar que el celoma se forma de la manera típica en los deuterostomados, muy similar a su desarrollo en los hemicordados. Se ha estudiado el desarrollo por observación de las etapas embrionarias tardías, pero todavía se desconoce el punto de maduración. No sabemos tampoco hasta qué grado la etapa de maduración consista en una larva nadadora.

FILO CHORDATA (CORDADOS)

Los cordados son sin duda el filo más amplio de deuterostomados, pero la mayor parte de los mismos son vertebrados y rebasan los límites impuestos a esta obra. Sin embargo, dos subfilos, Urochordata y Cephalochordata, carecen de columna vertebral, pero poseen las tres características distintivas de los cordados: en algún momento de su ciclo vital puede encontrarse en los mismos un notocordio, un cordón nervioso dorsal hueco, y hendiduras faríngeas. Como los cefalocordados *(Amphioxus)* inician todos los cursos de anatomía comparada de los vertebrados, no serán estudiados aquí. Sin embargo, los urocordados merecen cierta atención, pues los miembros de este grupo son menos conocidos, aunque se trate de animales marinos muy comunes.

Subfilo Urochordata

Los urocordados adultos, generalmente conocidos como tunicados, se parecen poco a otros cordados. La mayor parte de ellos tienen forma de barril y se fijan por uno de sus extremos al substrato. Solamente la etapa larvaria, que parece un renacuajo microscópico, posee características distintivas de los cordados. Los tunicados constan de tres clases: Ascidiacea, Thaliacea y Larvacea. Las ascidias poseen el mayor número de especies y los tunicados las más típicas y frecuentes. Las otras dos clases se hallan especializadas para existencia planctónica.

CLASE ASCIDIACEA

Estructura externa. Las ascidias, llamadas a menudo chisguetes marinos, son tunicados sésiles, e invertebrados marinos comunes en el mundo entero. En su mayor parte se encuentran en aguas litorales; se fijan a rocas, conchas, pilotes y cascos de barcos, o al lodo y la arena; algunas especies se han extraído de grandes profundidades.

Los cuerpos de las especies solitarias poseen forma esférica o cilíndrica (figs. 20-8, *A* y 20-9, *A*). Un extremo se fija al substrato, y en el opuesto destacan dos aberturas que pueden prolongarse como dos sifones separados. Cabe observar en las ascidias todos los matices de coloración, aunque los colores más frecuentes sean gris y verde; el tamaño varía desde el de un guisante a una gran patata, a la cual se parecen algunas especies. La denominada *Halocynthia pyriformis*, que se encuentra en la costa norte del cabo Cod, en el Atlántico, recibe el nombre de durazno marino debido a su semejanza con esta fruta en tamaño, forma, y coloración. A menudo, las ascidias se hallan cubiertas por otros organismos sésiles más pequeños que producen deformidad general de su cuerpo.

Las dos aberturas en el extremo libre del cuerpo son el sifón bucal y el sifón cloacal (atrial). Proporcionan estos sifones paso a las corrientes de agua a lo largo del animal. Basándose en la posición de los diversos órganos en el interior del cuerpo en la larva de nado libre, se sabe que el sifón bucal en el adulto que ha experimentado metamorfosis marca el extremo anterior del cuerpo. El sifón atrial indica el lado dorsal, y los órganos viscerales en el extremo adherido del cuerpo representan el extremo posterior morfológico del animal.

Pared corporal, atrio y faringe. El cuerpo de las ascidias se halla cubierto por una sola capa de células epiteliales, pero esta cubierta epidérmica no forma la superficie externa. Antes al contrario, el cuerpo en su totalidad se halla revestido de un manto especial (túnica) característica de casi todos los miembros del subfilo, y del cual deriva el nombre de *tunicados* (fig. 20-9, *A*). La túnica suele ser bastante gruesa, pero su consistencia unas veces es blanda y delicada, mientras otras es correosa y parecida a cartílago. La túnica de *Amarouciun stellatum*, llamado puerco de mar,

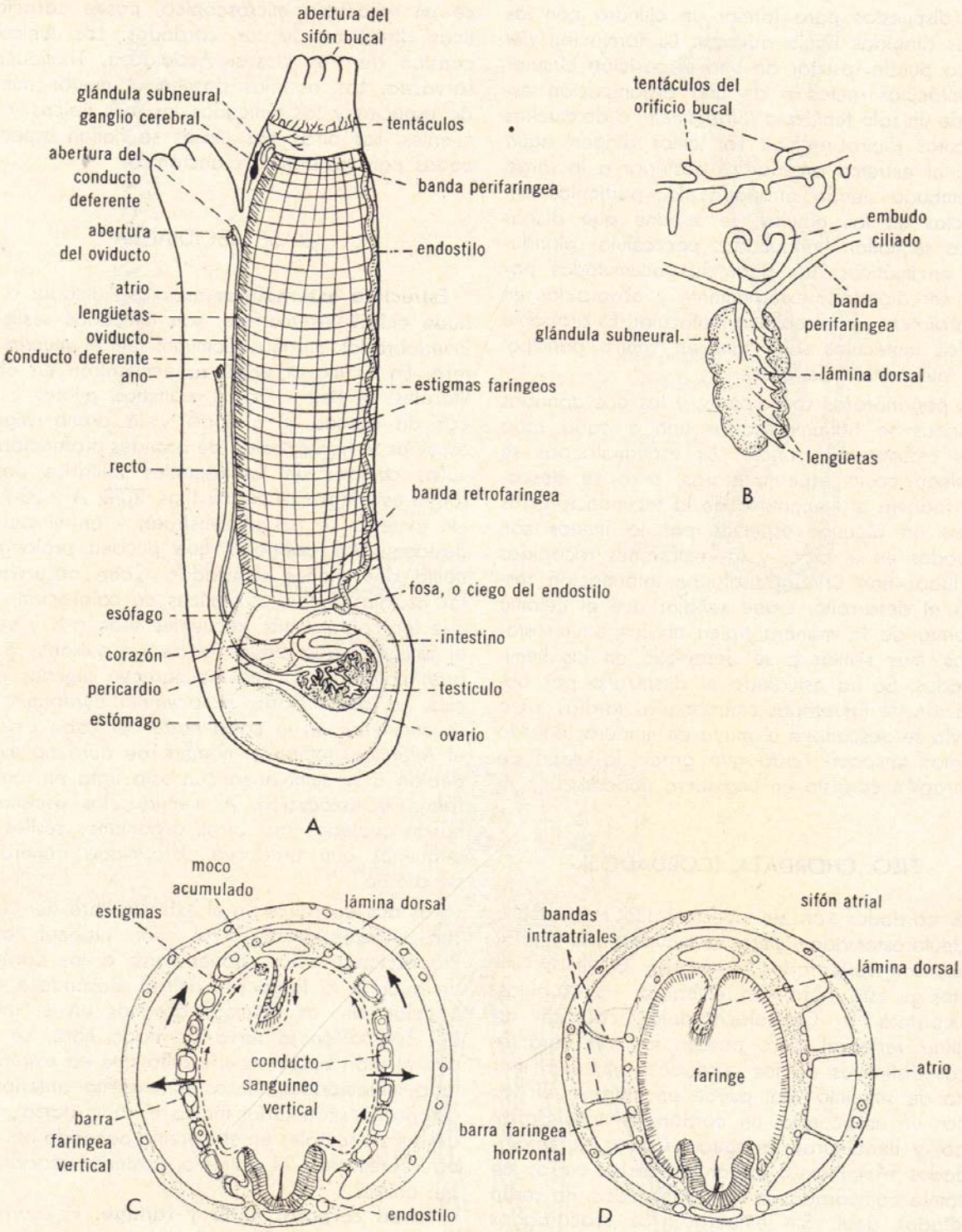


FIG. 20-8. *A*, Ascidia solitaria, *Ciona* (vista lateral). *B*, Glándula subneural y zona faríngea adyacente de *Ciona*. (*A* y *B*, según Bullough.) *C* y *D*, Región torácica de una ascidia (cortes transversales). *C*, A nivel de los estigmas. La línea de trazos indica película mucosa; la dirección de las pequeñas flechas indica el movimiento de la película de moco; las flechas grandes muestran la dirección del flujo de agua. *D*, A nivel de la barra faríngea horizontal entre los estigmas. (*C* y *D*, según Seeliger.)

tiene el aspecto y la textura de la carne salada de puerco. La túnica puede estar coloreada, mientras en otras ocasiones parece mármol o vidrio. No es raro que la túnica sea transparente, y en este caso la coloración del animal depende de los colores de los órganos internos.

Como dato curioso cabe señalar que el principal componente de la túnica es un tipo de celulosa llamado tunicina, si bien algunas especies carecen de esta substancia, o se encuentra en las mismas en cantidades pequeñísimas. Además de celulosa, posee también la túnica proteínas y compuestos inorgánicos, y en algunas especies se precipitan sales de calcio en forma de espículas definidas. Otro rasgo de carácter insólito en la túnica es la presencia de células amiboides que han emigrado del mesénquima corporal. Sin embargo, en algunas especies, como *Ciona*, la túnica posee vasos sanguíneos. Es precisamente por medio de la túnica que las ascidias se adhieren al substrato, por lo que en ocasiones aparece esta estructura rugosa o cubierta de papilas. A menudo se ramifican prolongaciones parecidas a raíces que reciben el nombre de estolones y que parten de la base del cuerpo, estando también cubiertas por la túnica (fig. 20-9, *A*).

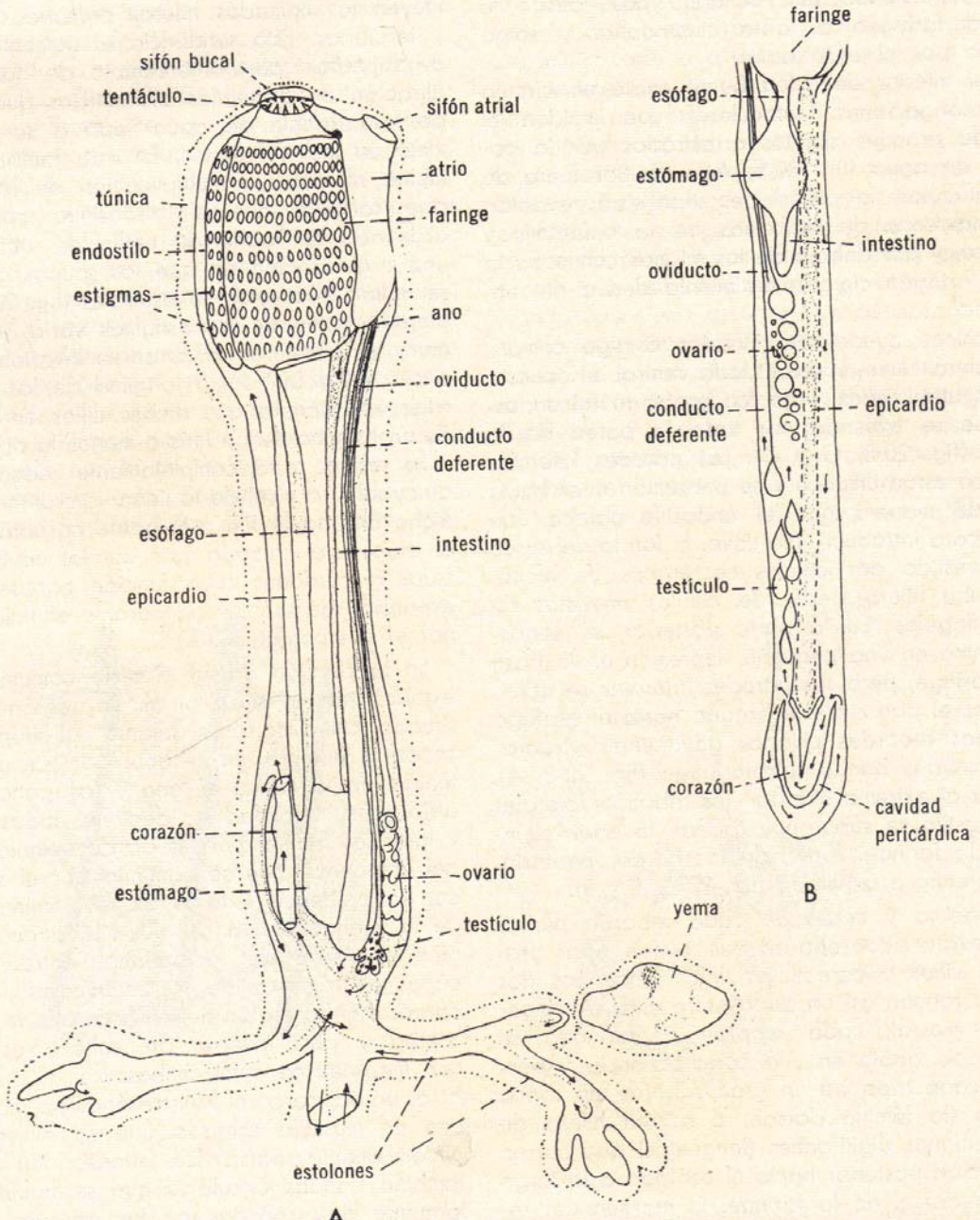


FIG. 20-9. A, *Clavelina*, ascidia con región abdominal larga. (Según Brien.) B, Región abdominal y posabdominal de *Sydnium*. (Según Berril, tomado de Brien.) Las flechas indican las vías de circulación de la sangre.

Dentro de la túnica, el cuerpo de las ascidias puede dividirse en tres regiones: una anterior o faríngea distal que posee la faringe, otra abdominal que incluye el aparato digestivo y demás órganos internos, y un posabdomen (fig. 20-9, *A*). Esta última región constituye la parte más basal del cuerpo y con frecuencia se confunde con la porción abdominal (fig. 20-8, *A*). Sin embargo, en algunas especies el posabdomen es tan largo como las regiones torácica y abdominal combinadas, y posee el corazón y los órganos reproductores (fig. 20-9, *B*).

El sifón bucal anterior se abre hacia adentro en una gran cámara faríngea. Las paredes de la faringe se hallan perforadas por pequeñas hendiduras, permitiendo que el agua pase desde la cavidad faríngea al atrio circundante y salga después por el sifón atrial.

En el interior del sifón bucal existe un círculo de prolongaciones tentaculares que impiden el paso de grandes objetos arrastrados por la corriente de agua (fig. 20-8, *A* y *B*). Por fuera de los tentáculos, la pared del sifón está revestida con una capa de envoltura de la epidermis y la túnica, y por debajo de los mismos comienza la pared faríngea cuyo revestimiento deriva del endodermo.

La faringe puede ser cilíndrica o algo comprimida lateralmente; sobre el lado ventral, el opuesto al sifón atrial, corre un surco profundo (el endostilo) que se extiende por toda la pared de la faringe (fig. 20-8, *C* y *D*). Las paredes laterales del surco están ciliadas y se proyectan unas hacia otras, de manera que el endostilo parece una ranura para introducir una llave. El fondo del surco está revestido por células secretorias de moco, y por una hilera media de células provistas de largos flagelos. En la parte posterior, el endostilo termina en una pequeña depresión en la base de la faringe, pero sus paredes laterales se continúan por el piso de este órgano hasta el esófago como dos rebordes ciliados adyacentes y paralelos llamados banda retrofaríngea (fig. 20-8, *A*). Al llegar al extremo anterior, los rebordes laterales del endostilo se separan y rodean la parte superior de la faringe, formando los bordes perifaríngeos derecho e izquierdo (fig. 20-8, *A* y *B*).

Por encima y cerca de cada reborde perifaríngeo existe otro reborde que puede estar provisto de cilios o carecer de los mismos. Los dos rebordes forman así un surco entre ellos. Al llegar al lado dorsal, cada reborde perifaríngeo se dirige hacia abajo en una corta distancia y después a cada lado de un gran reborde en forma de lomo (la lámina dorsal), o a una hilera de prolongaciones digitiformes (lengüetas) que corren en dirección posterior hacia el esófago a lo largo del lado dorsal de la faringe. El margen del reborde se incurva a la derecha y forma una canal a lo largo de aquel lado del borde (fig. 20-8).

Entre la lámina dorsal y el endostilo, las paredes laterales de la faringe están perforadas por hendiduras verticales llamadas estigmas (figs. 20-8, *A* y *C*, y 20-9, *A*). Los estigmas están dispuestos en hileras horizontales con barras también horizontales que separan hileras sucesivas, y otras verticales que sirven de separación a estigmas vecinos dentro de la misma fila. La estructura en su totalidad es por lo tanto muy parecida a una rejilla. Los estigmas están bordeados por cilios, llamados laterales, que se mueven hacia afuera al atrio, y crean la corriente de agua que pasa por la faringe. En forma típica existen muchos estigmas y en gran número de grupos la cantidad aumenta notablemente por subdivisión de las hileras de estigmas, que constituyen las llamadas hileras primarias secundarias y terciarias. Esta tendencia al aumento del área de superficie para intercambio de gases y para filtración de partículas alimenticias que proceden de la corriente de agua llega a su grado máximo en los molgúlidos. En esta familia, no solamente se observa multiplicación de los estigmas, sino también que el dispositivo perfectamente ordenado en forma de rejilla es substituido por una organización en que los grupos de estigmas se hallan dispuestos en espirales (fig. 20-10, *A*). Si bien la forma de los estigmas varía, la distancia entre las aberturas se conserva invariable, y viene a ser del doble de la longitud de los cilios laterales, de manera que dichos cilios en cada lado de un estigma llenan más o menos la abertura.

La faringe está completamente rodeada por el atrio, salvo a nivel de la línea ventral media donde dicho órgano se fija a la pared corporal. Además, el atrio está cruzado por bandas tisulares parecidas a cordones cuya función parece limitar la expansión de la cavidad durante el flujo de agua por el cuerpo (fig. 20-8, *D*).

En la porción dorsal el atrio comunica con el exterior por el sifón atrial. La región del atrio, situada inmediatamente delante del sifón, recibe a veces el nombre de cloaca, por vaciar su contenido en la misma el ano y los gonoductos. El atrio en su totalidad, es decir los lados faríngeos y laterales, se halla revestido de epitelio derivado del ectodermo que se continúa por el sifón atrial con la epidermis externa. El revestimiento interno de la faringe deriva así del endodermo y la cubierta externa del ectodermo; entre estas dos capas existe un tejido mesenquimatoso. La pared corporal en la región del atrio consta de una capa interna y otra externa de epitelio ectodérmico con mesénquima entre ambas.

La pared corporal de mesénquima posee bandas de músculo estriado que se extienden longitudinalmente hacia los sifones. Se observan también bandas circulares que se hallan particularmente desarrolladas en las paredes del sifón donde actúan como esfínteres. Los músculos de la pared corporal pueden producir contracción ge-

neral del cuerpo en grado limitado, lo que depende del grosor y rigidez de la túnica. Cuando se expone un animal a la marea baja, o se le saca del agua, las contracciones del cuerpo y los sifones hacen que el agua de la faringe y el atrio sea forzada y salga por los sifones en forma de chorros, de aquí el nombre de *chisguetes de mar*.

Nutrición. Las ascidias, como todos los tunicados, son alimentadores de filtro y extraen plancton de la corriente de agua que pasa por la faringe. Dicha corriente es producida por el movimiento de largos cilios situados en los bordes de los estigmas, filtrándose una enorme cantidad de agua a este nivel para obtener alimento. Un ejemplar de *Phallusia* que sólo tiene unos cuantos centímetros de longitud puede pasar por su cuerpo 173 litros de agua en 24 horas.

El endostilo es el centro principal de elaboración de moco. Los largos flagelos al parecer inmóviles del fondo de la canal probablemente desvían el moco a los lados derecho e izquierdo de la misma, y los cilios de sus labios la dirigen hacia las barras horizontales entre las hileras de estigmas (fig. 20-8, *D*). Los cilios frontales de las barras llevan el moco en forma de láminas continuas a través de la faringe hacia la lámina dorsal (fig. 20-8, *C*). Durante el curso del transporte por la faringe, el plancton suspendido en la corriente de agua pasa por los estigmas y queda atrapado en la película de moco; dicha película converge sobre la lámina dorsal e ingresa en la estría basal formada por la flexión de la lámina y las lengüetas de un lado. Sabemos, asimismo, que la función de las lengüetas ciliadas consiste también en enrollar el moco en cordones. Las bandas mucosas cargadas de alimento son llevadas entonces hacia abajo a la base de la faringe.

En el lado dorsal la base de la faringe posee la abertura esofágica, hacia la cual se dirigen la lámina dorsal y la banda retrofaríngea (procedentes del endostilo). La parte posfaríngea del aparato digestivo se halla situada en el abdomen y dispuesta en un asa en forma de **U** (figs. 20-8, *A* y 20-9, *A* y *B*). El esófago forma la rama descendente, el estómago ocupa la porción horizontal del asa, y al intestino corresponde la rama ascendente, que se abre en la región cloacal del atrio debajo del sifón atrial. Este plan básico puede modificarse en diversas formas; no es raro que el asa experimente torsión o que el intestino se enrolle en diferentes grados, pudiendo quedar el asa muy acortada o sumamente larga.

El esófago es un tubo estrecho de longitud variable, de paredes carentes de músculo, pero cuyo revestimiento interno es ciliado para el movimiento de partículas alimenticias. El estómago consiste en un agrandamiento del asa digestiva a nivel de la porción horizontal de la **U**, y generalmente posee un esfínter bien desarrollado en cada extremo. En cuanto a su estructura interna, el estómago está revestido de células secretorias y de absorción, y en muchas especies, como *Clavelina* y *Styela*, se observa una canal ciliada que se extiende por toda la superficie dorsal. En dos familias, Molgulidae y Cynthiadae, la pared del estómago posee excrecencias glandulares, que en conjunto reciben el nombre de "hígado", y que se abren por un número variable de poros en la luz del estómago. La

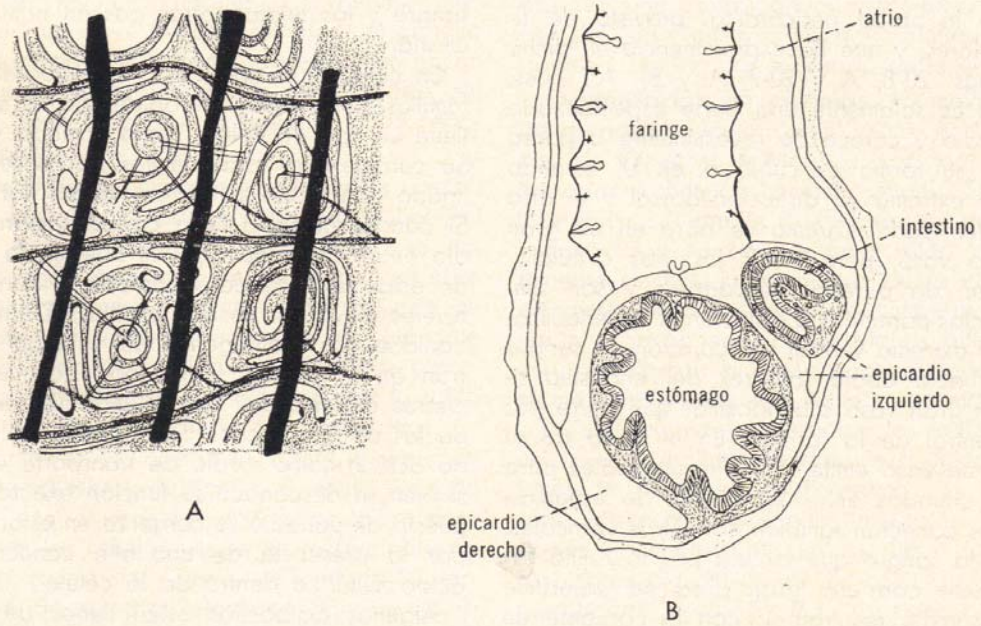


FIG. 20-10. *A*, Estigmas espirales de *Corella parallelogramma*. (Según de Selys Longchamps, tomado de Brien.) *B*, Región abdominal de *Ciona intestinalis*, en la que se aprecia el epicardio (corte longitudinal). (Según Damas, tomado de Brien.)

rama ascendente del aparato digestivo está formada por el intestino, un tubo delgado revestido de células secretorias de moco y de absorción. El extremo terminal del intestino experimenta modificación para convertirse en recto y se abre por medio del ano en la región cloacal del atrio.

La digestión es probablemente extracelular en el interior del estómago, el cual posee abundantes células secretorias. Si nos basamos en su histología, el intestino seguramente se halla involucrado en la absorción, y quizá sea centro importante de almacenamiento de glucógeno.

Epicardio, circulación y excreción. En relación con el asa digestiva de muchos tunicados, incluyendo *Clavelina* y *Ciona*, existe una estructura muy peculiar de significación y función desconocidas que recibe el nombre de epicardio. Consiste esta estructura en un tubo simple paralelo al asa digestiva (fig. 20-9, *A* y *B*), que nace de una evaginación doble de la base de la faringe a cada lado de la banda retrofaríngea, siendo por lo tanto de origen endodérmico. Distal a su origen a partir de la faringe, las dos evaginaciones se fusionan y se dirigen hacia abajo a un lado del asa digestiva. En *Ciona* ha desaparecido la porción distal no apareada, pero perduran los tubos basales derecho e izquierdo situados uno a cada lado del asa digestiva. Sin embargo, estos tubos están enormemente agrandados, y rodean el estómago, intestino, y otros órganos a modo de un celoma (fig. 20-10, *B*).

El sistema vascular sanguíneo de los tunicados es abierto, incluso el corazón, y notable por muchos aspectos. El corazón es un tubo corto situado en la cavidad pericárdica a nivel de la base del asa digestiva, característico por tratarse de un pliegue de la pared pericárdica, provisto de fibras musculares, y que hace prominencia en dicha cavidad (figs. 20-8, *A* y 20-9, *A* y *B*). Así pues, el corazón es solamente una parte especializada del pericardio y carece de revestimiento o pared verdadera; su forma es curva o en **U**, estando dirigido un extremo en dirección dorsal y el otro ventralmente. Cada extremo se abre en un gran conducto o vaso, pero todas las vías circulatorias carecen de paredes verdaderas y son simples conductos parecidos a senos en el mesénquima.

Desde el extremo ventral del corazón, la sangre se dirige hacia abajo (afuera) del endostilo siguiendo un gran vaso subendostilar que corre por el lado ventral de la faringe. En el curso de su trayecto, este vaso emite ramas transversales para las barras situadas entre las hileras de estigmas; estas ramas conectan también con otras verticales. Así, pues, la sangre que circula por la rejilla faríngea cuenta con una gran área de superficie para intercambio respiratorio con la corriente de agua que pasa por la faringe.

En la porción dorsal, la red de conductos faríngeos drena en un vaso longitudinal (seno dorsal medio) que corre por debajo de la lámina dorsal de la faringe. Al llegar al abdomen, el seno dorsal medio se divide en muchas pequeñas ramas que riegan el asa digestiva y otros órganos viscerales. Estos órganos finalmente drenan en un seno abdominal dorsal, que conduce al extremo dorsal del corazón. En aquellas ascidias, como *Cioma*, en las cuales la túnica se halla provista de vasos sanguíneos, de cada uno de los dos conductos principales que conducen al corazón nace un vaso para la concha, y ambos vasos penetran entonces en la misma por el lado ventral posterior del animal.

Uno de los caracteres más interesantes del sistema circulatorio de los tunicados es la inversión periódica de la dirección del flujo sanguíneo. Durante un tiempo, el corazón bombea la sangre de su extremo dorsal al seno abdominal dorsal, y ésta ingresa en el corazón siguiendo el camino del seno subendostilar. Después de un corto periodo de reposo, se invierte la dirección de la contracción, y la sangre es bombeada en dirección opuesta. El latido del corazón probablemente sea neurógeno, pero no sometido a control directo del ganglio dorsal (cerebro). Según Skramlik (1930), existen sendos centros de excitación en cada extremo del corazón, saliendo de los mismos las ondas contráctiles de iniciación sobre el corazón que parten de la localización de dichos centros, los cuales alternan en dominio.

La sangre de los tunicados no es menos interesante que otras partes de su sistema vascular. El plasma, ligeramente hipertónico con relación al agua del mar, posee numerosos amibocitos (o linfocitos), de los que se han descrito buen número de tipos. Algunos emigran activamente entre la sangre y los tejidos, otros poseen actividad fagocitaria.

En ciertas ascidias, como las integrantes de las familias Ascidiidae y Perophoridae, la sangre contiene un tipo de célula verde llamada vanadocito. Se caracterizan estas células por poseer vanadio ligado con ácido sulfúrico y quizá con proteínas. Si consideramos la baja concentración del vanadio en el agua de mar, es notable la capacidad de estas ascidias para captarlo y concentrarlo a niveles elevados. En dos familias, Clonidae y Diazonidae, los cromógenos de vanadio se encuentran en el plasma sanguíneo y concentrados en ciertas regiones del cuerpo más que en el interior de las células. Dichos cromógenos en las ascidias no actúan como medio de transporte de oxígeno, si bien se desconoce su función exacta. Este compuesto de vanadio se conserva en estado reducido por la presencia de una alta concentración de ácido sulfúrico dentro de la célula.

Algunos amibocitos están llenos de cristales o de pigmento amarillo, rosado, rojo, blanco, negro, o azul; estas células constituyen el sistema excretor de las ascidias. Después de acumular produc-

tos de desecho en el curso de la circulación, las células cargadas en la mayor parte de los tunicados tienden a fijarse en ciertas regiones del cuerpo, sobre todo en el asa digestiva y gónadas, donde forman una cubierta difusa sobre las paredes externas de los órganos. Dentro de esta red de células fijas, se producen vesículas que poseen acumulaciones de ácido úrico. El depósito de células excretorias comienza en la etapa larvaria, se acelera durante la metamorfosis, y en el curso de la vida del animal aumenta constantemente en grosor y densidad. El metabolismo de las purinas da origen a ácido úrico. El amoniaco es producido, como en otros animales marinos, a partir del metabolismo proteínico y se elimina en el agua del mar pasando por la faringe.

En todos los tunicados existe otra red de vesículas y túbulos (glándulas pilóricas) sobre la pared externa del intestino. Esta red drena en el extremo anterior del estómago por vía de uno o más conductos colectores. Aunque las glándulas excretorias se encuentran en la misma región que las vesículas excretorias, según Azema (1937) son completamente distintas. Los productos de las glándulas pilóricas, según dicho autor, son calcáreos y probablemente de naturaleza excretoria.

Sistema nervioso. El sistema nervioso de estos animales es relativamente sencillo y consta de un ganglio cerebral esférico o cilíndrico, llamado también "cerebro", situado en el mesénquima de la pared corporal entre los dos sifones (fig. 20-8, *A*). Cuando el ganglio es cilíndrico u ovoideo, como generalmente ocurre, un extremo se halla dirigido hacia un sifón y el otro hacia el sifón opuesto. De cada extremo del ganglio parte un número variable de nervios mixtos, y en algunas especies hay también nervios laterales. Los nervios que tienen su origen en el extremo anterior del ganglio están destinados al sifón bucal; aquellos que nacen del extremo posterior inervan la mayor parte del cuerpo, el sifón atrial, las branquias, y los órganos viscerales.

Debajo del ganglio cerebral se halla un cuerpo glandular llamado glándula neural o subneural (fig. 20-8, *A* y *B*). La luz de la glándula se extiende hacia adelante como un conducto y se abre en la faringe por medio de un embudo ciliado de gran tamaño. En la parte posterior, la glándula se continúa como un cordón de tejido que representa el cordón nervioso larvario y es por lo tanto homólogo del tubo neural de otros cordados.

Experimentos en los que se incluye la extirpación del ganglio cerebral indican que dicho ganglio no es un centro especialmente importante para el control de los reflejos vitales en la fisiología de las ascidias. La especie *Ciona*, después de la descerebración queda completamente fláccida, pero transcurridas 24 horas de recuperación se normalizan todas las funciones, aunque las contracciones corporales sean algo más lentas.

No existen en las ascidias órganos especiales de los sentidos, pero sí abundan las células sensoriales en las superficies externa e interna de los sifones, sobre los tentáculos bucales, y en el atrio. Las células táctiles y probablemente los quimiorreceptores se incluyen entre las células sensoriales y es muy probable que desempeñen un papel en el control de la corriente de agua que pasa por la faringe. En buen número de especies se ha observado en forma reiterada la presencia de células cilíndricas que poseen copas pigmentarias con penachos distales de cilios, pero todavía no se justifica dar a estas estructuras el nombre de ojos.

Reproducción. Con pocas excepciones, los tunicados son hermafroditas. Se observa casi siempre un solo testículo, y un solo ovario situados en estrecha asociación con el asa digestiva (figuras 20-8, *A* y 20-9, *A* y *B*). El ovario se encuentra localizado en forma típica encima del estómago y es un cuerpo sacular con dos engrosamientos ventrolaterales parecidos a bandas. Estas bandas son las áreas germinales de los ovarios, y los huevos en desarrollo se desvían de la pared del ovario hacia afuera para formar folículos. Una vez maduros, los huevos son llevados en un oviducto que corre paralelo al intestino y desemboca en la cloaca delante del ano.

El testículo situado debajo del ovario está compuesto de un racimo de pequeños sacos que se abren en un conducto espermático, el cual corre paralelo al oviducto y desemboca en la cloaca.

En unas cuantas familias, que incluyen *Molgula* y *Styela*, las gónadas son dobles, encontrándose un ovario y un testículo en la pared corporal derecha de la región branquial; por otra parte, se observa una serie gonadal izquierda en el interior del asa digestiva. Los gonoductos son también dobles y vacían por separado en la cloaca.

Organización en colonias. La mayor parte de las grandes ascidias, como *Styela*, *Ascidia*, y especies de *Clavelina* y *Molgula*, son formas solitarias llamadas a menudo ascidias simples. Sin embargo, hay muchas especies coloniales o compuestas. La organización en colonia ha surgido independientemente muchas veces dentro de la clase, produciéndose buen número de diferentes tipos de colonia. En general, los individuos que componen una colonia son muy pequeños, aunque la colonia misma puede alcanzar tamaño considerable.

En las colonias más simples, los individuos como unidades se hallan aislados, pero unidos por estolones. Por ejemplo, en *Perophora*, la colonia parece una enredadera con un estolón largo, ramificado, y rastrero al cual se fijan los individuos globulares (fig. 20-11, *A*). En otras de estas formas compuestas, como algunas especies de *Clavelina* y *Molgula*, los estolones son cortos, y los individuos se hallan unidos, formando grupos parecidos a penachos.

DEL VALLE
División de Bibliotecas

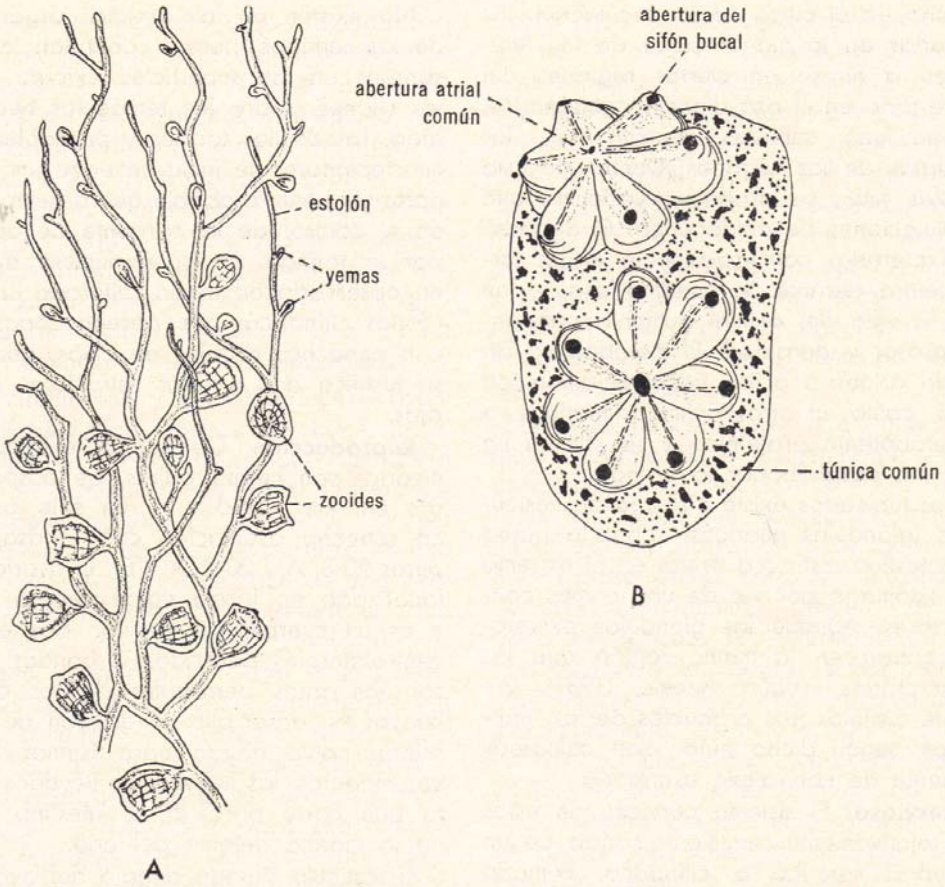


FIG. 20-11. *A*, Colonia de *Perophora viridis*, (Según Miner.) *B*, *Botryllus schlosseri*, ascidia compuesta. (Según Milne-Edwards, tomado de Yonge.)

Se observa una asociación más íntima en ciertas ascidias, como *Clavelina phlegrea*, en la cual no solamente los estolones sino también las partes basales de los cuerpos están unidos a otros individuos formando una túnica común.

En la mayor parte de las familias coloniales especializadas, todos los individuos que componen la colonia se hallan completamente enclavados en una túnica común. Casi siempre se observa una disposición muy regular de los individuos dentro de la concha. *Botryllus* forma colonias planas incrustadas, en las cuales los miembros están organizados siguiendo un patrón en forma de estrella (fig. 20-11, *B*). Los sifones bucales de cada miembro comunican separadamente con el exterior, pero los atrios desembocan en una cámara cloacal común, que tiene una abertura central en la parte media de la colonia. Los individuos del grupo *Botryllus* tienen solamente unos pocos milímetros de diámetro, pero como una sola túnica puede contener gran número de racimos en forma de estrella, la colonia en su totalidad puede alcanzar de 12 a 15 cm de diámetro.

En otras ascidias compuestas se observan configuraciones análogas. En *Cyathocormus*, la colonia tiene forma de copa con una fijación de tipo de tallo al substrato y una gran cloaca común (fig. 20-12, *A*). Los individuos están orientados horizontalmente con los sifones bucales situados en la superficie externa de los sifones atriales en comunicación con la cloaca común. En *Coelocormus* la pared de la copa se halla doblada por un plegamiento, de manera que cada pared de la misma posee dos capas de individuos (fig. 20-12, *B*). Los sifones bucales de una capa comunican con el exterior y los de la otra se abren al interior. Entre las dos paredes, el atrio desemboca en un canal cloacal interno con una abertura única de salida en el fondo de la copa.

Reproducción asexual. En las colonias de ascidias están sumamente desarrolladas la regeneración y la reproducción asexual, fenómeno que no se observa en las familias Cionidae y Ascidiidae. La reproducción asexual tiene lugar por medio de gemación, pero es compleja y enormemente variable. De hecho, Brien (1948) sostiene que las ascidias muestran el mayor grado de variación en la gemación asexual entre todos los grupos de metazoarios.

La yema del tunicado recibe el nombre de blastozoide y se origina en diferentes partes del cuerpo en los diversos grupos de ascidias. Con la variación del sitio de formación de la yema, existe una variación correspondiente en los teji-

dos germinales incluidos en el interior de dicha yema. El tipo más primitivo de gemación se observa en *Clavelina*, y otras formas en las cuales las yemas nacen a partir del estolón (fig. 20-9, *A*). La yema aparece en principio como una tumefacción del estolón lleno de material alimenticio de reserva y puede no desarrollarse hasta que dicho estolón se desintegra alejándose del progenitor, o bien que este último degenere. En *Clavelina* y otros miembros de esta familia, la epidermis y el mesénquima incluyen los tejidos germinales de semejantes yemas estoloníferas.

En la familia colonial Polyclinidae, que posee un posabdomen largo portador de una prolongación del epicardio y de un cordón de tejido derivado de las gónadas, el posabdomen se fragmenta en el interior de la túnica como una ristra de salchichas (fig. 20-13, *A*). Cada fragmento se convierte en una yema con la epidermis, cordón genital, y tejido epicárdico actuando como tejidos germinales. Los blastozoides se reorganizan en la base de la vieja túnica para formar una nueva colonia.

La gemación en *Diazona* y otros miembros de la misma familia se produce en la región abdominal. El tórax degenera, y el abdomen se divide en yemas, comenzando por la parte anterior y progresando hacia la posterior. Los tejidos germinales en este caso son epidermis, epicardio, y partes del asa digestiva.

En cierto número de familias, la gemación es precoz y comienza en la etapa larvaria. Por ejemplo en Didemnidae, pocas horas después de la sedimentación de la larva, se forman dos yemas en la región abdominal (fig. 20-13, *B* y *C*). Estas dos yemas se fusionan, formando una la mitad torácica y la otra la mitad abdominal del nuevo individuo. En la familia Botryllidae, caracterizada por sus colonias en forma de estrellas descritas anteriormente, se desarrolla una sola yema sobre la larva. Después de la fijación, la larva muere, y surge la yema como miembro inicial de la colonia. El tipo en forma de estrella de la colonia adulta depende de gemación secundaria geométrica.

Embriogenia. Es precisamente en la embriogenia y en la etapa larvaria de los tunicados que se ponen de manifiesto más claramente las afinidades de esta clase con los cordados. Las especies solitarias suelen tener huevos pequeños con escaso vitelo. Los huevos son depositados a partir del sifón atrial, y se desarrollan en el agua del mar. Los huevos de tales especies ovíparas se hallan frecuentemente rodeados por membranas especiales que actúan como dispositivos de flotación. Los huevos de las especies coloniales son típicamente más ricos en vitelo y generalmente incuban en el atrio, el cual a veces posee bolsas especiales incubadoras. La maduración puede producirse en etapa larvaria, y entonces la larva abandona al

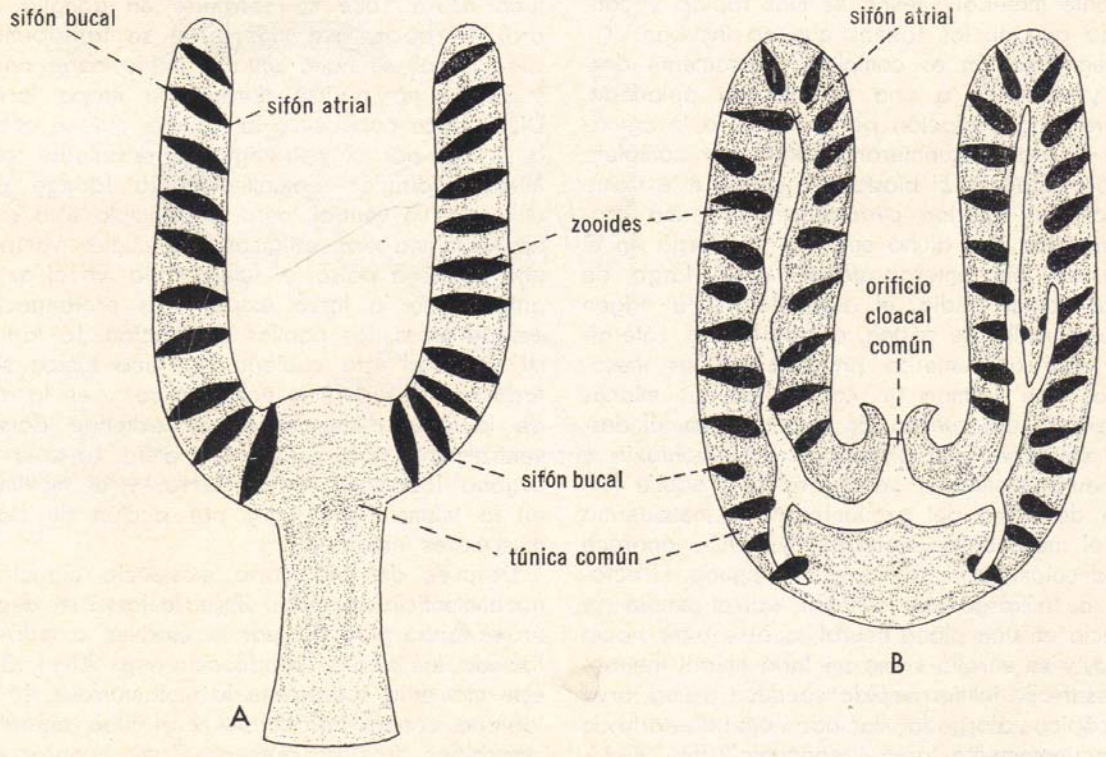


FIG. 20-12. A y B, Cortes esquemáticos de colonias de ascidias. *A*, *Cyathocormus*. *B*, *Coelocormus*. (Según Okada, tomado de Brien.)

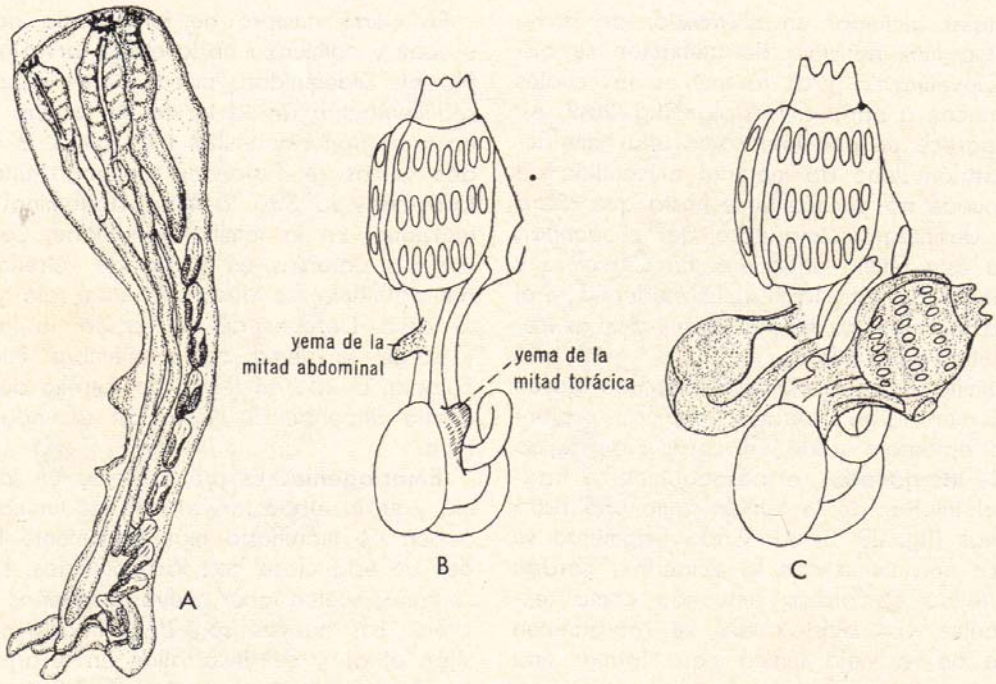


FIG. 20-13. A, Gemación en el policlínido colonial *Circinalium concrescens*. El largo posabdomen aparece seccionado en dos yemas en el interior de la túnica común de la colonia. (Según Brien). *B* y *C*, Gemación en Didemnidae. *B*, Adviértase la formación de dos yemas en la región abdominal del cuerpo del progenitor. *C*, Yemas fusionadas, de las cuales, una, forma la mitad abdominal del nuevo individuo y la otra la mitad torácica. (Según Salfi, tomado de Brien).

progenitor; o el curso total del desarrollo tiene lugar en el interior de la cavidad atrial. En general, el desarrollo en las especies que incuban con abundante material vitelino es más rápido y condensado que en las formas que no incuban.

La segmentación es completa, ligeramente desigual, y conduce a una celoblástula aplanada. Se logra la gastrulación por epibolia e invaginación, y el gran arquenteron oblitera por completo al viejo blastocele. El blastoporo marca el extremo posterior del embrión cerrándose en forma gradual, mientras que dicho embrión se alarga en el sentido del eje anteroposterior. A lo largo de la línea dorsal media, el arquenteron da origen a un bastoncillo de sostén, el notocordio. Lateralmente, este arquenteron prolifera células mesodérmicas que forman un cordón de las mismas a cada lado del cuerpo. En este aspecto, el desarrollo se desvía del observado en *Amphioxus* y otros deuterostomados, ya que no se produce formación de bolsa del arquenteron. El mesodermo forma el mesénquima corporal, y nunca aparece cavidad celómica ni segmentación alguna. El ectodermo a lo largo de la línea dorsal media se diferencia en una placa neural, que se sume hacia adentro, y se enrolla como un tubo neural interno.

El desarrollo ininterrumpido conduce a una larva microscópica alargada llamada apendicularia o más frecuentemente larva "renacuajo" (fig. 20-14, *A*). Una cola perfectamente definida representa la mitad posterior de la larva que posee el notocordio y el tubo neural. En la porción dorsal, la mitad anterior de la larva posee una copa pigmentaria, un estatocisto, y el extremo dilatado del tubo neural, que se convierte en ganglio cerebral. La boca, que más tarde se transforma en sifón bucal, se halla situada en la parte anterior y puede no abrirse durante la etapa larvaria. Dicha boca conduce a la faringe, que se continúa a su vez por un asa digestiva enrollada con un intestino dirigido dorsalmente. La faringe posee un endostilo ventral, pero al principio sólo existen en la misma dos estigmas, los cuales vacían en una pequeña bolsa, el futuro atrio. En el extremo anterior de la larva existen tres prolongaciones ectodérmicas, las papilas de fijación. La larva en su totalidad está cubierta por una túnica secretada por la superficie ectodérmica, y en la región de la cola dicha túnica se extiende dorsal y ventralmente para formar una aleta. La cola es el órgano locomotor de la larva, y el movimiento en la misma tiene lugar por acción de bandas musculares especiales.

Después de una corta existencia planctónica, no alimenticia, de nado libre, la larva se deposita en el fondo y se fija por su extremo anterior, utilizando las papilas de fijación (fig. 20-14, *B*). En este momento sobreviene la metamorfosis. La cola larvaria con el notocordio y el tubo neural son resorbidos y desaparecen. Como consecuencia del rápido crecimiento de la región del mentón, el área entre las papilas adhesivas y la boca, el

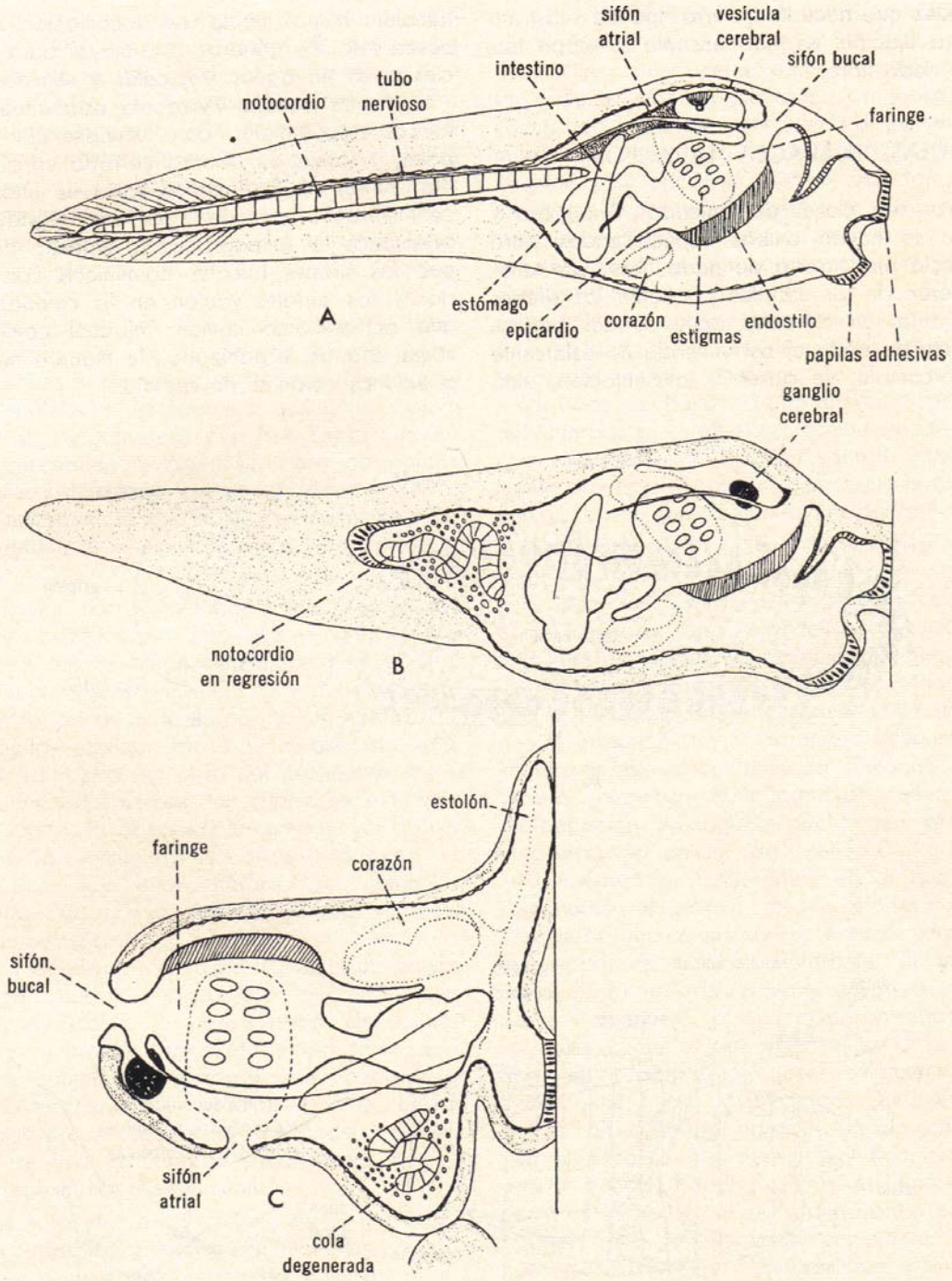


FIG. 20-14. Metamorfosis en *Clavelina*. A, "Larva renacuajo" de nado libre. B, Fijación de la larva y comienzo de la metamorfosis. C, Cría individual en etapa final de metamorfosis. Nótese la nueva posición de los sifones. (Modificado según Seeliger, tomado de Brien.)

cuerpo en su totalidad gira 180 grados. La boca, o sifón bucal, es llevada hacia atrás para desembocar en el extremo opuesto al de la fijación, y todos los demás órganos internos giran de la misma manera. El número de estigmas aumenta rápidamente; el atrio se dilata en forma notable y toma contacto con el extremo del intestino, o ano. Los sifones se tornan funcionales, y la larva después de experimentar metamorfosis se convierte en cría de ascidia (fig. 20-14, *C*).

Se ha observado tendencia a la pérdida de etapa larvaria de nado libre entre aquellos tunicados que habitan en fondos de arena y lodo. La pérdida guarda relación indudable con el hecho de que en tales especies no constituye problema conseguir un substrato adecuado. Para

las especies que necesitan cierto tipo de substrato firme para fijación, es indispensable la etapa larvaria de nado libre.

CLASE THALIACEA (TALIACEOS)

Las otras dos clases de tunicados, Thaliacea y Larvacea, se hallan ambas especializadas para la existencia planctónica de nado libre. Los taliáceos difieren de las ascidias por tener los sifones bucal y atrial en extremos opuestos del cuerpo. La corriente de agua es así utilizada no solamente para intercambio de gases y alimentación, sino también como medio de locomoción. La clase posee sólo seis géneros, y la mayor parte de especies viven en aguas tropicales y semitropicales.

La forma tropical *Pyrosoma* está integrada por taliáceos coloniales con luminiscencia de gran brillo, y forma de cilindro cerrado en un extremo (fig. 20-15, *A*). Su longitud varía de unos cuantos centímetros a más de 2 m. Los individuos están orientados en la pared de la colonia, de manera que los sifones bucales comunican con el exterior y los atriales vacían en la cavidad central, que actúa como cámara cloacal común. *Pyrosoma* está así organizado de manera muy similar a algunas colonias de ascidias.

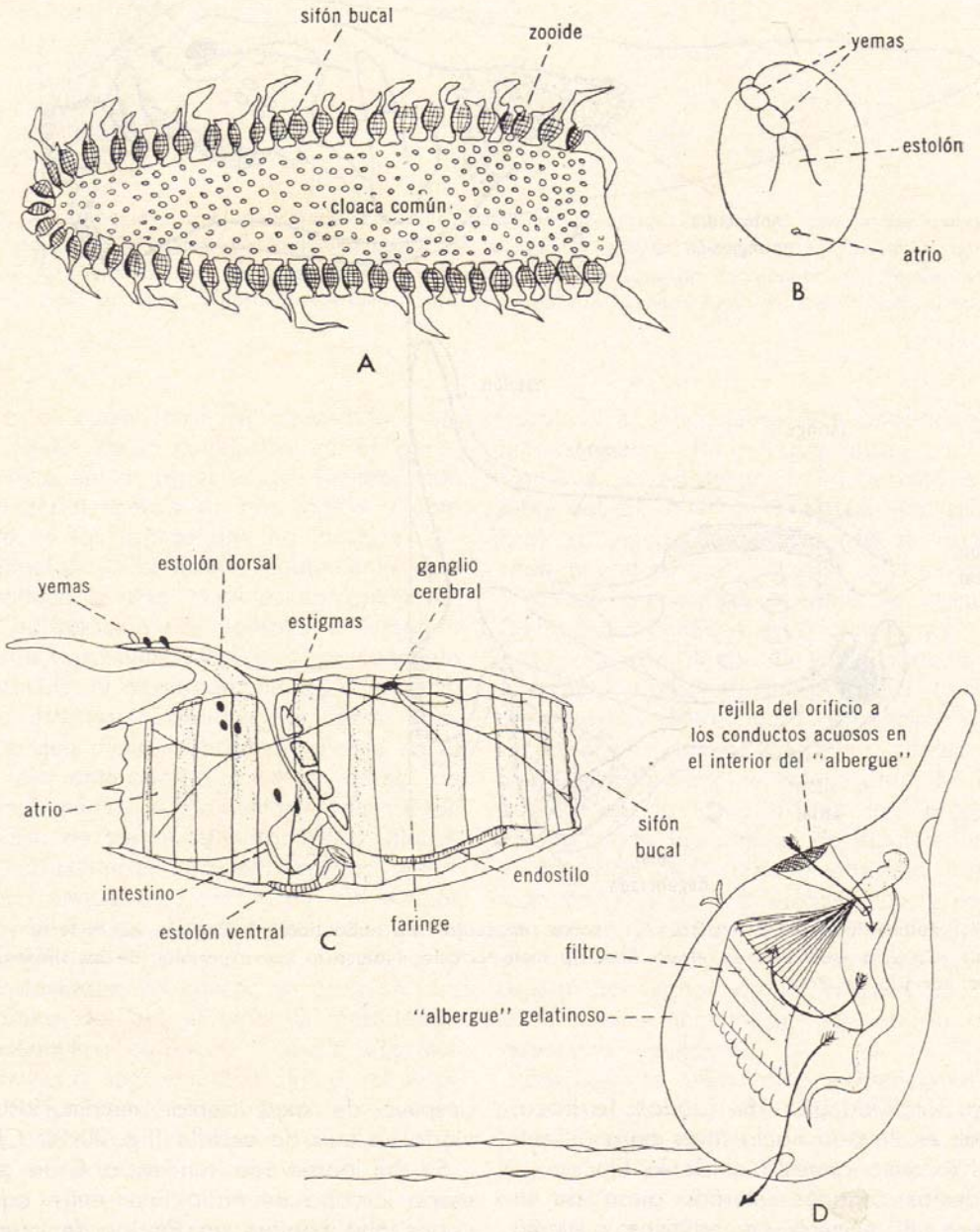


FIG. 20-15. *A*, Colonia del taliáceo, *Pyrosoma* (corte longitudinal). (Según Grobben, tomado de Brien.) *B*, Oozoide de *Pyrosoma* con estolón y yemas. (Según Borradaile y otros.) *C*, Oozoide del taliáceo solitario, *Doliolum*. (Modificado según Uljanin y Barrois, según Borradaile y otros.) *D*, *Oikopleura albicans*, un larváceo. (Según Borradaile.)

Salpa y *Doliolum* son taliáceos solitarios que viven en el Atlántico septentrional. El cuerpo en ambos tiene forma de barril, sobre todo en *Doliolum* (fig. 20-15, *C*). Bandas musculares circulares, completas en *Doliolum* e incompletas en *Salpa*, producen contracciones de la pared corporal que dirigen el agua hacia la cavidad atrial. *Salpa* se caracteriza especialmente por tener dos hendiduras branquiales solamente, que son tan enormes que virtualmente no existen paredes laterales de la faringe.

Los ciclos vitales de todos los taliáceos implican gemación asexual. Como las etapas reproductoras sexuales derivan como yemas (blastozooides) de individuos formados a partir del huevo (oozooides), se considera con frecuencia que los taliáceos presentan metagénesis, pero no parece haber más justificación para considerar a estos animales metagénicos que la que actualmente existe para atribuir el mismo carácter a los celentéreos hidroides.

En *Pyrosoma* no existe larva; cada miembro de la colonia produce un solo huevo vitelino que experimenta segmentación meroblástica en el atrio del progenitor. El embrión tardío (oozooide) produce cuatro yemas a lo largo de un estolón, el cual se halla enrollado en torno al oozooide (fig. 20-15, *B*). La rotura del atrio del progenitor libera el oozooide y las yemas, las cuales se sumergen hasta el fondo. El oozooide degenera, y las cuatro yemas primordiales, ya organizadas en un anillo, forman una nueva colonia por gemación secundaria. Esta nueva colonia adopta entonces existencia pelágica.

Como *Pyrosoma*, los sálpidos solitarios producen un solo huevo que se desarrolla en el progenitor, adherido a la pared atrial, de la que obtiene su nutrición. No existe etapa larvaria, y cuando se completa el desarrollo, el oozooide se libera del progenitor y nada libremente. En un estolón rastrero se desarrolla una cadena de yemas que al final se separan para formar adultos que se reproducen sexualmente.

El ciclo vital de los doliólidos es el más complejo de todos los taliáceos. En *Doliolum* se producen tres huevos por progenitor, que son depositados en el agua del mar, donde cada uno se desarrolla en forma de larva portadora de cola. La larva experimenta metamorfosis convirtiéndose en oozooide adulto, provisto de un estolón sobre el cual se forman yemas (fig. 20-15, *C*). Estas yemas o brotes, llamadas preyemas, dan lugar a varias generaciones de yemas altamente especializadas, todas las cuales se fijan al oozooide progenitor.

Por último, se forman yemas que se convierten en adultos que se reproducen sexualmente. Estos se desprenden y se alejan nadando. El oozooide adulto y el blastozooide sexual difieren solamente en pequeños detalles estructurales.

CLASE LARVACEA (LARVACEOS)

La última clase, Larvacea, o Appendicularia, es sin duda la más especializada de todos los tunicados. Se trata de animales transparentes diminutos que tienen sólo unos pocos milímetros de longitud y se encuentran en el plancton de todos los mares del mundo. Recibe esta clase el nombre de Larvacea porque los adultos que la integran son neoténicos y han conservado algunas de las características larvarias (fig. 20-15, *D*). Poseen estos animales cola, y el cuerpo recuerda algo al de una larva renacuajo de ascidia típica doblada en ángulo recto o en forma de **U**.

La boca se halla situada en la parte anterior del cuerpo, y el intestino comunica directamente con el exterior en el lado ventral. Poseen solamente dos hendiduras faríngeas, una a cada lado, que se abren directamente al exterior.

El "albergue" en el cual se encierra el cuerpo o al cual se fija constituye un rasgo característico de la clase Larvacea. No poseen los larváceos túnica celulosa, pero el epitelio superficial secreta una substancia gelatinosa delicada que envuelve completamente el cuerpo en los tres géneros, *Oikopleura*, *Appendicularia*, y *Kowalevskia*. En *Fritillaria*, el animal se halla fuera del "albergue", pero se fija debajo del mismo. En *Oikopleura*, la envoltura gelatinosa tiene forma de huevo con una prolongación puntiaguda mucho más grande que el cuerpo del animal (fig. 20-15, *D*).

El interior del "albergue", en el que se halla suspendido el animal, posee cierto número de cavidades intercomunicadas, además de un orificio incurrente y otro excurrente. El movimiento de la cola crea una corriente de agua que circula por el "albergue". El orificio de entrada del agua se halla cubierto por una rejilla o pantalla de fibras finas que dejan pasar solamente las partículas más finas de plancton. Durante su paso por el "albergue", el agua es filtrada una segunda vez al pasar por una red muy fina; después de esta segunda filtración llega el plancton a la parte anterior del cuerpo, donde entra en la boca con el agua y es filtrado por última vez a su paso por la faringe. Estos animales cambian continuamente el "albergue", substituyéndolo por uno nuevo, y según Fol (1872), en *Oikopleura* un solo albergue no dura más de tres horas, debido probablemente a la obstrucción de los filtros.

En los miembros de la clase Larvacea solamente se observa reproducción sexual. El desarrollo conduce a una larva renacuajo de nado libre que experimenta metamorfosis sin sedimentar.

Filogenia de los urocordados

Los tunicados indudablemente se desviaron muy pronto de la línea cordada de evolución. La

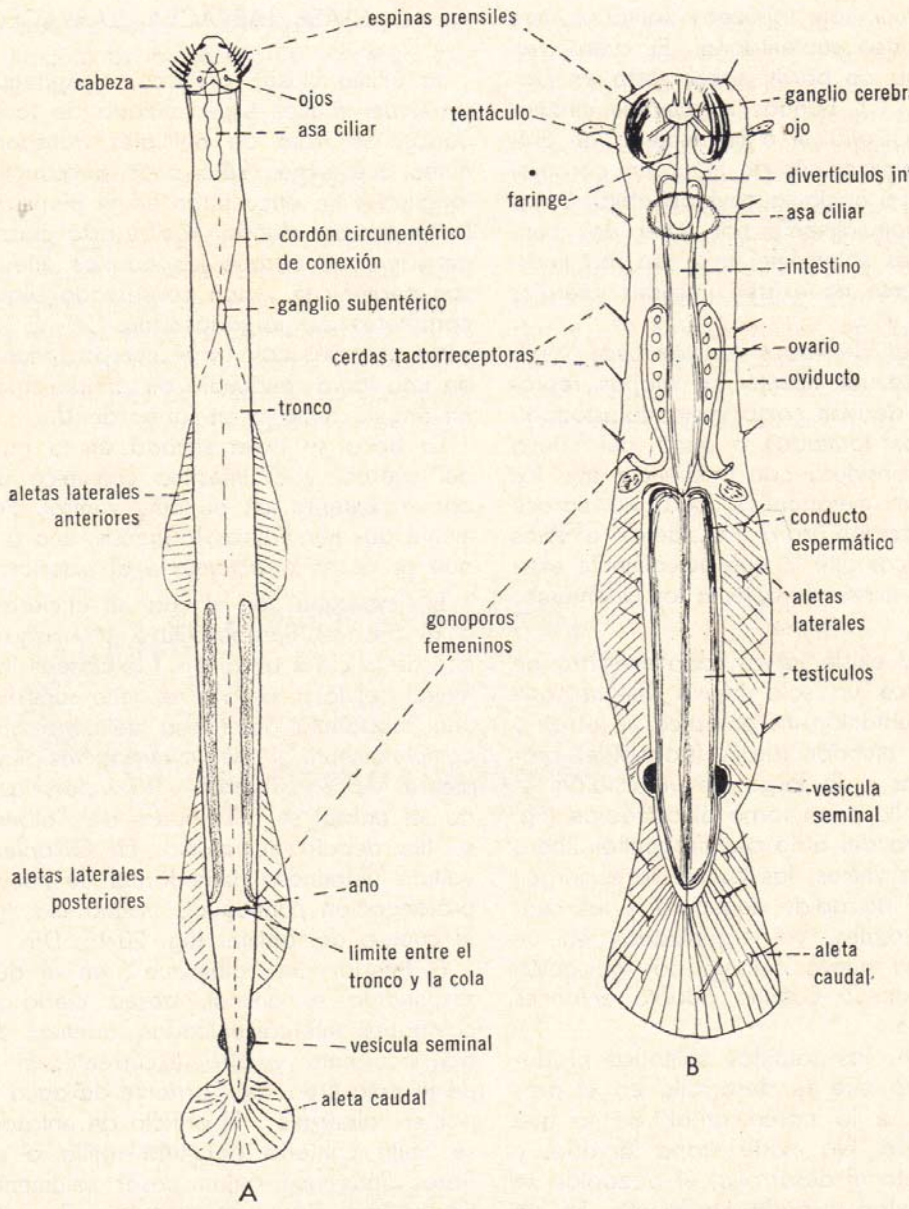


FIG. 20-16. Filo Chaetognatha. A, *Sagitta elegans* (vista ventral). (Según Ritter-Zahony, tomado de Hyman.) B, *Spadella* (vista dorsal). (Según Hertwig, tomado de Hyman.)

mayor parte de sus características de adulto guardan relación con un modo de existencia sésil, pero difieren en dos aspectos básicos de los otros cordados. No existe prueba alguna de segmentación, y el adulto carece de celoma, ni parece que éste haya existido durante el curso del desarrollo embrionario. El celoma sin duda se perdió, como es característico de otros deuterostomados, pero seguramente existió en el tronco cordado ancestral. Respecto al metamerismo, la falta completa de segmentación, incluso en el desarrollo embrionario, parece indicar que el cordado ancestral no fue un animal metamérico y que el metamerismo se desarrolló en la línea que conduce a los cefalocordados y vertebrados *después* de la desviación de los tunicados.

FILO CHAETOGNATHA (QUETOGNATOS)

Los quetognatos, gusanos en forma de flecha, son animales comunes del plancton marino. El filo, en su totalidad de unas 50 especies, es marino, y salvo el género béntico *Spadella*, todos están adaptados para existencia planctónica. El adulto no posee ninguno de los caracteres comunes a los otros filos deuterostomados, y se parece a los asquelmintos en muchos aspectos. Sólo la embriogenia de los quetognatos indica una posición deuterostomada para estos animales.

Estructura externa. El cuerpo de los quetognatos tiene forma de torpedo o de flecha emplumada, de unos 3 cm de longitud, aunque algunas formas alcanzan hasta 10 cm (fig. 20-16). El cuerpo

se divide en cabeza, tronco, y una región caudal posanal, además de un cuello estrecho bien definido que separa la cabeza del tronco. En la parte inferior de la cabeza redondeada existe una gran cámara (el vestíbulo) que conduce a la boca (fig. 20-17).

Colgando de cada lado de la cabeza y flanqueando el vestíbulo se observan de cuatro a catorce grandes espinas curvas que se utilizan para capturar las presas; varias filas de muchas espinas más cortas (dientes anteriores y posteriores) que se incurvan alrededor de la parte delantera de la cabeza ayudan también al mismo fin. Todos los dientes y espinas están compuestos de quitina, substancia relativamente rara en los deuterostomados. Sobre la superficie dorsal destaca la presencia de un par de ojos en la parte posterior. En la región cervical se aprecia un pliegue peculiar de la pared corporal (la caperuza o casquete), que puede dirigirse hacia adelante para cubrir la cabeza en su totalidad. Esta caperuza quizá proteja las espinas cuando no se utilizan, y probablemente también disminuya la resistencia del agua durante la natación.

El resto del cuerpo está compuesto del tronco alargado y la cola. Un carácter típico de los quetognatos lo constituye la presencia de aletas horizontales a nivel de estas regiones del cuerpo. En algunos de estos animales, como *Sagitta*, se observan dos pares de aletas laterales, pero en casi todas las especies sólo existe un par de dichas aletas que se prolonga a partir de los lados del cuerpo sobre la mitad posterior del tronco y se superpone o cubre la región de la cola (fig. 20-16, *A* y *B*).

En la parte posterior destaca una aleta caudal de gran tamaño y parecida a una espátula que rodea la cola; tanto esta aleta como las laterales poseen radios de sostén.

Estructura interna y fisiología. La organización de la cavidad corporal recuerda en gran medida

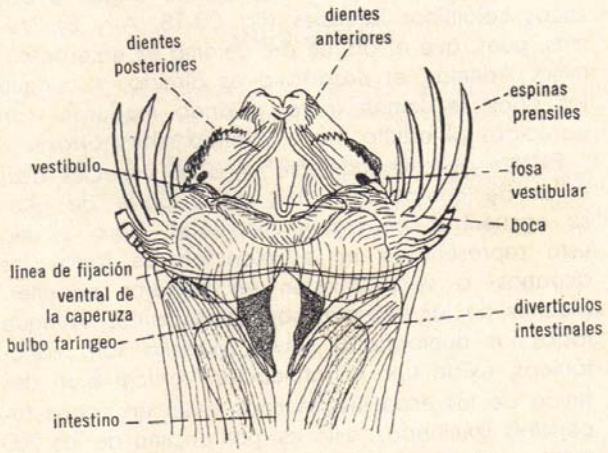


FIG. 20-17. Cabeza de Sagitta elegans (vista ventral). (Según Ritter-Zahony, tomado de Hyman.)

la de los asquelmintos. Una cutícula fina pero bien definida cubre el epitelio superficial, compuesto de una sola capa salvo en los lados del cuerpo donde grandes células vacuoladas forman una capa estratificada gruesa. Una membrana basal situada debajo del epitelio se engruesa para formar radios de sostén entre las dos capas epiteliales de aletas; esta membrana forma también placas especiales de sostén en la cabeza. Los músculos de la pared corporal son todos longitudinales y dispuestos en dos bandas, dorsolateral y ventrolateral. En la cabeza existen músculos especiales para el funcionamiento adecuado de la caperuza o casquete, dientes, espinas con capacidad prénsil, y otras estructuras.

El celoma parece un seudoceloma, por carecer de peritoneo, y sin embargo se halla tabicado. La cabeza posee un solo espacio celómico que se extiende al interior de la caperuza y que está separado por un tabique de los espacios celómicos pareados del tronco. Uno o dos compartimientos celómicos ocupan la cola, pero estos espacios se cree representan una separación secundaria derivada del celoma del tronco.

Los quetognatos nadan y flotan alternativamente. Las aletas no desempeñan papel alguno en la propulsión, ya que solamente son dispositivos de flotación. Cuando el cuerpo comienza a sumergirse, los músculos longitudinales del tronco se contraen rápidamente, y el animal se lanza muy veloz hacia adelante como una flecha; a este movimiento sigue un intervalo de deslizamiento y flotación. La especie béntica *Spadella* se adhiere a los objetos del fondo por medio de papilas adhesivas especiales, pero también puede nadar cortas distancias.

Los quetognatos son todos carnívoros y se alimentan de otros animales planctónicos, especialmente copépodos. Sabemos que *Sagitta* consume crías de peces y otros quetognatos tan grandes como ella. Al capturar la presa, los quetognatos se lanzan bruscamente hacia adelante, retiran la caperuza, y despliegan las espinas prensiles. Utilizan estos animales los dientes para inmovilizar la presa, mientras que las espinas se clavan en el cuerpo de la víctima; la operación en su totalidad se ejecuta con increíble rapidez.

El aparato digestivo es simple (figs. 20-16, *B* y 20-17). La boca comunica con una faringe bulbosa que atraviesa el tabique cabeza-tronco para unirse a un intestino recto, el cual se extiende a lo largo del tronco, y en su parte anterior da origen a un par de divertículos laterales. Los músculos se hallan mejor desarrollados en la pared faríngea, pero existe una capa circular delgada en el intestino. Aunque el intestino se halla suspendido por un mesenterio dorsal y otro ventral, tales mesenterios parecen ser prolongaciones de la membrana basal de la pared corporal y no celulares.

Después de la captura, la presa es introducida en la boca, donde es lubricada por las secreciones faríngeas pasando a la parte posterior del intestino. En este punto el alimento es sometido a rotación y movido hacia arriba y hacia abajo hasta que queda perfectamente desintegrado. El intestino está revestido de células secretorias y de absorción, y la digestión con toda probabilidad es absolutamente extracelular. Grey (1930) en estudios sobre *Sagitta* informó que el proceso digestivo en su totalidad dura aproximadamente unos 40 minutos.

Carecen estos animales de órganos excretorios y para intercambio de gases, y el líquido celómico actúa como medio circulatorio.

El centro nervioso de los quetognatos está constituido por un collar nervioso que rodea la faringe. El anillo posee dorsalmente un gran ganglio cerebral, y cierto número de ganglios laterales (figura 20-16, *B*). Los ganglios dan origen a un gran número de nervios destinados a diferentes estructuras cefálicas. Los lados del ganglio cerebral emiten un par de cordones conectivos circunentéricos voluminosos que se extienden hacia atrás y terminan en un ganglio subentérico ventral medio y único en la parte anterior del tronco (fig. 20-16, *A*). Este ganglio da origen a su vez a gran número de pares nerviosos para los músculos y receptores sensoriales del tronco y la cola.

Los órganos de los sentidos incluyen los ojos, cerdas sensoriales, y quizá un órgano cefálico (asa ciliar) (fig. 20-16, *A* y *B*). Cada uno de los dos ojos, al menos en *Sagitta*, está compuesto de cinco ocelos fusionados de tipo de copa de pigmento, en los cuales los fotorreceptores se hallan dirigidos hacia la copa. Las cerdas sensoriales están dispuestas en hileras longitudinales a lo largo del tronco y quizá desempeñen una función táctil. El asa ciliar está constituida por una serie de cilios en forma de **U** que se extienden desde la cabeza sobre el cuello y extremo anterior del tronco. Se cree que esta asa actúa en la identificación de cambios en la corriente de agua o quizá en la quimiorrecepción.

Reproducción. Los quetognatos son hermafroditas; poseen un par de ovarios alargados en el celoma del tronco adelante del tabique-tronco cola; detrás del tabique se observa también un par de testículos alargados a nivel del celoma de la cola (fig. 20-16, *A* y *B*). Desde cada testículo parte un conducto espermático que se dirige en dirección posterior y lateral para terminar en una vesícula seminal enclavada en la pared lateral del cuerpo. A lo largo de su trayecto, cada conducto espermático se abre en el celoma de la cola por intermedio de un embudo. Los espermatozoos abandonan el testículo como espermatogonias, completándose la espermatogénesis en el celoma. Una vez maduros, los espermatozoos pasan al embudo ciliado del conducto espermático, y de aquí a una vesícula seminal en la cual se convierten en un sólo espermatóforo; la vesícula seminal se rompe haciendo posible que escape el espermatóforo.

En el lado lateral de cada ovario corre un oviducto, terminando ambos posteriormente en receptáculos separados. Cada receptáculo seminal comunica con el exterior por una vagina corta y un gonoporo. Los dos gonoporos se hallan situados uno a cada lado del cuerpo inmediatamente por adelante del tabique-tronco cola.

Los huevos no comienzan a madurar hasta después de iniciada la espermatogénesis en el celoma de la cola. En *Sagitta* se ha informado de la existencia de autofecundación. Cuando escapa un espermatóforo de la vesícula seminal, se adhiere a la superficie del cuerpo, especialmente a las aletas, del mismo animal. Los espermatozoos abandonan entonces el espermatóforo y emigran al gonoducto femenino y al receptáculo seminal. En el momento de la fecundación, los espermatozoos emigran al oviducto, el cual no comunica directamente con el ovario, sino con la vecindad de un huevo maduro; dos células procedentes de la pared del oviducto crecen hacia adentro abarquillándose y toman contacto con el huevo. Estas células se fijan entonces para formar una luz, o canal, a través del cual pasan los espermatozoos al interior del huevo. En *Spadella*, la fecundación es recíproca, y no tiene lugar autofecundación.

En *Sagitta* los huevos son planctónicos y se hallan rodeados por una capa de gelatina. En otros quetognatos pueden fijarse a la superficie del cuerpo del progenitor y ser así llevados de un lado para otro durante algún tiempo.

Embriogenia. La segmentación es radial, completa, e igual y conduce a celoblástula. Se logra gastrulación por invaginación, y como en los cordados inferiores, el mesentodermo invaginante se adapta estrechamente contra el ectodermo externo y oblitera el blastocele. El extremo anterior de la pared del arquenteron se invagina, plegándose hacia atrás sobre cada lado dando origen a dos sacos celómicos laterales (fig. 20-18, *A* y *B*). Vemos, pues, que el origen del celoma es enterocelómico. Además, el desarrollo es directo, y aunque las crías se llaman larvas cuando maduran, son parecidas al adulto, no existiendo metamorfosis.

Existen aproximadamente unas 50 especies descritas de quetognatos. La mayor parte de ellos se encuentran en aguas tropicales, pero el filo está representado en el plancton de todos los océanos; a veces existen en números enormes. Muchas de las especies son cosmopolitas. Aunque todos los quetognatos salvo *Spadella* son planctónicos, existe una estratificación vertical bien definida de las especies. Muchas viven en zonas superiores iluminadas, esto es, por encima de los 200 metros; de éstas, algunas quedan restringidas a aguas costeras; otras aparecen siempre no lejos

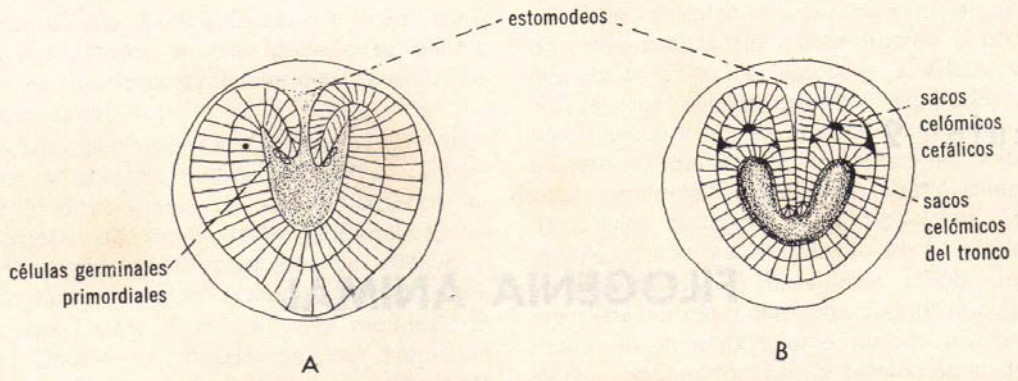


FIG. 20-18. Formación del celoma en *Sagitta*. A, Plegamiento inicial de las paredes del arquenteron. B, Separación de los sacos celómicos cefálicos. (Ambas según Burfield, tomado de Hyman.)

de la costa en aguas abiertas donde es escasa la fluctuación de la salinidad. Otro grupo de especies ocupan una gama más profunda desde 200 a 900 metros; algunas formas viven a mayores profundidades de 900 metros. Como muchos crustáceos planctónicos, algunos quetognatos experimentan migración diurna o estacional entre la superficie y la profundidad.

A pesar de las similitudes de los quetognatos adultos con los asquelmintos, la embriogenia del filo es decididamente de índole deuterostomada; sin embargo, se registran algunas peculiaridades. Por ejemplo, el celoma es de origen enterocelómico, pero no se origina por una evaginación directa del arquenteron, y solamente se forman dos pares de bolsas celómicas en lugar de tres. Ahora bien, no existe etapa larvaria comparable a la de los equinodermos y los hemicordados. Así, pues, los quetognatos no pueden relacionarse con ningún filo deuterostomado específico. En vista de estos hechos, Hyman (1959) postula que el filo se desvió muy temprano de la base de la línea deuterostomada y que solamente guarda relación remota con los otros grupos de deuterostomados.

BIBLIOGRAFIA

Azema, M.: Recherches sur le sang et l'excrétion chez les Ascidies. Ann. l'Institut Océanographique de Paris, 17:1-150, 1937.

Barrington, E.: Observations on feeding and digestion in *Glossobalanus*. Quart J. Mic. Sci., 82:227-260, 1950.

Barrington, E.: The Biology of Hemichordata and Protochordata. W. H. Freeman, San Francisco. (A concise treatment emphasizing the behavior, physiology, and reproduction of hemichordates, urochordates, and cephalochordates.), 1965.

Brien, P.: Embranchement des Tuniciers. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, Vol. 11. Échinodermes, Stomocordes. Procordes. Masson et Cie., Paris, pp. 553-930. (An excellent treatment of the tunicates with and extensive bibliography.), 1948.

Bullough, W. S.: Practical Invertebrate Anatomy. Macmillan, New York, pp. 446-464. (Descriptions of representative tunicates, including the Thaliacea and the Larvacea.), 1958.

Burdon-Jones, C.: Development and biology of the larva of *Saccoglossus horsti*. Phil. Trans. Roy. Soc. B, 236: 553-590, 1951.

Dawydoff, C.: Embranchement des Stomocordes. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, Vol. 11. Échinodermes, Stomocordes, Procordes. Masson et Cie., Paris, pp. 367-551. (A general account of the hemichordates.), 1948.

Fol, H.: Études sur les Appendiculaires du Détroit de Messine. Mem. Soc. Phys. Hist. Nat. Geneve, 21 (2), 1872.

Gilchrist, J. D. F.: Observations on the Cape *Cephalodiscus* and some of its early stages. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 8, 16:233-246, 1915.

Grey, B.: Chaetognatha from the Society Islands. Proc. Roy. Soc. Queensland, 42, 1930.

Hyman, L. M.: The Invertebrates, Vol. 5. Smaller Coelomate Groups. McGraw-Hill, New York, pp. 1-71. (A complete account of the chaetognaths.), 1959.

Ivanov, A. V.: Pogonophora. Academic Press, New York. (A detailed account of the pogonophorans.), 1963.

Knight-Jones, E. W.: On the nervous system of *Saccoglossus cambrensis*. Phil. Trans. Roy. Soc. B, 236:315-354, 1952.

Skramlik, E.: Observations sur le battement du coeur des Ascidies. Bull. l'Institut Océanographique de Monaco, fasc. *548*, 1930.

Southward, E. C.: Pogonophora. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 1:405-428, 1963.

Capítulo 21

FILOGENIA ANIMAL

El origen evolutivo de la mayor parte de los filos animales permanece oculto en la obscuridad que todavía envuelve a la era arqueozoica. Las rocas de esta antigua era poseen un archivo fósil, no sólo fragmentario sino difícil de interpretar. Sin embargo, sabemos que los metazoarios primitivos eran animales de cuerpo blando, con toda probabilidad casi nunca protegido. No obstante, se pueden descubrir fósiles significativos, pero las tentativas actuales para reconstruir los tipos más importantes de relaciones evolutivas en el reino animal deben atenerse en gran medida a pruebas de morfología y embriología comparadas. Algunas de estas pruebas son del todo convincentes, por ejemplo, la presencia de larvas trocóforas muy similares en los moluscos y los anélidos sugieren en forma evidente una afinidad entre estos dos filos; muchos aspectos de la estructura de los artrópodos indican la existencia de un antecesor anélido, o al menos de un ancestro común para anélidos y artrópodos.

Ahora bien, con una frecuencia muy elevada se carece de las pruebas morfológica y embriológica, o éstas no son decisivas. Es, sin embargo, cierto que la calidad no concluyente de las pruebas disponibles no ha impedido la elaboración de esquemas filogenéticos. Las disquisiciones teóricas de tipo filogenético relativas a las relaciones entre los filos han interesado a los zoólogos durante el último siglo y todavía constituyen motivo de preocupación para los mismos.

El objeto de este capítulo es brindar un conocimiento, lo más adecuado posible, de los esquemas filogenéticos contemporáneos, así como también una visión cabal de los fundamentos racionales de los mismos.

Una filogenia del reino animal debe responder a dos preguntas fundamentales. Primera, ¿cuál es el origen de los metazoarios?; segunda, ¿cuáles fueron las principales líneas evolutivas que derivaron del metazoario ancestral? Estos dos problemas guardan relación muy íntima, pero por comodidad en la descripción los estudiaremos por separado.

Origen de los metazoarios

Todos los zoólogos aceptan que los metazoarios evolucionaron a partir de organismos unicelulares; pero dista mucho de haber unanimidad en cuanto se refiere al modo de origen y al grupo particular de formas unicelulares involucradas. Las teorías modernas al respecto pueden agruparse en torno a tres puntos de vista principales: que el metazoario ancestral derivó de un ciliado multinucleado, que más tarde se tabicó o se organizó en pequeñas celdas; que dicho metazoario tuvo su origen en un flagelado colonial por interdependencia y aumento de la especialización celular; o que los metazoarios tuvieron un origen polifilético a partir de diferentes grupos unicelulares.

Hadzi (1953) y Hanson (1958) han sido los principales defensores del origen ciliado de los metazoarios. La doctrina que postulan, que puede denominarse *Teoría sincitial,** sostiene que los animales multicelulares derivaron de un grupo primitivo de ciliados multinucleados. El metazoario ancestral tuvo primero estructura sincitial, pero más tarde se tabicó u organizó en celdas por la adquisición de membranas celulares, produciendo así una compartimentación típica. Como muchos ciliados tienden hacia la simetría bilateral, los partidarios de la teoría sincitial afirman que el metazoario ancestral fue simétrico bilateralmente y dio origen a platelmintos acelos, los cuales son por lo tanto los metazoarios vivientes más primitivos. El hecho de que los acelos se hallen en la misma línea o gama de tamaño que los ciliados, que sean bilateralmente simétricos, ciliados, y que tiendan a una organización sincitial, se considera como prueba en apoyo de la posición primitiva de este grupo. El macronúcleo ciliado, ausente en los acelos, y que se supone tampoco existió en el

* El término *sincitial* alude a la organización histológica caracterizada por ausencia de membranas celulares entre núcleos vecinos.

tronco protociliado multinucleado del cual derivaron los metazoarios, se cree pudo desarrollarse más tarde en la línea evolutiva que llevó a los ciliados más superiores.

Son muchas las objeciones formuladas a la teoría sincitial, y para su aceptación debe considerarse que la embriogenia de los metazoarios inferiores carece de significación filogenética, ya que en la ontogenia de cualquiera de estos grupos no se observa nada comparable a la tabicación a que antes aludimos.* En realidad, la naturaleza sincitial del tejido de los acelos se originó secundariamente después de divisiones embrionarias citosómicas típicas. Por otra parte, la presencia de un ancestro ciliado no explica la concurrencia general de espermatozoos flagelados en los metazoarios. Los ciliados no producen células equivalentes, y parece obligado suponer un origen de novo de los espermatozoos móviles en el antecesor metazoario. La objeción más importante a la teoría sincitial radica en que obliga a aceptar que los acelos son los metazoarios vivientes más primitivos. En consecuencia, la simetría bilateral se convierte en la más primitiva de los metazoarios, y los celentéreos de simetría radial deben, por lo tanto, derivar secundariamente de los platelmintos. Los seguidores de la teoría sincitial consideran que los antozoarios birradiados son los celentéreos más primitivos y los hidrozoarios los más especializados. Sin embargo, gran cúmulo de pruebas parecen indicar que la simetría radial de los celentéreos es primaria, y que no evolucionó secundariamente a partir de un antecesor bilateral.

La *Teoría colonial*, la cual postula que los metazoarios derivaron de un flagelado colonial, es la hipótesis clásica y la encontrada con más frecuencia sobre el origen de los animales multicelulares. Esta idea fue primero concebida por Haeckel (1874), modificada después por Metschnikoff (1886), y revisada por Hyman (1940). La teoría colonial sostiene que los flagelados son los antecesores de los metazoarios, y en apoyo de tal afirmación cita los siguientes hechos: en los metazoarios se observan células espermáticas flageladas; no es rara la presencia entre metazoarios inferiores, sobre todo esponjas y celentéreos, de cuerpos celulares flagelados; en los fitoflagelados han evolucionado huevos y espermatozoos verdaderos. Estos últimos animales muestran tendencia hacia el tipo de organización colonial que podría conducir a una estructura multicelular; *Volvox* de hecho alcanzó diferenciación entre células reproductoras y somáticas.

* Ocurre tabicación en el curso de la segmentación superficial de los huevos de los artrópodos, pero aquí se trata de un tipo de especialización muy elevada que guarda relación indudable con la presencia de vitelo en considerables cantidades.

La teoría colonial sostiene que el metazoario ancestral probablemente se originó a partir de un flagelado colonial, hueco y esférico. Como en *Volvox*, las células estaban flageladas sobre la superficie externa; la colonia poseyó un eje anteroposterior definido y nadó con el polo anterior hacia adelante; y por último existió diferenciación de células somáticas y reproductoras. Esta etapa recibió el nombre de blastea en la teoría original de Haeckel; y la blástula o celoblástula hueca fue considerada como una recapitulación de esta etapa en la embriogenia de los metazoarios vivientes. Según Haeckel, la blastea se invaginó para producir un organismo en forma de saco de doble pared, llamado gastrea, que fue el antecesor metazoario hipotético, equivalente a la etapa gástrula en el desarrollo embrionario de los metazoarios vivos. Además de la prueba embriológica, Haeckel hizo notar la estrecha similitud estructural entre la gastrea y algunos metozoarios inferiores como celentéreos hidrozoarios y esponjas. Estos dos últimos organismos poseen doble pared con una sola abertura que conduce a una cavidad digestiva en forma de saco.

La gastrea de Haeckel fue modificada más tarde por Metschnikoff, quien señaló que el modo primitivo de gastrulación en los celentéreos tiene lugar por ingresión, en la cual proliferan células a partir de la pared de la blástula hacia el blastocele interior (fig. 5-14, *B*), lo que produce una blástula sólida. La invaginación es sin duda lo que pudiéramos llamar un atajo embriológico secundario.

Metschnikoff, por lo tanto, sostuvo que la gastrea fue un organismo sólido y no hueco.

De conformidad con la revisión de Metschnikoff, los investigadores modernos de la teoría colonial propugnaron la evolución de los metazoarios partiendo de la blastea de Haeckel. Por migración de células al interior, la esfera originalmente hueca se transformó en un organismo con estructura sólida (fig. 21-1). Se cree que el cuerpo de este metazoario ancestral hipotético tenía forma ovoidea y simetría radial. Las células exteriores se convirtieron en flageladas, y como tales adoptaron función perceptiva locomotora. La nutrición y reproducción corrió a cargo de la masa sólida de células del interior. Este animal carecía de boca, y los alimentos pudieron ser englobados en cualquier parte de la superficie exterior de donde pasaban al interior. Como este organismo hipotético es muy parecido a la larva plánula de los celentéreos (fig. 5-14, *C*), ha recibido el nombre de antecesor planuloide.

Se cree, en consecuencia, que los metazoarios inferiores tuvieron su origen en este antecesor planuloide, con simetría radial y de nado libre. Basándose en esta teoría podría explicarse la simetría radial primaria de los celentéreos como derivada directamente del antecesor planuloide.

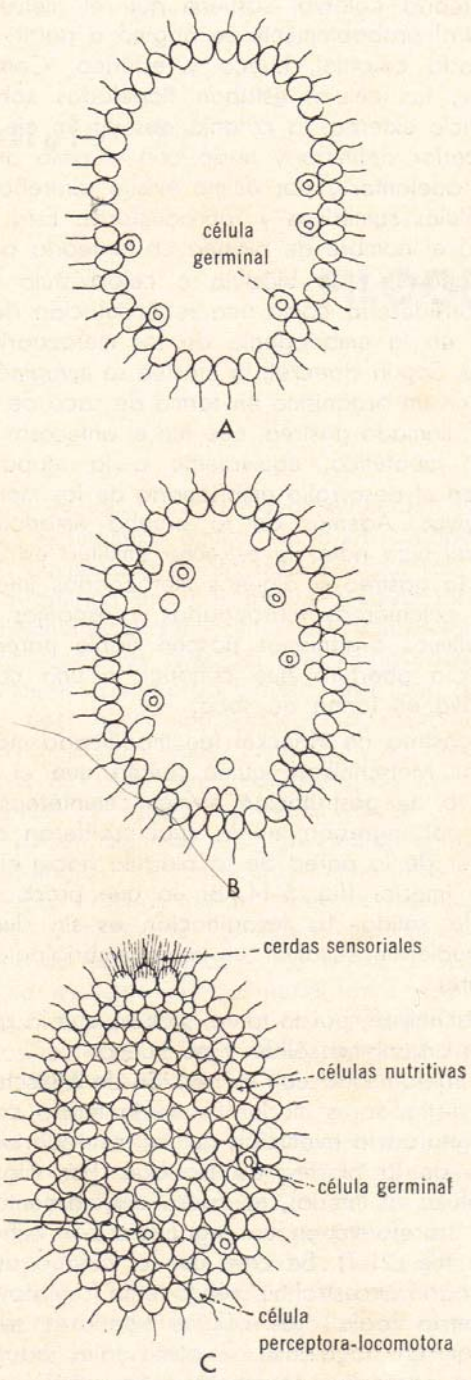


FIG. 21-1, A, Blastea ancestral hipotética. B, Ingresión multipolar. C, Ancestro planuloide hipotético. (Según Hyman.)

La simetría bilateral de los platelmintos representaría, por lo tanto, una modificación posterior.

Los flagelados existentes que mejor satisfacen los requisitos para considerarse como antecesores de los metazoarios son los fitoflagelados volvócidos de agua dulce. Estos organismos parecidos a plantas poseen paredes de celulosa, clorofila, y nutrición autotrófica, y se observan en los mismos divisiones de reducción *después* de la fecundación. Si los fitoflagelados dieron origen a los metazoarios, como se ha sostenido por algunos autores modernos, es necesario postular que en algún momento durante el curso de los acontecimientos evolutivos que acabamos de describir se perdieron los caracteres que dan a estos organismos el aspecto de planta. Según una hipótesis con más visos de probabilidad, los metazoarios derivaron de algún grupo de zooflagelados ya desaparecidos que poseyeron organización colonial parecida a la de los fitoflagelados volvócidos.

Gran número de autores, y más recientemente Greenberg (1959), han propuesto un origen polifilético para los metazoarios. Este último autor sugiere que las esponjas, celentéreos, ctenóforos, y platelmintos evolucionaron en forma independiente a partir de los protozoarios. Las esponjas y celentéreos derivaron por vía de flagelados coloniales, y los platelmintos y ctenóforos siguiendo la vía de los ciliados o quizá de los mesozoarios. Procede señalar que sin duda alguna el punto de vista de Greenberg se halla equidistante entre la teoría sincitial y la colonial, y por lo tanto expuesto a casi todos los argumentos en pro y en contra de ambas teorías.

Los defensores contemporáneos de la teoría colonial derivan los filos bilaterales de los antecesores de los celentéreos siguiendo una de dos vías. Para unos, la bilateralidad se produjo en conjunción con la evolución del celoma, como describiremos después. Otros, sin embargo, postulan que los platelmintos son los animales bilaterales más primitivos. Gran número de zoólogos consideraron en un tiempo que los antozoarios y ctenóforos constituían un puente entre celentéreos y platelmintos, pero en la actualidad casi nadie sostiene este punto de vista. Una teoría más popular sitúa a los platelmintos acelos en la base de los filos que integran el grupo Bilateria. Según esta teoría estudiada y detallada más recientemente por Hyman (1951), parte del tronco planuloide ancestral pudo haber iniciado su vida sobre el fondo del océano y desarrollado, en consecuencia, un modo reptante de movimiento sobre rocas y otros objetos, lo que hubiera conducido a diferenciación entre las superficies dorsal y ventral y al desarrollo de boca ventral. Semejante diferenciación hubiera resultado en una simetría bilateral y quizá conducido a la evolución del ancestro aceloide descrito en el capítulo 7.

Los seguidores de la teoría sincitial, así como muchos adeptos a la teoría colonial suponen que los platelmintos acelos son los animales bilaterales más primitivos.

A partir del metazoario ancestral surgieron las líneas evolutivas más importantes que condujeron a los diversos filos animales. Dentro de estas líneas existen afinidades por todos reconocidas y la mayor parte de los zoólogos admiten los siguientes grupos filogenéticos:

Celentéreos —Ctenóforos
Platelmintos —Nemertinos
Filo pseudocelomados
Filo lofoforados
Filo esquizocelos
(moluscos, anélidos, artrópodos)
Filo enterocelos
(equinodermos, hemicordados, cordados)

El problema consiste ahora en conocer las interrelaciones entre estos grupos. Una ojeada a los esquemas filogenéticos bosquejados en las páginas siguientes muestra en forma inmediata las diversas soluciones propuestas, todas discrepantes. Para comprender el sentido de dichos esquemas, es necesario considerar en primer término las teorías relativas a la evolución del celoma y del metamerismo. Las opiniones con respecto a la forma en que ambos evolucionaron brinda una base importante para la reconstrucción de la filogenia animal.

Evolución del celoma y del metamerismo

TEORIA DEL GONOCELOMA. Una de las doctrinas referentes al origen del celoma que cuenta con más partidarios es la denominada teoría del gonoceloma, la cual postula que el celoma representa una cavidad gonadal persistente o gonoceloma. En el momento de la incubación, una gónada alargada en forma de saco se llenó de gametos, los cuales fueron depositados en el exterior mediante un corto gonoducto, persistiendo una cavidad, que se convirtió en celoma. Se ha sugerido que esta cavidad puede brindar elasticidad corporal o espacio para el intestino, o facilitar la nutrición. Los anélidos proporcionan la prueba principal en apoyo de esta teoría. En los poliquetos el epitelio celómico da origen a los gametocitos, que experimentan maduración en el interior del celoma. El celoma grávido de los poliquetos se encuentra lleno de huevos o espermatozoos.

La teoría del gonoceloma fue propuesta por primera vez por Bergh (1885), y aceptada posteriormente por Meyer (1890), Lang (1903) y Goodrich (1946). Meyer postuló que el celoma se originó inicialmente a partir de un solo par de gónadas, de manera que el primer celoma fue apareado pero no segmentado. Sin embargo, Bergh y Lang, observando la disposición lineal en múltiples pares de gónadas de algunos platelmintos (seudometamerismo), creyeron que el celoma se originaba sobre una base segmentada. Cada gónada daría lugar a una cavidad celómica. Las paredes anterior y posterior de las gónadas vecinas se convirtieron en tabiques que separaban los compartimientos celómicos (fig. 21-2). Esta modificación del gonoceloma ilustrada en la teoría más ampliamente aceptada hoy combina así el origen del celoma con el del metamerismo.

La aceptación de la teoría del gonoceloma nos llevaría a cierto número de conclusiones filogenéticas: 1) Los platelmintos acelomados deberían considerarse primitivos y originados en los celomados. Esta teoría es, pues, compatible con la sincitial y la colonial del origen de los metazoarios. 2) Como los celomas de anélidos y moluscos funcionan hasta cierto grado como gonocelomas, los filos de esquizocelos, anélidos, moluscos, y artrópodos, deberían considerarse los celomados más primitivos. La línea evolutiva de los enterocelos

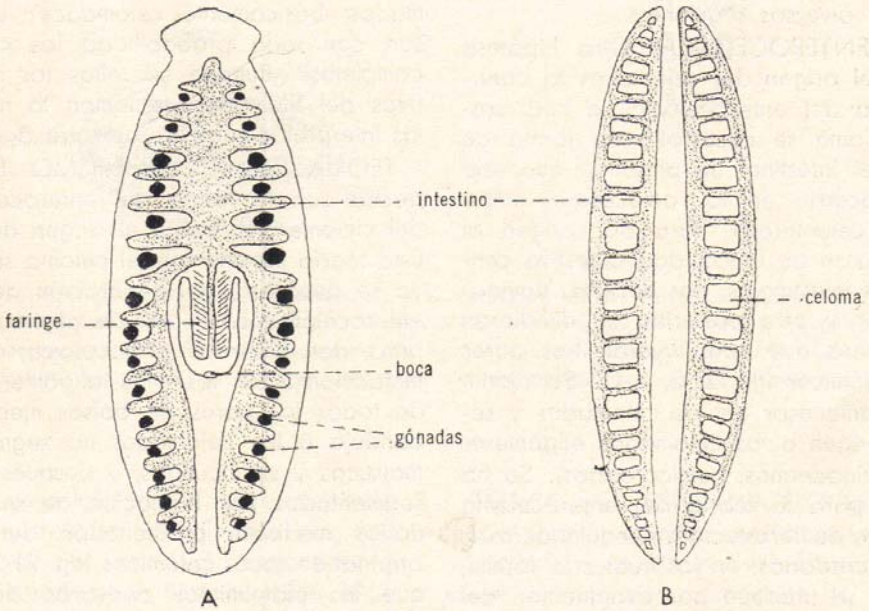


FIG. 21-2. A, Gónadas alternantes con ramas de enteron en un platelminto tricládido. B, Compartimientos celómicos en un verme anélido resultantes de la fusión de gónadas adyacentes dilatadas. (Ambas según Hyman.)

seguramente derivó de los esquizocelos. 3) Si el celoma tuvo su origen en una organización sedimentada, como postuló Lang, los celomados segmentados deben ser más primitivos que los no segmentados.

Muchas son las objeciones formuladas a la teoría del gonoceloma. Es difícil comprender por qué la cavidad gonadal de un celomado ancestral no experimentó regresión después de la eliminación de los gametos. Existen pocos argumentos de orden embriológico en apoyo de esta teoría. Las gónadas nunca nacen antes que el celoma, lo que sería al caso si dicho celoma hubiera evolucionado a partir de la cavidad gonadal. Las células teloblásticas, que en los anélidos dan lugar al celoma y al peritoneo germinal, producen no solamente gónadas sino también mesénquima en los platelmintos. Se han recopilado muchas pruebas embriológicas en el sentido de que el peritoneo celómico no es el lugar primario del origen de la célula germinal. Por último, son difíciles de aceptar las deducciones filogenéticas resultantes de la conjunción del origen del celoma con el metamerismo.

Si bien Hyman (1951) rechazó la teoría del gonoceloma, consideró el seudometamerismo como anuncio de la segmentación. Goodrich también compartió esta idea. Estos autores sugirieron que la segmentación de la musculatura de la pared corporal fue superpuesta sobre una distribución seudometamérica de los órganos en un cuerpo vermicular alargado. Tal segmentación fue una adaptación para un modo ondulatorio de movimientos de natación. Por desgracia, como señaló Clark (1964), los músculos longitudinales no están organizados sobre una base estrictamente segmentaria en los anélidos poliquetos, que utilizan este método de locomoción. Las fibras longitudinales corren por diversos segmentos.

TEORIA DEL ENTEROCELOMA. Otra hipótesis en boga sobre el origen del celoma es la conocida como teoría del enteroceloma, la cual sostiene que el celoma se desarrolló en forma de evaginaciones del intestino. Se pretende que este acontecimiento ocurrió en los antecesores metazoarios de los celentéreos. Para dar origen al celoma se separaron de la cavidad digestiva central cuatro bolsas intestinales; dos de estas cavidades, una anterior y otra posterior, se dividieron después de manera que constituyeron tres pares de cavidades celómicas (fig. 21-3, *A-C*). Semejante animal sería el antecesor de los celomados y seguramente dio origen a los celomados oligómeros (lofoforados, equinodermos, hemicordados). Se ha buscado apoyo para la teoría del enteroceloma en los filos de los deuterostomados, equinodermos, hemicordados y cordados, en los cuales la formación del celoma se produce por evaginación del arquenteron. Los celenterados se consideran derivados del mismo antecesor común que los celomados, y la cavidad intestinal tabicada o en forma de bolsa de los antozoarios y escifozoarios se cree derive del intestino original provisto de bolsas de los antecesores celomados-celenterados.

No es fácil obtener deducciones filogenéticas de la teoría del enteroceloma. Todos los metazoarios por encima de los celenterados son celomados. Si no existe celoma, como en los platelmintos, se considera que se ha perdido secundariamente. Los celomados más primitivos son los deuterostomados oligómeros, los cuales no sólo poseen enterocele, sino que tienen el cuerpo dividido en tres regiones cada una con un par de cavidades celómicas (protoceloma, mesoceloma y metaceloma). Los filos esquizocelos evolucionaron secundariamente a partir de la línea de enterocelomados, pero pudiendo considerar el esquizocelo como un estigma secundario del modo primitivo de tipo enterocele de formación del celoma. Los antozoarios se consideran los celentéreos más primitivos por su cavidad gastrovascular tabicada.

La teoría del enteroceloma posee una larga historia y muchos adeptos. La idea fue propuesta en principio por Lankester (1875), y más tarde estudiada y modificada por Sedgwick (1884), Masterman (1898), Hubrecht (1904), Söderström (1925), y Lameere (1932). Entre los seguidores modernos cabe incluir a Jägersten (1955), Remane (1950, 1963), Ulrich (1950), Marcus (1958) y Lemche (1960).

La teoría del enteroceloma ha sido blanco de objeciones de grandísima importancia. La principal ventaja de las bolsas gástricas sería el aumento del área de superficie para digestión y absorción. ¿Por qué entonces se formaron semejantes bolsas en el intestino? Los ataques más contundentes a la teoría del enteroceloma se han dirigido a sus deducciones filogenéticas. ¿Son todos los metazoarios bilaterales, incluyendo los acelomados, básicamente celomados? Los antozoarios son con toda probabilidad los celentéreos más complejos. ¿Pueden ser ellos los miembros primitivos del filo como reclaman la mayor parte de las interpretaciones de la teoría del enteroceloma?

TEORIA DEL CICLOMERISMO. En relación estrecha con la teoría del enteroceloma figura la del ciclomerismo sobre el origen del metamerismo. Esta teoría supone que el celoma se originó, como ya se describió, por separación de cuatro bolsas enterocelómicas a partir de algún protoantozoario para dar lugar al protoceloma, mesoceloma, y metaceloma de los filos oligómeros. La pérdida de todos los pares de bolsas menos el posterior condujo a los celomados no segmentados, como moluscos y sipuncúlidos, y después a los anélidos segmentados por formación de segmentos secundarios mediante proliferación del par posterior original de sacos celómicos (fig. 21-3). Se considera que los platelmintos derivaron de la misma línea que los otros protostomados, salvo que en ellos se perdieron todas las cavidades celómicas.

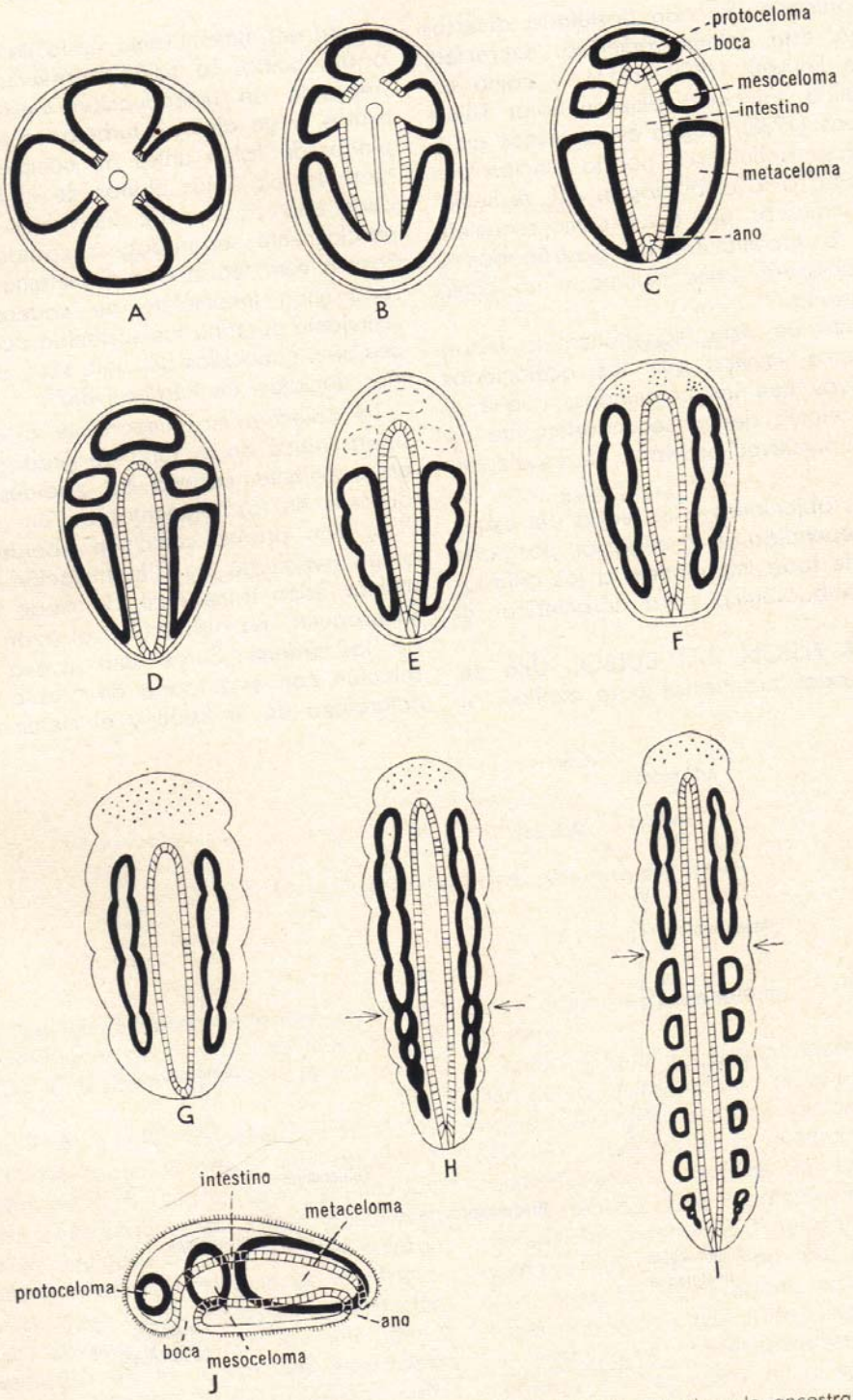


FIG. 21-3. Teoría del ciclomerismo-enteroceloma. A y C, Formación de un celomado ancestral bilateral por tabicamiento enterocélico de un ancestro radiado. D y F, Formación de un solo par de cavidades celómicas por pérdida del protoceloma y mesoceloma. G a I, Gemación posterior del metaceloma asociada con evolución del metamerismo. (Basado en Remane.) J, Vista lateral de un celomado ancestral hipotético basada en la teoría enterocelómica. (Modificado de Jägersten.)

Los caracteres esenciales de la teoría del ciclomerismo fueron expresados inicialmente por Sedgwick (1884). Hoy su principal sostenedor y modificador más importante es Remane (1950, 1963). Esta teoría se halla sujeta a muchas de las críticas formuladas contra la teoría del enteroceloma.

TEORIA DEL ESQUIZOCELOMA. Sugiere esta teoría que el celoma tuvo su origen a partir de espacios o cavidades en forma de hendidura en el interior del mesodermo (o mesénquima) y que el tipo esquizocelo de formación del celoma en el desarrollo de filos como los anélidos y

moluscos es primitivo. Se han postulado diversas funciones para este celoma primitivo: excreción, como propuso Faussek (1899, 1911), y como esqueleto hidráulico, tal como hicieron notar Thiele (1910) y Sarvaas (1933). Según estos últimos autores, el celoma se define más por la función que por la morfología o la embriología. Así, el hemoceloma de los moluscos, que actúa como esqueleto hidráulico en la locomoción de gastrópodos y bivalvos, se considera como celoma y no como cavidad pericárdica.

Desde el punto de vista filogenético, la teoría del esquizoceloma implica que los acelomados son más primitivos que los celomados, y que el filo con enteroceloma deriva secundariamente de los grupos más primitivos provistos de esquizoceloma.

Las principales objeciones a la teoría del esquizoceloma han dependido de la negación por parte de los autores de toda importancia a los criterios morfológico y embriológico para caracterizar el celoma.

TEORIA DE LA FISION (DEL BULBO). Una de las más viejas teorías propuestas para explicar el origen del metamerismo es la llamada de la fisión o del bulbo. La fisión transversal es un método frecuente de reproducción asexual entre platelmintos, y en algunos turbelarios se forman nuevos planos de fisión antes de completarse la separación de los viejos planos de la misma. Esto produce una cadena de individuos diferenciados y parcialmente separados, o zooides (fig. 7-21, *D*). Postula esta teoría que el metamerismo surgió por separación incompleta de cadenas de zooides; semejante doctrina fue sostenida por muchos zoólogos bien conocidos del siglo xix y recibió su apoyo más decidido de Perrier (1882).

La objeción más importante a la teoría de la fisión radica en la falta de gradación de edades en semejante cadena de zooides tal como se observa en los segmentos de un animal metamérico. Tan pronto como un zooide alcanza una etapa avanzada de diferenciación, puede experimentar fisión transversal, de modo que finalmente se produce una distribución al azar en las edades de la cadena. Surge una nueva dificultad en relación con esta teoría en cuanto respecta a la naturaleza de la fisión y el metamerismo. La pri-

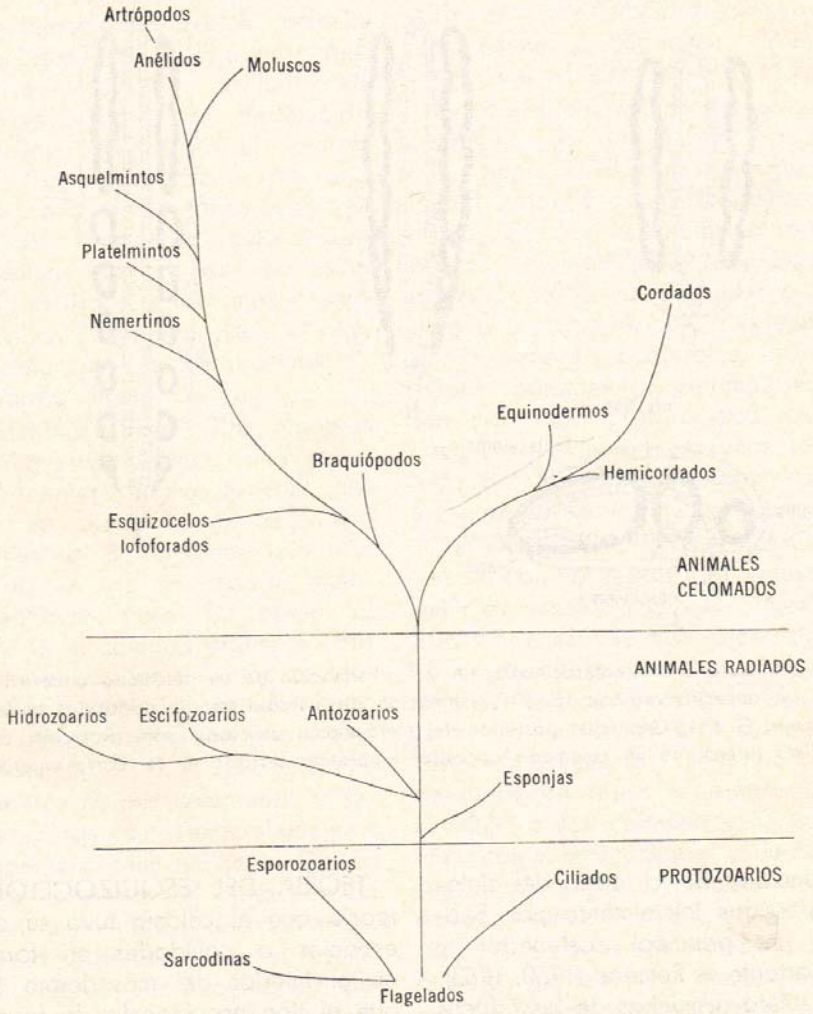


FIG. 21-4. Filogenia del reino animal propuesta por Marcus.

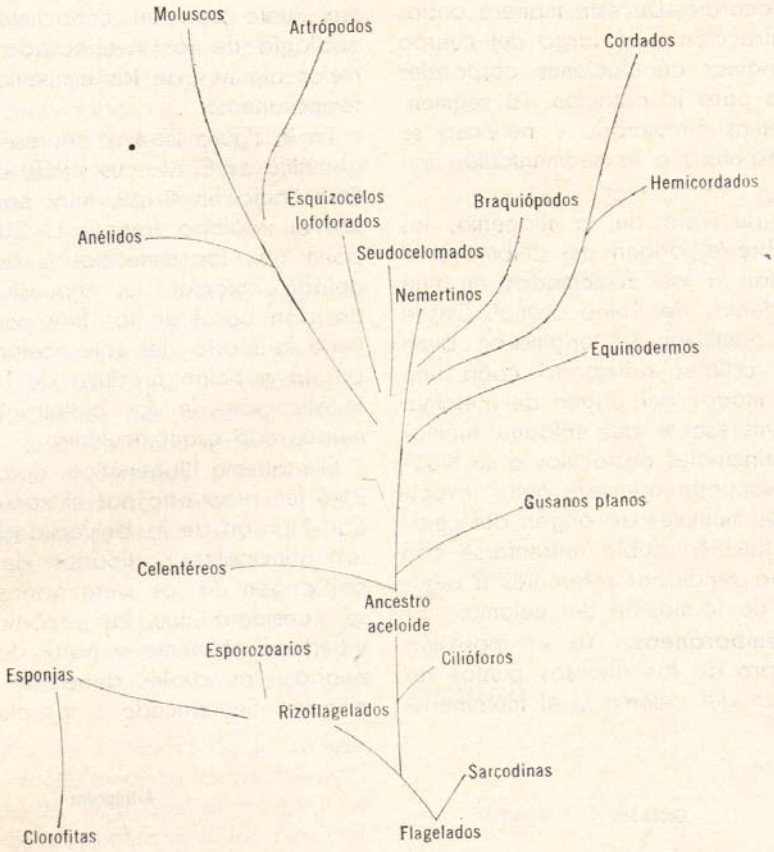


FIG. 21-5. Filogenia del reino animal propuesta por Hanson.

mera, incluso con fijación persistente como en una cadena de zooides, es un tipo mucho más amplio y destructor de la división corporal que el metamerismo.

TEORIA DE R. B. CLARK. El último autor incorporado al debate sobre el origen del celoma y el metamerismo es R. B. Clark, cuyos puntos de vista han sido presentados en forma persuasiva en un volumen titulado *Dynamics in Metazoan Evolution* (Dinámica en la Evolución de los Metazoarios). Las ideas de Clark subrayan los aspectos funcionales del celoma y son por lo tanto afines con las sustentadas en la teoría del esquizoceloma tal como la postularon Thiele y Sarvaas; pero no olvida Clark la morfología y la embriología, y trata de desarrollar una doctrina que se acomode a los diversos modos de formación del celoma observados hasta hoy en el reino animal. Supone este autor que inicialmente se desarrolló una cavidad corporal como un esqueleto hidráulico, el cual facilitó la locomoción y representó una respuesta al aumento de tamaño de los animales metazoarios. Postula Clark que por evolución se desarrolló una cavidad corporal cierto número de veces independientemente y de diversos modos, como blastoceloma persistente en los seudocelomados, como enteroceloma en los deuterostomados, como esquizoceloma, como gonoceloma, etcétera.

Según Clark, el metamerismo evolucionó también como un mecanismo adaptativo para la locomoción. Se considera que los anélidos ancestrales eran excavadores y la evolución de un celoma compartimentado localizó la función del esqueleto hidráulico. Esta localización facilitó en gran manera la contracción peristáltica de la pared corporal, sin duda el tipo más eficaz de locomoción para los excavadores vermiformes. Los sistemas nervioso, circulatorio, excretorio y muscular se organizaron subsecuentemente en forma segmentada en respuesta a la segmentación inicial del celoma. En los cordados se desarrolló metamerismo una segunda vez. Ahora bien, en este caso surgió la segmentación como una adaptación para la práctica de movimientos ondulatorios de natación. El notocordio proporcionó soporte al cuerpo, pero no impidió las contracciones alternativas de la musculatura de la pared corporal productora de movimientos laterales más o menos amplios, a modo de látigo, del tronco y la cola. Se venció esta dificultad mediante organización segmentaria de la musculatura de la pared corporal, de modo que cada bloque de músculos segmentarios ejerció una fuerza de contracción

local contra el notocordio. De esta manera ondas alternantes de contracción a lo largo del cuerpo pudieron ahora originar ondulaciones corporales e impulsos potentes para la natación. La segmentación de los sistemas circulatorio y nervioso se desarrolló como respuesta a la segmentación inicial del músculo.

Desde el punto de vista de la filogenia, las ideas de Clark sobre el origen del celoma y el metamerismo situarían a los acelomados en una posición primitiva dentro del reino animal. Desde estos metazoarios primitivos se originaron buen número de líneas radiales reflejando cada una de ellas diferentes modos del origen del celoma.

A pesar de lo interesante del enfoque funcional de Clark, los principales obstáculos a su hipótesis se refieren al supuesto que este autor invoca relativo a los modos múltiples de origen del celoma ya que Clark también debió enfrentarse con ciertos problemas ya señalados referentes a algunas de las teorías de formación del celoma.

Filogenias contemporáneas. Ya en posesión de un concepto claro de los diversos puntos de vista sobre el origen del celoma y el metamerismo, junto con un conocimiento general de la zoología de los invertebrados, pueden valorarse mejor algunos de los esquemas filogenéticos contemporáneos.

En la figura 21-4 se representa el esquema filogenético de E. Marcus (1958) de la Universidad de São Paulo en Brasil, muy parecido al propuesto por el zoólogo francés L. Cuénot (1952). Se supone que los metazoarios derivaron de un flagelado colonial; tal supuesto se refleja en la posición basal de los filos radiados. Marcus sostiene la teoría del enteroceloma, como se indica por la posición primitiva de los antozoarios y la localización de los platelmintos entre los celomados con esquizoceloma.

El esquema filogenético reproducido en la figura 21-5 fue propuesto por el zoólogo norteamericano Earl Hanson de la Universidad Wesleyan, uno de los principales partidarios de la teoría sincitial del origen de los metazoarios. En este esquema se considera que las esponjas se desarrollaron independientemente a partir de residuos de metazoarios, los cuales derivaron de algunos protociliados. Se concede a los platelmintos una posi-

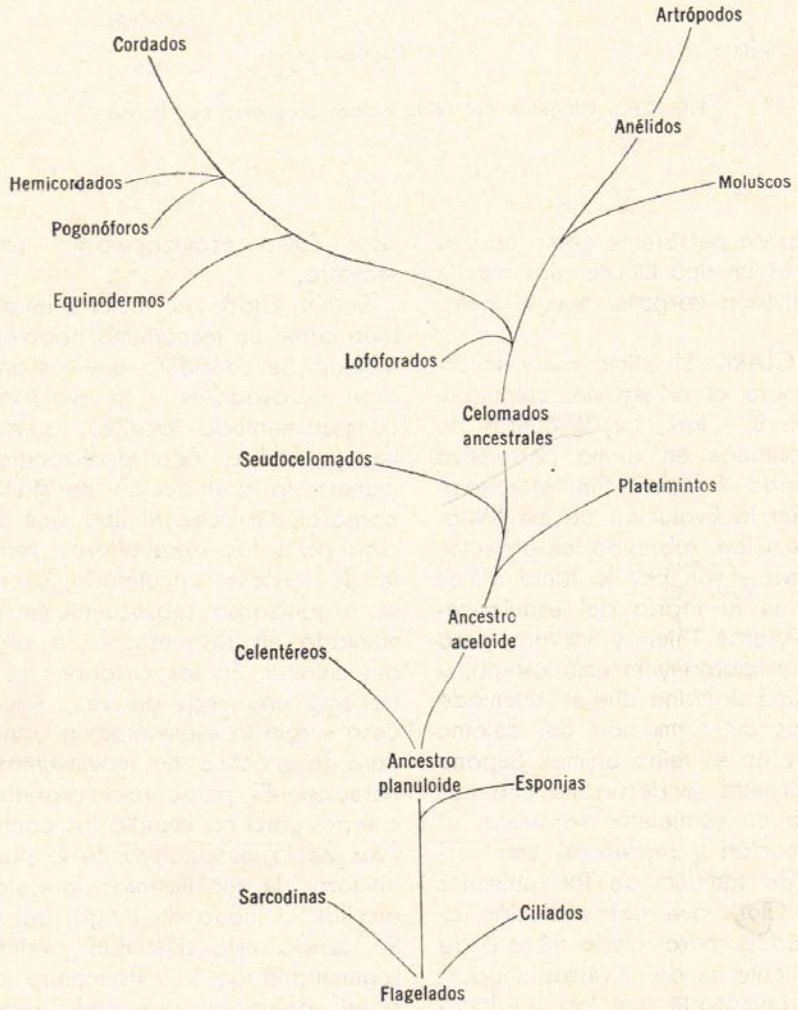


FIG. 21-6. Filogenia del reino animal que refleja los puntos de vista de L. Hyman.

ción central y primaria. Del metazoario aceloide ancestral surgieron buen número de líneas. Una de ellas conduce a los celentéreos, considerados así como radiados secundarios; las otras, que se originaron a partir de los platelmintos, llevan a los esquizocelos, seudocelos y enterocelos. La posición de los moluscos indica que Hanson cree que los moluscos primitivos, representados por los monoplacóforos, fueron segmentados.

En la figura 21-6 se incluye un tercer esquema filogenético, que refleja los puntos de vista del Dr. L. Hyman del Museo Americano. Cree este autor en la existencia de un organismo planuloide como metazoario ancestral, que tuvo su origen en un flagelado colonial. De dicho antecesor planuloide derivaron los celentéreos primariamente radiados y los platelmintos acelos; estos últimos forman el tronco de los animales bilaterales. La esquizocelia constituye el modo primitivo de formación del celoma, y a partir de la línea esquizocelo se separaron los protostomados enterocelos. Se cree que los lofoforados derivaron de los esquizocelos cerca del punto de divergencia con los enterocelos.

El plan filogenético de J. Hadzi de la Universidad de Ljubljana, Yugoslavia, se desvía radicalmente de los puntos de vista que se aceptan en general (fig. 21-7). Se considera que los filos animales evolucionaron a lo largo de una sola línea recta. Apoya Hadzi la teoría sincitial del origen de los metazoarios y sugiere que las esponjas se desarrollaron más o menos independientemente a partir de otros metazoarios. Como cabría esperar, los platelmintos ocuparon una posición central y basal, y de ellos se desarrollaron los seudocelomados, los celentéreos (vía rabdocelos) y los ctenóforos (vía policlada). La evolución del metamerismo posee importancia fundamental en el esquema de Hadzi. Los animales no segmentados —Ameria— se consideran primitivos, derivando de ellos Polimeria, que incluye los anélidos y artrópodos metaméricos. El grupo Oligomeria, representado por los equinodermos y lofoforados, se desarrolló por reducción de la segmentación. Los cordados, en los cuales reapareció el metamerismo, terminaron la línea de evolución animal. Cabe señalar que no se reconoce afinidad alguna entre anélidos y moluscos, y que el modo de formación del celoma carece de importancia filogenética.

Es evidente la índole puramente teórica de cualquier intento para reconstruir una filogenia animal. Tales tentativas no son, sin embargo, inútiles, ya que poseen valor indudable por su posibilidad de adaptarse a cualquier patrón biológico desconocido. Carecemos todavía de muchas de las pruebas necesarias, pero tenemos la esperanza de obtener en lo futuro un concepto más claro de las relaciones animales.

Pero más allá de la esperanza de una verdad biológica final, hay quizá otro motivo que impulsa a luchar con el enigma de la filogenia animal. Todo esquema, no importa cuán cerca o lejos se halle del objetivo que representa la exactitud, constituye una tentativa para rebasar los fragmentos evolutivos aislados de filos y clases, y brindar una perspectiva y un concepto unificado del reino animal en su totalidad.

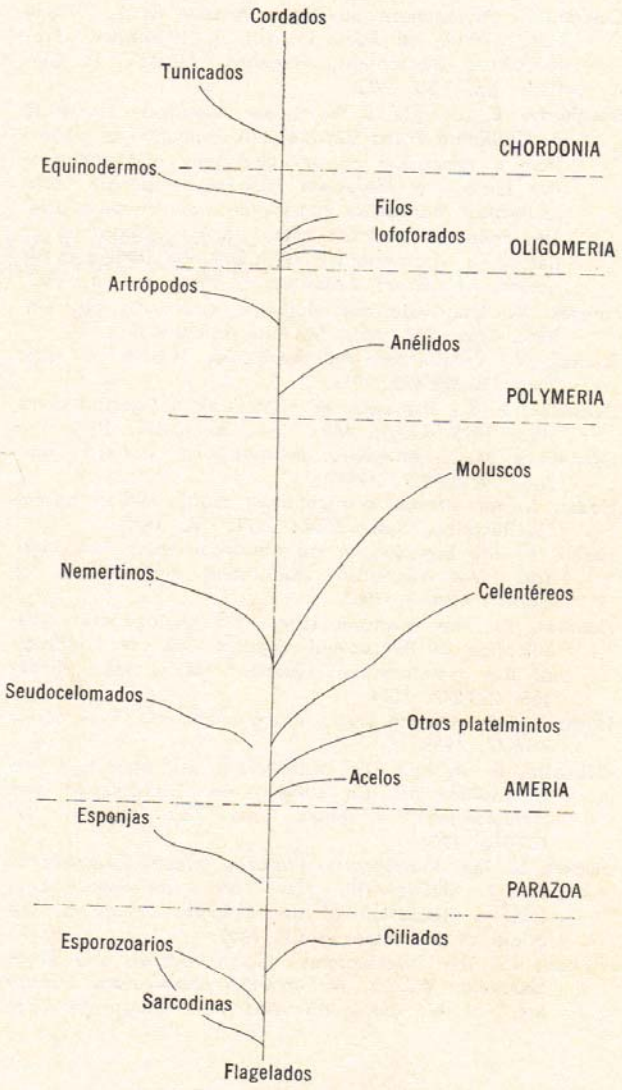


FIG. 21-7. Filogenia del reino animal según concepción de Hadzi.

BIBLIOGRAFIA

Bergh, R. S.: Die exkretionsorgane der würmer. Kosmos, Lwow, 17:97-122, 1885.

Clark, R. B.: Dynamics in Metazoan Evolution. Clarendon Press, Oxford. (This volume contains a concise résumé of past and contemporary theories of the evolution of the coelom and metamerism. This résumé is followed by a detailed study of nonappendicular movement in animals, serving a background for the elaboration of Clark's view on the origin of the coelom and metamerism.), 1964.

Cuénot, L.: Phylogenese du Règne Animal. *En* P. Grassé (dir.): Traité de Zoologie, Vol. 1, Phylogénie, Protozoaires: Géneralites, Flagellés. Masson et Cie, Paris, pp. 1-33, 1952.

Dougherty, E. C. (dir.): The Lower Metazoa. University of California Press, Berkeley. (A collection of papers from a symposium on the phylogeny and comparative biology of the lower metazoans—sponges, coelenterates, flatworms, nemerteans, pseudocoelomates. The collection contains many papers elaborating or defending contemporary phylogenetic views by the authors or current supporters of these views.), 1963.

Faussek, V.: Über die physiologische Bedeutung des Colöms. Trav. Soc. Nat. St. Petersb, 30:40-57, 1899.

Faussek, V.: Vergleichend-embryologische Studien. Z. wiss. Zool., 98:529-625, 1911.

Goodrich, E. S.: The study of nephridia and genital ducts since 1895. Quart. Micr. Sci., 86:113-392, 1946.

Greenberg, M. J.: Anvestors, embryos, and symmetry. Syst. Zool., 8:212-221, 1959.

Hadzi, J.: An attempt to reconstruct the system of animal classification. Syst. Zool., 2:145-154, 1953.

Hadzi, J.: The Evolution of the Metazoa. Macmillan, New York. (An exhaustive elaboration and defense of Hadzi's views.), 1963.

Haeckel, E.: The gastraea-theory, the phylogenetic classification of the animal kingdom and the homology of the germ-lamellae. Quart. J. Micr. Sci., 14:142-165; 223-247, 1874.

Hanson, E. D.: On the origin of the Eumetazoa. Syst. Zool., 7:16-47, 1958.

Hubrecht, A. A. W.: Die abstammung der Anneliden und Chordaten und die stellnug der Ctenophoren und Plathelminthen im system. Jena. Zool. Naturw., 39: 151-176, 1904.

Hyman, L.: The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora, Vol. 1. McGraw-Hill, New York. (This volume contains a discussion of the Colonial Theory of the origin of the metazoans.), 1940.

Hyman, L.: The Invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchocoela, Vol. 2. McGraw-Hill, New York. (Chapter 1 of this volume discusses the origin of the bilateral animals, the body cavities of animals, and metamerism.), 1951,

Jägersten, G.: On the early phylogeny of the Metazoa. The bilaterogastraea theory. Zool. Bidr. Uppsala, 30:321-354, 1955.

Lameere, A.: Origine du coelome. Arch. Zool. Napoli, 16: 197-206, 1932.

Lang, A.: Beiträge zu einer trophocölthoerie. Jena Zool. Naturw, 38:1-373, 1903.

Lankester, E. R.: On the invaginate planula, or diploblastic phase of *Paludina vivipara*. Quart. J. Micr. Sci., 15:159-166, 1875.

Lemche, H.: Protostomian relationships in the light of *Neopilina*. Proc. XV Int. Congr. Zool., pp. 381-389, 1959.

Marcus, E.: On the evolution of the animal phyla. Quart. Rev. Biol., 33:24-58, 1958.

Masterman, A. T.: On the theory of archimeric segmentation and its bearing upon the phyletic classification of the Coelomata. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 22:270-310, 1898.

Metschnikoff, E.: Embryologische Studien an Medusen, mit Atlas. A. Holder, Vienna. 1887.

Meyer, E.: Die abstimmung der Anneliden. Der ursprung der metamerie und die bedeutung des mesoderms. Biol. Cbl., 10:296-308 (transl. in Amer. Nat., 24: 1143-1165), 1890.

Perrier, E.: Les colonies animals et la formation des organisms. Masson et Cie, Paris, 1882.

Remane, A.: Die entstehung der metamerie der Wirbellosen, Zool. Anz. (Suppl.), 14:16-23 (ver también Dougherty, 1963), 1950.

Sarvaas, A. E.: La theorie du coelome. Thesis, University of Utrecht Netherlands, 1953.

Sedwick, A.: On the nature of metameric segmentation and some other morphological questions. Quart. J. Micr. Sci., 24:43-82, 1884.

Söderström, A.: Die verwandtschaftbeziehungen der Mollusken. Köhler, Uppsala-Leipzig, 1925.

Thiele, J.: Über die auffassung der leibeshöhle von Mollusken und Anneliden. Zool. Anz., 35:682-695, 1910.

Ulrich, W.: Vorschläge zu einer revision der grosseinteilung Tierreichs. Zool. Anz. (Supl.), 15:244-271, 1950.

INDICE ALFABETICO

NOTA: Los números de página en *tipo cursivo* corresponden a ilustraciones.

ABACION, 587
Abanicos de mar, *114*, 115
Abejas, comunicación, 569
  organización social, 568
Abietinaria, esqueleto, 91
  forma de pólipo, 91
Acanthaster, 638, 651
Acantharia, definición, 32
Acanthobothrium, escolex, 160
Acanthocephala, 210-211
Acanthocephalus, 210
Acanthogyrus, 210
Acanthometra, 25
Acanthopleura, ojo esteta, 336, 336
Acantobdélidos, aparato digestivo, 304
Acarina, 441-447
  anatomía interna y fisiología, 445
  morfología externa, 442
  parasitismo, 446
  reproducción y desarrollo, 446
  resumen sistematizado, 447
Acarología, 441
Acaro(s), 441-447. Véase *Acarina*
  araña, 446
  de las plumas de las aves, 447
  del agua, 445
  escarabajos, 445
  eriófidos, 446
  holotiroideos, 447
  mesostigmátido, copulación, 446
  notostigmátidos, 447
  productor de la sarna, 447
  tráqueas, 413
Acartia, 682
  ritmos fisiológicos, 548
Acelos, 128-132
  células glandulares, 131
  embriogenia, 145
  evolución, 132
  mesénquima, 131
  origen de Bilateria, 730
  órganos de los sentidos, 130
  sistema, digestivo, 130
    nervioso, 129
    reproductor, 132
  teoría sincitial, 728
Achaearanea, 438
Acido cianhídrico, 583
Acineta, 345
Acmaea, circulación de agua e intercambio de gases, 309, 310
  torsión, 329
Acochlidium, 331
Acontia, 109
Acron, 58
Acropora, 118
Acrosalenia, 672
Acrothoracica, 489, 493
Actaeon, intercambio de gases, 310, *311*
Actiniaria, 118
Actinobolina, 53
Actinopodia, 32
Actinopyga, 680
Actinosphaerium, forma, 23
  reproducción, 28
Actinúlida, 96
Actividad de enjambre, poliquetos, 257
Adapedonta, 367
Adaptación, al agua dulce, 53
  marina, 56
  medio ambiente, 2
  terrestres, 57
Adenomeris, 582
Adineta, 189
Aegla, osmorregulación, 536
Aeolidiidae, alimentación, 318
Aeolosoma, circulación, 269
Aeolosomátidos, reproducción asexual, 277
  sangre, 269
  sistema, nervioso, 270
    reproductor, 272
  tamaño, 263
Aérea ambulacral, 638
Aethériidae, distribución, 363
Aeverrillia, 628
Afido, 579
Afronta, 129
Agameto, 165
Agelena, 431
Agelenidae, 438
Agaregata, 34
Aglaophenia, forma de pólipo de, 91
Aglaura, ciclo vital, 96
Agua de mar, medio ambiente, 1
Agujas, 219
Alaria, 157
Alas, y vuelo de los insectos, 554
Albunea, 544
Alciopa, 262
Alciopidae (alciópidos), copulación, 256
  forma corporal y hábitos, 224
  ojos, 249
  protonefridios, 254
Alcyonacea, 118
Alcyonaria, 114
Alcyonidium, 627, 628
Alcyonium, 118
Alepas, *487*, 489
Alicella, gigantea, 512
Alimentación, ciliar, 57
  de, depósito, 57
    filtro, 59
    suspensión, 58
Alma, 280
Almeja navaja, 350
Aloeocelos, distribución, 132
  embriogenia, 145
  glándulas, 134
  sistema, digestivo, 135
    nervioso, 138, *139*
    reproductor, 143
Alpheidae, 527
Alpheus, 527
  aplicación de golpes secos, 540
  branquias, 531
  comensalismo, 527, *528*
  construcción del tubo, 524
  ojos, 538
Alterios o balancines, 555
Alveolos, 433
  ciliados, 36
Allobophora, capullo, 276
  diapausa, 279
  esófago, 267
Allogromia, 26
Allonais, reproducción asexual, 277
Allophophora, 102
Amaroucium, 711
Amathia, 628
Amibas, distribución, 30
  forma, 20
  nutrición, 27
  reproducción, 28
Amicula, reflexión del manto, 332, *332*
  tamaño, 332
Ammonoidea, definición, 371
Ampeliscidae, ojos, 516
Amphibolidae, 312
Amphicteis, aparato digestivo, 240
  estructura, 243
Amphictenidae, 263
Amphineura, 331-338
  aplacóforo, 338
  circulación, de agua e intercambio - de gases, 333
    y excreción, 335
  concha y manto, 332
  distribución, 337
  nutrición, 333

Amphineura, pie y locomoción, 332
reproducción y embriogenia, 336
sistema nervioso y órganos de los sentidos, 335
Amphinome, 262
Amphinomidae, 262
cerdas, 219
Amphioxus, 711
Amphipholis, 654
Amphipoda, 511
anatomía interna y fisiología, 514
ecología, 517
locomoción y construcción del tubo, 512
resumen sistematizado, 517
Amphiporus, sistema circulatorio, *174*
Amphiscolops, masa de huevos, *144*
Amphitretus, 385
Amphitrite, alimentación, 235, *235*
aparato digestivo, 238, 240
branquias, 243
cerdas, 219
estructura, 232, *241*
gametogénesis, 254
sistema circulatorio, 242
Amphiura, 655
Ampula, 641, 642
Anabiosis, rotíferos, 188
tardígrados, 610
Anamorpha, 594
Anaspidacea, 498-499
Anaspidea, 330
Anaspides, *498*
Ancestro rabdoceloide, *140*, 147
Ancestrula, 626
Anclas, 153
Ancylidae, 312
Ancylostoma, 205
Ancylus, 331
Anchistropus, 470
Androctonus, estructura, *416*, *417*
veneno, 415
Anélidos, 216-293
clase, Hirudinea (hirudíneos), 280-292
Oligochaeta (oligoquetos), 263-280
Polychaeta (poliquetos), 217-263
Anémonas de mar, 106, *107*, 107
Anfiblástula, *77*, 78
Anfido, 202
Anillo(s), 281
acuoso, 642
dinoflagelados, 10
Animálculos "que ruedan", 178
Anisogamentos, 7
Anodonta, anatomía, 351
gloquideo, *365*
latido cardiaco, 362
manto, 346
sistema circulatorio, *362*
Anomalocera, 478
Anomalodesmata, 368
Anomiidae (concha de cascabel), 346
concha, 341
vías branquiales ciliadas, 357, *359*
Anomura, alimentación de filtro, *528*
forma del cuerpo, 519
Anomuro Aegla, sistema excretorio, *536*
Anopla, 176
Anoplodiera, *135*
Anoplophrya, 53
Anoplura, *572*, *575*
Anostraca, 465
Antecesor, aceloide, 131, 132, *730*
dipléurula, *696*, *697*
planuloide, *729*
Antedon, *687*
Anthomedusae, 100
Anthopleura, *107*
Anthuridae, 505, 510
Antipatharia, 118
Antipathes, 118
Aora, 515
Aphelenchoides, 198
Apheloria, *585*
Aphrodita, aparato digestivo, 238
cabeza, 223
comensales, 260
corte transversal, 224
estructura, 224
excreción, 254
intercambio de gases, 243
gametogénesis, 256
Aphroditidae, estructura, 224
incubación, 258
intercambio de gases, 243
transporte de oxígeno, 246
Aplacophora, 338
Aplysia, aparato reproductor, 325, *326*
caja ovígera, *327*
copulación, 326
forma corporal, 305
sistema, digestivo y nervioso, 317
nervioso, 323, 324
Apoda, 674
Apodema, 390
Apomatus, 263
Apópilo, 72
Apostomatida, 53
ciclo vital, 47
Appendicularia, 723
Apseudes, *504*, 505
Apseudidae, 505
Apterygota, 554, *571*, *572*
Apus, glándula maxilar, *457*, *457*
Arabella, 263
Aranea, palpos, *434*
Araneae, 437
Araneidae, 438
Araneus, diadematus, *428*
Aratus, 544
Arbacia, enderezamiento, 664
esferídeo, 661
espinas, 658, 659, *661*
pedicelarios, 661
Arbaciida, 672
Arbaciidae, periprocto, 658
Arca, filibranquia, 354
hemoglobina, 362
Arcella, reproducción, 28
concha, 21, *21*
Arcellinida, 30
Arcidae, vías, branquiales ciliadas, 357, 359
Arctobolus, 586
Arctonoë, comensalismo, 260
Arctosa, 432
Arcturus, incubación, 510, *510*
Archaeogastropoda (arqueogastrópodos), circulación de agua e intercambio de gases, 308
excreción, 312
larva reproductora, 325
osfradio, 324
sistema reproductor, 325
Archiannelida, 263
Archidoris, larva velíger, 328
Archoophora, 148
Arenaeus, 544
Arenicola, alimentación, 238, 240
aparato digestivo, 238
branquias, 243
cerdas, 219
circulación, 242, 243
curva de disociación, 241, 246
depósito de huevos, 258
estatocisto, 250, 251
estructura, 220, 222
extremo anterior, 243
larva trocófora, 259
liberación de gametos, 256
gametogénesis, 256
Arenicolidae (arenicólidos), eliminación, 242
estatocisto, 251
excreción, 252
forma corporal y hábitos, 227
Argas, 447
Argiope, 438
Araña(s), 426-438. Véase también *Araneae*
araneomorfa, 437
cangrejo, 438
con pie de peine, 437
de mar, 447, *448*
lobo, definición, 438
hembra llevando crías, *436*
migalomorfa, abdomen, 430
duración de la vida, 436
intercambio de gases, 430
negra, 426
pescadora, 438
productoras de tela en forma de embudo, 438
que tejen en círculo, 438
saltadora, 438
trampa, *437*
Argonauta, 384, *384*
depósito de huevos, 384
hábitos, 376
hectocótilo, 383
Argulus, 484, *484*
Armadillidiidae, 509
equilibrio hídrico, 509
Armadillidium, enrollamiento, 507
Arpa, alimentación, 316
Arqueocito, 69, *70*
Arquicerebro, 394
Arrecifes, 116
de coral, 113, 116
marginal, 117
Artemia, 467
Arthropoda (artrópodos), 389-397
Arachnida (arácnidos), 408-447
Crustacea (crustáceos), 453
Chelicerata (quelicerados), 402-451
Chilopoda (quilópodos), 589-594
Diplopoda (diplópodos), 580-587
introducción 389
Merostomata (merostomados), 402
Myriapoda (miriápodos), 580
Onychophora (onicóforos), 594-600
Pauropoda (paurópodos), 587
Symphyla (sínfilos), 588-589
Trilobitomorpha (trilobites), 397
Articulaciones interlamelares, 354
Articulamento, 332
Articulata, 629
Asa ciliar, 726
Ascaris, ciclo vital, 205
cutícula, 196
excreción, 199
Ascidiacea (ascidias), 711-722
embriogenia, 719

epicardio, circulación, excreción, 716
estructura externa, 711
nutrición, 715
organización en colonias, 717
pared corporal, atrio, faringe, 711
reproducción, 717
asexual, 718
sistema nervioso, 717
Ascidiidae, 716
Ascorhynchus, castelli; 449
Ascothorax, 495
Asellidae, 510
Asellota, 505, 511
Asellus, 506
ojo, 509
Aspidobothrea (aspidobótridos), ciclo vital, 158
Aspidosiphon, 601
Asplanchna, sistema nervioso, 186
Asquelmintos, 177
Astacilla, 505, 511
Astacus, branquia, 532
fiadora, 533
corazones, 455
sales biliares, 454
Astaxantina, 545
Asterias, brazo dominante, 618
alimentación, 616
intercambio de gases, 617
larva braquiolaria, 620
pedicelarios, 640
pies, 613
regeneración, 618
superficie corporal, 638, 639
Asterina, embriogenia, 649
reproducción, 648
Asteroideos, alimentación, 645
Asteronyx, 653
Asterope, 473, 474
Asthenosoma, 658, 661
Astomátida, 53
Astrangia, 112
Astriclypeus, 666
Astropecten, alimentación, 638
color, 638
fototropismo, 647
larva bipinnaria, 649
paxilas, 639
pies, 643
Astropectinidae, sistema reproductor, 648
Ateleyclus, larva zoea, 542
Atelostomata, 672
Athalamida, 31
Atlanta, concha, 303
natación, 307
Atolón(es), 117
de Eniwetok, 117
Atolla, reprodución, 106
Atrina, concha, 343
Atubaria, 707
Atyidea, osmorregulación, 536
Audouinia, 263
Aulocantha, 32
Aulophorus, aparato digestivo, 266
branquias, 267
construcción de tubo, 278
ingestión, 265
reproducción, asexual, 277
Aurelia, forma, 102, 103
reproducción, 105
ropalio, 104, 104
Autolytus, alimentación, 234
aparato degestivo, 233
incubación, 258
larva, 260
Autozooide, 116, 622
Aviculario, 622, 623
Avinagrado, 424
Avispa, de mar, 101, 102
organización social, 568
Axoceloma, 635
Axopodios, 23
Axostilo, 13
Azadas de mar, 690

BABESIA, 31
Babosas de mar, intercambio de gases, 310
Baculites, 372
Balanoglossus, 700, 701
Balanomorpha, 495
Balantidium, 47
Balanus, 487, 488, 489
Banda circunapical, 180
Barbulanympha, 20
Barnea, 247, 368
Barras, 153
Bases, 485
Basitarso en arácnidos, 415
Basommatophora, 331
Basopodito, 453
Bastones, 571
Bathynella, 498
Bathynellacea, 498-499
Bathynomus, 505, 511
ojo, 509
Bdelloura, 148
glándulas, 134
sistema reproductor, 143
Beche-de-mer, 690
Belba, 443, 444, 446, 446
Belemnites, 385
Belemnítidos, concha, 371
Belemnoteuthis, 385
Bellerophontacea, 281, 301
Benedenia, 153
oncomiracidio, 153
Benthesicymus, 531
Beroë, 126
Beroida, 126
Bicosoecida, 10, 13, 18
Bilateria, 58, 127
Bilharziasis, 157
Biomyxa, 31
Bipalium, 128
Birgus, alimentación, 528
forma del cuerpo, 520, 524
intercambio de gases, 535
locomoción, 524
Bivalvos, anisomiarios, 342
monomiarios, 342
Bizcocho de mar, 664, 665
Blastea, 729, 730
Blastoidea, 692, 694
Blastostilo, 92
Blastozooide, 719
Blefaroplasto, 13
Blepharipoda, 544
Blepharisma, 53
Blepharostoma, 53
Bodo, 20
Bolsa, 656
gástrica, esquizozoarios, 102, 103
Bonellia, 604, 605
Bonetes, alimentación, 316
Bonyaulax, 17
Boophilus, 447
Bothriocidaris, 672
Bothromesostoma, 139, 140
Bothropolys, 594
Botryllidae, 719
Botryllus, 718, 718
Boveria, 53
Bowerbankia, 621
Brachiella obesa, 482
Brachionis, 189
Brachiopoda (braquiópodos), 464-472
anatomía interna, 469
desarrollo, 470
fisiología, 469
locomoción, 467
reproducción, 470
Brachycybe, 587
Brachyryhncha, 544
Brachystomia, 321
Brachyura, autotomía, 549
forma corporal, 519
transferencia de espermatozoos, 540
Branchinecta, 466
Branchiobdellidae, parasitismo, 279
Branchiocerianthus, 91
Branchiodrilus, branquias, 268
Branchiomma, estatocisto, 251
Branchiura, branquias, 268, 268
Branquia, artrobranquia, 531
de, eulamelibranquio, 353, 355, 359
filibranquia, 353, 354
dendobranquiada, 531, 532
en libro, 403
fiadora, 532, 533
filamentosa, 531
filobranquiadas, 531, 532
laminares, 531
pleurobranquia, 531
podobranquia, 531
protobranquia, 352
seudolamelibranquia, 534
tricobranquiada, 531, 532
Brazo oral, 103
Buccinum, alimentación, 316
estructura, 310
Bucephalidae, 156
Bucephalopsis, 157
Buculites, 372
Bugula, 622, 621, 623
Bulbo arterioso, bibalvia, 362
Bulla, 330
Burbuja, 481
Burgessia, 599
Bursaria, vacuola contráctil, 48
Busycon, alimentación, 315
buche, 316
caja de huevos, 327
circulación, 313
concha, 303
conducto deferente, 326
sistema nervioso, 323, 324
sifón, 310
transferencia de espermatozoos, 326
Bythotrephes, 469

CABALLITO del diablo, 571, 573
Cabeza, en el subfilo Trilobitomorpha, 397
Caddo, 439
Cadulus, 368
concha de, 367
Caenopedina, 672

Calamares, egópsidos, depósito de huevos, 384
forma corporal y natación, 373
gigantes, *architeutis*, forma, 374
vampiros, 376
Calanus, 476, 477, 479
alimentación de filtro, 454, 454
Calappa, 544
Calcárea, descripción, 72
embriogenia, 77
registro fósil, 79
Calcispongiae, descripción, 72
Caligoida, 481
Calymma, 23
Caliópidos, 515
Cáliz, Entoprocta, 211
Grinoidea, 682
Calocalanus, 476, 483
Calyptopis, 519
Callianassa, excavador, 524
alimentación de filtro, 528
Callinectes, 534
branquias, 531
importancia económica, 543
larva megalopa, 542
natación, 521
osmorregulación, 537
ritmos fisiológicos, 547
transferencia de espermatozoos, 540
Callistoma, torsión, 329
Callistochiton, 337
Callocystites, 693
Cámara flagelada, 72
Camarón(es), almeja, 465
de la arena, 524. Véase también *Crangon*
duende, 465, 466
excavador, 524. Véase *Callianassa* y *Upogebia*
pistola, 528, 528
productores de chasquido, 527, 528
renacuajo, 466, 471, 471
salado, Artemia, 467
Cambala, 587
Cambarus, hormonas, 547
mudas del, 463
Campanularia, esqueleto, 90
forma de pólipo, 91
gonóforos, 92
Campeloma, ovoviviparidad, 330
Campo, apical, 179
bucal, 179
Camptocercus, 468
Camptonema, forma, 22, 32
Canal, adradial, 103
flagelado, 72
genital, 687
incurrente, 72
interradial, 102
prerradial, 103
pétreo, 641
radial, 72, 642
Canasta para polen, 569
Cancer, transferencia de espermatozoos, 540
Cancridae, 544
Candona, 473
Cangrejo, azul, natación en, 521
de, la familia Porcellanidae, 520
mano lanuda, 524, 540. Véase *Eriocheir*
río, 519
osmorregulación, 537
ritmos fisiológicos, 547
decorador, 520, 522
ermitaño, 520
alimentación, 528
habitación, 524, 525
fantasma, 523, 539. Véase *Ocypoda*
género Uca, 524
guisante, 527. Véase *Pinnotheridae*
mitón, 524, 535-536, 542. Véase *Eriocheir*
ostra, 527-531. Véase *Pinnotheres*
piedra, 544
topo, 520. Véase *Emerita*
Capa, nacarada, 304
prismática, 304
Caperuzas, 672
o casquete, Chaetognatha (quetognatos), 725
Capillaria, 207
Capitélidos, alimentación, 234
forma del cuerpo y hábitos, 226
gonoductos, 256
órganos nucales, 251
Capitella, embriogenia, 258, 260
pigmentos respiratorios, 246
Capítulo, 443, 485
Caprella equilibra, 513
Caprellidea, 511
alimentación, 516
forma del cuerpo y locomoción, 512
sistema nervioso, 516
Cápsula, bucal, 198
polar, 35
seminal, 275
Captáculos, 368
Capullo, arañas, 432, 433
hirudíneo, 291
insectos, 565
oligoquetos, 276
Caracoles, burbuja, 304
intercambio de gases, 310
marinos, sifón, 310
terrestres operculados, 312
equilibrio hídrico, 312
Carcinus, 461
autonomía, 549
transferencia de espermatozoos, 540
Carchesium, mionemas, 41
Cardiosoma, alimentación, 528
intercambio de gases, 536
Cardium, branquia, 355
abertura pedal, 350
locomoción, 346
manto, 349
sistema reproductor, 365
Carina, 487
Carinaria, forma del cuerpo, 305
natación, 307
Carinina, 176
Carinoma, 172, 176
Carpoidea, 591, 592
Carybdea, 106
Carybdeida, 106
Cassiduloida, 672
Cassiopeia, 106
Castalia, intercambio de gases, 243
Catenula, fisión, 143
Catenulida, 148
Catophragmus, 487, 489
Caudina, 679
Cavidad bucal, metazoarios, 59
gastrovascular, 81
suprabranquial, 351
Cavolina, 331
Cefalocáridos, 550
Celentéreos, 81-119
antozoarios, 106-118
epidermis, 82
escifozoarios, 100-106
hidrozoarios, 88
histología y fisiología, 81
Celoma, definición, 59
Célula(s), amarillas, hirudíneos, 282
axial, 165
corneógena, 458
de grasa, hirudíneos, 283
epiteliomusculares, 83, 84
explosivas, 456
flamígera, 141
intersticial, 83
mesentoblástica, 63
reorreceptoras, 139, 140
teloblástica, 63
Cenénquima, 114
Cenocrinus, 684
Cenosarco, 91
Centípedos, 591-594. Véase *Chilopoda*
Centripyxis, 21
Centropages, 478
Centruroides, veneno, 415
Cephalaspidea, 330
Cephalobellus, 200
Cephalocarida, 464
Cephalodiscus, 708
Cephalothrix, sistema circulatorio, 174
Cerapus, 514, 514
Cerataspis, 530
Ceratites, 385
Ceratium, 17
fisión, 16
forma, 10-11
nutrición, 14
Cercaria, 155, 156
Cercópodos, 465
Cercos, insectos, 554
Cerda(s), Briozoa, 624
cefálica, 201
oligoquetos, 265
poliquetos, 219, 219
Cerebratulus, 170
forma, 167
larva, 175, 175
órgano cerebral, 173
Ceriantharia, 118
Cerianthus, 118
Cerithium, glándula gelatinosa, 326
Cestida, 126
Cestodaria, 163
Cestum, 125
Ciclomorfosis, Branchiopoda, 446
rotíferos, 188
Cidaris, 659, 661
Cidaroida, espinas, 658
Ciego(s), capilares, 618
gástricos, insectos, 558
pilórico, Asteroidea, 645
rectales, Asteroidea, 645
Cigarras, 578
Cigosis, 32
Ciliados, 36-54
equilibrio hídrico, 48
forma y estructura, 36
locomoción, 39
nutrición, 41
reproducción, 48
teoría sincitial, 728
Ciliophora, 36
Cinetodesma, 39
Cinetosoma, flagelados, 13
Cíngulo, 179
Cinturón, de Venus, 125
dinoflagelados, 9

Ciona, 712
Cionidae, 716
Circinalium, 720
Circunfluencia, 27
Circunvalación, 27
Cirolana, 507, 511
Cirratulidae (cirratúlidos), alimentación, 235
branquias, 243
forma corporal y hábitos, 227
Cirratulus, 263
estructura, 221
Cirros, ciliados, 41
Cirripedia, 489
Crinoidea (crinoideos), 682
Trematoda (trematodos), 151
Turbellaria (turbeláridos), 128
Cirroteuthacea, 376
Cirroteuthis, 385
Cistenides, 263
Cisticerco, 162, *162*
Cístido, 620
Cistoideo, 692, 693
Citofaringe, 13, 41
Citoprocto, 47
Cladocera, 466, 468
Cladocopa, 472
Clase, Anthozoa, 106-118
anémona de mar, 106, *107*
corales, fósiles y de arrecifes, 116
octocoralinos, 113
pétreos y madrepóricos, 111, *112*
resumen sistematizado, 117
Arachnida (arácnidos), 408-447
introducción, 408-414
orden, Acarina, 441-447
alacranes, 414-419
Amblypygi, 425-426
Aranea, 426-438
Opiliones, 439-441
Palpigradi, 423-424
Ricinulei, 438
Solifugae, 421-423
Uropygi, 424-425
seudoalacranes, 419-421
Asteroidea (asteroideos), 636-650
circulación, intercambio de gases, excreción, 646
embriogenia, 648
estructura externa, 638
nutrición, 644
pared corporal, 638
regeneración y reproducción, 648
resumen sistematizado, 650
sistema vascular acuífero, 641
Bdelloidea, alimentación, 184
corona, 180
glándula pedal, 183
pie, 182
reproducción, 187
Bivalvia (bivalvos), 340-368
branquia e intercambio de gases, 350
cavidad del manto y circulación del agua, 346
circulación, 362
comensalismo y rapaces, 366
concha y manto, 340
embriogenia, 365
nutrición, 355
pie, 342
reproducción, 364
resumen sistematizado, 366
sistema nervioso y órganos de los sentidos, 363
Cephalopoda (cefalópodos), 369-385
circulación, 380
concha, 370
cromatóforos y luminiscencia, 382
embriogenia, 385
excreción, 379
glándula de tinta, 379
importancia taxonómica, 385
intercambio de gases, 376
locomoción y diversidad adaptativa, 373
nutrición, 376
reproducción, 383
resumen sistematizado, 385
sistema nervioso y órganos de los sentidos, 380
Cestoda, 159-165
ciclo vital, 162
estructura y fisiología, 159
origen, 163
reproducción, 161
Enopla, 176
Enteropneusta, 700-707
Escaphopoda (escafópodos), 368-369
Hirudinea (hirudíneos), 280-293
anatomía externa, 280
celoma, circulación, respiración, 282
ecología y distribución, 292
excreción, 287
nutrición, 285
órganos de los sentidos, 290
pared corporal y locomoción, 281
reproducción, 291
sistema nervioso, 287
Hydrozoa (hidrozoarios), celentéreos, 88-100
estructura, hidroide, 88
medusoide, 92
evolución, 96
reproducción y ciclo vital, 94
resumen sistematizado, 98
Larvacea (larváceos), 723
Merostomata (merostomados), 402-408
subclase, Eurypterida (euriptéridos), 407-408
Xiphosura, 402-407
Oligochaeta (oligoquetos), anatomía externa, 263
circulación, 269
ecología y distribución, 277
embriogenia, 277
excreción, 269
intercambio de gases, 268
locomoción, 266
nutrición, 266
órganos de los sentidos, 271
pared corporal y celoma, 263, 266
reproducción, 273
resumen sistematizado, 279
sistema nervioso, 270
tejido cloragógeno, 270
Ophiuroidea (ofiuroideos), 651-657
circulación, intercambio de gases, excreción, 656
embriogenia, 657
estructura externa, 651
locomoción, 654
nutrición, 655
pared corporal y esqueleto, 652
regeneración y reproducción, 657
resumen sistematizado, 657
sistema vascular acuífero, 655
Opisthobranchia, definición, 302
intercambio de gases, 310
Pantopoda (pantópodos), 447-451
Pauropoda (paurópodos), 587
Pelecypoda (pelecípodos), 340, 366. Véase *Bivalvia*
Pterobranchia, 707-709
Scyphozoa, 102, 106
resumen sistematizado, 106
Thaliacea (taliáceos), 722-723
Teloporea, 35
Tentaculata, 125
Trematoda (trematodos), 149-158
estructura y fisiología, 149
evolución, 158
orden, Aspidobothrea (aspidobótridos), 149
Digenea (digeneos), 153
Monogenea (monogeneos), 153
reproducción, 151
Turbellaria (turbeláridos), 127-151
orden Acoela (acelos), 128-132
órdenes elevados, 132
origen, 148
resumen sistematizado, 148
Clathrina, larva, *78*
Clavagella, 368
Clavagellidae, sifones, 350
Clavelina, 713, *721*
Clávula, 662
Clavularia, 118
Cleidogono, 587
Clibanarius, 544
Clio, 331
Cliona, 74
Clione, natación, 306
Clionidae, 74
Cliopsis, 331
Clipeastroides, 663, 665
Clitela, hirudíneos, 291
oligoquetos, 275
Clymenella, aparato digestivo, 240
depósito de huevos, 258
embriogenia, 260
estructura, 228
sistema nervioso, 248
Clypeaster, 664
Cnidaria, 81-119
Cnidoblasto, 83
Cnidocilo, 83
Cnidosaco, 302, 319
Cnidospora, 35
Coanocito, 69, 70, 76
Coanoflagelados, 8, 10
definición, 18
nutrición, 14
origen de las esponjas, 79
Coccidia, 34, 35
Coccolithophorida, definición, 17
Coccolithus, 17
Cochinilla milípeda, 581, 583
Codonella, 51
Codosiga, 10, *15*
Coelocormus, 718, *719*
Coeloplana, 125
Coenobita, intercambio de gases, 535
Coenobitidae, intercambio de gases, 535
Coenothecalia, 118
Cojinetes, de fieltro, 560
rectales, insectos, 558
Coleoidea, branquias, 376
definición, 376
evolución, 373
Coleoptera (coleópteros), 578
—*Coleps*, alimentación, 44
área oral, 43

Coloblasto, *121*, 122
Colobocentrotus, 658, 659
Colobranchus, órganos de los sentidos, *247*
Colobognatha, 583
Colonias, lofopódidas, 622
plumatélidas, 624
Colossendeis colossea, 447
Colpidium, película, 37, 38
Columela, 301
Colus, sifón, 310
Collembola, 571, *572*
Collotheca, alimentación, 185
corona, 179
Collozoum, 30
Collum, 582
Comatulida (comatúlidos), 682
Cometa, *648*
Comezón de los siete años, 447
Cominella, quimiorrecepción, 325
Concha(s), australianas en regadera, sifones, 350
cascabel, 341
cono, 316
del género Lima, *348*
locomoción, 346
en torre, alimentación, 320
lámpara, 629
pluma, *343*
sifón, 310
Conchoderma, 481, *487*
Conchoecia, 475
Conchoeciidae, 472
Conchostraca, 465, *467*
Conducto renopericárdico, 312
Conjugación, 7, 50
Cono cristalino, 458
Conochilus, 183, *184*
Conus, alimentación, 316
caja ovígera, 327
concha, 303
estructuras bucales, 317
Convoluta, estructura, *129*
Copepoda (copépodos), 476-483
anatomía interna, 476
desarrollo, 480
fisiología, 476
locomoción, 476
parasitismo, 481
reproducción, 480
resumen sistematizado, 483
Coproporfirina, 254
Coquina gigante del Atlántico, *343*
Coral(es), azul, 118
blando, 118
con aspecto de lechuga, *112*
córneo, 115
del orden Rugosa, 116
en, cuerno de ciervo, *112*
forma de copa, *112*
encefaloideo, *112*
espinoso, 118
látigo, 115
madrepórico, 111, *112*
nudoso, *112*
pétreos, 111, *112*
rojo valioso, 115
sembrado de hoyos, 112
Corallimorpharia, 118
Corallium, 115
Corazón, branquial, en cefalópodos, 379
frontal, 455
Corbicula, 363
Corbiculidae, distribución, 363
Cordylophora, 88
Corella, estigmas, *715*
Corion, insectos, *565*
Córnea en crustáceos, 458
Corona, 179, *180*
Coronatae, 103
Coronula, 486
Corophium, 515
Cortapicos, 571, *574*
Corycella, 32
Corymorpha, 91
Corynactis, 118
Corystes, 534
ventilación, 534
Cotylaspis, *159*
Coxa, arácnida, 415
crustacea, 453
insecta, 554
Coxopodito, 453
Cranchia, 374, 385
Cranchiidae, distribución, 374
forma, 374
Crangon, excavador, 524
visión de color, 460
Crania, 631
Craspedacusta, 88, 92
ciclo vital, 95, 96
Craterolophus, 100
Crepidula, alimentación, 320, *321*
concha, 304, 304
inversión del sexo, 327
larva, 328
pie, 308
reproducción, 327
Cresa de las moscas, *565*
Creusia, *487*
Crinoidea (crinoideos), 682
circulación, intercambio de gases, excreción, 686
embriogenia, 688
estructura externa, 682
locomoción, 682
nutrición, 686
pared corporal, 684
resumen sistematizado, 689
sistema, nervioso, 687
vascular acuífero, 687
Crisia, 621
Crisopos, 578
Cristatella, 624, 628
Cromatóforos, cefalópodos, 382
crustáceos, 545, *546*
Cromatoforotropina, 547
Cromoplasto, 8
Cruce en los moluscos, 299
Cruregens, 505, 511
Crustacea (crustáceos), 452
Amphipoda (anfípodos), 511-519
Anaspidacea, 498-499
anatomía externa, 452
autonomía, 549
Bathynellacea (batineláceos), 498-499
Branchipoda (branquípodos), 464-472
Branchiura (branquiuros), 483-484
Cephalocarida (cefalocáridos), 464
circulación sanguínea, 455
Cirripedia (cirrípedos), 485-495
Copepoda (copépodos), 476-483
cromatóforos, hormonas, ritmos, 517
Cumacea (cumáceos), 503-504
Decapoda (decápodos), 519-545
Euphausiacea (eufausiáceos), 517
excreción y osmorregulación, 456
filogenia, 549
intercambio de gases, 456
Isopoda (isópodos), 505-511
locomoción, 453
Malacostraca (malacostráceos), 495
migración vertical, 544
muda y crecimiento, 463
Mysidacea (misidáceos), 501-503
Mystacocarida (mistacocáridos), 483-484
Nebaliacea (nebaliáceos), 496
nutrición, 453
órganos de los sentidos, 458
Ostracoda (ostrácodos), 472-475
Peracarida (peracáridos), 501-519
reproducción y desarrollo, 462
resumen sistematizado, 463
sistema nervioso, 457
Stomatopoda (estomatópodos), 499-501
Tanaidacea (tanaidáceos), 504-505
tegumento, 453
Crustáceo en píldora, 507. Véase *Oniscoidea*
Cryptocellus, 438
Cryptochirus, 544
Cryptomonadida, 13
definición, 18
flagelos, 13
Crystallophrisson, 338, *338*
Ctenodiscus, 644
Ctenodrilus, incubación, 258
Ctenophora (ctenóforos), 120-126
Ctenoplana, 125, *125*
Ctenostomata, 628
Cuartetos, 62
Cubomedusae, avispa de mar, 102
Cucarachas, 571
Cucumaria, 673, *673*
Cuello, hemicordados, 700
Cuerpo(s), alados, 565
basal, 13
de Tiedemann, 642
mucígenos, 39
Culcita, 636, 638
Cumopsis, 504
Cuspidaria, intercambio de gases, 355
concha, 343
Cutícula, Trematoda, 150
Cyamoidea, 695
Cyamus, 515, *515*
Cyanea, reproducción, 105, 106
tamaño, 100
Cyathocormus, 718, *719*
Cyathura, 511
estatocisto, 509
Cyclaspis, 504
Cycloidea, 695
Cyclophoridae, 312
Cycloposthium, 54
Cyclops, 478, *478*
Cyclostomata, 628
Cydippida, 125
Cymothoidae, 508
Cynthiadae, 715
Cypridae, 475
Cypridina, 474, *474*
Cypridopsis, 473
Cyprilepas, 486, *487*
Cypris, 475
Cyrtophium, 514, 517
Cystodinium, 17
Cythere, 475
Cythereis, 473
Cytheridae, 472
Cyzicus, 467

CHAETODERMOMORPHA, 338
Chaetogaster, tamaño, 263
estructura, 238
Chaetognatha (quetognatos), 724-727
embriogenia, 726
estructura, externa, 724
interna y fisiología, 725
reproducción, 726
Chaetonotoida, 190
Chaetonotus, 190, 191
Chaetopleura, forma, 332
reflexión del manto, 332
tamaño, 332
Chaetopteridae, alimentación, 237
eliminación, 242
luminiscencia, 221
ventilación, 243
Chaetopterus, alimentación, 237, 239, 242, 266
circulación, 246
comensales, 260
luminiscencia, 221
Chamaesoma, 582
Chamidae, concha, 341
Chamostreidae, 341
Chelifer cancroides, incubación, 419
distribución, 418
maniobras de cortejo y transmisión de espermatozoos, 421
Chelonebia, 490
Chelura, 514
Chicharras, 571
Chilodochona, 53
Chilognatha, 582
Chilomastix, 18
Chilomonas, 12, 18
Chilopoda (quilópodos), intercambio de gases, circulación, excreción, 592
locomoción, 591
nutrición, 591
órganos de los sentidos, 592
resumen sistematizado, 594
Chinches rojas, 446
Chinela, 304
Chiracanthium, 435
Chirocephalus, 469
Chironex, 101, 102
Chiropsalmus, 106
Chiroteuthis, 374, 385
Chisguetes marinos, 711
Chlamydomonas, reproducción, 17
Chlorella, en hidra, 86
Chloromonadida, definición, 18
Chondrophora, 100
Chonochilus, 188
Chonotrichida, definición, 52
Chrodeuma, 583, 587
Chordeumoidea, 583
Chromogaster, 185
Chromulina, 17
Chrysaora, 100
reproducción, 106
Chrysomonadida, cubierta, 9
definición, 18
movimiento, 14
nutrición, 14
quiste, 18
Chthamalus, 487, 489
Chydorus, 471

DACTYLOGYRUS, 153
opistactor, 152
Daphnia, 466, 468, 469
ciclomorfosis, 472
efipio, 471, 472
Daphniidae, 469
Darwinula, 473
Dasybranchus, 263
Dasychone, ojos, 251
hermafroditismo, 258
Decapoda (decápodos), 519-545
circulación, 536
definición, 378
excreción, 536
habitación, 524
importancia económica, 542
intercambio de gases, 530
locomoción, 521
nutrición, 527
reproducción y desarrollo, 539
resumen sistematizado, 543
sistema nervioso y órganos de los sentidos, 537
Demospongiae, descripción, 74
embriogenia, 78
Dandrocoelum, 143
Dendrocometes, reproducción asexual, 49
Dendrochirota, 682
Dendrocystites, 692
Dendronatus, intercambio de gases, 310
Dendrostomum, 602
Dentalium, 368
concha de, 367
Dermacentor, 444
Dermanyssidae, 447
Dermanyssus, 443
Dermaptera, 571, 574
Dero, aparato digestivo, 266
branquias, 268, 268
Deroceras, 331
Derocheilocaris, 483, 484
Desarrollo, anamórfico, de, Crustacea, 462
Chilopoda, 594
Diplopoda, 587
epimórfico, 594
de crustáceos, 462
hemimetabolo, 565
holometabolo, 565
Deuterostomia, 60
Deutocerebro, 394
Deutoninfa, 446
Diadema, espinas, 658
Diadematacea, 672
Diadematoida, 672
Diaphanosoma, 471
Diaptomus, 476, 483
Diastylis, 503, 504
Diazona, 719
Diazonidae, 716
Dibothriocephalus, 163
Dibranquias, 369
Dictyocha, 17
Dicyemida, 165
Didemnidae, 719, 720
Didinium, 44
alimentación, 44, 45
área oral, 43
Difflugia, concha, 20
Digenea, ciclo vital, 153
Digestión intracelular, protozoos, 6
Dileptus, tricocisto, 37, 40
Dimorpha, 18
Dina, 293
Dinocardium, concha, 343
Dinoflagellida, definición, 17
fisión, 16
flagelos, 13
forma y pared corporal, 9, 11
movimiento, 13
nutrición, 14
quiste, 17
Dioctophyma, 207, 208
Diodora, forma corporal, 308
circulación del agua e intercambio de gases, 309
Diopatra, alimentación, 233
branquias, 243
cabeza, 227
cutícula, 221
regeneración, 255
tubo, 227, 229
Diploiulus, 583
Diplomonadida, 18
Diplopoda (diplópodos), 580-587
dispositivos protectores, 583
intercambio de gases, circulación, excreción, 584
locomoción, 582
nutrición, 583
reproducción y desarrollo, 584
resumen sistematizado, 587
sistema nervioso y órganos de los sentidos, 584
Diplóporo, 691, 693
Diplosegmento, 580
Diplostraca, 465
Dípteros, 577, 579
Discinisca, 629
Discorbis, ciclo vital, 29
Discos trocales, 180
Dissodactylus, 521
División, homotetogénica, 49
simetrogénica, 16, 17
Dolichodorus, 194
Doliolum, 722, 723
Dolops, 484
Donax, saco del estilete, 360
Dorippe, 527
Dorippidae, 527
Doris, intercambio de gases, 310
Dorotopsis, 374
Dosinia, 367
Dotilla, 544
intercambio de gases, 535
Dracunculus, 207, 208
Drilonereis, 263
Dromiacea, 544
Dromiidae, 526, 527
sistema reproductor, 540
Duela hepática, del carnero, 156
de la china, 156
Dugesia, copulación, 142
distribución, 127
fisión, 143
huevos, 145
Durazno de mar, 711

EBRIA, 17
Ebriida, definición, 17
Ecdisis, 463
artrópodos, 492
Ecdisona hormona, 565
Ectoprocta, 618
Echinácea, 672
Echinaster, 644
Echiniscus, 609, 610, 611
Echinocardium, 663, 668
intercambio de gases, 669

Echinococcus, 163
Echinodera, 192
Echinoderes, 193
Echinoida, 672
Echinoidea (equinoideos), 658-672
  circulación, intercambio de gases, excreción, 669
  embriogenia, 671
  estructura externa, 658
  locomoción, 664
  pared corporal, 664
  reproducción, 670
  resumen sistematizado, 672
  sistema, nervioso, 669
    vascular acuífero, 666
Echinoneus, 672
Echinostoma, 155
Echinostrephus, 666
Echinothrix, 659
Echinothuroida, 672
Echinus, 659
  gástrula, 671
Echiurida (equiúridos), 604-607
  estructura, externa, 604
    interna y fisiología, 604
  reproducción, 606
Echiurus, 604, 605
Edrioasteroidea, 693, *695*
Edwardsia, 110, 110
Efemerópteros, 571, 573
Efipio, 471, *472*
Eimeria, 34
Eisenia, capullo, 277
  aparato digestivo, 266
  copulación, 276
Elasipoda, *674*, *675*
Electra, 623, 626
Eledone, 385
  huevos, 385
Eledonella, 385
Elefantiasis, 206, *206*
Elephantophilus, *54*
Elitros, 555
Elysia, 331
Elliptio, 367
Emarginula, 330
Embata, 183
Embioptera, 571, *574*
Embiópteros, 571, *574*
Embolo, 433
Embolsamiento enterocélico, definición, 64
Emerita, 522
  alimentación de filtro, 528
  excavador, 524
  maniobras de cortejo, 541
  ventilación, 534
Encope, 664
Enchytraeidae, comensalismo, 279
  distribución, 278
  especies del litoral, 278
  sangre, 269
  sistema reproductor, 273
Enchytraeus, 280
Enderoxenos, 320
Endito, 453
Endoceras, 385
Endocutícula, 390
Endoplasma, 6
Endopodito, 453
Endosphaera, hábito parasitario, 47
Endostilo, 714
Enoplus, estructura, 195
Enquistamiento, protozoario, 7
Enrollamiento, endogástrico, 372
  exogástrico, 372
Ensis, abertura pedal, 350
  branquia de, 354
  saco del estilete, 360
Enterobius, 206
Enterocelomados, definición, 64
Enteronefridio, 270
Entoconcha, 320, 321
Entoconchidae, 320
Entodiniomorphida, 47
  definición, 51
Entodinium, 54
Entoniscidae, 508
Entoniscus, 511
Entoprocta, 211-215
Entovalva, 366
Eocrinoidea, 689, 694
Eolidia, estómago, 319
  intercambio de gases, 310
Eolidina, cnidosaco, 319
Ephelota, reproducción asexual, 49
Ephemeroptera, 571, 573
Ephydatia, 75
Ephyra, 105, *105*
Epiactis, 108
Epicardio, 715, 716
Epicaridea, 508, 511
Epicutícula, 389
Epidermis, celentéreos, 82
Epiginio, arañas, 433
Epigrapsus, 544
Epimorpha, 594
Epipodito, 453
Epistoma, 616
Epitoquia, 257
Epizoanthus, 118
Equinodermos, 634
  Asteroidea (asteroideos), 636-642
  Crinoidea (crinoideos), 682
  Echinoidea (equinoideos), 658-672
  fósiles y filogenia, 661
  Holothuroidea (holoturoideos), 672-682
  Ophiuroidea (ofiuroideos), 651-658
  relaciones ecológicas y distribución, 660
Ergasilus versicolor, 482
Eriocheir, intercambio de gases, 535
  locomoción, 523, *524*
  osmorregulación, 536
  reproducción, 542
Eriopisa, 515
Erizos en, forma de corazón, 662, 663
  pizarrín, 658, *659*
Ermitaños pagúridos, autotomía, 549
  aparato digestivo, 530
  maniobras de cortejo, 541
  sistema excretorio, 536
Erpobdella, capullo, 290
  copulación, 290
  hábitos alimenticios, 286
  sistema nervioso, 288
Errantia, 217
  definición, 262
Eryonidea, 543
Escafognatito, 519, 532, 533
Escarabajos, 579
Escifomedusas, 100
Esclavas, hormigas, 568
Escleractinia, 118
Esclerito, 552
Escleroblasto, 69, 70
Escolex, 159, *160*
Escudo, 651
  Cirripedia, 486, *487*
  gástrico, Bivalvia, 360
  gastrópodo, 319
Esferidio, 661, 669
Espatangoidea, 662
Especie Valvífera, 508, 511
Espermatóforo en, alacranes, 418, *418*, 420
  arácnidos, 413
  cefalópodos, 382
  copépodos, 481
  diplópodos, 586
  Euphausia, 517
  Hirudo, 292
  insectos, 564
  onicóforos, 598
  pogonóforos, 711
  quetognatos, 726
  sínfilos, 588
Espícula, esponja, 68
  monoaxónica, 68, 70
  nematodos, 202
  poliaxónica, 68, 70
  tetraaxónica, 68, 70
  triaxónica, 68, 70
    y exaxónica, 68, 70
Espineretas, sínfilos, 588
Espirículo, insectos, 560, 561
Espongina, 69
Espongioblasto, 69
Espongocele, 67
Esponjas, 67
  cangrejos, 541
  excavadora, 74, *74*
  tropicales, 73
  vítreas, 72
Esporocisto, 155, *155*
Esporogonia, 32
Esporosaco, 95
Esporozoarios, resumen sistematizado, 35
Esporozoíto, 34
Esqueleto, equinodermos fósiles, 691
  equinoideos, 664
Esquistosomiasis, 157
Esquizocelia, definición, 64
Esquizocelomados, definición, 64
Esquizogonia, 7, 32
Estatoblasto, 626, 628
Estatocisto, anfineuros, 335
  bivalvos, 363
  braquiópodos, 632
  cefalópodos, 380
  crustáceos, 460
  decápodos, 537
  gastrópodos, 324
  hidrozoarios, 94, 96
  Hofstenia, 139
  holoturoideos, 680
  misidáceos, 503
  platelmintos, 129
  poliquetos, 251
Esternón, 391
Estetas, 336, 336
Estigmas en Ascidiacea, 714, *715*
Estilete, cristalino, 360
  nematodos, 198
  tardígrados, 609
Estilo de sínfilos, 588
Estrella(s), cojín, 636, 638
  de, mar. 636-650. Véase también *Asteroidea*
    sol europea, 638
  en canasta, 651
  frágil, 651
  pluma, 682, 683
  serpiente, 651

Estrobilización, 106
Estróbilos, 105, 106
Estructura, acelomada, 60
de la esponja, asconoide, 67, 68, 71
leuconoide, 71, 72
siconoide, 71
Etapa, Edwardsia, 110
Manca, 504
Palmella, 17, 18
peculiar de crecimiento, 392
Rhangon, poslarvaria, 78, 79
Euapta, 673, 674
Euasteroida, 650
Eucarida, 517
Eucestoda, 159
Euclio, natación, 306
Eucrinoidea, 689
Eucypris crassa, ojo nauplio del, 431
Euchlanis, 179, 180
Euchlora, 122
Eudendrium, gonóforos, 92
nematocitos, 84
Eudorina, forma, 9
Eudrilidae, 278
Euechinoidea, 672
Euglena, 8
mancha ocular, 15
movimiento, 13
nutrición, 13
Euglenida, definición, 13
flagelos, 13
membrana celular, 9
Euglypha, concha, 20, 20
reproducción, 28
Eulimidae, 320
Eumalacostraca, 498
Eunice, alimentación, 233
axones gigantes, 245, 249
branquias, 243
epitoquia, 257
gusano palolo, 257
tamaño, 217
Eunicidae, alimentación, 231
branquias, 243
forma corporal y hábitos, 227
liberación de gametos, 256
ventilación, 243
Eunicinae, 262
Eupagurus, forma, 522
sistema excretorio, 537
Euphausia, 517
Euphausiacea, 517
Euplectella, 73
Eupleura, alimentación, 316
Euplotes, 42
área oral, 43
locomoción, 41
macronúcleo, 48, 49
reformación de organitos, 50
región bucal, 46
Eupomatus, larva trocófora, 259
Euryalae, 657
Eurypterida, 407-408
Eurypterus, 407
Euthalenessa, axones gigantes, 245
Evisceración, 680
Excavadores, alimentación, 316, 318
Excrecencias de coral, 113, 525
Exito, 453
Exocutícula, 390
Exopodito, 453

FALANGIDOS, 439
Familia, Perophoridae, 716
Pisionidae, 262
Porcellionidae, 509
Pyramidellidae, 320
concha, 304
Schistosomatidae, 158
Siliquariidae, 304
Tomopteridae, forma corporal y hábitos, 224
protonefridios, 250
Unionidae, desarrollo y ciclo vital, 365
distribución, 363
sistema reproductor, 365
vías branquiales ciliadas, 359
Viviparidae, alimentación, 320
ovoviviparidad, 330
Faringobdélidos, aparato digestivo, 285
copulación, 291
sistema reproductor, 291
Fasciolaria, alimentación, 316
sifón, 310
Fasmidas en *Rhabditis*, 200
Fauna intersticial, 2
Favella, 51
Favosites, 118
Fémur, arácnidos, 415
Fenómeno de aerostación en araña, 436
Ferrissia, 331
Fibularia, larva, 671
Fiebre manchada de las Montañas Rocosas, 447
Filamento, bisal, 346
mesentérico, 109, 109
polar, 35
Filariasis, 207
Filas de peines, 120
Filistata, palpos, 434
Filo, Brachiopoda (braquiópodos), 628-633
anatomía, externa, 628
interna y fisiología, 631
reproducción y embriogenia, 632
Bryozoa (briozoarios), 618-628
anatomía interna y fisiología, 624
ecología y sistemática, 627
estructura del zooide, 619
organización en colonias, 621
reproducción, 625
resumen sistematizado, 628
Chordata (cordados), 52
Urochordata (urocordados), 711
de metazoarios, sinopsis, 64
Mesozoa (mesozoarios), 164-165
Nematoda (nematodos), 194-205
ecología, 203
embriogenia, 203
estructura externa, 195
excreción y osmorregulación, 199
locomoción, 197
parasitismo, 203
pared corporal, 196
reproducción, 202
sistema nervioso, 201
Onychophora (onicóforos), 594-599
distribución geográfica, 598
estructura, externa, 595
interna y fisiología, 596
reproducción, 597
Pogonophora (pogonóforos), 709-711
Polyzoa, 618
Porifera, 67-79
clases, 72
embriogenia, 77
estructura, 67
fisiología, 74
posición filogenética, 79
Priapulida (priapúlidos), 607-609
embriogenia y filogenia, 609
estructura, externa, 607
interna y fisiología, 607
Rhynchocoela, 167-176
circulación y excreción, 173
embriogenia, 175
estructura, 167
evolución, 167
nutrición y sistema digestivo, 168
pared corporal y locomoción, 167
reproducción y regeneración, 174
resumen sistematizado, 176
Sipunculida (sipuncúlidos), 601-604
estructura, externa, 601
interna y fisiología, 601
reproducción, 603
Tardigrada (tardígrados), 609-612
anabiosis, 612
estructura interna y fisiología, 609
reproducción, 611
Filodos, 662
Filopodio, 21
Filosia, 30
Fisión, binaria, protozoarios, 7
Fitoflagelados, 8
almacenaje de alimento, 15
nutrición, 13
Fitoplancton, 2
Flabelo, 402
Flabellifera, 511
Flabelligeridae, nefridios, 254
pigmentos respiratorios, 246
Flagelo, estructura, 10, 12, 13
orden Uropygi, 424
palpígrado, 423
seudoescorpiones, 420
solifugos, 423
Flagellata, 7, 20
Flexibilia, 689
Floscularia, 181
Flustrellidra, 627
Foettingeria, ciclo vital, 47
Folliculina, 53
Foraminiferida, definición, 30
distribución, 30
forma, 21, 22
locomoción, 27
nutrición, 27
Forma *Actinophrys*, 22
reproducción, 28
Formación de cilios, ciliados, 37
Fotóforo, cefalópodos, 382
Decapoda, 540
Euphausiacea, 517
Fragata Portuguesa, 97, 97
Fredericella, 620
Freyella, 636
Frigáneo, 579
Fritillaria, 723
Fungia, 118
Funículo, 620
Furcilia, 518

GALATHEA, 544
Galatheidea, 544
Galea, 556
Galeodes grabs, 422
Galletas de mar, 663, 664, 665
Gammaridae, 513
intercambio de gases, 516
sistema nervioso, 516

Gammarus, 511
reproducción, 516
Gamontos, esporozoarios, 32
Ganglio estrellado, cefalópodos, 380
Garstang, 301
Garrapatas, 441-447. Véase también *Acarina*
parasitismo, 446
Gastrea, 729
Gastrodermis, hidra, 86
Gastrolitos, 463
Gastropoda (gastrópodos), 299-331
circulación, 313
del agua e intercambio de gases, 308
concha y manto, 302
embriogenia, 327
excreción y equilibrio hídrico, 312
nutrición, 313
origen y evolución, 301
sistema, nervioso, 322
reproductor, 325
Gastrotricha (gastrotricos), 189-192
estructura, externa, 190
interna, 191
reproducción, 191
Gastrozooide, 91
Gecarcinidae, intercambio de gases, 535
Gecarcinus, intercambio de gases, 535
Gecarcoidea, 544
Gémula, 76
Género Piscicola, aparato digestivo, 285
branquias, 285
capullo, 291
ecología, 292
hábitos alimenticios, 286
nefridio, 287
vaso contráctil, 282
Geograpsus, intercambio de gases, 535
Geonemertes, 176
Geophilomorpha, 589, *590*
Geophilus, 594
Geoplana mexicana, ojos de la, 140
Gephyrea, 601
Germovitelario, 187
Gersemia, 118
Gertschia, 435
Giardia, 20
Gigantocypris, 473
Gigantostraca, 407
Glandiceps, 704
Glándula(s), adhesiva, de asquelmintos, 177
andrógena, 547
axial, 646
calcífera, de oligoquetos, 267
caudal, 196
coxal, de los arácnidos, 409, *409*
de, cera, 569
Mehlis, de trematodos, 151
crural, 597
de la(s), antenas, 456
concha, 470
en forma de nido, de cefalópodos, 383
frontal, de platelmintos, 131
hipobranquial, de moluscos ancestrales, 296
maxilar, 456, *457*
pedal de rotífero, 183
pericárdica, de moluscos ancestrales, 299
pilórica, 717
productoras de seda, de seudoalacranes, 419
prostática, de oligoquetos, 274
que elaboran secreciones represivas o repelentes, 583
renoide, 200
vitelina, de turbeláridos, 143
Glaucoma, película, 37
Glenodinium, *11*, 18
fisión, 16
Globigerina, 22
concha, 22
distribución, 30
Gloméridos, 584
Glomeris, *581*
Glomérulo, 704
Glossiphonia, estructura, *281*
clitelo, 280
probóscide, *285*
Glossiphoniidae, clitelo, 280
hábitos alimenticios, 286
incubación, 291
nefridio, *287*
Glossobalanus, 702, 704
Glossodoris, 311
Glossoscolecidae, 278
nefridio, 270
Glottidia, 631
Glycera, alimentación, 234
aparato digestivo, 234
cabeza, *226*
pigmentos respiratorios, 246
Glyceridae, alimentación, 234
forma corporal y hábitos, 226
protonefridios, 253
Glyptocidaris, *672*
Gnathia, 510
Gnathiidae, 508, 510
forma corporal, 505
Gnathobdellida, celoma, 582
hemoglobina, 283
Gnathophausia, 502, *502*
Gnathostomata, *672*
Gnathostomulida, 148
Gnatobase, 399
branquiópodos, 469
Gnatobdélidos, copulación, 291
hábitos alimenticios, 286
sistema reproductor, 291
Gnatópodos, 504
anfípodos, 512
Gnatoquilario, 580
Gnesioceros, sistema nervioso, *139*
Golfingia, *602*
Gonangio, 92
Goniaster, 638
Goniobasis, 330
Gonionemus, ciclo vital, 96
Gonium, forma, 9
Gonodactylus, 499, 501
Gonóforo, 92
Gonopodos, Chilopoda, 592
Diplopoda, 585
Gonotheca, 92
Gonothyraea, segmentación, 95
Gonozooide, Bryozoa, 628
Gonyaulax, 10
Gordioidea, 209
Gorgojos, *579*
Gorgonacea, 115
Gorgonia, 115, *115*
Gorgonocephalus, *652*
Gran Barrera Australiana, 113, *113*
Grantia, 72
Grapsidae, intercambio de gases, 535
Grapsus, intercambio de gases, 535
Graptoleberis, 468
Gregarina, 32, *34*
Grillos, 571, *573*
abdomen, *553*
Grubea, incubación, 258
Grupo, Protostomia, 60
Pseudocrustacea (seudocrustáceos), 599, 600
Guanina, 409
arañas, 431
Gusano, africano del ojo, 207
bambú, 229. Véase también *Maldanidae*
de, fuego, 219
Guinea, 207, *208*
en, cacahuete, 601
forma de, abanico, 230
cinta, 167
flecha, *724*
plumero, 230
escamoso, 224, 242, 246, 258
forma corporal, 224
luminiscencia, 221
excavador de cebo, 221
Palolo, 257
parecidos a crines, 209
Gymnodinium, 18
fisión, 17
forma, 10, *11*
Gymnolaemata (gimnolemados), 619
Gymnopleura, 544
Gymnosomata, alimentación, 318
natación, 308
Gymnostomatida, 52
Gyrocystitis, *692*
Gyrodactylus, 153, 155

HAEMADIPSA, hábitos alimenticios, 286
Haemadipsidae, ecología, 292
hábitos alimenticios, 286
Haematococcus, *8*
nutrición, 14
pared celular, 9
Haementeria, espermatóforo, *290*
Haemopis, capullo, 292
ecología, 292
hábitos alimenticios, 286
sistema reproductor, 292
Halammohydra, 100
Halcampoides, mesenterios, 109
Haliclona, *68*
Haliclystus, 100
Haliotis, circulación de agua, 309
e intercambio de gases, 308
concha, 303, 304
estructura, 307
importancia económica, 330
músculo retractor, 308
sistema nervioso, 323, 322
torsión, 329
Halocynthia, 711
Halteria, *42*
locomoción, 41
región bucal, 46
Halysites, 118
Halla, neuronas gigantes, 249
Halletinae, 262
Hanseniella, *589*
Hapalocarcinidae, 525 544
Hapalocarcinus, 544
Haploops, alimentación, 515, 516
construcción del tubo, 514

Haploscoloplos, larva trocófora, 259
Haplosporea, 36
Haplotaxidae, distribución, 278
Harmothoe, cilios superficiales, 220
Harpacticus, 483
Haustorius arenarius, 515
Hectocotilia, 383
Heliaster, 638, 651
Helicina, 330
Helicinidae, 312
Helicodiscus, concha, 303
Helicoplacoidea, 691, 692
Helicoplacus, 692
Heliopora, 118
Heliozoos, definición, 30
distribución, 30
forma, 22, 24
nutrición, 27
reproducción, 28
Helix, anatomía, 316
copulación, 326
importancia económica, 330
neumostoma, 311
sistema nervioso, 323
Helmintología, 148
Helobdella, 292
Hematocitos, holoturoideos, 677
Hematocromo, 15
Hembra parasitaria de Icneumon, 578
Hemeóptero, 575, 579
Hemeritrina, braquiópodos, 631
Priapulida (priapúlidos), 607
Sipunculida (sipuncúlidos), 602
Hemicidaroida, 672
Hemiclepsis, circulación, 283
Hemichordata (hemicordados), 700-709
Enteropneusta (enterepneutos), 700-707
filogenia, 709
Pterobranchia (pterobranquios), 707-709
Hemimysis, 502
Hemiptera (hemípteros), 578
partes bucales, 557
Hemithyris, 629
Hemoceloma, 394
Hemocianina, arácnidos, 413
Decapoda (decápodos), 531
Estomatopoda (estomatópodos), 500
moluscos, 298
Hemoglobina, Branchiopoda, 470
Branchiura (branquiuros), 485
Copepoda (copépodos), 479
Henricia, 644
Hepatopáncreas, 454
Hepatus, 534
Hermione, cerdas, 219
Hermodice, sistema nervioso, 245
Hesionidae, 262
Heterocarpus, 520
Heterocentrotus, 658
Heterochlorida, definición, 17
Heterodonta, 367
Heterolepas, 487, 489
Heterometrus longimanus, 419
Heteromiarios bibalvos, 342
Heteronemertinos, 166, 168, 176
dermis, 167
Heterophrys, 24
Heteropoda, ojos, 324
natación, 307
Heterostelea, 691
Heteroteuthis, luminiscencia, 382
Heterotrichida, 53
loriga, 36
Heterozooide, 622
Hexactinellida, descripción, 72
embriogenia, 79
Hexamita, 18, 19
Hexapoda, 552-579
Hexarthra, corona, 179
Hiatella, 368
excavadores, 346
Hidrocaulos, 90
Hidroceloma, 365
Hidroide, 98
Hidromedusa, 92
Hidroporo, 635
Hidrorriza, 88
Hidrospira, 693
Hidroteca, 90
Hipermatamorfosis, 567
Hipodermis, 389
Hipofaringe, 554
Hippa, 544
Hippasteria, pedicelarios, 641
Hippidea, 544
Hippolyte, 543
Hippospongia, 74
Hirudidae, hábitos alimenticios, 286
nefridio, 287
Hirudinea, 285
Hirudo, atrio genital, 291
cabeza, 282
capullo, 291
circulación, 283
clitelo, 281
copulación, 290
excreción, 287
hábitos alimenticios, 286
ingestión, 282
nefridio, 284
tamaño, 280
ventosas, 280
Histiophysis, forma, 10, 11, 18
Histriobdella, 261
Histriobdellidae, 262, 263
Hofstenia, estatocisto, 139
Holasteroida, 672
Holocoela, 148
Hologamia, 28
Holonefridio, 270
Holothuria, 673, 674
Holothuroidea (holoturoideos), 672-682
anatomía externa, 673
circulación, intercambio de gases, excreción, 676
comensalismo, 690
embriogenia, 681
evisceración y regeneración, 680
locomoción, 675
nutrición, 675
Ostracada (ostrácodos), 475
pared corporal, 675
Phoronida (forónidos), 615
reproducción, 680
resumen sistematizado, 682
sistema, nervioso, 678
vascular acuífero, 678
Homarus, autotomía, 549
branquias, 531
estatocisto, 538
importancia económica, 543
Homología seriada, 59
Homoptera, 575, 578
Hoplitophrya, 53
Hoplonemertinos, 168, 176
Hoplopiana, gástrula, 146
Hormigas león, 578
Hormona, del tallo acular, 545
juvenil, 567
palaemonetes de blanqueamiento (PLH), 547
Uca de obscurecimiento (UDH), 547
Hormurus australasiae, 419
Huevo(s), amíctico, de rotíferos, 187
centrolécitos, 395, 396
ectolécitos, 145
endopécitos, 145
míctico, 188
Hutchinsoniella, macrocantha, 464, 465
Hyalinella, 628
Hyalophysa, 53
Hyalospongiae, descripción, 72
Hyas, 544
Hydra, 81-91
epidermis, 82
huevo, 88
locomoción, 86
nutrición, 86
reproducción, 87
respiración y excreción, 86
sistema nervioso, 87
testículos, 82
Hydracarina, 445
Hydractinia, ciclo vital, 96
forma de crecimiento, 89, 90
Hydrallmania, 99
Hydrobia, 330
Hydroida, 98
Hydroides, estructura, 231
forma corporal y hábitos, 230
Hymenoptera, 578, 579
Hymenostomatida, 53
organitos bucales, 46
Hyocrinus, 684
Hyperiidae, ojos, 516
Hypermastigida, definición, 19
nutrición, 15
Hypoconcha, 527
Hypsibius, 611

IBACUS, 543
Icius elegans, cabeza, 432
Ichthyotomidae, 262
Ichthyotomus, 261
Idiosepius, 385
tamaño, 375
Idotea, 511
Ikeda, 604
Imagen(es), aposición de, en ojo compuesto, 458
en mosaico, 459
superposicional, 460
Impregnación hipodérmica, 132
Inachus, 544
Inarticulata, 630
Infusorígenos, 165
Ingolfiella, 517
Ingresión, 94
Insecta (insectos), 552, 579
alas y vuelo, 554
circulación, 558
comunicación, 569
conducta social, 567
desarrollo, 565
excreción y equilibrio hídrico, 562
intercambio de gases, 560
nutrición, 556
regiones corporales, 552
reproducción, 563
resumen sistematizado, 571
sistema nervioso y órganos de los sentidos, 562

Insecto(s), en cola de resorte, 571, 572
hipognato, 552
productores de agallas, 565
prognato, 552
Intestino de artrópodos, anterior, 391
medio, 391
posterior, 391
Inversión, 77
Volvos, 17
Invertebrados, definición, 1
Iphinoe, 504
estructura, 224
Ischnochiton, blástula, 297
metamorfosis y larva trocófora, 337
tamaño, 332
Isogametos, 7
Isomiarios bivalvos, 342
Isópodos, anatomía interna y fisiología, 507
locomoción, 505
reproducción y desarrollo, 510
resumen sistematizado, 510
Isoptera, 571
Isospora, 32
quiste, 34
Ixodes, 443
Ixodides, 447

JALEA REAL, 568
Janella, intercambio de gases, 310
Janthina, 330
Jasus, 543
Jejenes, 579
Juliformia, 581, 587

KATHARINA, reflexión del manto, 332, 332
placa de la concha, 331
Keratella, 182
Kinorhyncha (quinorrincos), 192-194
Kocholorine, 493
Koenenia, 423
Kowalevskia, 723

LABIDOGNATHA, 437
Labio de, crustáceos, 452
insectos, 554
Labrorostratus, 248, 262, 263
Labrum, Crustacea, 452
Insecta, 554
Lacazella, 631
Laceración pedal, 110
Lacrymaria, 44
Lacuna, locomoción, 305
Ladilla, 572
Laetmonice, estructura, 224
Laevicardium, locomoción, 348
Lafystius, 515
Lagenophrys, 53
Lagisga, estructura, 221
Lambis, alimentación, 319
concha, 303
Lamelibranquios, alimentación, 357
aparato digestivo, 358
branquia, 353
sistema reproductor, 364
Lamellisabella, 710
Lámina dorsal, 714
Lamprochernes, 420
Lamprops, 504
Lampsilis, gloquidio, 366
saco del estilete, 360
Langosta, 519
espinosa, 461, 522, 539-543. Véase también *Panulirus*
Lapa, circulación del agua e intercambio de gases, 308, 309
concha, 304
locomoción, 304
Larva, Acantosoma, 541
actinotroca, 617, 618
actínula, 96
apendicularia, 720, 721
auricularia, 681, 681
bipinnaria, 649, 649
braquilaria, 650, 650
cifonauta, 626, 627
cíprida, 491
cipris, 485
de, Desor, 176
Muller, 146
de los escarabajos, 565
doliolaria, crinoideos, 689, 689
Holothuroidea (holoturoideos), 681, 682
elafocaris, 541
esférica cidipidea, 124
escifistoma, 105, 105
equinopluteus, 671
glaucotöe, 541
gloquidio, 365, 366
grimotea, 541
holapsis, 400
infusoriforme, 165, 165
megalopa, 541, 542
mastigopus, 541
merapsis, 400
misis, 541
nauplio, 462, 462
nisto, 541
ofiopluteus, 657, 657
Parenquímula, 79
Parva, 541
Pentacrinoidea, 689, 689
Pentactula, de holoturoideos, 680
Phyllosoma, 541, 542
Pilidium, 175
plánula, 96
pleurocercoide, 162, 162
procercoide madura, 162
protaspis, 400
puerulus, 541
rabditiforme, 205
renacuajo, 720, 721
tornaria, 706
trilobite, 407
trocóforo, de, anfineuros, 337
bivalvos, 365
gastrópodos, 323
moluscos, 299
poliquetos, 255, 258
zoea, de cangrejos, 541
Lasaea, estilete cristalino, 361
Látigos de mar, 114
Latrodectus, 426, 436
Leander, ojo con tallo, 546
Lecithoepitheliata, 148
Leiobunum, anatomía, 441
depósito de huevos, 444
Leishmania, 15, 18
Lemnisco, 211
Lengüeta, 714
Lepas, 485, 486
Lepeophtheirus, 481, 483
Lepidasthenia, sistema nervioso, 245, 249
Lepidochitona, circulación del agua, 333, 334
distribución, 338
reflexión del manto, 332
Lepidodermella, 190
Lepidopa, 544
Lepidopleurus, branquias, 333
Lepidoptera, 577, 579
Lepisma, 571
Leptasterias, 648, 650
Leptocuma, 504
Leptodora, 467, 468, 469
Leptogorgia, 118
Leptomedusa, 100
Lepton, 366
Leptoplana, aparato digestivo, 137
Leptosynapta, 673, 681
Lernaeopodoida, 481
Lesteira, 482, 483
Leucandra, 75
Leuckartiara, 93
Leucifer, 543
Leuconia, 75
Leucosolenia, 67
Libinia, 544
Lichenopora, 628
Liebre de mar, forma corporal, 309
intercambio de gases, 310
natación, 308
Ligamento, articular, 341
gástrico, 644
Ligia, quimiorrecepción, 461
Lima, 348
hemoglobina, 362
locomoción, 346
órganos de los sentidos, 363
Limacina, alimentación, 320
natación, 306
Limacomorpha, 584
Limax, concha, 304
Limnias, 184
Limnodrilus, autofecundación, 277
Limnomedusae, 98
Limnoria, excavador, 507, 508
digestión, 508
Límulo, 402, 403, 404
Decapoda, 544
Merostomata, 402
Limulus, 402, 403, 404
Linckia, 648, 648
Línea paleal, 342
Lineus, banda o tira de huevos, 175
forma, 167, 168, 169
larva, 175
reproducción asexual, 174
Linguatula, 612
Linguatulida, 612, 613
Lingula, 628
Linterna, camerodonta, 672
de Aristóteles, 666, 670
Linuche, 106
Linyphiidae, 438
Liphistius malayanus, 427
Lirceus, 510, 511
Lirio de mar, 682, 683
Liriope, ciclo vital, 96
Liriopsis, 511
Lithadia, 544
Lithobiomorpha, 589, 590
Lithodes, 544
Lithophaga, locomoción, 305
ovoviviparidad, 330
transferencia de espermatozoos, 326

Litódidos, forma corporal, 520
Loa loa, 207, 207
Lobata, 126
Lobopodio, 21
Lobosia, 30
Lodo de radiolarios, 30
Lofóforo, 615
Lofoforados, 615, 633
  Brachiopoda, 628, 633
  Bryozoa, 618, 628
  Phoronida, 615, 618
Loliginidae, 383
Loligo, anatomía, 378
  cambio de color, 382
  concha, 371
  depósito de huevos, 385
  digestión, 378, 378
  espermatóforo de, 384
  hectocótilo, 383
  neurona gigante, 380
  segmentación y embrión, 384
Lombrices de tierra, alimentación, 266
    cerdas, 265
    definición y ecología, 278
    distribución, 279
    fibra nerviosa gigante, 272
    osmorregulación, 272
    reflejos locomotores, 272
  peregrina, 278
Lopholithodes, 544
Lophomonas, 20
Lophoproctus, 587
Lophopus, 621, 624
Loricata, 331
Loriga, ciliados, 36
  rotífero, 181
Loxodes, boca, 45
Loxorhynchus, 544
Loxosceles reclusa, 426
Loxosoma, alimentación, 211
  estructura, 213
  larva, 214
Lucernaria, 106
Lucernariida, 106
Luciérnaga, comunicación, 571
Luidia, alimentación, 644
  paxila, 640
  pedicelarios, 641
  pie, 643
Lumbricidae, copulación, 275
  distribución, 279
  glándulas calcíferas, 267
  tiflosolis, 267
Lumbriculidae, sistema nervioso, 270
Lumbricus, aparato digestivo, 267
  capullo, 276
  cerdas, 265
  circulación, 269
  clitelo, 275, 276
  desarrollo, 276
  ecología, 279
  estructura, 264
  fotorrecepción, 273
  hemoglobina, 269
  nefridio, 269, 269
  sistema, nervioso, 271
    reproductor, 273
  tabique, 266
Lumbrinereis, alimentación, 231
  forma corporal y hábitos, 226
Lumbrinerinae, 263
Lunatia, caja ovígera, 327
Lúnula, 663
Lycosa, ojo, 432
  veneno, 426
Lycosidae, 438
Lygia, equilibrio hídrico, 509
  locomoción, 505, 506
  ritmos fisiológicos, 547
Lymnaea, 331
Lymnaeidae, 312
Lyonsia, 368
Lysidice, 263
Lysiopetaloida, 583
Lytechinus, pedicelarios, 661

MACOMA, manto, 349
Macrobiotus, 610
Macrociclops, 477
Macrocystella, 695
Macrocheira kaempfera, 521, 523, 544
Macrodasyoidea, 189
Macrodasys, 190
Macronúcleo, 48
Macrophthalmus, ojo, 537
Macrostomida, 148
Macrostomum, estructura, 136
  faringe, 134
Macrura, 543
  forma corporal, 519
Machaeridia, 695
Macho pigmeo de los equiúridos, 605
Madreporita, 641
Maera, 515
Magelona, pigmentos respiratorios, 246
Magelonidae, 263
Maja, 544
Malacobdella, 175, 176
Maldane, 263
Maldanidae, alimentación, 234
  comensales, 260
  expulsión, 243
  forma corporal y hábitos, 229
  órganos nucales, 251
Malpadonia, 674
Malletia, anatomía, 358
  heces, 357
  órganos de los sentidos, 363
Mallophaga, 572, 575
Mandíbula, insectos, 252
Mange, 447
Mántido, 571
Mantíspidos, 575, 579
Manto, molusco ancestral, 294
  braquiópodos, 628
  cirrípedos, 485
Manubrio, 92
Mareas rojas, 10
Margarites, 330
Margaritiferidae, distribución, 363
Mariposas, 579
  de mar, 304, 306, 308. Véase también *Thecosomata*
    natación de, 308
  concha, 304
Marphysa, alimentación, 233
  branquias, 243
  faringe, 233
  regeneración, 255
Martesia, 368
  excavación, 346
Mastax, 184, 185
Mastigamoeba, 20
Mastigias, 106
Mastigobranquio, 531
Mastigoproctus giganteus, 424
Mastigonema, 12, 13
Mastigonto, 15
Mastigophora, 7, 20
  equilibrio hídrico, excreción, organitos sensoriales, 15
  forma y estructura, 8
  locomoción, 13
  reproducción y ciclos vitales, 16
  resumen sistematizado, 18
Mastophora, 434
Maxila, Insecta, 552
Maxilípedos, quilópodos, 589
  subclase, Copepoda (copépodos), 476
    Malacostraca (malacostráceos), 495
Mecistocephalus, 594
Mecoptera, 576, 579
Medio terrestre, 57
Medusa, 82, 82
  clase escifozoarios, 100
  definición, 81
Megalaspis, 400
Megalotractus, concha, 304
Meganyctiphanes, 517, 518
Megascolecidae, aparato digestivo, 267
  cerdas, 265
  glándula prostática, 275
  nefridio, 270
Megascolides, capullo, 275
Megascolex, 280
Megaspículas, 69
Megathyris, 630
Mejillón(es), 357, 359, 363. Véase también *Mytilidae*, *Unionidae*, *Mutelidae*
  Litophaga y horadación, 346
Melampus, locomoción, 305
Melphidippella, 515, 515
Mellita, excavación, 666
  estructura externa, 663, 665
Membrana, celular, flagelados, 9
  protozoarios, 6
  endoral, 46
  frontal, 624
  o tela, de las arañas, 428, 430
  ondulante, 43
  peristómica, 644
  peritrófica, 558
Membranela, 43
Membranipora, 622, 622
Menippe, 544
Meoma, 663
Mercenaria, concha, 341
  sistema, circulatorio, 362
    reproductor, 364
Meretrix, saco del estilete, 361
Meronefridio, 270
Merostomata (merostomados), 402, 408
Merozoíto, 32
Mertensia, forma, 120
Mesénquima, esponja, 67
Mesenterio, antozoarios, 106
Mesenteron, arácnidos, 409
Mesoceloma, 615
Mesocypris, 473
Mesogastropoda, 330
Mesoglea, 81
Mesoperipatus, 598
Mesoplophora, 442
Mesosoma, 407, 615
Mesostoma, estructura, 138
  huevos, 145
  protonefridio, 143
  reorreceptores, 138
  sistema digestivo, 137
Mesotórax, 554
Metaceloma, 615

Metacercaria, 155, 156
Metacrinus, 686
Metafita, 5
Metagénesis, 96
Metamerismo, anélidos, 216, 217
  definición, 58
Metamorfosis, completa, de insectos, 565, 566, 567
  gradual, 565, 566
  incompleta, 565
Metanauplio, 463
Metanefridio, definición, 60
  poliquetos, 252
Metapenaeus, ventilación, 534
Metaplax, 544
Metasoma, 407, 615
Metatórax, 554
Metatroca, 258
Metazoa, 5
Metopopaulias, osmorregulación, 536
Metridia, 480, 483
Metridium, cuello, 108
  mesenterios, 109
Microbuthus pusillus, 414
Microciona, 77
Microfilaria, 207
Micronúcleo, 48
Micropetalon, 672
Micropilo, insectos, 567
Microporella, 622, 628
Microspicula, 69
Microsporidea, 35
Microstomum, fisión, 143
Mideopsis, 444
Milípedos, 580-587. Véase Diplopoda
  de dorso plano, 581
Milpies, 580
Millepora, 99, 100
Milleporina, 98, 99
Mimonectes, 512
Miocito, 75
Mionemas en ciliados, 41
Miracidio, 155, 156
Misidáceos lofogástridos, 508
Mitra, 330
Mitraspora, 36
Mixonefridio, 256
Mixopterus, 407
Mixosporídeos, 35
  esporas, 36
Mnemiopsis, 125, 124
Modiolaria, 366
Mediolus, exposición a la marea baja, 355
Moina, 471
Moira, alimentación, 667
  intercambio de gases, 669
Molino gástrico, crustáceos, 530
  insectos, 556
Mollusca (moluscos), 294, 386
  ancestro hipotético, 294
  clase, Amphineura (anfineuros), 331, 338
    Bivalvia (bivalvos), 340, 366
    Cephalopoda (cefalópodos), 369, 386
    Gastropoda (gastrópodos), 299, 331
    Monoplacophora (monoplacóforos), 338, 340
    Pelecypoda (pelecípodos), 340, 368
    Scaphopoda (escafópodos), 368, 369
  origen, 385
Monera, 5
Moniligastridae, sistema reproductor, 273, 275
Monodonta, alimentación, 315
  rádula, 314
Monogenea, sistema reproductor, 153
Monogonta, 189
Mononchus, 199
Monoplacophora, 338, 340
Monstrilla, 481, 483
Monstrilloida, 481
Mosca(s), 578
  casera, partes bucales, 558
  de piedra, 571, 573
  escorpión, 576, 579
  negra, partes bucales, 558
  señorita, 571
Mosquitos, 578
  partes bucales, 557
Movimiento amiboide, 23
Mudas, artrópodos, 391
Muensteroceras, 372
Munida, 544
Munnopsis, 507
Murex, ojos, 324
  alimentación, 316
  transferencia de espermatozoos, 326
Muricidae, alimentación, 316
Músculo dentado, 658
Mutelidae, 367
  distribución, 363
Mya, saco del estilete, 361
Myodocopa, orden, 472
Myriapoda, 580
  Chilopoda, 589, 594
  Diplopoda, 580, 587
  Pauropoda, 587, 588
  Symphyla, 588, 589
Myrientomata, 571
Mysidae, 502
Mysis, 502, 502
Mystacocarida, 483, 485
Mytilidae, fijación, 346
  músculo aductor, 342
  surcos alimenticios, 357, 358
Mytilus, branquia, 354
  exposición a la marea baja, 355
  fijación, 349
  sistema circulatorio, 362, 362
Myxicola, forma corporal y hábitos, 230
  neuronas gigantes, 249
Myxochloris, 17
Myxophilus, 592
Myzophyllobothrium, escolex, 160
Myzostomida, 262
Myzostomum, 261

NAIDIDAE, aparato digestivo, 267
  comensalismo, 279
  reproducción asexual, 277
  sangre, 269
  sistema nervioso, 270
Nais, reproducción asexual, 277
Narceus, 584, 584
Nassarius, quimiorrecepción, 325
  transferencia de espermatozoos, 326
Nasselarina, 27
Nassula, 53
Natantia, 543
  definición, 519
Natica, 330
Naticidae, alimentación, 316
Nausithoe, 106
Nautiloideas, definición, 371
  branquias, 376
Nautilus, anatomía y concha, 370, 370
  alimentación, 376
  branquias, 376
  de papel, 385
  digestión, 378
  flotación, 374
  nefridio, 379
  ojo, 381
  osfradio, 382
  sutura, 372
Náyades, insectos, 565
Nebalia, 497, 498
Nebaliopsis, 498
Nectalia, 97
Nectóforo, 97
Nectonema, 209
Nectonematoidea, 209
Nefridio, definición, 60
  Hirudinea, 286
  Oligochaeta, 270
  Onychophora, 596
Nefridióporo, 60
Nefrocito, 410, 457
Nefromixio, 256
Nematocisto(s), envolvente, 84
  glutinosos, 85
  penetrante, 85
Nematodos, ascaroides, 205
  del género *Trichoris*, 206
  de la familia Nermitidae, 202
  dracunculoides, 207
  estrogiloides, 205
  filaroides, 207
  oxiuros, 205
Nematógeno, 165, 165
Nematomorfa, 209, 583
Nemertinea, 167, 176
Nemertinos, 167
Nemertoderma, 131
Neogastropoda, 329
Neohela, 514
Neolampidoida, 672
Neomeniomorpha, 338
Neomenia, 338
Neometra, 683
Neopanopeus, 544
Neopilina, 339
  metamerismo, 386
Neorhabdocoela, 148
Nephrops, 527
Nephropsidea, 543
Nephthydidae, protonefridios, 254
Nephthys, alimentación, 233
  cerdas, 221
  curvas de disociación, 241
  pigmentos respiratorios, 246
Nereidae, alimentación, 233
  circulación, 246
  excreción, 254
  forma corporal, 223
  formación de enjambres, 257
  larva trocófora, 259
  ventilación, 243
Nereis, aparato digestivo, 238
  axones gigantes, 245, 249
  células táctiles, 251
  circulación, 246
  embriogenia, 258
  epitoquia, 257
  estructura, 218, 219
  etapas larvarias, 259
  excreción, 252
  gametogénesis, 256
  locomoción, 224

metanefridio, 250, 252
órganos espirales, 251
región bucal, 223
sistema, nervioso, 244, 248
vascular, 241
tolerancia a la salinidad, 252
Nerine, branquias, 243
nefridios, 253, 250
sistema nervioso, 249
Nerita, 330
Neritina, 330
Nervine, ciliación superficial, 220
Neurona gigante, crustáceos, 432
insectos, 534
poliquetos, 245
Neuropilo, 394
Neuroptera, 575, 578
Ninfa, insectos, 567
Noctiluca, 18
forma, 10, 11
Nonion, 22
Notaspidea, 331
Nothria, branquias, 243
Notocidaris, 672
Notocordio de, Chordata, 711
Hemichordata, 700
Notocrinus, 684
Notodelphyoida, 481
Notomastus, órganos nucales, 247
Notommata, estructura, 178
Notophyllum, incubación, 258
Notoplana, 149
Notopodio, 218
Notos, 554
Notostraca, 465
Nucella, aparato reproductor, 325
Nucula, branquia, 352, 352
circulación, 362
del agua, 347
digestion, 356
estatocistos, 364
pie, 342
Nuculana, manto, 349
Nuculanidae, órganos de los sentidos, 364
Nuculidae, digestión, 356
Nudibranchia, intercambio de gases, 310
Nueces de mar, 120
Nutrición, Mastigophora, 14
Nuttallina, 337
Nygolaimus, 198
Nymphon rubrum, 448

OBELIA, ciclo vital, 96
esqueleto, 90
forma del crecimiento, 90
gonóforos, 92
medusa, 93
Ocelo, en copa pigmentaria, 130
insectos, 563
Octocorallia, 108, 108
Octolasmis, 487
Octomeris, 489
Octopoda (octópodos), definición, 376
Octopus, depósito de huevos, 383
digestión, 378, 378
forma corporal, 375
hectocótilo, 383
ojo, 382
secreciones salivales, 377
sistemas excretorio y circulatorio, 379
tamaño, 369
Oculina, 112
Ocypode, ojos, 538
intercambio de gases, 535
locomoción, 523
producción de ruido, 539, 539
Ocypodidae, intercambio de gases, 535
Ochromonas, 17
Odonata, 571, 573
Odontóforo, molusco ancestral, 296
Odontostomatida, 54
Odontosyllis, nefridios, 253
Oedicerotidae, ojo, 517
Oikopleura, 723
Ojo(s), compuesto, de, crustáceos, 458
insectos, 563
laterales de límulos, 405
nauplio (o medio único), 462, 462
Olenus, 399
Oligoentomata, 571
Oligómero, 615
Oliva(s), 330
alimentación de, 316
Omatidio, 458
Oncaea, 480
Oncomiracidio, 153, 153
Oncosfera, 162, 162
Onchnesoma, 602
Oniscidae, 509
Oniscoidea, excreción y osmorregulación, 508
enrollamiento, 507
intercambio de gases, 508
fototropismo, 509
reproducción, 510
Oniscus, enrollamiento, 507, 507
equilibrio hídrico, 509
estructura, 507
fototropismo, 509
quimiorrecepción, 461
Onomeris, 587
Onuphinae, 262
Onuphis, alimentación, 233
tubo, 229
Onycoteuthidae, 373
Onycoteuthis, 385
Onychopalpida, 447
Oodinium, 17
Ooperipatus, 598
Ootipo, trematodos, 151
Oozoides, 722, 723
Opalina, 19, 19
Opalinata, 15
definición, 19
Opérculo, Bryozoa, 620
Cirripedia, 485
gusanos flabeliformes, 230
Isopoda, 509
moluscos, 308
Ophelia, estructura, 226
larvas, 260
Opheliidae, alimentación, 234
circulación, 246
forma corporal y hábitos, 224
órganos, ciliados de los sentidos, 251
nucales, 251
sistema nervioso, 248
Ophiatis, 657
Ophiocistioidea, 695, 696
Ophiocoma, 654
Ophiocomina, 655
Ophioderma, 657
Ophiolepis, 653
Ophiomaza, larva ofioplutea, 657
Ophiomusium, 653
Ophionutus, 657
Ophiopholis, 651
Ophiopteron, 651
Ophiotaenia, 163
Ophiothrix, 651, 652
Opiliones, 439
Opistactor, 152
Opisthopatus, 598
Opisthandria, superorden, 587
Opisthorchis, 155
sistema nefridial, 151
Opistosoma, 402
Orbiniidae, estatocisto, 251
nefridios, 254
Orbulina, distribución, 31
Orchestia, 517
Orden, Amblypygi, 425, 426
Amoebida, 30
Araneae, 426, 433
anatomía y fisiología, 426
reproducción y evolución natural, 433
resumen sistematizado, 437, 438
tráquea, 413
Bdellonemertini, 176
Calanoida, 483
Ctenostomata, 628
Cheilostomata, 628
Harpacticoida, 483
Holectypoida, 672
Holotricha, 53
Hypotrichida, cavidad bucal, 43
definición, 54
locomoción, 41
Kinetoplastida, 18
Oligotrichida, 54
Ophiurae, 657
Opiliones, 439, 443
Orthoptera, 571, 573
Palpigradi (palpígrados) 423, 424
Peritrichida, definición, 53
loriga, 36
organitos bucales, 46
Plesiopora plesiothecata, 279
prosothecata, 280
Podocopa, 473
Prosopora, 280
Proteocephala, 163
Rhizomastigida, definición, 18
Ricinulei, 438
tráquea, 413
Scorpiones, 414, 419
anatomía, externa, 414
interna y fisiología, 416
aparato punzante y veneno, 415
reproducción y evolución natural, 417
Silicoflagellida, definición, 17
Solifugae, 421, 423
tráquea, 413
Spinulosa, 651
Stenolaemata, 628
Stomatopoda (estomatópodos), 499
Telestacea, 118
Temnopleuroida, 672
Tetracoralla, 118
Thoracica, 495
Thysanura, 571, 572
Trachylina, 98
Trichomonadida, 19
Trichoptera, 576, 579
Trichostomatida, 52
Uropygi, 424, 425
Vampyromorpha, 385

Orden Volvocida, 8
definición, 18
pared celular, 9
Organo de la subrádula, 336
Oreaster, 651
Oregonia gracilis, 522
Organito, 6
ciliar, 37
Organización, de los metazoarios, 58, 65
cavidades corporales, 59
embriogenia, 60
sistemas y órganos, 59
metamérica, 58
Organo(s), apical, ctenóforos, 123
cribiforme, 646
de mar, 114, 116
dorsales de los sentidos, poliquetos, 247
en hendidura, arácnidos, 412
intertentacular, 626
liriforme, arácnidos, 412
arañas, 432
musculoglandulares, 134
nucal, 247, 251
Sipunculida (sipuncúlidos), 604
paraaxial, 418
retrocerebral, 181
sensorial campaniforme, 563, 563
seudostigmático, 442, 445
timpánico, 563
X, 191
crustáceos, 545
de la médula terminal, 545
Y, 547
Orginiidae, órganos ciliados de los sentidos, 251
Oribatei, 445
alimentación, 445
transferencia de espermatozoos, 446
Ornithocercus, forma, 10, 18
Orthodemus, alimentación, 138
Orthopyxis, ciclo vital, 95, 96
Ortiga de mar, 100
Ortigas punzantes, 102
Oruga, 567
Oscarella, 73
Osculo, 67
Osfradio, 325
Bivalvia, 363
Osículo, Echinodermata, 638
Osos de agua, 609
Ostiolo, esponja, 67
Ostra(s), 341, 365. Véase también *Ostreidae*
concha, 341
espinosas, 341
Ostrea, circulación, 362
embriogenia, 365
estómago, 360
palpos, 359
Ostreidae, branquias, 355
concha, 341
fijación, 346
músculo aductor, 342
sistema reproductor, 365
vías branquiales ciliadas, 357, 359
Otocelis, 130
Otocryptops, 590
Otohydra, 100
Otomesostoma, 148
Ovalipes, 544
Ovariolas, 563
Ovígeras, 448
Ovipositor en, insectos, 537
Opiliones, 440
Owenia, alimentación, 235
excreción, 254
forma corporal y hábitos, 229
intercambio de gases, 243
tubo, 228
Oweniidae, alimentación, 235
expulsión, 242
forma corporal y hábitos, 229
metamorfosis, 259
Oxidus, 587
Oxiuros, 206
Oxymonadida, 20
Oxymonas, 20
Oxyrhyncha, 544
Oxystomata, 544
Oxytricha, 54
Ozobranchus, 285
sistema reproductor, 289

PACHYCHELES, 544
Pachydiscus, tamaño, 371, 385
Pachygrapsus, intercambio de gases, 535
Pagurus, visión de colores, 460
Palaemon, branquia, 532
Palaemonetes, cromatóforos, 545
equilibrio hídrico, 536
Palaeophonus nuncius, 414
Paleonemertinos, 168, 176
Palinurus, larva zoea, 542
Palpos, Bivalvia, 359
Paludicella, 628
Paludismo, 34
Pallene brevirostri, 449
Pallifera, 331
Pandorina, forma, 9
pared celular, 9
Panope, 367, 368
sifones de, 350
Panopeus, 544
Panulirus, 539
importancia económica, 543
locomoción, 523
orientación, 461
transferencia de espermatozoos, 541
Papula, 646, 647
Paracentrotus, 665
linterna de Aristóteles, 670
Paralithodes, 544
Paramecium, área oral, 43
cavidad bucal, 43, 44
dispersión, 50
macronúcleo, 48, 49
organitos bucales, 46
película, 37, 38
reacción de evitar o eludir, 41
reproducción sexual, 50, 51
tricocistos, 37
vacuola contráctil, 47, 48
Paranaspides, 498
Parapodio, 218
Gastropoda, 304
Parascaris, 205
Parathemisto, 515
Pareuchaeta, 478
Parthenope, 521, 544
Patas ovígeras, 448
Patella, circulación, 308
larva trocófora, 296
ojos, 324, 324
sistema nervioso, 322
torsión, 329, 329
Patellacea, circulación de agua e intercambio de gases, 309
Patiria, 651
Pauropus, 587
Paxila, 639
Pecten(es), 415
branquia, 354
intercambio de gases, 355
locomoción, 346
órganos de los sentidos, 363
sistema circulatorio, 362
Pectinaria, tubo, 228
Pectinariidae, forma corporal y hábitos, 229
Pectinatella, 619
Pectinibranchia, 330
Pectinidae, músculo aductor, 342
sistema reproductor, 365
vías branquiales ciliadas, 357, 359
Pedalia, 189
Pedicelario, alveolar, 641
Asteroidea, 640, 641
Echinoidea, 661
Pedicellina, 212, 212
Pedículo, braquiópodos, 631
Pedinoida, 672
Pedipalpos, 402
Pedúnculo, cirrípedos, 485
Peines gelatinosos, 120
Pelagia, 102
reproducción, 106
Pelagothuria, 674, 675
Pelia, 544
Película, 37
Pelmatohydra, huevos, 88
Pelomyxa, forma, 20
Peltogasterella, 494, 495
Penaeidea, depósito de huevos, 541
Penaeus, branquia, 532
Penardia, 30
Penella, 476, 481
Penículos, 46
Pennaria, ciclo vital, 94
medusa, 96
Pensamientos de mar, 116
Pentastomida, 612, 613
Pentremites, 692
Pepinos de mar, 672
Peranema, 12, 14
flagelos, 10
movimiento, 13
nutrición, 14
Percebe(s), 485
corónula, 486
escapélido, 488
ganso, 485
lepádido, 488
Pericardio, artrópodos, 394
Periostraco, 304
Peripalopsis, 595, 597
Peripatus, 595, 596
Periphylla, reproducción, 106
Periprocto, 658
Perisarco, 91
Perischoechinoidea, 672
Peristoma, 43
Peristomio, oligoquetos, 263
poliquetos, 217
Peritoneo, 60
Perophora, 717, 718
Petaloide, 662
Petricola, 367
actividad perforante, 346
Petrolisthes, 544

Pez, perla tropical, 690
plateado, 571, 572
Phacops, 400
Phagocata, fragmentación, 144
Phallusia, 715
Phanerozonia, pedicelarios, 641
Phascolosoma, 603
Pheretima, copulación, 275, 276
estructura, 265
nefridio, 270
pared corporal y cerdas, 264
Philine, 330
Philobdella, 292
Philodina, estructura, 178
glándula pedal, 183
Philomycus, concha, 304
Philonexis, hectocótilo y copulación, 383
Pholas, 345, 368
Pholcidae, 437
Phoronida, 615-618
Phoronis, 616, 616
Phoronopsis, 616
Phreatoicidea, 511
Phreatoicus, 505, 511
Phronima, 514
ojos, 516
Phthisica, 512
Phylactolaemata, 619
Phylyctaenachlamys, 366
Phyllocarida, 496
Phyllochaetopterus, reproducción asexual, 256
Phyllodoce, cilios superficiales, 220
protenefridios, 252
Phyllodocidae, branquias, 243
circulación, 244
estructura, 221
forma corporal, 223
protonefridios, 250, 251
sangre, 246
Phymosomatoida, 672
Physa, 331
Physidae, 312
Phytomastigophorea, 8, 18
Picnogónidos o pantópodos, 447
Pie, 642
Bivalvia, 342
del molusco ancestral, 294
tubular, 642
Pigidio, 59
Trilobitomorpha, 397
Pigmento feoforbida, 254
Pilumnus, 544
Pinacocito, 67
Pinctada, 342, 367
Pinna, 367
Pinnidae, vías branquiales ciliadas, 359
Pinnixa, comensalismo, 260
alimentación de filtro, 528
Pinnotheres, comensalismo, 527
alimentación de filtro, 528
branquias, 531
Pinnotheridae, comensalismo, 527
Pinocitosis, 7
Pinula, Crinoidea, 686
Pogonorphora, 679
Pinzas de veneno, centípedos, 590
Piojo, con partes bucales masticatorias, 572
aspiración, 572
de la, ballena, 512
cabeza, 572
madera, 508. Véase *Oniscoidea*
de las aves, 572
de los, libros, 572
peces, 481
Pionosyllis, incubación, 258
Pirámide, 666
Pirimela, 544
Piroplasmea, 31
Pisaster, digestión, 645
pedicelarios, 640
Pisauridae, 438
Piscicola, celoma, 283
sistema reproductor, 289
Pisione, copulación, 256
Placa(s), articulares, 192
cribosa, 560
genital, 664
mural, 485
Placiphorella, reflexión del manto, 332
Placobdella, 292
celoma, 283
ventosa, 280
Plagiostomum, 148
Planaria, capullo, 144
copulación, 142
fisión, 143
Plancton, 2
Planes, 544
Planorbidae, 312
Planorbis, hemoglobina, 312
Plaquea, 17
Plasmodium, 35
Plataformas continentales, 1
Platasterias, 650
Platelmintos, 127, 165
clase Turbellaria (turbeláridos), 127
Platyctenea, 126
Platydorina, reproducción, 17
Platynereis, fecundación, 256
Platyischnopus, 512
Plecoptera, 571, 573
Pleópodos, 496
Plesiodiadema, 660
Pleuras laterales, 391
Pleurobrachia, forma, 120, 121
Pleurobranchus, 331
Pleuromamma, 480, 483
Pleuronema, 44
organito ciliar, 43
Plumas de mar, 114, 115, 116
Plumatella, 62
Plumularia, ciclo vital, 96
forma de crecimiento, 90, 89
Pneumoderma, 331
Pneumostoma, 310, 311
Podarke, larva trocófora, 259
Podobranquia, *Euphausiacea*, 517
Policládidos, alimentación, 138
distribución, 132
embriogenia, 145
epidermis, 133
movimiento, 132
ojos, 140
sistema, digestivo, 134, 135, 137
nervioso, 138, 139
reproductor, 143
Poliembrionía, 567
Polillas 577, 579
partes bucales, 557
Polinices, alimentación, 316
cabeza, 317
forma corporal, 305
locomoción, 305
Poliplacóforos, 331
Pólipo, 81, 82
atecado, 91
Poliquetos, circulación, 244
comensalismo y parasitismo, 260
diversidad adaptativa, 222
embriogenia, 258
estructura, 217
excreción, 251
intercambio de gases, 243
nutrición, 231
órganos de los sentidos, 249
regeneración, 255
reproducción, 256
resumen sistematizado, 262
sistema nervioso, 248
Polyarthra, 181
Polycelis, alimentación, 138
sistema digestivo, 137
Polyclinidae, 719
Polycheria sedentaria, 514
Polychoerus, 128
segmentación, 145
Polydesmus, 586
Polydora, 263
Polygordius, 261
larva trocófora, 255
Polygyra, 331
Polykrikos, 11
Polynnia, cerdas, 219
Polynoë, estructura, 224
Polyonyx, 544
Polyophthalmus, ojos, 251
Polyorchis, 102
Polyphemus, 469
Polypide, 620
Polystoma, 153, 154
Polystomoidella, 152
Polythoa, 118
Polytomella, movimiento, 13
pared celular, 9
Polyxenus, 581, 582
Polyzoniidae, 583
Polyzonium, 583
Pollicipes, 487, 489
Pomatias, locomoción, 305
torsión, 329
Pomatiasidae, 312
Pomatoceros, gametogénesis, 256
nefridio, 250
sistema, circulatorio, 242
nervioso, 244
Pontellidae, 480
Pontobdella, sistema nervioso, 288
Pontoscolex, 280
Porania, 644
Porcellio, digestión, 508
seudotráqueas, 509
Porites, 118
Poro, dérmico, 72
incurrente, 67
Porocito, 67
Poromya, 368
intercambio de gases, 355
sistema reproductor, 365
Porpema, 92
Porpita, 92
Portunidae, estructura, 521
natación, 521
Portunion, 511
Portunus, 544
Posecdisis, 463
Postarso, Arachnida, 415
Potamilla, forma corporal, y hábitos, 230
Potamonidae, intercambio de gases, 535
osmorregulación, 536

Poteriodendron, 10
Pourtalesia, 672
Praeiepas, 487
Preepipodito, 397
Prefémur, Arachnida, 415
Priapulus, 607, 608
Proales, 189
Procarina, estructura, 171
Procerastea, alimentación, 234
Procotyla, órgano adhesivo, 133
Procutícula, 389
Proglótide, 160
Prole de larvas, 447
Proloculo, 21
Proneomenia, 338, 338
Prorhynchus, 148
Prorodon, 37
área oral, 43
Proserpina, 330
Prosobranquia, definición, 302
Prosoma, 402
Prosopilo, 72
Prostoma, estructura, 170, 171
Prostomio, oligoquetos, 264
poliquetos, 217
Proterospongia, forma, 9
Protista, 6
Protobranquios, alimentación, 355
aparato digestivo, 356
circulación, 361
embriogenia, 365
nefridio, 362
pie, 342
sistema reproductor, 364
Protoceloma, 615
Protocerebro, 394
Protoglossus, 703
Protonefridio, definición, 60
gastrotricos, 190
nemertinos, 173
poliquetos, 250, 251
quinorrincos, 193
rotíferos, 186
trematodos, 186
turbeláridos, 141, 141
Protoninfa, 446
Protopodito basal, 453
Protórax, 554
Protosoma, 615
Protostilo, molusco ancestral, 298
Prototroca, poliquetos, 258
Protozoario, definición, 5
estructura y fisiología, 6
evolución, 5
Protozoea, 463
Protrandia, 110
Protura, 571, 572
Proventrículo, 556
Prurito de los nadadores, 158
Psathyrocaris, 520
Pselaphognatha, 582
Pseudicyema, 165
Pseudopythina, 260
Pseudosquilla, 499
Pseudothelphusa, 544
Psócidos, 574
Psocoptera, 572, 574
Psolus, 673
Pteraster, 636, 638
Pterópodos, 307, 320, 618. Véase Gymnosomata y Thecosomata
concha, 304
Pterygota, 554, 571
Pterygotus, 407
Ptilocrinus, 683
Ptychodera, 705
Puerco de mar, 711
Pugettia, 544
Pulgas, 578, 579
de, agua, 466
playa, 513
Pulmón en libro, 412
Pulpos, forma corporal y locomoción, 512
intercambio de gases, 516
parasitismo, 515
Puncturella, 330
Pupa, 331, 565
Pupilla, concha, 304
Púrpura, 330
Pusula, 14
Pycnogonida (pantopoda), clase, 447, 451
Pycnophyes, 193
Pycnopodia, 638
pedicelarios, 640
Pylocheles, 526
Pylopagurus, 527
Pyrgoma, 587, 589
Pyrocypris, 475
Pyrsonympha, 19, 20

QUADRULUS, 46
Quelicerados, 402, 451
Arachnida (arácnidos), 147
Quelíceros, 402
Quelípodos, 519
Quinona, 583
Quitina, 390
Quitón(es) (chiton), 331, 338
forma corporal, 332
larva trocófora, 337
locomoción, 332

RABDITE, nemertinos, 168
Rabdocelos, distribución, 132
embriogenia, 147, 147
fisión, 143
glándulas, 134
sistema, digestivo, 135, 137
nervioso, 138
reproductor, 143
Radiaspis radiata, 400
Radiata, 58, 81
Radiolarios, definición, 30
distribución, 30
forma, 23
locomoción, 26
nutrición, 27
reproducción, 28
Radiolos, 230
Rádula, Amphineura, 333
cefalópodos, 376
gastrópodos, 313
molusco ancestral, 296, 297
Ranina, estructuras copuladoras, 540
Raninidae, sistema reproductor, 540
Ranzania, ojo simple, 247
Ratón de mar, forma corporal, 224, 225. Véase también *Aphrodita*
Reacción de evitar o eludir, 41
Redia, 155, 156
Red nerviosa, celentéreos, 87
Hydra, 88
Regadera de Filipinas, 73, 73
Reinas, abejas, 568
hormigas, 568
termites, 567
Reino animal, definición, 5
origen, 1
Relación huésped parásito, 163
Reniera, anfiblástula, 78
Renilla, 116
Reproducción, protozoarios, 7
Reptantia, definición, 519
Reticulopodio, 21
Retinella, 331
Retínula, 458
Retortamonadida, 18
Rhabdias, 199
ciclo vital, 207
Rhabditis, 200
constancia de células, 202
partenogénesis, 203
transporte, 203
Rhabdomonas, 18
Rhabdosoma, 512, 512
Rhabdosphaera, 17
Rheophax, 22
Rhinocricus, 583
Rhithropanopeus, osmorregulación, 536
Rhizopodea, 30
Rhizostoma, 106
Ricinoides, 438
Ricinulei, 438
Rincobdélidos, aparato digestivo, 283
celoma, 282
circulación, 282
copulación, 291
ventosas, 280
Rincocelos, 168
Rincodeo, 168
Rinóforo, 324
Ripistes, alimentación, 266
forma corporal, 264
Rizocéfalos, 494
Rombógeno, 165
Rombóporo, 691, 693
Ropalio, 104, 104
Rotaria, glándula pedal, 183
musculatura, 185
reproducción, 187
Rótula, 672

SABELLLA, alimentación, 238
construcción del tubo, 233
curva de disociación, 241, 246
forma corporal, 225, 230
sistema nervioso, 248
Sabellaria, branquias, 243
extremo anterior, 229
larva trocófora, 365
Sabellidae, alimentación, 237
circulación, 246
estatocisto, 251
expulsión, 243
forma corporal y hábitos, 230
ojos, 249
pigmentos respiratorios, 246
ventilación, 243
Saccoglossus, 700, 701
Saco, anal, Echiurida, 606
coxal, diplópodos, 585
Symphyla (sínfilos), 588
de, cerdas, 219
estilete, molusco ancestral, 298
Needham, 383
rádula, molusco ancestral, 296
pericárdico, 535

Sacoglossa, alimentación, 315
concha, 304
Sácula, Crinoidea, 684
Sagitta, 724, 725
Salenioida, 672
Salmacina, cerdas, 219
incubación, 258
Salmincola, 482, 483
Salpa, 723
Saltamontes, 571
cabeza, 553
Salticidae, 438
Salticus, ojo, 432
Sanguijuelas, 280
Sao, 399
Sapphirina, 480
Sarcodina, distribución, 30
equilibrio hídrico, 28
forma y estructura, 20
locomoción, 23
nutrición, 27
resumen sistematizado, 30
Sarcomastigophora, 7
Sarcoptes, 447
Sarna, 447
Scalpellum, 487, 489
Scaphander, molleja, 317
Scaphites, 372, 385
Scina, 517
Scissurella, 309
circulación del agua e intercambio de gases, 308
Scolopendra, 590
Scolopendromorpha, 589, 590
Scoloplos, depósito de huevos, 258
embriogenia, 260
Scutigera, 590
Scutigerella, 588, 589
Scutigeromorpha, 589, 590
Scycon, 68
Schistosoma, 158, 158
Schizodonta, 367
Schizomida, 424
Schizoporella, 622
Schizotetranychus, 442
Sección Stenopodidea, 543
Seda, de las arañas, 428
diplópodos, 586
Sedentaria, 217
definición, 263
Segadores, 439. Véase *Opiliones*
tráquea, 413
Segmentación, determinada, 61
espiral, 61, 62
indeterminada, 61
radial, 61
superficial, 395, 396
Segmento, 59
Seison, 189
Seisonacea, 189
Semaeostomeae, 103
Semelidae, vías branquiales ciliadas, 359
Semibranquias, 354
Seno paleal, 350
Sepia, cambio de color, 382
circulación del agua, 374
concha, 373
depósito de huevos, 385
digestión, 378
hectocótilo, 383
natación, 374
sistema nervioso, 381
Sepiidae, 383
Sepiola, 385
Sergestes, 528, 539
Sergestidae, depósito de huevos, 541
Seriata, 148
Serie Leptostraca (leptostráceos), 496
Serolidae, 507
Serpula, cerdas, 221
forma corporal y hábitos, 230
pigmentos respiratorios, 246
Serpulidae, alimentación, 236
circulación, 246
eliminación, 242
forma corporal y hábitos, 230
fotorrecepción, 251
liberación de gametos, 256
nefridios, 252
pigmentos respiratorios, 246
reproducción asexual, 256
ventilación, 245
Serrula, externa, 420
interna, 420
Sertularia, ciclo vital, 96
esqueleto, 91
Sesarma, intercambio de gases, 535
Seudoalacranes, 419, 421
tráquea, 413
Seudobranquia, 312
Seudoceloma, 60
Seudocelomados, 177, 215
Seudoepipodito, 464
Seudometamerismo, 731
Seudopene, oligoquetos, 275
Seudopodio, definición 20
movimiento, 26
Seudotráqueas, 509
Siboalinum, 710, 711
Sifón, ascidias, 711
atrial, 714
Bivalvia (bivalvos), 349
equinoideos, 667
equiúridos, 604
Sifonoglifo, 108
Sifúnculo, 370
Sílidos, 221
alimentación, 233
circulación, 244
enjambres, actividad en, 257
epitoquia, 257
forma corporal, 223
gusano pololo, 257
liberación de gametos, 256
reproducción asexual, 256
sangre, 246
Simetría de los metazoarios, 58
radial, 57
Simpsoniconcha, 367
Singamia, 7
Sinum, concha, 304
Siphonaptera, 578, 579
Siphonariidae, 312
Siphonoecoetes, 514
Siphonophora, 98, 587
Sipunculus, 601
Sistema, cinético, 39, 41
hemal, 646
perihemal, 646
vascular acuífero, equinodermos, 641
Slavina, tubérculo sensorial, 271
Solapas, crinoideos, 685
escifozoarios, 104
Solaster, 638
Soldados, hormigas, 568
termites, 567
Solemya, abertura pedal, 350
circulación de agua, 346
pie, 342
Solemyidae, alimentación, 356
Solen, branquia, 354
Solenidae, vías branquiales ciliadas, 357
Solenocito, 60
priapúlidos, 607
Sollasina, 696
Somasteroidea, 650
Somatoceloma, 625
Spadella, 724
Spatangus, pie branquial, 663
Spengelia, 704
Sphaeriidae, concha, 342
distribución, 363
embriogenia, 365
sistema reproductor, 365
Sphaeroma, sistema nervioso, 509
Sphaeromidae, 507
incubación, 509
Sphaeromyxa, 35
Sphaerophyra, hábitos parasitarios, 47
Sphaerothuria, 673, 674
Shaerozoum, 30
forma, 23
Spinipora, 102
Spio, 263
Spiochaetopterus, 238
alimentación, 239
Spionidae, alimentación, 236
depósito de huevos, 243
eliminación, 243
metamorfosis, 259
nefridios, 252
reproducción asexual, 256
Spiratella, 331
Spirillina, 31
Spirobolus, 586
Spirobrachia, 711
Spirochona, 53
Spirorbis, forma corporal y hábitos, 230
incubación, 258
larva trocófora, 259
Spirostomum, macronúcleo, 47
región bucal, 47
Spirostreptidae, 582
Spirula, concha, 371
forma corporal, 374
Spondylidae, concha, 341
Spondylus, concha, 343
órganos de los sentidos, 364
Spongia, 74
Spongiidae, 74
Spongillidae, descripción, 74
porocitos, 73
Spumellaria, distribución, 30
Squilla, 499, 500
corazones, 455
Steganoblastus, 695
Stemmiulus, 587
Stenopus, 543
Stenostomum, fisión, 143
impregnación, 142
zooide, 144
Stentor, huésped suctorio, 47
mionema, 41, 42
región bucal, 46
vacuola contráctil, 47
Stephalia, 97, 98
Stereobalanus, 706
Stichopus, 673
Stoichactis, pez comercial, 109
tamaño, 106
Stolella, 624
Stolonifera, 118
Stomalophus, 106

Stomatopora, 621
Stomphia, 110
Strepsiptera, 576, 579
Strepsodiscus, 301
Strigamia, 594
Strombus, alimentación, 319
locomoción, 307
ojos, 324
opérculo, 306
Strongylocentrotus, 661, 666
pedicelarios venosos, 662
Strongylosoma, 586
Struthiolaria, sistema circulatorio, 313
Styela, 715
Stygiomedusa, reproducción, 106
Stylantheca, 102
Stylaria, cabeza, 264
prostomio, 264
Stylasterina, 98, 99
Stylatula, 118
Stylifer, 320, 321
Styliferidae, 320
Stylocephalus, 33
Stylocheiron, 517
Stylochoplana, 149
Stylochus, alimentación, 136
sección de una tira de huevos, 144
Stylommatophora, 331
Stylonychia, locomoción, 41
Subclase, Branchiura, 483, 485
Cirripedia (cirrípedos), 485, 495
anatomía interna y fisiología, 489
ecología, 491
estructura externa, 485
reproducción y desarrollo, 491
resumen sistematizado, 495
Granuloreticulosia, 31
Malacostraca (malacostráceos), 495-545, 496
orden, Amphipoda (anfípodos), 511-519
Anaspidacea (anaspidáceos), 498-499
Bathynellacea (batineláceos), 498-499
Cumacea (cumáceos), 503-504
Decapoda (decápodos), 519-545
Euphausiacea (eufausiáceos), 517-519
Isopoda (isópodos), 505-511
Mysidacea (misidáceos), 501-503
Nebaliacea (nebaliáceos), 496-498
Stomatopoda (estomatópodos), 499-501
Tanaidacea (tanaidáceos), 504-505
Ostracoda (ostrácodos), 472-475
anatomía interna, 473
desarrollo, 475
fisiología, 473
locomoción, 473
reproducción, 475
resumen sistematizado, 475
Paracoinoidea, 689
Proteomyxidia, 32
Pulmonata, definición, 304
equilibrio hídrico, 312
intercambio de gases, 310
Septibranchia, 368
alimentación, 361
intercambio de gases, 355
Spirotrichia, definición, 53
Tubulata, 116, 116
Tetrabranquia, 369
Xiphosura, 402-407
Subfilo, Sporozoa, 32
Trilobitomorpha, 397-401
Urochordata (urocordados), 711-724
Ascidiacea, 711-722
filogenia, 723
Larvacea (larváceos), 723
Thaliacea (taliáceas), 722-723
Suborden, Sarcoptiformes, 447
Teuthoidea, 385
Trombidiformes, 447
aparato digestivo y sistema excretorio, 445
Verrucomorpha, 489
Substancia de reina, 569
Subumbrela, 92
Suctorida, 53
Suctorios, conjugación, 50
definición, 53
forma y alimentación, 46
reproducción asexual, 48
Suela, 673
Sulcus, dinoflagelados, 9
Superorden, Hoplocarida (hoplocáridos), 499-501
Peracarida (peracáridos), 501, 517
Cumacea, 503-504
Isopoda, 505-511
Mysidacea, 501-503
Proterandria, 587
Syncarida (sincáridos), 498-499
Tanaidacea, 504-505
Surco, ambulacral, 638
epigástrico, 427
oral, 46
Sutura, insectos, 552
Syncon, digestión, 75
embrión, 78
estructura, 72
huevos, 78
Sydnium, 713
Syllis, epitoquia, 257
Symmetrogephyrus, reflexión del manto, 332, 332
Symperipatus, 598
Symphyla (sínfilos), 588-589
Synapta, 673
Syncoryne, ciclo vital, 96
Synchaeta, 189
Synnura, 10, 18

TABANOS, 579
Tabiques, adicionales, 110
Annelida, 216
antozoarios, 106
poliquetos, 222
Taenia, ciclo vital, 162, 162
estructura, 159, 160
proglótide, 161
Taeniarhynchus, 162
Tagelus, abertura pedal, 350
en excavación, 350
estilete cristalino, 301
manto, 349
sifones, 350
Talitrus, orientación este-oeste, 517
Talorchestia, excavación, 514
locomoción, 512
Tanaidea, 505
Tapetum, arácnidos, 411
Tarántula, intercambio de gases, 430
tamaño, 426
Taraza, excavación, 346
Tarso, arácnidos, 415
Tatjanellia, 605
Taxodonta, 366
Teca, 111
fósil, 691
Tegmen, crinoideos, 684
Tegmento, 332
Tejido, botrioideo, 282
cloragógeno, 254
fibrovascular, 282
vector, 291
Telestato, 118
Telopodito, 397
diplópodos, 586
Telotroca, 259
Telotrochidium, huésped suctorio, 47
Telson, límulos, 403
Tellinidae, vía branquial ciliada, 359
Tenídidos, 560
Tentaculoides, 48
Teoría, colonial en el origen de los metazoarios, 729
de la fisión (del bulbo), 734
ciclomerismo, 732, 733
enteroceloma, 732, 733
esquizoceloma, 733
gonoceloma, 731
sincitial en el origen de los metazoarios, 728
Terebella, alimentación, 235
pigmentos respiratorios, 246
Terebellidae, branquias, 243
circulación, 246
estatocisto, 251
forma corporal y hábitos, 227
Terebratulina, 633
Teredinidae, excavación, 346, 347
Teredo, excavación, 346
larva veliger, 364
Tergo, 391
Termes, 568
Termitaria, 567
Termites, 567, 568
Testacella, concha, 303, 304
Testudinella, 179, 181
Tetraclita, 487, 489
Tetrahymena, 44
área oral, 43
cinética, 41
organitos bucales, 46
película, 37
Tetranychidae, 447
Thais, alimentación, 316
Thalassema, 604
Thalassicolla, 25
Thalassina, 543
Thalassinidea, 543
Thaumastoderma, 190
Theatops, 594
Thecostomata, alimentación, 320
natación, 308
Theelia, 672
Thelyphonus sepiaris, maniobra de cortejo, en el uropígido, 425
Theridiidae, 437
Thermobathynella, 498
Theromyzon, hábitos alimenticios, 286
Thigmophrya, 53
Thigmotrichida, 53
Thomisidae, 438
Thoracophelia, alimentación, 234
aparato digestivo, 240
Thysanoptera, 572, 575

Tiempo geológico, 3
Tiflosolis, bivalvos, 360
gastrópodos, 315
lombrices de tierra, 267
Tifus, asiático de los matorrales, 446
exantemático, 572
Tintinnida, definición, 52
loriga, 37
región bucal, 47
Tintinnopsis, 36
Tintinnus, 54
Tokophrya, tentáculos, 45
Tomopteris, sistema nervioso, 248
Tömösvary, órganos de, diplópodos, 584
quilópodos, 592
sínfilos, 588
Tonicella, branquias, 333
Tórax, crustáceos, 452
insectos, 554
Torsión, 329
gastrópodos, 300, 301
Toxicisto, 39
Toxocara, 205
Toxoplasma, 34, 35
Toxoplasmosis, 35
Toxopneustes, 672
Trabajadores, hormigas, 568
abejas, 568
termites, 567
Trachelius, boca, 45
Trachelobdella, 292
Tráqueas, arácnidos, 413
insectos, 562
miriápodos, 680
onicóforos, 596
quilópodos, 591
Traqueola, 560
Trematodos estrigeoideos, 157
Triarthrus, 398
Tricládidos, alimentación, 138
depósito de alimento, 136
distribución, 132
embriogenia, 147, *147*
órgano adherente, 134
sistema, digestivo, 135, *137*
nervioso, 138
Tricobotrio, 411
Tricocisto, 37
Trichinella, 206
Trichodina, 47, 52
Trichomonas, 19, 19
Trichonympha, ultraestructura, 15
Trichuris, 206
Tridacna, algas simbiontes, 361
concha, 342, 343
estilete cristalino, 361
saco del estilete, 360
Trigáneo adulto, 576, 579
Tripneustes, linterna de Aristóteles, 670
Triops, 466
huevos, 471
sistema nervioso, 471
Triquinosis, 207
Triquitos, 44
Trischizostoma, 515
Tritocerebro, 394
Tritonia, 331
Tritoninfa, 446
Trocánter, arácnidos, 415
Trocoblasto, poliquetos, 258
Trocos, 179
alimentación, 297
Trochidae, aparato reproductor, 325
estómago, 314
Trochosphaera, 189
Trofozoíto, 32
Trofozooide, 91
Troglocarcinus, 544
Trombicula, 446
Trombiculidae, 447
Troncos maternos, 567
Trypanosoma, 18
nutrición, 15
Trypanosphaera, 26
Trypetesa, 491, 492
Tryphosites, 514
Tubifex, capullo, 269
circulación, 269
intercambio de gases, 268, 269
Tubifícidos, distribución, 278
especies litorales, 278
intercambio de gases, 269
sistema reproductor, 273
Tubipora, 116
Tubo(s), adhesivo, gastrotricos, 190, 191
Kinorhyncha, 192
verticales para agua, 355
Tubulanus, 168
sistema circulatorio, 174
Tubularia, ciclo vital, 95, 96
forma polipoide, 90
gonóforos, 92
Túbulos de, Cuvier, 680
Malpighi, arácnidos, 409
insectos, 562
miriápodos, 580
Tularemia, 447
Túnica, 711
Tunicina, 713
Turbatrix, 199
Tyeus, 442
Tylos, 509

UCA, 525
alimentación de filtro, 529
cromatóforos, 545
excavación, 524
intercambio de gases, 535
mudas, 463
osmorregulación, 536
producción de ruido, 539
ritmos fisiológicos, 547, 548
Ucides, 544
Umbo, 340
Uncinaria, 205
Uncinos, 227
Unio, gloquidio, 366
manto, 349
Upogebia, excavación, 524
alimentación de filtro, 528
intercambio de gases, 531
Urechis, 604
Urna, 602, 603
equiúridos, 605
holoturoideos, 677
Urnatella, 211, 212
Urodasys, 192
Uronychia, 54
Urópodo, 496
Urosalpinx, alimentación, 316
concha, 303
transferencia de espermatozoos, 326
Urostyla, locomoción, 41

VACUOLA contráctil, estructura y función, 6
Valvata, circulación del agua, 310
Vampyrella, 32
Vampyroteuthis, 385
Vanadio, 716
Vanadis, ojos, 247
Velamen, 124, 125
Velíger, bivalvos, 365
gastrópodos, 328
Velo, 92, 328
Vellella, 91, 92
Vena, alas de insectos, 554
Veneras, 342, 357, 365. Véase también *Pectinidae*
Veretillum, 118
Vermes, o gusanos lingüiformes, 612
proboscídeos, 167
Vermetidae, alimentación, 319
concha, 304
Vermetus, alimentación, 319
Vermicularia, concha, 303
Verruca, 487, 489
Verticilios, 192
Vesícula(s), contráctiles, hirudíneos, 283
de Polio, 642
Holothuroidea, 677
Vestíbulo, Bryozoa, 620
Vibráculo, 623
Vitelario, 187
Vitreledonella, 385
Viviparus, ovoviviparidad, 330
Volchovia, 695
Voluta, 330
alimentación, 316
Volvox, forma, 8
pared celular, 9
quiste, 18
reproducción, 17
teoría colonial, 699
Vorticella, área oral, 43
conjugación, 49, 50
organitos bucales, 46
macronúcleo, 48, 49
mionemas, 41, 42
Vulsella, 366

WAPTIA, 599
Wilsonema, 196
Wuchereria, 207

XENOBALANUS, 489
Xenocoeloma brumpti, 482

YELMOS, alimentación, 316
Yoldia, alimentación, 357
pie, 342, 344
larva trocófora, 365

ZANGANOS, 569
Zaphrentis, 118
Zelleriella, 20
Zoantharia, 113, 118
Zoanthus, 118
Zonite, 192
Zooflagelados, depósito de alimento, 15
locomoción, 8
nutrición, 14
Zooide, Bryozoa, 618, 619
turbelários, 143
Zoomastigophorea, definición, 18
locomoción, 8
Zooplancton, 2
Zoothamnium, 53
Zooxanthella, 17
Zoraptera, 572, 574

DIVISION BIBLIOTECAS Universidad del Valle

Pag- 203
" 575

Esta obra se terminó de imprimir el día 7 de julio de 1969, en los talleres de EDIMEX, S. de R. L. Andrómaco, 1. México 17, D. F.

UNIVERSIDAD DEL VALLE
División de Bibliotecas